RB-199

Proefstation voor de Bloemisterij
Linnaeuslaan 2a
1431 J AALSMEER
Tel. 02977-52525

ISSN 0921-710X

LITERATUURSTUDIE

GROEI EN ONTWIKKELING ONDER INVLOED VAN LICHT

Rapport 199 Prijs *f* 10,-



J.A. Bakker en Tj. Blacquière
9 februari 1995

Rapport 199 wordt u toegestuurd na storting van *f* 10,- op girorekening 174855 ten name van 'Proefstation Aalsmeer' onder vermelding van: 'Rapport 199 Literatuurstudie groei en ontwikkeling onder invloed van licht'

2241 5042

VOORWOORD

De toepassing van assimilatiebelichting in de Nederlandse glastuinbouw heeft er toe geleid dat aan het praktijkonderzoek steeds meer vragen worden gesteld die betrekking hebben op doorgronden van processen die leiden tot een bepaald resultaat. Veel praktijkonderzoek is gericht op het op korte termijn optimaliseren van bepaalde teeltfactoren. De onderzochte factoren hebben echter vaak direct verband met andere factoren waardoor het optimaliseren van de ene factor, onderzoek voor het optimaliseren van andere factoren oproept. Licht was tot voor kort een factor waarop weinig invloed kon worden uitgeoefend. Met de opkomst van assimilatiebelichting was de hoeveelheid licht niet meer een gegeven, maar ontstond de mogelijkheid deze hoeveelheid kunstmatig te vergroten. Informatie over de manier waarop en de richting waarin verschillende factoren samen de groei en ontwikkeling van een plant beïnvloeden, kan het aantal te onderzoeken gewassen en factoren helpen beperken.

In dit verslag worden de resultaten gepresenteerd van literatuuronderzoek in het kader van het EBG/NOVEM-project 'Kwalitatieve neveneffecten van assimilatiebelichting'. Het doel van het project was enerzijds het inventariseren van de beschikbare informatie over kwalitatieve neveneffecten van assimilatiebelichting en de achtergronden daarvan en anderzijds het door het doen van onderzoek achterhalen hoe deze verschijnselen samenhangen met het gebruikte lichtspectrum en belichtingsregime. Bij het onderzoek naar neveneffecten gaat het vooral om morfologische en fysiologische veranderingen die in een plant plaatsvinden door toepassing van assimilatiebelichting. In dit rapport is geprobeerd een overzicht te geven van de invloed van straling op groei en ontwikkeling van planten.

INHOUD blz.

1 INLEIDING 1

2 STRALING, DEELTJES MET EEN GOLFKARAKTER 2
2.1 Zichtbare straling 3
2.2 Straling voor fotosynthese 3
2.3 Straling als stuurlicht 4

3 OMZETTEN VAN STRALINGSENERGIE IN CHEMISCHE-ENERGIE 5
3.1 De reductie en fixatie van CO_2 6
3.1.1 C_3-metabolisme 7
3.1.2 C_4-metabolisme 8
3.1.3 CAM-metabolisme 8
3.2 Effect van interne en externe factoren op de fotosynthese 9

4 STRALING ALS INFORMATIEBRON 13
4.1 Fytochroom 13
4.2 Cryptochroom 14
4.3 Fotoperiodiciteit 14
4.3.1 Biologische klok 15

5 LICHT IN EEN KAS 17
5.1 Assimilatiebelichting 18
5.1.1 Lichtkwaliteit 19
5.1.2 Belichtingsregime en daglengte 20
5.1.3 bijdrage van assimilatiebelichting aan de hoeveelheid groeilicht 21
5.2 Houdbaarheid en kwaliteit 22
5.3 Buurmaneffecten 23

6 REFERENTIES 24

Bijlage 1. Conversietabel voor globale straling, PAR, PPF en lux 26

Bijlage 2. Begrippen en eenheden 27

Bijlage 3. Kenmerken van planten met verschillende CO_2-fixatiemetabolismen 28

1 INLEIDING

Straling is voor de groei en ontwikkeling van planten een van de belangrijkste bepalende factoren. Afhankelijk van doordringend vermogen en energieinhoud wordt een groot aantal verschillende soorten straling onderscheiden. Iedere soort kan aan de hand van de golflengte worden gerangschikt in een elektromagnetisch spectrum. De zonnestraling die het aardoppervlak bereikt (de globale straling), valt voor het grootste deel in het golflengtegebied tussen 280 en 3000 nm (1nm = 10^{-9}m). De straling die een rol speelt bij de groei en ontwikkeling van planten komt uit het golflengtegebied tussen 300 en 800 nm.

Zoals in een oog straling wordt geabsorbeerd door verschillende pigmenten waardoor het mogelijk wordt de omgeving waar te nemen, komen in planten ook pigmenten voor waarmee een plant lichtcondities, zoals hoeveelheid, spectrale samenstelling en richting van de straling en de lengte van de lichtperiode, kan waarnemen. Deze pigmenten absorberen bepaalde gedeeltes uit het elektromagnetisch spectrum tussen 300 en 800 nm. De informatie over de lichtcondities kan door de plant worden gebruikt om, eventueel in combinatie met andere omgevingsfactoren, zijn ontwikkeling aan omgeving en seizoen aan te passen. Processen die zo onder invloed staan van licht zijn bijvoorbeeld rust, knopuitloop, stengelstrekking, bladontwikkeling, bloeiinductie, bloemontwikkeling en knolvorming.

Voor planten is licht niet alleen een bron van informatie maar ook een bron van energie. Plantengroei wordt mogelijk door het vermogen van (de meeste) planten stralingsenergie op te vangen, om te zetten en vast te leggen in een voor hun groei en ontwikkeling bruikbare vorm. Voor het opvangen van stralingsenergie beschikken planten over fotosynthesepigmenten die straling met een golflengte tussen 400 en 730 nm absorberen, waarna de energie chemisch wordt vastgelegd in verschillende (organische) verbindingen.

Gewasgroei wordt primair bepaald door de beschikbare hoeveelheid licht. Een tekort aan licht gedurende de wintermaanden is, voor de Nederlandse glastuinbouw, de belangrijkste oorzaak voor produktievermindering tijdens deze periode. Verhoging van de hoeveelheid licht, door gebruik van assimilatiebelichting, kan de winterproduktie van sommige gewassen aanzienlijk verhogen. De kosten hiervan zijn hoog. Daartegenover staat dat het realiseren van de juiste temperatuur, luchtvochtigheid en het juiste voedingsniveau voor een maximale gewasgroei ook veel geld (en energie) kost. Het rendement daarvan is direct afhankelijk van de beschikbare hoeveelheid licht.

Om het effect van straling op groei en ontwikkeling van planten beter te begrijpen is informatie nodig over de wijze waarop planten met straling omgaan als energie- en informatiebron. Vooral wanneer bij teelt van planten door gebruik van kunstlicht wordt geprobeerd groei en ontwikkeling te beïnvloeden. Met voldoende informatie over de plantereacties op straling kan in zo'n geval het energieverbruik worden geoptimaliseerd.

2 STRALING, DEELTJES MET EEN GOLFKARAKTER

Door straling kan energie worden overgedragen zonder dat daarvoor een tussenstof nodig is. Door absorptie van straling wordt de in de straling aanwezige energie opgenomen. Het gedrag van straling kan worden verklaard door het te beschouwen als een hoeveelheid deeltjes met een bepaalde golflengte (λ) die zich met een bepaalde snelheid (c; in vacuüm $2{,}998*10^{8}$ $m.s^{-1}$) in een bepaalde richting voortplanten. Iedere stralingsbron kan worden gekarakteriseerd door de verdeling van de uitgestraalde energie over de golflengtes (het stralingsspectrum). Het stralingsspectrum zelf wordt weer onderverdeeld in golflengtegebieden met specifieke eigenschappen. Op deze manier is ook de zonnestraling onder te verdelen in verschillende (kleur en warmte) gebieden (Tabel 1).

Tabel 1; Overzicht van de verschillende golflengtegebieden waarin de globale straling (280-3000 nm) kan worden onderverdeeld.

Type straling	golflengtegebied	bijzonderheden
UV-C	200-280 nm	UV-straling omvat het gebied van 1-400 nm. Straling met een golflengte van minder dan 320 nm heeft een schadelijke invloed op levend weefsel. Straling met golflengtes korter dan 280 nm komt onder normale omstandigheden op aarde vrijwel niet voor.
UV-B	280-315 nm	
UV-A	315-400 nm	
Violet	400-425 nm	Straling uit het gebied van ± 370-780 nm, kan door mensen visueel worden waargenomen. De gevoeligheid voor straling in dit gebied is sterk afhankelijk van de golflengte. Door straling te relateren aan de menselijk ooggevoeligheid ontstaat een maat voor de zichtbaarheid van die straling. Straling uit het golflengtegebied tussen 300 en 800 nm kan door planten worden 'waargenomen'. Straling uit het golflengtegebied tussen 400 en 700 nm kan worden gebruikt bij de fotosynthese.
Blauw licht	425-490 nm	
Groen licht	490-560 nm	
Geel	560-585 nm	
Oranje	585-640 nm	
Rood licht	640-740 nm	
Verrood	700-800 nm	
Nabij infrarood	740-2500 nm	Warmte-straling
Midden infrarood	2500-4000 nm	

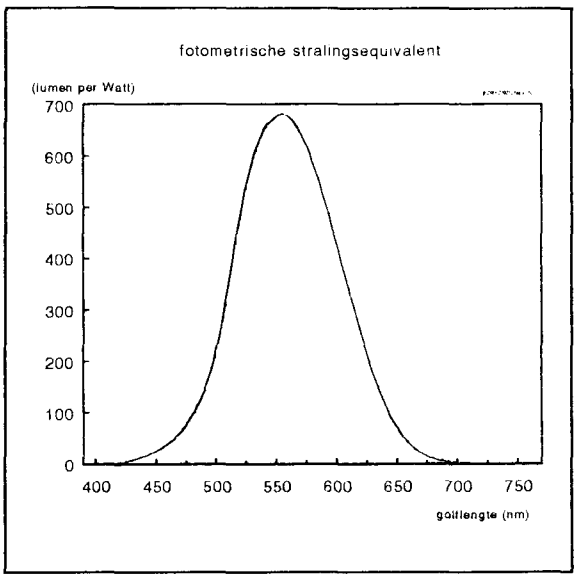
Door straling te beschouwen als golfverschijnsel kunnen niet alle eigenschappen van straling worden verklaard. Stralingsenergie komt niet in willekeurige hoeveelheden voor, maar in veelvouden van een bepaalde hoeveelheid (een foton). Het verband tussen stralingsenergie (J) van zo'n enkel deeltje en zijn golflengte wordt gegeven door de uitdrukking $E_{\lambda}=h*c/\lambda$. (Waarin c gelijk is aan de lichtsnelheid ($m.s^{-1}$); h een constante ($6{,}626*10^{-34}$ J.s) en λ de golflengte (m)). De energieinhoud van een foton is dus omgekeerd evenredig aan zijn golflengte; hoe korter de golflengte, hoe groter de energieinhoud (Afbeelding 2). De energieinhoud van een 400-nm foton is bijvoorbeeld 1,75 maal groter dan die van een 700-nm foton. Fotonen met een lange golflengte, zoals in radio en televisiestraling (golflengte 0,01-100 m) hebben weinig energie, fotonen met een korte golflengte zoals in Röntgenstraling (golflengte 10^{-11} m) hebben zoveel energie dat ze chemische verbindingen kunnen verbreken.

Een fundamenteel principe van absorptie van straling, vastgelegd in de Stark-Einstein wet, is dat een molecule slechts één foton per keer kan absorberen waarbij één elektron in een hogere energietoestand wordt gebracht. De verschillende chemische reacties die verlopen door de absorptie van fotonen, verlopen alleen wanneer de geabsorbeerde fotonen afkomstig zijn uit een, voor een bepaalde reactie karakteristiek, (beperkt) golflengtegebied. Bepaling van de totale hoeveelheid stralingsenergie, zonder informatie over het stralingsspectrum, zegt niets over het aantal fotonen of over de energie van de afzonderlijke fotonen en is daarom niet de juiste methode om straling die een rol speelt bij bepaalde biochemische processen, zoals fotosynthese, te karakteriseren.

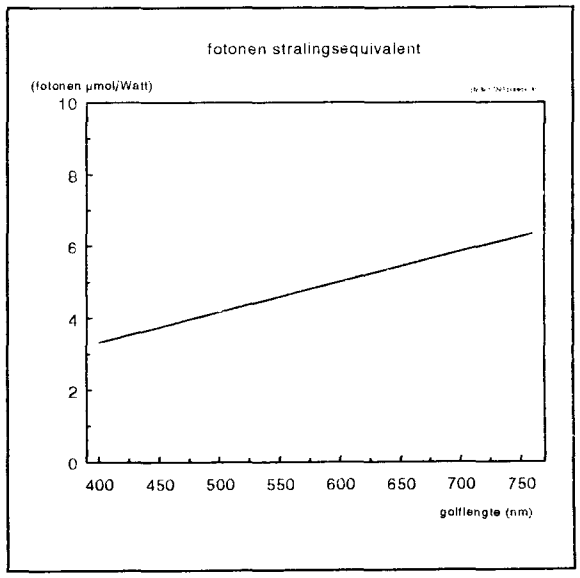
2.1 Zichtbare straling

Licht is gedefinieerd als de straling die met het menselijk oog kan worden waargenomen. Het waarnemingsvermogen van het menselijk oog is beperkt tot het golflengtegebied van ongeveer 370 tot 780 nm. De ooggevoeligheid is afhankelijk van de golflengte; maximaal bij 555 nm en heel laag buiten het golflengtegebied van 400-700 nm. De visuele indruk van straling wordt daarom bepaald door zowel de golflengte (nm) als de sterkte van de straling (W/m^{-2} of fotonen $s^{-1}m^{-2}$).

Op grond van de gemiddelde ooggevoeligheid van een groot aantal mensen is bij internationale afspraak de gevoeligheid van het gemiddeld normale oog vastgesteld. Bij het meten van de lichtsterkte in lumen m^{-2} (lux) wordt rekening gehouden met de ooggevoeligheid door het stralingsspectrum tussen 370 en 780 nm te relateren aan de gevoeligheidskromme van het gemiddeld normale oog (Afbeelding 1). De eenheid lux is relevant bij het kwantificeren van de hoeveelheid (kijk)licht die voor mensen aanwezig is, maar heeft geen fysiologische betekenis voor planten. Helaas wordt lux in de Nederlandse glastuinbouw veel gebruikt om de hoeveelheid groeilicht weer te geven. Dit levert, zeker nu steeds meer gebruik gemaakt wordt van assimilatiebelichting, problemen op bij de vergelijking van resultaten van lichtonderzoek met planten. Door gebruik van lux wordt de kans op verkeerde conclusies en afwijkende resultaten vergroot, vooral wanneer verschillende lichtbronnen met elkaar worden vergeleken. Een overzicht van omrekeningsfactoren tussen verschillende meeteenheden voor straling is opgenomen als bijlage 1. Een luxmeter is bij onderzoek aan planten alleen bruikbaar om variaties van lichtsterkte bij gelijkblijvende lichtkwaliteit te registreren.



Afbeelding 1; Het fotometrisch stralingsequivalent; de hoeveelheid licht die wordt geleverd door straling met bepaalde energie (Watt) is afhankelijk van de golflengte van de straling.



Afbeelding 2; Het fotonen stralingsequivalent; het aantal fotonen per Watt straling neemt toe met de golflengte.

2.2 Straling voor fotosynthese

Door de fotosynthese is een plant in staat stralingsenergie op te vangen en om te zetten in chemische energie die kan worden gebruikt bij de synthese van componenten, nodig voor de opbouw van de plant. De fotosynthese wordt aangedreven door de energie van door fotosynthesepigmenten (chlorofyl en carotenoïden) geabsorbeerde fotonen uit het golflengtegebied tussen 400 en 730 nm.

De mate van absorptie door een gewas is, in het gebied tussen 400 en 700 nm, vrijwel onafhankelijk van de golflengte. Fotonen uit het 'geel-groene' golflengtegebied worden door fotosynthesepigmenten

minder goed geabsorbeerd dan andere fotonen uit het golflengtegebied tussen 400-730 nm, maar in een blad en zeker in een goed ontwikkeld gewas is het uiteindelijke verschil in absorptie erg klein. Door binding van de pigmenten aan de membraansystemen van de chloroplasten wordt het absorptiespectrum ten opzichte van geëxtraheerde fotosynthesepigmenten verbeterd. Waarschijnlijk wordt door interne reflecties (in het blad) van niet geabsorbeerd licht, waarbij iedere keer een deel van die straling alsnog wordt geabsorbeerd, een groot deel van de straling toch opgenomen. Dat zou kunnen verklaren waarom het effect van fotonen uit het gebied tussen 400 en 700 nm op de bladfotosynthese bijna (slechts iets minder in het geel-groene gebied) onafhankelijk is van de golflengte.

Wanneer met monochromatisch licht (licht van één bepaalde golflengte) een fotosyntheseactiespectrum (het effect van verschillende golflengtes op de fotosynthesesnelheid) wordt gemaakt blijkt dat de fotosyntheseëfficiëntie sterk daalt wanneer de golflengte boven 685 nm uitkomt, boven 700 nm vindt met monochromatisch licht vrijwel geen fotosynthese meer plaats (McCree, 1972). Door combinatie van straling met een golflengte uit het gebied tussen 400 en 690 nm met een golflengte uit het gebied van 690-730 nm is fotosynthese mogelijk met straling tot een golflengte van ongeveer 730 nm (Lawlor, 1987; Myers, 1971). Dit is bekend als het Emerson-effect en wordt verklaard doordat voor de lichtreactie twee fotosystemen moeten samenwerken. Slechts één fotosysteem absorbeert straling met een golflengte van 400 tot 730 nm, het tweede fotosysteem absorbeert straling met een golflengte van 400 tot 690 nm. Voor maximale fotosynthese moeten beide fotosystemen functioneren. Kwantitatieve informatie over de relatieve bijdrage van straling met een golflengte van meer dan 700 nm aan de fotosynthese ontbreekt. Op dit moment wordt bij de bepaling van de hoeveelheid fotosynthetisch actieve straling (nog) geen rekening gehouden met golflengtes boven 700 nm. De hoeveelheid, voor de fotosynthese bruikbare, straling wordt op dit moment gemeten tussen 400 en 700 nm.

Omdat fotochemische reacties voor de fotosynthese meer worden bepaald door het aantal geabsorbeerde fotonen uit het golflengtegebied van 400-700 nm dan door de gezamenlijke energieinhoud van deze fotonen is het aantal fotonen uit dit golflengtegebied dat per tijdseenheid op een bepaalde oppervlakte valt de beste maat, voor het momentane niveau van fotosynthetisch actieve straling (**PPF**=Photosynthetic Photon Flux). De som over een bepaalde periode (bijv. dag of teelt), heet **PAP** (Photosynthetically active photons $mol.m^{-2}$; Tibbits et al, 1992). Het rendement van een assimilatielamp zou het best uitgedrukt worden als PPF per Watt opgenomen vermogen.

Een andere maat voor groeilicht is de energieinhoud van straling uit het golflengtegebied van 400-700 nm (**PAR**=Photosynthetically Active Radiation; Watt m^{-2}). Vergeleken met PPF is PAR een minder goede maat voor de hoeveelheid straling voor fotosynthese omdat, geen rekening wordt gehouden met de spectrale samenstelling van de straling.

2.3 Straling als stuurlicht

Straling uit het golflengtegebied tussen 300 en 800 nm wordt door een plant ook gebruikt om informatie te verzamelen over zijn omgeving. Naar aanleiding van deze informatie kan een plant zijn groei en ontwikkeling aan de omgeving aanpassen. Licht stuurt op deze manier de ontwikkeling van een plant. De hoeveelheid licht die nodig is om bepaalde 'stuurlicht' effecten (soms al bij 0,01 µmol) op te roepen is echter veel kleiner dan de hoeveelheid die nodig is om de fotosynthese (PPF vanaf ongeveer 10 µmol) goed te laten verlopen. Omdat een plant voor het 'kijken' naar straling over verschillende pigmenten beschikt met ieder hun eigen absorptiespectrum, met in sommige gevallen, een onderlinge interactie, is het geven van de spectrale fotonenverdeling de beste manier om stuurlicht te karakteriseren.

3 OMZETTEN VAN STRALINGSENERGIE IN CHEMISCHE-ENERGIE.

Planten beschikken over fotosynthesepigmenten waarmee stralingsenergie kan worden opgevangen en omgezet in chemische-energie. Deze pigmenten zijn bij groene planten ingebouwd in chloroplasten, speciale structuren, met een intern membraansysteem waarin zich de fotosynthesepigmenten bevinden. De absorptiespectra van de pigmenten en de speciale bouw van de chloroplasten en het blad zorgen ervoor dat lichtenergie uit het golflengtegebied tussen 400 en 700 nm kan worden opgevangen, om te worden omgezet en vastgelegd als chemische energie.

De energieconversie is relatief inefficiënt, gemiddeld slechts enkele procenten van de op een blad vallende PAR wordt in organische stof vastgelegd. Voor het vastleggen en reduceren van één molecule CO_2 zijn theoretisch minimaal acht fotonen nodig (Hall, Rao 1989; Salisbury, Ross 1992 Hst 10-12; Lawlor, 1987), omgerekend een maximale efficiëntie (rood licht) van ongeveer 30%. De netto fotosyntheseëfficiëntie zal deze waarde nooit kunnen bereiken omdat voor de groei en instandhouding van al bestaande en nieuwe cellen ook energie nodig is. Bovendien wordt niet alle straling geabsorbeerd en in de fotosynthese gebruikt. Een gedeelte van de opgevangen lichtenergie wordt gebruikt voor andere (energievragende) processen dan de fixatie van CO_2. Onder, voor het fotonenrendement, optimale omstandigheden zal de fotonenbehoefte tussen de 12 en de 20 fotonen per gefixeerde CO_2 liggen, een efficiëntie van ongeveer 15-20% (Elinger, Pearcy 1984; Osborne, Garrett 1983, Salisbury en Ross, 1992). Deze waarden worden echter alleen bij lage lichtniveaus en daardoor lage groeisnelheden, bereikt. Bij toenemende lichtsterkte neem de efficiëntie af omdat dan andere factoren zoals temperatuur, CO_2, nutriënten- en watertoevoer beperkend worden.

De, kwantitatief, belangrijkste fotosynthesepigmenten zijn de groene pigmenten chlorofyl-a en chlorofyl-b. Daarnaast komen in planten meestal nog één of meer carotenoïden (geel tot oranje) voor. Deze absorberen straling in gebieden waarin chlorofyl nauwelijks absorbeert en dragen die energie over op chlorofyl-a. Carotenoïden hebben naast een functie bij het opvangen van lichtenergie een beschermende functie tegen oxydatie van chlorofyl bij hoge lichtniveaus.

De fotosynthese begint met absorptie van lichtenergie, in de vorm van een foton, door een pigment. Hierdoor komt het pigment, mits de energieinhoud van het foton binnen bepaalde grenzen valt, in een aangeslagen toestand, waarbij een elektron zich in een baan met een hoger energieniveau bevindt. Chlorofyl en andere pigmenten blijven slechts korte tijd in aangeslagen toestand. Wanneer het aangeslagen elektron terugvalt naar het oude energieniveau komt de aanslagenergie weer vrij. Deze energie kan geheel of gedeeltelijk vrijkomen als warmte of als straling (fluorescentie). In een blad komt weinig fluorescentie voor omdat de vrijkomende energie wordt gebruikt voor het aanslaan van een ander pigmentmolecule of voor fotosynthese. Chlorofyl-a is als enige pigment direct betrokken bij de fotoreacties. De andere pigmenten dienen als antennepigmenten die de opgevangen stralingsenergie doorgeven aan chlorofyl-a. Door fotosynthese wordt de stralingsenergie uiteindelijk chemisch vastgelegd.

Moleculen die bij het vastleggen van energie voor de fotosynthese een belangrijke rol spelen zijn ATP en $NADPH_2$; energierijke dragermoleculen die op hun beurt energie weer kunnen doorgeven. Na de absorptie van stralingsenergie wordt in de lichtreactie ATP en $NADPH_2$ gevormd, waarbij tegelijkertijd door splitsing van water (H_2O) zuurstof (O_2) vrijkomt. Het proces van lichtabsorptie tot en met de vorming van ATP, $NADPH_2$ en O_2, wordt de fotochemische of de **lichtreactie** genoemd. Bij de eropvolgende niet fotochemische **donkerreactie** wordt CO_2 met behulp van ATP en $NADPH_2$ gereduceerd en gebruikt voor de vorming van energierijke chemische verbindingen (koolhydraten).

De donkerreactie, die via enzymen verloopt, verloopt langzamer dan de lichtreactie, waardoor de fotosynthesecapaciteit door de snelheid van de donkerreactie wordt bepaald (Hall, Rao 1989). De snelheid van de lichtreactie is bovendien vrijwel onafhankelijk van de temperatuur terwijl de donkerreactie, karakteristiek voor enzymreacties, juist sterk afhankelijk is van temperatuur.

De **bladfotosynthesecapaciteit** (de fotosynthesesnelheid bij lichtverzadigde fotosynthese, atmosferische CO_2- en O_2-concentratie, optimum temperatuur en hoge luchtvochtigheid), kan per plantesoort enorm verschillen. Waarden variëren van 1 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ bij bepaalde vetplanten tot 50 µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ bij maïs. Deze verschillen worden deels veroorzaakt door variatie in lichtsterkte, temperatuur en de beschikbaarheid van water, maar zelfs bij optimale omstandigheden bestaan tussen soorten zeer grote verschillen. De hoogste fotosynthesecapaciteit komt voor bij planten die van nature voorkomen in voedingsrijke gebieden met een goede (en regelmatige) watervoorziening en hoge lichtniveaus.

3.1 De reductie en fixatie van CO_2

De reductie van CO_2 tijdens de donkerreactie verloopt voor alle planten op dezelfde manier. CO_2 wordt eerst gebonden aan ribulose-1,5-bisfosfaat (RuBP), een C_5-verbinding die aan beide uiteinden is gefosforyleerd. Het enzym dat verantwoordelijk is voor CO_2-binding aan RuBP is ribulose-bisfosfaatcarboxilase (Rubisco). Dit enzym komt in relatief grote hoeveelheden voor, soms bestaat 25% van al het bladeiwit uit Rubisco. Bij iedere reactie tussen een molecule CO_2 en Rubisco ontstaat een instabiele C_6-verbinding die vrijwel direct uiteenvalt in twee moleculen 3-fosfo-glyceraat (PGA, een C_3 carbonzuur) en één molecule H_2O. PGA is het eerste stabiele produkt van de fotosynthetische CO_2-assimilatie. In de Calvincyclus wordt PGA verder verwerkt tot triosefosfaat, een belangrijke bouwsteen voor een groot aantal verbindingen, waaronder onder andere Rubisco, waaruit een plant is opgebouwd. De energie die voor de bovenbeschreven reacties nodig is wordt geleverd door ATP en $NADPH_2$.

Rubisco kataliseert niet alleen de binding van CO_2 aan RuBP maar ook de binding van O_2 **(oxydatie)** aan RuBP. Deze **fotorespiratie** kost, net zoals bij de binding van CO_2 aan RuBP, energie, maar leidt tot het verlies van al gefixeerd CO_2. Bij reactie van O_2 met RuBP functioneert Rubisco als ribulose-1,5-bisfosfaatoxygenase, waarbij RuBP wordt geoxideerd tot één fosfoglycolaat en één PGA. Uit fosfoglycolaat ontstaat glycolaat (een gefosforyleerd C_2-carbonzuur). Twee moleculen glycolaat worden verder verwerkt tot één molecule PGA waarbij één molecule CO_2 vrijkomt. PGA wordt in de Calvincyclus weer verwerkt tot triosefosfaat. De verwerking van glycolaat kost extra energie en bovendien komt CO_2 vrij. In vergelijking met de carboxilatie van RuBP ontstaan bij de oxydatie van twee moleculen RuBP slechts drie moleculen PGA en kost de reactie een ATP extra.

De voorkeur van Rubisco voor CO_2 is veel groter dan voor O_2. De reactie met O_2 treedt alleen op onder omstandigheden waarbij de O_2/CO_2-verhouding hoog is. De mate van fotorespiratie is dan ook afhankelijk van de temperatuur, de hoeveelheid licht en de O_2/CO_2-verhouding van de lucht. Verhoging van een van deze factoren veroorzaakt een directe stijging van de interne O_2/CO_2-verhouding in een blad waardoor de binding van O_2 door Rubisco aan RuBP wordt gestimuleerd.

Hoewel door fotorespiratie het netto rendement van de fotosynthese en daardoor ook de groeisnelheid afneemt, is het goed mogelijk dat de fotorespiratie fotodestructie van fotosynthesepigmenten voorkomt door het overschot (bij tijdelijk CO_2-gebrek) aan ATP en $NADPH_2$ en O_2, ontstaan bij hoge lichtniveaus, te verwijderen.

Fotorespiratie vindt net zoals fotosynthese alleen plaats in het licht. Ten eerste omdat de vorming van RuBP vooral in het licht plaatsvindt, maar ook omdat door de fotosynthese zelf O_2 wordt geproduceerd waardoor in licht de O_2-concentratie in een blad hoger is dan tijdens de donkerperiode. Bovendien wordt Rubisco geactiveerd door licht en is het niet actief in het donker zodat het zonder licht CO_2 en O_2 ook niet binden kan. Tussen verschillende plantensoorten bestaan grote verschillen in fotorespiratie; bij sommige soorten, met een inefficiënte fotosynthese, kan de fotorespiratie 50% van de netto fotosynthese bedragen (Hall, Rao, 1989) en gaat een aanzienlijk gedeelte van de opgevangen stralingsenergie verloren aan fotorespiratie.

Het is niet bekend of de normale onderhouds- en groeiademhaling (respiratie) tijdens de fotosynthese doorgaat en ook niet of de ademhalingssnelheid afhankelijk is van de fotosynthesesnelheid of fotorespiratie. Tot nu toe is geen bewijs gevonden van het wel of niet doorgaan of afnemen van de donkerademhaling tijdens de fotosynthese, er zijn echter meerdere punten in de glycolyse, citroenzuurcyclus en het elektronentransport waar intermediairen van de lichtreactie en de fotosynthetische CO_2-reductie, de mitochondriële activiteit zouden kunnen remmen. Sommige bij de fotosynthetische assimilatie betrokken intermediairen spelen ook een rol bij de dissimilatie.

Hoewel de uiteindelijke reductie van CO_2 tot triosefosfaat bij alle planten op dezelfde manier verloopt zijn, op grond van de manier waarop CO_2 uit de omringende lucht wordt opgenomen, drie verschillende metabolismen te onderscheiden: het C_3-metabolisme, het C_4-metabolisme en het CAM-metabolisme. C_4- en CAM-planten beschikken over mechanismen die de efficiëntie van het watergebruik verhogen en het verlies van CO_2 door fotorespiratie verhinderen.

3.1.1 C_3-metabolisme

C_3-planten komen van nature vooral voor in de gematigde klimaatzones. De meeste glastuinbouwgewassen horen bij deze groep. CO_2 dat door de, tijdens de lichtperiode geopende, huidmondjes binnenkomt wordt direct door Rubisco aan RuBP gebonden. De inwendige CO_2-concentratie staat dan ook in direct verband met de CO_2-concentratie in de buitenlucht. Fotorespiratie is een van de kenmerken van C_3-planten. Deze planten reageren daarom ook sterker op een veranderde CO_2/O_2-verhouding in de buitenlucht dan planten met een C_4- en CAM-metabolisme. Waarschijnlijk is fotorespiratie voor C_3-planten een van de belangrijkste beperkende factoren van de fotosynthesecapaciteit. Verhoging van de temperatuur, lichtsterkte en verlaging van de CO_2/O_2-verhouding geeft bij C_3-planten een duidelijke toename van de fotorespiratiesnelheid.

Verlaging van de hoeveelheid O_2 of verhoging van de hoeveelheid CO_2 in de lucht kan de competitieve binding van O_2 aan Rubisco verminderen. Bij een zuurstofgehalte van minder dan 2% is bij C_3-planten het CO_2-compensatiepunt (de CO_2-concentratie waarbij geen CO_2 meer wordt gefixeerd) vrijwel 0 en de fotorespiratie verwaarloosbaar. Onder normale omstandigheden is het CO_2-compensatiepunt voor C_3-planten ongeveer 50-70 cm^3/m^3. Verhoging van de CO_2 concentratie tot 1000 cm^3/m^3 leidt tot een verhoging van de fotosynthesecapaciteit. Hogere concentraties leveren alleen op korte termijn een positief effect, maar op langere termijn kan schade ontstaan. Een verhoogde assimilatie van CO_2 door verhoging van de CO_2-concentratie in de lucht is dus niet alleen toe te schrijven aan een vermindering van een eventueel CO_2-tekort maar ook aan een verminderde fotorespiratie. Dat betekent ook dat het positieve effect van een verhoging van de CO_2-concentratie groter wordt bij hogere lichtniveaus. Bij die lichtniveaus moet in een normale kas meestal worden gelucht om de temperatuur binnen bepaalde grenzen te houden. In zo'n situatie wordt het handhaven van een hoge CO_2-concentratie een stuk moeilijker en duurder.

Omdat door fotorespiratie CO_2 verloren gaat moeten de huidmondjes langer openstaan voor de opname van een bepaalde hoeveelheid CO_2 dan wanneer fotorespiratie niet zou voorkomen. Door de extra verdamping van water is de waterbehoefte van C_3-planten relatief hoog. In het water dat door de wortels uit de omgeving van de planten wordt aangezogen zijn verschillende zouten (o.a. voedingsstoffen) opgelost, die zich rond de wortels kunnen ophopen als de opname van die zouten door de wortels (relatief) lager is dan de opname het water. Dit laatste verklaart misschien waarom de gevoeligheid van C_3-planten voor zout in de bodem hoger is dan bij C_4- en CAM-planten. Aan de andere kant kan beperking van de verdamping leiden tot een tekort aan bepaalde voedingsstoffen omdat door beperking van de verdamping ook de toevoer van water (met daarin voedingsstoffen) naar de wortels wordt verminderd.

3.1.2 C_4-metabolisme

C_4-planten zijn van nature afkomstig uit gebieden met sterk wisselende natte en droge perioden met overdag relatief hoge temperaturen en lichtniveaus. Dankzij een speciale bladanatomie, de 'krans-anatomie', en twee verschillende chloroplasttypen komt fotorespiratie bij C_4-planten nauwelijks voor en is het waterverbruik per kg geproduceerde drogestof lager dan bij C_3-planten.

De twee verschillende chloroplasttypen komen elk in verschillende celgroepen voor. CO_2 dat door de tijdens de lichtperiode geopende huidmondjes naar binnen komt wordt, samen met de CO_2 afkomstig van de ademhaling, in de chloroplasten van de mesofylcellen, door Fosfoenolpyruvaat(PEP)-carboxylase opgevangen. Dit enzym komt alleen in de mesofylcellen voor en koppelt CO_2 aan PEP. PEP-carboxylase heeft een zeer hoge affiniteit voor CO_2 en oxigenatie, zoals bij Rubisco, komt vrijwel niet voor. Door carboxilatie van PEP ontstaat oxaalacetaat dat wordt gebruikt voor de vorming van malaat of asparataat. Deze C_4-carbonzuren worden uit de mesofylcellen getransporteerd naar de vaatbundelschedecellen waar CO_2 weer wordt vrijgemaakt. Het in de chloroplasten van de vaatbundelschedecellen geconcentreerde Rubisco kan vervolgens CO_2 fixeren, zonder interferentie met O_2 uit de buitenlucht. De mesofylcellen vormen op deze manier een buffer tussen de atmosfeer en de vaatbundelschedecellen. Bij een intacte plant ontvangen de vaatbundelschedecellen uitsluitend CO_2 door de decarboxilatie van de C_4-carbonzuren uit het mesofyl waarbij de CO_2-concentratie vaak (aanzienlijk) hoger is dan die van de buitenlucht. Door die hoge CO_2-concentratie krijgt O_2 geen kans om met Rubisco te reageren. De fotosynthesesnelheid van C_4-planten is daarom ook veel minder gevoelig voor veranderingen van de CO_2-concentratie dan de fotosynthesesnelheid van C_3-planten. Verhoging van de CO_2-concentratie in de lucht boven 400 cm^3/m^3, heeft bij C_4-planten vrijwel geen invloed op de fotosynthesesnelheid.

Voor het verloop van het C_4-metabolisme met de daaraan gekoppelde Calvincyclus zijn, in vergelijking met het C_3 metabolisme, voor iedere gefixeerde CO_2 twee extra ATP nodig. Deze worden gebruikt voor de aanmaak van PEP. Ondanks het hogere ATP verbruik door het C_4-metabolisme, is de fotosynthesesnelheid en capaciteit van C_4-planten hoger dan die van C_3-planten wanneer beide typen worden blootgesteld aan een hoog lichtniveau en hoge temperatuur bij normale CO_2-concentraties. Daartegenover staat dat C_3-planten bij lagere temperatuur en lichtsterkte minstens even efficiënt kunnen zijn als C_4-planten (Salisbury en Ross, 1992).

3.1.3 CAM-metabolisme

Veel vetplanten die van nature voorkomen in een droge omgeving met hoge dag- en lage nachttemperaturen nemen CO_2 op tijdens de nacht en houden gedurende de dag de huidmondjes gesloten, waardoor weinig water verloren gaat. Dit verschijnsel is vooral bij Crassulaceaen onderzocht en wordt (in het Engels) aangeduid met: Crassulaceaen acid metabolism (CAM). Dit metabolisme komt bijvoorbeeld voor bij sommige planten van de families Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Crassulaceae, Euphorbaceae, Liliaceae en Orchidaceae. Bij C_4-planten is de CO_2-binding door vorming van C_4-metabolieten ruimtelijk gescheiden van de decarboxilatie van PEP en de assimilatie van het daarbij weer vrijkomende CO_2 maar verloopt wel tegelijkertijd. Bij CAM-planten gebeurt dit in dezelfde cellen maar op verschillende tijdstippen. Net zoals bij C_4-planten wordt bij CAM-planten CO_2 gefixeerd door binding aan PEP door PEP-carboxylase waarbij malaat wordt gevormd. Het gevormde malaat wordt getransporteerd naar en opgeslagen in vacuoles. Overdag (bij hoge temperatuur en gesloten huidmondjes) treedt malaat (passief) weer uit de vacuoles, wordt CO_2 vrijgemaakt en fotosynthetisch geassimileerd met behulp van Rubisco en de Calvincyclus.

Het vermogen malaat te accumuleren is afhankelijk van het geopend zijn van de huidmondjes, maar ook van de temperatuur en de aanwezigheid van cellen om dit op te slaan. Bij relatief lage temperaturen (15°C) wordt meer malaat gevormd dan bij hogere (25°C) temperatuur. In jonge zich ontwikkelende bladeren zijn de vacuoles vaak nog niet goed ontwikkeld en wordt CO_2 vaak direct volgens het C_3-

metabolisme gebonden en verwerkt. CAM hoeft niet altijd op te treden, sommige planten vertonen onder normale omstandigheden geen CAM maar dit mechanisme kan worden geïnduceerd door bijvoorbeeld 'waterstress', 'zoutstress' of temperatuur, maar ook door de lengte van de lichtperiode. *Kalanchoë blosfeldiana* heeft bijvoorbeeld onder korte-dagcondities een CAM-type assimilatie, terwijl deze plant onder langedagcondities assimileert volgens het C_3-metabolisme. Planten met een CAM-metabolisme worden gekenmerkt door een sterkte dag/nachtwisseling in het gehalte organische zuren en een zeer beperkt watergebruik door het omgekeerde openings- en sluitingsritme van huidmondjes. CAM maakt fotosynthese mogelijk bij een minimum aan waterverlies maar het is van de genoemde mechanismen het mechanisme met de laagste fotosyntheseëfficiëntie.

3.2 Effect van interne en externe factoren op de fotosynthese

De fotosynthesecapaciteit van een plant wordt beperkt door aanpassingen van een plantesoort aan zijn (natuurlijke) omgeving. De fotosyntheseëfficiëntie is het resultaat van een aantal aanpassingen die een plant heeft ondergaan (vaak ten koste van de fotosynthesecapaciteit) om zich te beschermen tegen factoren (droogte, extreme temperaturen, lage CO_2-concentratie) die zonder die aanpassing de groei voor een plant onmogelijk zouden maken. De uiteindelijke groei en produktie wordt bepaald door de manier waarop de fotosynthese-energie wordt verdeeld en gebruikt. Factoren die niet direct van invloed zijn op de fotosynthese zijn door hun invloed op de assimilatenverdeling en gewasontwikkeling toch bepalend voor de groei en produktie.

Licht

De fotosynthese wordt primair bepaald door de beschikbare hoeveelheid straling. Hoe hoger de hoeveelheid licht, hoe hoger de fotosynthese. Wanneer het donker is produceert een plant CO_2 omdat voor de groei en instandhouding energie nodig is die wordt vrijgemaakt door de verbranding van suikers (respiratie). In volledig donker vindt dan ook (CAM-planten uitgezonderd) geen CO_2-fixatie plaats. Bij toenemende lichtsterkte is op een gegeven moment de CO_2-produktie door respiratie in evenwicht met de CO_2-fixatie; het **lichtcompensatiepunt**. Wanneer de lichtsterkte boven het lichtcompensatiepunt uitkomt stijgt de fotosynthese-snelheid, gemeten als de CO_2-opname, eerst lineair en proportioneel met de lichtsterkte. Bij hogere lichtsterktes zal de fotosynthesesnelheid steeds minder sterk stijgen, totdat een verhoging van de hoeveelheid licht geen verhoging meer geeft, in die situatie is sprake van **lichtverzadiging** van de fotosynthese. Zowel het lichtverzadigingspunt als het lichtcompensatiepunt van de fotosynthese is afhankelijk van temperatuur, luchtvochtigheid, CO_2-gehalte van de lucht, water- en nutriëntentoevoer en natuurlijk van de plantesoort en het gewasstadium. Het lichtverzadigingspunt is bovendien afhankelijk van de hoeveelheid licht die tijdens de voorafgaande periode is ontvangen. Bij sommige gewassen, zoals maïs, maar bijvoorbeeld ook sommige rozecultivars is zelfs bij de hoogst mogelijke natuurlijke hoeveelheid licht nauwelijks sprake van een lichtverzadigde gewasfotosynthese zolang andere klimaatfactoren optimaal worden gehouden.

Planten die zijn aangepast aan lage lichtniveaus blijken vaak efficiënter bij die lichtniveaus dan planten die aan hoge niveaus zijn aangepast (en vice versa). Bladeren van schaduwminnende soorten en bladeren van schaduwmijdende soorten hebben duidelijk verschillende morfologie. Wanneer bladeren van schaduwmijdende soorten uitgroeien in de schaduw van andere bladeren ontstaan morfologische aanpassingen die erg lijken op die van schaduwminnende soorten. Deze 'schaduwbladeren' zijn groter en dunner dan de bladeren die zich hebben ontwikkeld in direct zonlicht. Zonnebladeren bezitten een sterker ontwikkeld pallisadenparenchym en een dichtere pakking van mesofylcellen dan schaduwbladeren. De 'zonnebladeren' zijn dikker door langere palissadeparenchymcellen en soms zelfs door extra cellagen. Schaduwbladeren investeren meer energie in de produktie van fotosynthese-

pigmenten en verhogen op die manier de absorptieëfficiëntie. Zonnebladeren beschikken daartegenover weer over meer enzymen waarvan Rubisco het grootste deel uitmaakt. Hierdoor wordt waarschijnlijk de fotosynthesecapaciteit verhoogd. Tussen 'zonne- en schaduwbladeren' van dezelfde soort kunnen verschillen in fotosynthesecapaciteit van een factor 5 voorkomen (Salisbury, Ross, 1992).

Volgroeide bladeren zijn gedeeltelijk in staat zich aan veranderde lichtomstandigheden aan te passen. Het aanpassingsvermogen van een plant wordt waarschijnlijk voor een belangrijk deel bepaald door de ontwikkelingssnelheid van nieuwe bladeren.

Temperatuur

Wanneer weinig licht beschikbaar is wordt de fotosynthesesnelheid volledig bepaald door de beschikbare hoeveelheid licht. Zolang de hoeveelheid licht beperkend is heeft de temperatuur relatief weinig invloed op de fotosynthese. Bij hogere lichtniveaus is de fotosynthesesnelheid echter wel temperatuurafhankelijk en spelen andere factoren (bijvoorbeeld reactiesnelheid enzymen) een rol dan alleen de absorptie van fotonen. De optimum temperatuur bij een bepaalde lichtsterkte is sterk afhankelijk van de plantesoort. Op enkele uitzonderingen na hebben C_4-planten een hoger temperatuuroptimum voor de fotosynthese dan C_3-planten. Dit verschil komt waarschijnlijk door de invloed van de temperatuur op de fotorespiratie. De temperatuur heeft relatief weinig invloed op de snelheid van de lichtreactie en de diffusiesnelheid van CO_2, maar wel op fixatie van CO_2 en op de verwerking ervan. Temperatuurverhoging geeft daarom binnen zekere grenzen een verhoging van de fotosynthesesnelheid. Het verlies van CO_2 door respiratie en fotorespiratie neemt onder invloed van stijgende temperatuur echter ook toe. Het positieve effect van temperatuurverhoging op de fotosynthesesnelheid is daarom het sterkst bij C_4-planten.

Water

De beschikbaarheid van water is (vooral bij C_3-planten), na de beschikbare hoeveelheid licht, waarschijnlijk de meest voorkomende fotosynthese-beperkende factor. Beperking van de watertoevoer naar de groeiende plantedelen, door bijvoorbeeld te sterke verdamping zal de celstrekking verminderen en daarmee ook de groei. Bij toenemende waterstress zullen de huidmondjes gaan sluiten en wordt de CO_2-opname geremd. Water beperkt in zo'n geval de fotosynthese door zowel beperking van de CO_2-opname als de bladstrekking.

Water is het medium waarin alle biochemische reacties binnen een plant verlopen. Ook CO_2 moet eerst in water oplossen voordat de fotosynthesereacties kunnen verlopen. Wanneer het water van een plant in direct contact zou staan met de buitenlucht, zou door verdamping meer water worden verloren dan door de wortels kan worden aangevuld. Op de langere termijn zal geen enkele plant zo'n situatie overleven. Alle planten zijn dan ook, in meer of minder mate, beschermd tegen waterverlies. De mate van bescherming is sterk soortsafhankelijk; hoog bij soorten die van nature in droge gebieden voorkomen, lager bij soorten die van nature in een vochtige omgeving groeien. Gasuitwisseling met de omgeving verloopt voornamelijk via de huidmondjes. De openingstoestand daarvan bepaalt de snelheid van gasuitwisseling (H_2O, O_2 en CO_2). Bij gesloten huidmondjes is het verlies van water door verdamping, maar ook de uitwisselingssnelheid van CO_2 en O_2 erg laag. De openingstoestand van de huidmondjes staat onder invloed van verschillende interne en externe factoren die er samen voor zorgen dat fotosynthese mogelijk is zonder dat de waterhuishouding te veel wordt verstoord.

Een beperkte watervoorziening heeft direct effect op de fotosynthese via het sluiten van de huidmondjes, anderzijds bestaan aanwijzingen dat verlaging van het watergehalte ook een direct negatief effect op de fotosynthese heeft (Lawlor, 1987). Canadees onderzoek met rozen heeft laten zien dat een constante (≈75-80%) relatieve vochtigheid gedurende de zomer produktie, taklengte en gewicht en bladoppervlakte kan verhogen. Gedurende de wintermaanden wordt de produktie vooral door het

lichtniveau bepaald (Anonymus, 1992). Een verhoogde luchtvochtigheid verhoogde de RGR bij komkommer. Bij een luchtvochtigheid tussen 55-75% werd dit veroorzaakt door toename van de geleidbaarheid van de huidmondjes, bij een luchtvochtigheid tussen 75 en 95% nam de specifieke en de totale bladoppervlakte toe (Van de Sanden, Veen, 1992).

In het water dat door de wortels uit de omgeving wordt aangetrokken zijn ook de voedingsstoffen opgelost die nodig zijn voor de opbouw en het functioneren van een plant. De wortels van een plant zijn in staat de in het bodemwater opgeloste voedingsstoffen op te nemen. Wanneer de verdamping van een plant wordt beperkt neemt de toevoersnelheid van voedingsstoffen naar de wortels van die plant echter ook af. Een sterk verminderde verdamping kan op die manier leiden tot tekort aan voedingsstoffen in de directe omgeving van de wortels, waardoor de groei van de plant als geheel ook vermindert.

$\underline{CO_2}$

De CO_2-concentratie heeft grote invloed op de fotorespiratie van glastuinbouwgewassen (omdat dit vrijwel allemaal C_3-planten zijn), terwijl de invloed op de gewone respiratie (=ademhaling voor groei, onderhoud, ionenopname ect.) veel kleiner is. De fotorespiratie is direct gekoppeld aan de fotosynthese, hoge niveaus van fotosynthese gaan samen met hoge niveaus van fotorespiratie. Remming van de fotosynthese met chemische middelen (zoals DCMU) remt ook de fotorespiratie.

In het gebied waar lichtabsorptie de fotosynthese beperkt, heeft verandering van de CO_2-concentratie weinig effect op de fotosynthese. Bij hogere lichtniveaus staat, vooral bij C_3-planten de fotosynthesesnelheid duidelijk onder invloed van de CO_2-concentratie.

Verhoging van de CO_2-concentratie boven de normale atmosferische waarden heeft vrijwel geen effect op de fotosynthesesnelheid van C_4-planten. Door verhoging van de CO_2-concentratie bij lichtverzadigde omstandigheden van normaal (ongeveer 350 ml/m^3) tot 800-900 cm^3/m^3 kan de fotosynthesesnelheid en de groeisnelheid van planten met een C_3-metabolisme nog wel vergroot worden.

Kunstmatige verhoging van de CO_2-concentratie is alleen haalbaar wanneer planten in afgesloten ruimtes worden geteeld. CO_2-dosering kan in die situaties worden gebruikt om de CO_2-opname door de fotosynthese te **compenseren** (het constant houden van de CO_2-concentratie) en om de CO_2-concentratie te **verhogen** tot boven de natuurlijke concentratie. Het absolute effect van verhoging van de CO_2-concentratie is het hoogst bij hoge lichtsterktes en in situaties waarbij door droogte de huidmondjes gedeeltelijk gesloten zijn. Overigens heeft CO_2-dosering ook bij omstandigheden met weinig licht een positief effect op de fotosynthese. De winterproduktie van komkommers kan door CO_2-dosering tot een concentratie van 700 ppm met 50% worden verhoogd (Grimmstad, 1990). In situaties waarbij de CO_2-concentratie door de fotosynthese afneemt is het compenseren van de CO_2-opname, naast verhoging van de CO_2-concentratie, waarschijnlijk een van de belangrijkste effecten van CO_2-dosering.

Langdurig blootstellen aan een verhoogde CO_2-concentratie kan leiden tot aanpassing van de plant, waardoor deze bij verlaging van de CO_2-concentratie een lagere fotosynthesesnelheid heeft dan planten die zich niet aan de verhoogde concentratie hebben aangepast. Het aantal en de grootte van de huidmondjes neemt af wanneer planten langdurig worden blootgesteld aan hogere CO_2-concentraties. Het is niet bekend of en in welke mate dit verschijnsel zich voordoet in de Nederlandse glastuinbouw. Het effect wordt niet altijd gevonden en het is de vraag of het een primair effect is van een verhoogde CO_2-concentratie. In de praktijk wordt CO_2 alleen bij gesloten luchtramen gedoseerd tot waarden boven de buitenwaarde. Aanpassing van een gewas aan een hoge CO_2-concentratie zou in zo'n geval kunnen betekenen dat bij het openen van de ramen (meestal bij veel licht) de fotosyntheseëfficiëntie van dat gewas lager is dan van een gewas waarbij de CO_2-concentratie niet is verhoogd.

Bij kortdurende experimenten neemt de fotosynthesesnelheid bij sommige gewassen lineair toe met toenemende CO_2-concentratie tot 5000 ml/m^3, langdurige blootstelling aan deze concentraties veroorzaakt echter bladbeschadiging (Hall, Rao, 1989). Op korte termijn (enkele uren) kan verhoging van de CO_2-concentratie tot 1000 ppm de fotosynthese met 50-60% verhogen. Op langere termijn

(dagen tot weken) is het effect van een verhoogde CO_2-concentratie op de drogestofproduktie kleiner: ongeveer 15-20% (Moe 1985, Mortensen en Moe 1983).

De optimale CO_2-concentratie is afhankelijk van de hoeveelheid licht en de temperatuur. Bij lagere lichtniveaus is de CO_2-concentratie waarbij CO_2-verzadiging optreedt lager. Verhoging van de CO_2-concentratie verhoogt ook het niveau waarbij lichtverzadiging van de fotosynthese optreedt. Te hoge CO_2-concentraties kunnen echter ook leiden tot het sluiten van huidmondjes, met als gevolg een daling van de fotosynthese.

O_2

De invloed van verschillende O_2-concentraties op de fotorespiratie is duidelijk anders dan de invloed daarvan op de normale ademhaling. De normale ademhaling is bij zuurstofgehaltes van 1-2% verzadigd en reageert niet meer op een verhoging van de O_2-concentratie. De fotorespiratie is bij een O_2-concentratie van minder dan 2% niet meetbaar. De snelheid van fotorespiratie blijft na verhoging van de O_2-concentratie boven de 2%, toenemen met toenemende O_2-concentraties tot zelfs O_2-concentratie van bijna 100%.

Assimilatenafvoer

De fotosynthesesnelheid staat gedeeltelijk onder invloed van de snelheid waarmee fotosyntheseprodukten afgevoerd worden. Wanneer de afvoermogelijkheid wordt verkleind door bijvoorbeeld het verwijderen van ontwikkelende vruchten, knollen of zaden, neemt de fotosynthese na enige dagen af. Wanneer de fotosynthese van een plant wordt verminderd door verwijdering of verduisteren van een aantal bladeren neemt de fotosynthesesnelheid van de andere bladeren vaak toe. Op welke manier de afvoersnelheid van assimilaten de fotosynthese beïnvloedt is nog niet goed bekend; sommige plantensoorten slaan bij hoge fotosynthesesnelheid en lage afvoersnelheid zetmeel op in de chloroplasten. Ophoping van zetmeel in de chloroplast zou de fotosynthesecapaciteit kunnen verminderen door gedeeltelijke afscherming van de fotosynthesepigmenten. Misschien bestaat er ook een terugkoppelingsmechanisme waarbij de fotosynthese wordt geremd door ophoping van suikers of andere fotosyntheseprodukten.

4 STRALING ALS INFORMATIEBRON

Planten zijn niet alleen voor hun energievoorziening afhankelijk van licht, maar gebruiken het ook als bron van informatie om zich zo goed mogelijk aan de bestaande lichtomstandigheden aan te passen. Alle straling, mits voldoende sterk om te worden waargenomen door planten, werkt als informatiebron. Het lichtniveau waarbij 'netto' fotosynthese plaatsvindt is ongeveer 1000 keer zo hoog als het lichtniveau dat al door een plant kan worden 'waargenomen'. Het verschijnsel dat de groei en ontwikkeling van planten door licht wordt gestuurd wordt fotomorfogenese genoemd.

In veel gevallen is de sterkte van een reactie op licht, sterk afhankelijk van de habitat en de (ecologische) niche van de soort. Bij schaduwminnende plantensoorten is bijvoorbeeld de toename van LAR (bladoppervlakte per gram blad) bij lage lichtintensiteit veel groter dan bij schaduwmijdende (Blackman en Wilson, 1951). De stengelstrekking van schaduwmijdende planten als reactie op een lage rood/verrood-lichtverhouding is meestal sterker dan van planten die van nature in een schaduwrijke omgeving voorkomen.

Voor het 'waarnemen' van de lichtomgeving beschikt een plant over meerdere fotoreceptorpigmenten. Tegenwoordig wordt aangenomen dat er drie fotoreceptorsystemen bestaan: fytochroom (350-800nm), cryptochroom (blauw/UV-A fotoreceptor 320-400nm) en een UV-B fotoreceptor (280-320 nm). Van deze drie is fytochroom het meest onderzocht, over cryptochroom en UV-B fotoreceptor is erg weinig bekend. Fytochroom is vooral gevoelig in het rode en verrode gebied. Andere receptoren absorberen in het UV-A en blauwe gebied (cryptochroom) en in het UV-B gebied. Informatie over richting, sterkte, daglengte en spectrale samenstelling van het licht wordt door deze pigmenten opgevangen en vertaald in reacties zoals huidmondjesopening (Tremblay et al, 1988; Zeiger et al,1987), zaadkieming, knopuitloop, bladontwikkeling, bloeiinductie en ontwikkeling van bloemen en stengelstrekking.

Hoewel spectrale veranderingen (bij gelijke PPF) weinig invloed hebben op de fotosynthesesnelheid (McCree, 1972), kan de fotosynthese indirect wel door spectrale veranderingen worden beïnvloed door fotomorfologische reacties.

4.1 Fytochroom

Fytochroom is het meest onderzochte fotoreceptorpigment en kan in twee vormen voorkomen. Als eerste de rood absorberende vorm (P_r) (absorptiepiek bij 660 nm), als tweede de verrood absorberende vorm (P_{fr}) (absorptiepiek 730 nm). P_r is fysiologisch niet actief maar verandert door bestraling met rood licht in het fysiologisch wel actieve P_{fr}. P_{fr} kan weer veranderen in P_r door bestraling met verrood licht. De rood/verrood-verhouding van het licht bepaalt op die manier de verhouding tussen de hoeveelheid actief en inactief fytochroom. De P_r/P_{fr}-verhouding van fytochroom is voor verschillende reacties op lichtkwaliteit een belangrijke factor. Fytochroom is niet alleen gevoelig in het rode en verrode gebied, maar reageert ook, zij het in veel minder sterke mate, op straling uit het golflengtegebied tussen 350 en 450 nm. Straling uit het golflengtegebied van 350-400 nm geeft een reactie die lijkt op de reactie op rode straling, straling uit het gebied tussen 400-450 nm geeft een reactie die lijkt op de reactie op verrood. Omdat gevoeligheid van fytochroom voor straling uit het 350-450 nm gebied veel lager is dan voor straling uit het rood-verrood gebied, kan de response op straling uit het gebied tussen 350-450 nm al door kleine hoeveelheden rood of verrood worden gecompenseerd.

Fytochroom speelt een rol bij een groot aantal verschillende plantereacties, waaronder bloemontwikkeling, daglengterespons, de kieming van lichtgevoelige zaden en de reactie van schaduwmijdende planten op schaduw. In dit laatste geval heeft de rood/verrood-verhouding een sterk effect op stengelstrekking, bladsteellengte, en drogestofverdeling. Met behulp van fytochroom kan een plant de aanwezigheid van andere planten (concurrenten) 'waarnemen'. Een plant absorbeert het rode licht voor

de fotosynthese waardoor de verhouding tussen de hoeveelheid rood en verrood licht verandert naarmate het licht meer blad is gepasseerd. Een lage rood/verrood-verhouding van het licht is voor een plant het signaal dat hij onder andere planten groeit. Een groot aantal cultuurgewassen behoort tot deze schaduwmijdende groep en reageert op de rood/verrood-verhouding van licht. Verlaging van de rood/verrood-verhouding stimuleert bij deze groep de strekking van de hoofdscheut ten koste van de ontwikkeling van de zijscheuten en de bladexpansie. Verhoging van de rood/verrood-verhouding remt de stengelstrekking en stimuleert de bladontwikkeling en de uitloop van zijknoppen.

Niet alleen de lichtkwaliteit tijdens de lichtperiode, maar ook de lichtkwaliteit voorafgaand aan de donkerperiode kan de plantvorm belangrijk beïnvloeden. De lichtkleur die de plant het laatst 'gezien' heeft kan de ontwikkeling tijdens een groot deel van de daaropvolgende donkerperiode sturen. Het effect van licht met een hoge rood/verrood-verhouding kan worden omgekeerd door een nabelichting met licht met een lage rood/verrood-verhouding en andersom geldt hetzelfde. De rood-verrood omkeerbaarheid van een reactie is zelfs een van de belangrijkste aanwijzingen dat fytochroom bij die reactie betrokken is.

4.2 Cryptochroom en UV-B receptor

Nog voor de invloed van rood licht op de plantengroei werd ontdekt was al bekend dat blauw licht een rol speelde bij de fototropie (=kromming van planten naar, of vanaf, het licht) (Sachs 1864). In tegenstelling tot fytochroom is echter nog nooit een blauwlichtreceptor geïsoleerd. Het bestaan van een blauw en UV-A absorberende fotoreceptor (cryptochroom) en een UV-B absorberende fotoreceptor is tot nu toe afgeleid uit actiespectra van blauw licht op verschillende plantereacties. Reacties waarbij blauw licht een rol speelt zijn bijvoorbeeld remming van stengelstrekking, fototropie, opening van huidmondjes, eiwit- en enzymsynthese en chloroplastontwikkeling. Cryptochroom speelt ook een rol bij de aanpassingen van het fotosynthesesyteem aan de lichtsterkte.

Twee belangrijke glasgroentegewassen, tomaat *Lycopersicon esculentum* en sla *Lactuca sativa* zijn gevoelig voor blauw licht. De stengelstrekking wordt door extra blauw licht geremd, zelfs wanneer de gebruikte lichtbron een hoge rood/verrood-verhouding heeft. (Thomas, Dickinson, 1979).

Veel fotoresponsen bij planten blijken zowel door rood als blauw licht geactiveerd te worden. Omdat fytochroom zowel door rood als door blauw licht geactiveerd kan worden en niet alle door fytochroom gereguleerde reacties rood-verrood omkeerbaar zijn, is het moeilijk andere fotoreceptoren aan te tonen. Het afzonderlijk onderzoeken van fotoresponsen van een fotoreceptor, waarbij de invloed van andere receptoren wordt uitgesloten, is erg moeilijk.

4.3 Fotoperiodiciteit

Bloei is de bekendste, maar wel een van de vele, processen in een plant die door de daglengte kunnen worden beïnvloed. Andere processen zijn bijvoorbeeld zaadkieming, bladval, bol-, knol- en wortelvorming en de vorming van uitlopers. De reactie van een plant op daglengte kan kwantitatief of kwalitatief zijn. In het eerste geval zal een reactie zowel bij lange als kortedag optreden maar wordt de sterkte en of snelheid van de reactie bepaald door daglengte. In het tweede geval treedt een reactie alleen op bij het overschrijden van een bepaalde dag- of nachtlengte.

De duur van bloeiinducerende omstandigheden, nodig voor de uiteindelijke bloeiinductie kan, afhankelijk van de soort, variëren van een dag tot meerdere weken. Na de bloeiinductie moet de bloemontwikkeling plaatsvinden. De bloemontwikkeling zelf kan echter ook afhankelijk zijn van de daglengte.

Naar aanleiding van de bloeireactie op daglengte is een algemene onderverdeling te maken in langedagplanten, daglengteneutrale en kortedagplanten. Langedagplanten beginnen te bloeien of laten

een toename van de bloei zien wanneer de lengte van de lichtperiode een bepaalde grens overschrijdt, terwijl dit bij kortedag planten gebeurt wanneer de lengte van de lichtperiode beneden een bepaalde waarde komt. De bloei van een daglengteneutrale plant is onafhankelijk van de fotoperiode. Het is mogelijk dat bepaalde reacties van een voor bloei daglengteneutrale plant wel onder invloed van de daglengte staan.

Omdat voor de kritische daglengte verschillende definities bestaan is het voor de interpretatie van onderzoeksgegevens belangrijk te weten welke definitie gebruikt is. Meestal wordt onder kritische daglengte voor langedagplanten verstaan de daglengte die moet worden overschreden om een response op te roepen en voor kortedagplanten de daglengte waaronder een response wordt opgeroepen. Een andere definitie die tegenwoordig meer in de belangstelling komt is voor langedagplanten de daglengte waaronder de bloeireactie vertraagd wordt en voor kortedagplanten de daglengte waarboven de reactie vertraagd wordt.

De verdeling in langedag-, daglengteneutrale en kortedagplanten is niet volledig, er zijn ook planten die pas gaan bloeien na langedag gevolgd door korte dag (herfst) of kortedag gevolgd door lange dag (voorjaar/zomer). Er zijn zelfs planten die pas gaan bloeien wanneer de daglengte tussen twee kritische waarden komt (dag langer dan...., maar korter dan ....).

Voor verschillende daglengtegevoelige gewassen is de reactie op de lengte van de lichtperiode afhankelijk van de lichtkwaliteit en de plantensoort. Poinsettia, een kortedagplant, is bijvoorbeeld gevoeliger voor rood en verrood licht dan voor blauw licht, maar de bloemontwikkeling van chrysant, ook een kortedagplant, is niet gevoelig voor verrood licht. Bovendien is de spectrale gevoeligheid ook nog afhankelijk van het belichtingsregime. Bij dagverlenging is de gevoeligheid van verschillende LDP maximaal in het verrode gebied terwijl dit maximum bij nachtonderbreking is verschoven naar 660 nm (Deitzer, 1984).

De daglengte kan de bloei en verschillende andere ontwikkelingsprocessen van een plant beïnvloeden maar het is nog niet duidelijk welk omgevingssignaal het begin en einde van een dag aangeeft. Onder natuurlijke omstandigheden kunnen tijdens de overgang van dag en nacht veranderingen optreden in de spectrale samenstelling van het licht. De verschillen die tussen verschillende dagen voorkomen zijn echter van dezelfde grootte-orde. Hierdoor lijkt de spectrumverandering tijdens de overgangsperiode tussen dag en nacht geen betrouwbaar daglengtesignaal. De intensiteitsveranderingen lijken wat dat betreft betrouwbaarder (Hudges et al., 1984).

4.3.1 Biologische klok

Synchronisatie van plantereacties biedt voor de plant een nuttige aanpassingsmogelijkheid aan een veranderende omgeving. Van verschillende planten (Phaseolus, Oxalis, Acacia, Mimosa) zijn reacties bekend die volgens een dag-nachtritme verlopen. Processen die onder invloed van, al dan niet endogeen bepaalde, ritmes verlopen zijn bijvoorbeeld bloei (Kalanchoë), bladbewegingen (boon), guttatie (aardbei), celstrekking (komkommer), fotosynthese en huidmondjesopening (roos, banaan).

De aanpassing aan de dagelijkse ritmen van licht en donker houdt in dat een plant in staat moet zijn om op één of andere manier de duur van dag en nacht te registreren. Daarnaast moet een plant beschikken over een fotoreceptor om onderscheid te kunnen maken tussen licht en donker. Uit onderzoeksresultaten waaruit bleek dat sommige ritmen ook onder continue omstandigheden doorgaan (Sweeney, 1987), kan worden afgeleid dat sommige ritmen endogeen zijn bepaald. Een periode van een endogeen bepaald ritme is onder continue omstandigheden niet helemaal gelijk aan 24 uur en de fase van het ritme kan zelfs kunstmatig veranderd worden. Om in evenwicht te blijven met het ritme van de omgeving moet het endogeen ritme dus worden gesynchroniseerd. De overgang van licht naar donker is voor veel planten het signaal waaraan een inwendig ritme wordt gelijk gesteld. Fytochroom speelt bij de synchronisatie van een ritme aan de dagelijkse lichtdonker cyclus een rol. Rood licht kan bijvoorbeeld

het bladbewegingsritme van *Samanea saman* initiëren maar verrood licht kan dit effect weer ongedaan maken (Sweeney, 1987).

Een veel gebruikt voorbeeld van een endogeen ritme zijn de dagelijkse 'slaapbewegingen' van bladeren. Bij verschillende planten is de bladstand tijdens de lichtperiode min of meer horizontaal en tijdens de donkerperiode omlaag of omhoog gericht. Worden deze planten vanuit de dagelijkse licht/donker-wisselingen in continu licht of donker geplaatst, dan blijft deze bladbeweging bestaan ondanks het ontbreken van de dagelijkse veranderingen van licht en donker. Ook het sluitings- en openingsritme van de huidmondjes staat onder invloed van een endogeen ritme. Huidmondjes van de roos 'Sonia' vertonen de eerste 24 uur na overplaatsing van een kas naar een volledig donkere ruimte vrijwel hetzelfde openings- en sluitingsritme als de huidmondjes van planten in de kas.

Naast circadiane (=ongeveer dagelijkse) ritmen bestaan ook ritmen met een afwijkende periodiciteit, van enkele minuten tot enkele tientallen jaren. (Tropische bamboes bloeien eens in de dertig tot veertig jaar. Uit hetzelfde moedermateriaal vegetatief vermeerderde planten komen over de hele wereld op hetzelfde moment in bloei (Bruinsma, 1983)).

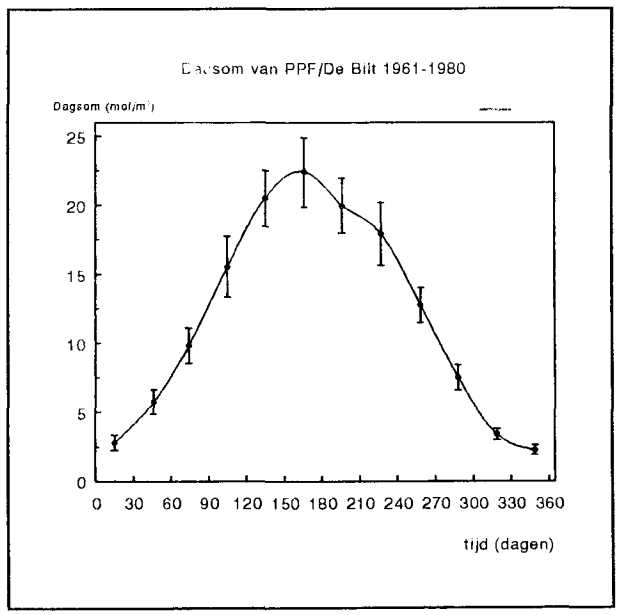
Het bestaan van endogene ritmes bij verschillende fysiologische processen kan een probleem vormen voor de juiste interpretatie van onderzoeksgegevens. Zeker omdat voor veel processen informatie over het belang van bepaalde ritmiciteit en de betekenis daarvan voor de plant als geheel ontbreekt. Het feit dat sommige planten voor een normale groei en ontwikkeling een bepaalde donkerperiode nodig hebben zou een aanwijzing kunnen zijn dat het bestaan van ritmes voor het functioneren van een plant belangrijk is.

5 LICHT IN EEN KAS

De stralingssterkte van de zon aan de buitenkant van de dampkring is ongeveer 1.368 Wm^{-2}. In de atmosfeer gaat een belangrijk deel van de straling door absorptie en reflectie verloren zodat op een onbewolkte heldere zomerse dag de globale stralingssterkte op de grond, onder Nederlandse omstandigheden, waarden kan bereiken van maximaal 900 W m^{-2}. De globale straling op een bepaalde plaats varieert, afhankelijk van de tijd van het jaar, de breedtegraad, hoogte en klimatologische factoren.
De hoogste gemiddelde uurwaarde van globale stralingssterkte valt voor Nederland ongeveer in juni tussen 12:00 en 13:00 uur en ligt ongeveer tussen 530 (De Bilt) en 614 (De Kooy) W/m^2 (Velds et al, 1993).

De voor plantengroei beschikbare stralingsenergie wordt vaak afgeleid van de gemeten globale straling. Bij helder zonnig weer is het PAR aandeel van de totale globale straling ongeveer 45%, maar afhankelijk van weersgesteldheid en zonnestand kan dat variëren tussen 40 en 60%. De hoeveelheid bewolking heeft de grootste invloed op het PAR-aandeel. Bij zwaarbewolkt weer bestaat de globale straling voor ongeveer 60% uit PAR (Nobel, 1991; Schurer 1991; Velds, 1993). Bij berekeningen van de hoeveelheid PAR wordt meestal uitgegaan van 45%. Uitgaande van deze aanname varieert de voor de planten dagelijks beschikbare hoeveelheid stralingsenergie, onder Nederlandse omstandigheden, tussen 400 en 700 nm van 800 kJ m^{-2} (3,6 mol m^{-2} dag^{-1}) in december tot 8000 Kj m^{-2} (36 mol m^{-2} dag^{-1}) in juni (Afbeelding 3). De sterkte van de fotosynthetisch actieve straling zal s'zomers in een Nederlandse kas waarden kunnen bereiken van maximaal 1400 µmol (PPF) en s'winters (december) van ongeveer 300 µmol.

De doorlatendheid van een modern kasdek varieert, afhankelijk zonnestand en bewolking tussen 30% en 75%. Vooral in de winter, bij helder weer, is de transmissie vaak veel lager dan wordt aangenomen (Nederhoff et al. 1986). Dit betekent dat voor momentane meetwaarden van een solarimeter geen vaste omrekeningsfactor naar PAR kan worden gegeven (Schurer, 1991).
Ondanks de variatie van het aandeel PAR in de totale kortgolvige straling, verandert onder natuurlijke omstandigheden de spectrale samenstelling van daglicht tussen 400 en 700 nm bijna niet. Het aandeel van de straling uit het golflengte gebied tussen 300 en 400 nm varieert van 5,5 % bij onbewolkt weer en hoge zonnestand (90°) tot 10,0 % bij zwaarbewolkt weer en lage zonnestand (45°). Bij zonsopgang en zonsondergang nemen de relatieve hoeveelheden verrood (700-800nm) en blauw (400-500nm) iets toe (Attridge, 1990).



Afbeelding 3; De dagsom van fotosynthetisch actieve straling (PAP) in een kas, afgeleid van de globale straling in de Bilt over 1961-1980 (≈45% globaal=PAR, 4,6 fotonen = 1 Watt PAR, transmissie kasdek 60%).

De grootste veranderingen van het daglichtspectrum treden vooral op door de gedeeltelijke absorptie van het daglicht door bladpigmenten. Omdat deze voornamelijk licht absorberen tussen 280 en 700nm ontvangen planten in de schaduw van andere planten relatief meer verrood licht (700-800nm) dan planten die in direct licht staan. De meeste effecten van lichtkwaliteit op plantengroei staan onder invloed van de relatieve veranderingen van in het licht voorkomende hoeveelheden blauw, rood en verrood licht.

5.1 Assimilatiebelichting

Bij glastuinbouw kan door keuze van kasconstructie en schoonhouden van beglazing worden geprobeerd het verlies van de natuurlijke hoeveelheid licht zo klein mogelijk te houden. Als aanvulling op de natuurlijke hoeveelheid licht kan, wat betreft tijdsduur en lichtniveau, assimilatiebelichting worden gebruikt. Omdat de stralingsenergie uit het golflengtegebied van 400-730 nm door een plant voor fotosynthese gebruikt kan worden, is iedere stralingsbron waarvan een groot gedeelte van de afgegeven straling in dit gebied valt, bruikbaar als assimilatiebelichting. In de praktijk wordt vrijwel uitsluitend gebruik gemaakt van de hogedruknatriumlamp. Het spectrum van deze voor (straat)verlichtings-doeleinden ontwikkelde lamp bleek ook bruikbaar voor assimilatiebelichting. De door een hogedruknatriumlamp, in het voor de fotosynthese belangrijke golflengtegebied, afgegeven stralingsenergie valt voornamelijk in het golflengtegebied tussen 550-650 nm Theoretisch zou het fotonenrendement van de afgegeven energie voor de fotosynthese 10-15% hoger zijn wanneer de straling in het golflengtegebied van 600-700 nm zou vallen. Zo'n lamp zou dan wel evenveel energie in het voor de fotosynthese belangrijke gebied moeten afgeven. Volgens Philips (1993) wordt een toename van het fotosynthetisch effect vaak teniet gedaan door een verlies aan energieomzetting in de lamp zelf. Een speciaal voor de fotosynthese ontwikkelde assimilatielamp zal het als 'normale' lichtbron minder goed doen. Omdat verschillende voor verlichtingsdoeleinden ontworpen lampen wel goed bruikbaar zijn voor plantenbelichting is de ontwikkeling van een fotosyntheselamp minder aantrekkelijk.

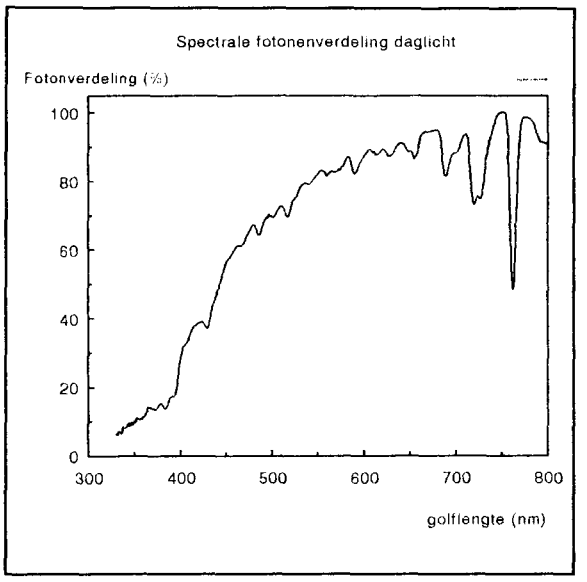
In Nederland wordt als assimilatielamp vooral gebruik gemaakt van de SON-T (SON-T, SON-T Agro, SON-T plus) van Philips. Andere merken zoals de NAV-T van Osram of Lumalux van Sylvania bieden in principe dezelfde mogelijkheden als de SON-T. De spectrale verschillen tussen deze lamptypen zijn zo klein dat deze bij praktijktoepassingen (in combinatie met daglicht) geen merkbare invloed zullen hebben op de groei en ontwikkeling van planten. Tot nu toe is niet aangetoond dat spectrale verschillen tussen de verschillende merken en soorten hogedruknatriumlampen effect hebben op de plantontwikkeling in een Nederlandse praktijksituatie. Daarbij moet wel worden opgemerkt dat door combinatie van daglicht met assimilatiebelichting en de voortdurend veranderende verhoudingen tussen de hoeveelheid daglicht en assimilatielicht de spectrale samenstelling van het licht dat door planten in een kas wordt opgevangen sterk varieert. De interpretatie van fotomorfologische reacties van planten op assimilatiebelichting wordt daardoor erg moeilijk. Voorlopig lijken het fotonenrendement, de levensduur en de prijs van de assimilatielampen en armaturen de belangrijkste keuzecriteria bij het kiezen van het lamptype.

De kosten van assimilatiebelichting zijn hoog. Meestal wordt geadviseerd pas te investeren in assimilatiebelichting als al in moderne goed lichtdoorlatende kassen wordt geteeld. Het optimaliseren van andere factoren zoals substraat, voeding en CO_2-dosering en kasklimaat is meestal goedkoper en verdient vaak prioriteit boven het aanleggen van assimilatiebelichting.

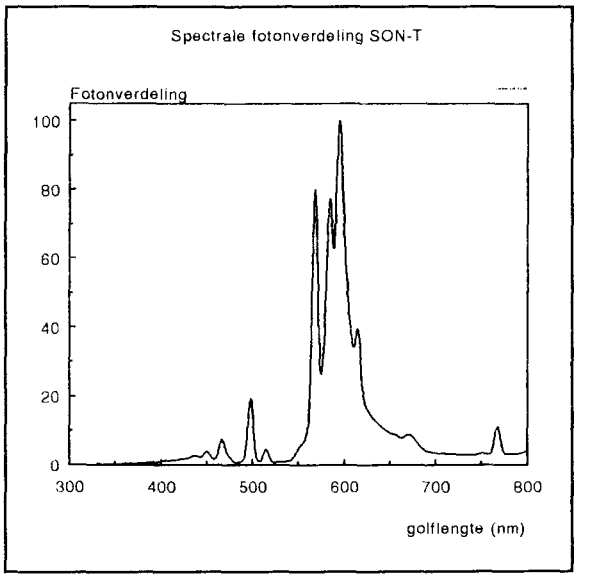
Bij gebruik van assimilatiebelichting is een gelijke verdeling van het kunstlicht belangrijk. De uniformiteit van de lichtverdeling, is direct van invloed op de gelijkheid van het gewas. Als regel wordt in de praktijk aangehouden dat afwijkingen van meer dan 20% van de gemiddelde lichtsterkte niet mogen voorkomen. Een diepstralend armatuur met een ophanghoogte van minimaal 2 meter boven het gewas geeft de beste lichtverdeling maar in de praktijk wordt veel gebruik gemaakt van breedstralende armaturen die zijn ontwikkeld voor kassen waarin de kasconstructie een afstand van twee meter of meer boven het gewas verhindert. Langzamerhand treedt een verschuiving op, waarbij de belangstelling uitgaat naar diepstralers en hogere lichtniveaus. Het belichtingsniveau in de praktijk ligt nu ongeveer tussen 22-50 µmol (PAR ongeveer 4,5 tot 10 Watt m^{-2}).

5.1.1 Lichtkwaliteit

Het lichtspectrum van de meeste voor assimilatiebelichting gebruikte lampen wijkt af van dat van het natuurlijke daglicht (Afbeelding 4 en 5), omdat bij de ontwikkeling in eerste instantie gestreefd is naar een zo hoog mogelijke lichtopbrengst. Wanneer assimilatielampen worden gebruikt als enige lichtbron voor planten blijkt dit in sommige gevallen te leiden tot morfologische afwijkingen ten opzicht van planten die zich in daglicht hebben ontwikkeld. De afwijkingen kunnen gedeeltelijk worden voorkomen door lampen te combineren met, of te vervangen door andere lamptypen zodat een minder van daglicht afwijkend spectrum ontstaat. Het is echter niet bekend hoever het spectrum van het zonlichtspectrum mag afwijken en welke informatie in het licht noodzakelijk is voor een normale ontwikkeling.



Afbeelding 4; Spectrale fotonen verdeling (relatief: 750 nm=100%) van natuurlijk licht (bewolkt weer).



Afbeelding 5; Spectrale fotonenverdeling (relatief, 595 nm=100%) van assimilatieverlichting (SON-T).

In sommige gevallen is het voldoende om de hoeveelheid blauw/UV-A en/of verrood licht te verhogen, in andere gevallen kan aanpassing van de lengte van de lichtperiode een oplossing bieden.

De hoeveelheid blauw licht kan bepaalde processen beïnvloeden. Bij de roos 'Mercedes' staat bijvoorbeeld de zetmeelaccumulatie en de vorming van eiwitten onder invloed van de hoeveelheid blauw licht (Maas, 1992). Bij teelt in kassen met hogedruknatriumlampen als assimilatiebelichting zijn de morfogenetische afwijkingen, door de combinatie van natuurlijk licht met kunstlicht, vaak afwezig of veel minder sterk dan bij planten die uitsluitend met dit kunstlicht zijn opgekweekt.

Afwijkingen als gevolg van een van natuurlijk licht afwijkende kunstlichtspectrum zijn sterk afhankelijk van het gewas. Bij de opkweek van tomaten met kunstlicht geeft het gebruik van wit licht betere resultaten dan het gebruik van rood licht omdat onder rood licht, een sterke krulling van het blad optreedt waardoor minder licht wordt opgevangen. Bij onderzoek aan tomaat gedurende de winter in Ås (Noorwegen) met drie verschillende lampen, SON-T, HPI-T en TL 'WW' bij dezelfde lichtsterktes (in Watt!) was de groei (versgewicht) van jonge tomaten bij TL en HPI-T gelijk, terwijl de groei onder SON-T aanzienlijk minder was. De planthoogte onder HPI-T lampen was groter dan onder de andere twee lamptypen (Grimstad, 1981). Onder dezelfde omstandigheden werd geen verschil gevonden bij *Begonia elatior*.

Voor veel gewassen (o.a. Poinsettia, Roos, Campanula, Begonia) is de rood/verrood-verhouding van grote invloed op de groei en ontwikkeling van een plant. Meestal zal een hoge rood/verrood verhouding

van een lichtbron minder strekkingsgroei (compacte planten) en meer uitloop van zijscheuten veroorzaken. In het algemeen heeft licht een remmende werking op strekking maar de sterkte van deze remming is afhankelijk van de golflengte. Hierbij speelt niet alleen het zichtbare licht een rol, maar ook de straling uit het golflengtegebied tussen 700 en 800 nm (verrood).

Het is niet bekend of tussen het belang van de lichtkwaliteit van verschillende lampen voor assimilatiebelichting en de hoeveelheid daglicht een interactie bestaat. Het is goed mogelijk dat bij afnemende hoeveelheid natuurlijk licht het belang van de lichtkwaliteit van het kunstlicht toeneemt.

5.1.2 Belichtingsregime en daglengte

Omdat licht onder natuurlijke omstandigheden door planten niet alleen als energie-, maar ook als informatiebron gebruikt wordt, is voor een optimale toepassing van kunstmatige belichting bij plantenteelt, zowel informatie nodig over kwantitatieve (fotosynthese) als over kwalitatieve effecten (fotomorfogenese) op planten. In de praktijk verandert de lengte van de natuurlijke lichtperiode en de lichtkwaliteit door toepassing van assimilatiebelichting. De verschillen die worden gevonden tussen planten geteeld met en zonder assimilatiebelichting zijn het resultaat van extra fotosynthese en eventuele fotomorfogenetische reacties op een veranderende daglengte en lichtkwaliteit.

Het effect van daglengte op de bloemontwikkeling, zoals bijvoorbeeld bij chrysant en herfstaster waarbij kortedag nodig is voor aanleg van bloemknoppen, is een gemakkelijk herkenbaar daglengte-effect maar de strekkingssnelheid van komkommerplanten gedurende de donkerperiode is bijvoorbeeld ook afhankelijk van de daglengte (Gaba en Black, 1979).

Het herkennen van kwantitatieve daglengte-effecten is vaak minder gemakkelijk. Voorbeelden zijn gewassen die zowel bij korte als bij lange dag bloemknoppen vormen, maar waarbij de snelheid van knopaanleg door de daglengte beïnvloed wordt zoals bijvoorbeeld bij Gerbera, Freesia en Begonia, waarbij kortedag de bloemknopaanleg versnelt. Het uiteindelijke aantal bloemen dat uitgroeit is bij deze gewassen vaak afhankelijk van de beschikbare hoeveelheid licht; zolang de lichthoeveelheid het aantal uitgroeiende bloemknoppen bepaalt hoeft nog geen rekening te worden gehouden met de daglengtegevoeligheid. Wanneer de hoeveelheid licht niet meer beperkend is wordt het aantal bloemen bepaald door de, daglengte-afhankelijke, snelheid van bloemknopaanleg. Te lang doorgaan met belichten kan bij kwantitatief kortedagplanten in die situatie leiden tot produktievermindering.

Ook bij planten die bekend staan als daglengteneutraal kunnen effecten ontstaan van dagverlenging met assimilatiebelichting. Verschillende gewassen blijken voor een normale groei en ontwikkeling behoefte te hebben aan een donkerperiode van 4 tot 6 uur. Voor de roos 'Madelon' is een belichtingsduur van meer dan 18-20 uur niet zinvol. Andere gewassen zoals de roos 'Frisco' of *Ficus benjamina* lijken goed te reageren op belichtingsperioden tot 24 uur. Telers die in eerste instantie 24 uur per dag assimilatiebelichting toepasten zijn hierop teruggekomen, omdat de geteelde gewassen slecht reageerden op zo'n lange belichtingsduur en houden nu in veel gevallen een minimum donkerperiode van 4-6 uur aan. Langer dan 20 uur belichten kan zelfs een produktievermindering en of fysiologische afwijkingen veroorzaken (Biesheuvel, 1989). Saintpaulia vormt bijvoorbeeld bij langdurig belichten mooie stevige, donker gekleurde planten met veel bloemen. De bladstelen worden echter zo bros dat de planten niet verwerkt kunnen worden zonder dat bladbreuk optreedt. Het blad van lang belichte rozen kan zo groot worden dat de verhouding tussen bloem en blad negatief wordt gewaardeerd, lang belichten van Ficus veroorzaakt bladvergeling en bij Dieffenbachia groenkleuring van de witte bladgedeelten. In bladeren van *Dieffenbachia maculata* en *Rademachera sinica*, opgekweekt onder een lichtintensiteit van 120 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ gedurende 24 uur per dag, ontstond sterke chlorose die afnam bij korte belichtingsduur of lagere lichtintensiteit. (Mortensen en Grimstad, 1990).

Het is goed mogelijk dat de behoefte aan een donkerperiode afhankelijk is van de spectrale samenstelling van het licht. Informatie daarover ontbreekt echter tot nu toe.

Langdurig gebruik van assimilatiebelichting veroorzaakt niet alleen zichtbare afwijkingen. Soms veroorzaakt verlenging van de belichtingsduur geen zichtbare effecten, maar blijkt bij nauwkeuriger onderzoek dat de verlenging van de belichtingsduur geen effect meer heeft gehad op de groei. Bij *Dieffenbachia maculata* neemt de produktie toe tot een daglengte van 20 uur maar langere bijbelichting niet. Gislerød et al (1989) constateerde dat de groei van Begonia 'Schwabenland' niet meer toenam wanneer, bij een belichtingssterkte van 14 of 42 µmol $m^{-2}s^{-1}$ SON-T, de belichtingsduur werd verhoogd tot meer dan 20 uur per dag. Vreemd genoeg gaat het bij sommige van zulke gevallen om reacties op langere termijn, terwijl bij dezelfde planten op korte termijn (24-uursbasis) juist bij continu belichten het hoogste fotosynthese-rendement behaald wordt. Deze effecten beperken de toepassingsmogelijkheden van assimilatiebelichting.

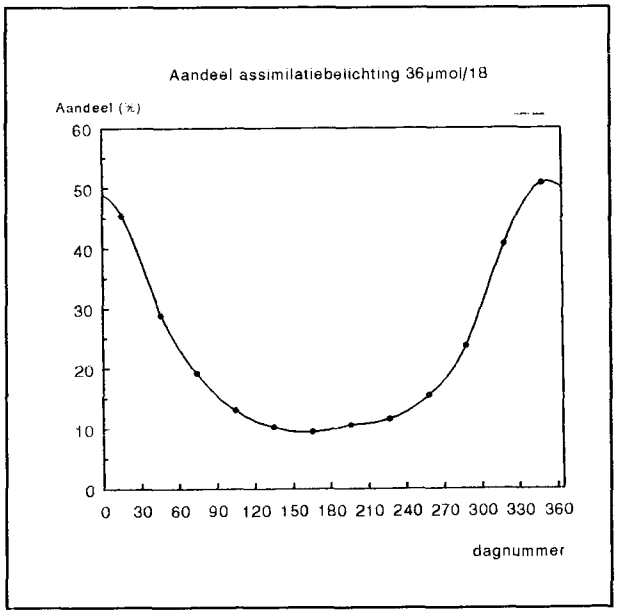
Een mogelijk belangrijk en nog weinig onderzocht effect van de daglengte is de invloed op de assimilatenverdeling over de verschillende delen van de plant. Bij gewassen zoals ranonkel en Freesia wordt de vorming van knollen door een lange daglichtperiode gestimuleerd. Absolute verhoging van de hoeveelheid gevormde assimilaten door verlenging van de lichtperiode, kan bij deze gewassen leiden tot een verlaging van de hoeveelheid assimilaten in het te oogsten eindprodukt. Bij toepassing van assimilatiebelichting kan de invloed van de daglengte op assimilatenverdeling het rendement van de gegeven belichting sterk beïnvloeden. Over de mate waarin en de manier waarop de daglengte van invloed is op de assimilatenverdeling is weinig bekend.

5.1.3 bijdrage van assimilatiebelichting aan de hoeveelheid groeilicht

Met behulp van assimilatiebelichting wordt de beschikbare hoeveelheid groeilicht verhoogd. De relatieve bijdrage van de bijbelichting in de totale hoeveelheid groeilicht is sterk afhankelijk van de hoeveelheid geïnstalleerde lampen en het belichtingsregime. Uit onderzoek in Noorwegen blijkt dat het bijbelichten met heel hoge belichtingsniveaus zelfs in de zomermaanden produktieverhogend kan werken. Het aandeel van de gegeven hoeveelheid licht in de totale hoeveelheid licht is bepalend voor het relatieve effect van de bijbelichting.

Voor een efficiënt gebruik van een belichtings installatie zou eigenlijk bekend moeten zijn welke relatieve bijdrage van bijbelichting nog produktie-verhogend werkt. Het uitschakelmoment van de assimilatiebelichting zou afhankelijk moeten zijn van het aandeel dat de assimilatiebelichting kan leveren aan de gewasfotosynthese en groei. De in de Nederlandse glastuinbouw gebruikt belichtings-sterkte is ongeveer 36 µmol $m^{-2}.s^{-1}$ (3000 lux), bij een belichtingsduur van 18 uur per dag levert de assimilatiebelichting minder dan 10% van de totale hoeveelheid groeilicht in de periode van mei tot september. Tijdens de periode daarbuiten loopt de bijdrage aan de totale hoeveelheid groeilicht echter sterk op en kan de hoeveelheid groeilicht door de assimilatiebelichting worden verdubbeld (Afb 6).

Omdat het lichtverzadigingspunt van de fotosynthese sterk gewasafhankelijk is (tabel 1)



Afbeelding 6; Aandeel van belichting in de hoeveelheid groeilicht gebaseerd op de gemiddelde dagsommen van natuurlijke straling (de Bilt 1961-1980), belichting: 36 µmol PPF, 18 uur/dag, transmissie kas dak 60%.

betekent dat ook een gewasafhankelijke grenswaarde voor het uit- of inschakelen van de assimilatiebelichting.

Aangenomen wordt dat bijbelichten gedurende de donkerperiode het meest effectief is. Uitgangspunt daarbij is dat overdag lichtverzadiging van de fotosynthese het rendement van de gegeven bijbelichting vermindert. Echte lichtverzadiging van de fotosynthese komt bij een gewas onder Nederlandse kasomstandigheden waarschijnlijk weinig voor. Het effect van extra licht neemt echter wel af naarmate de hoeveelheid al aanwezig licht hoger is. Dat betekent dat het effect van een bepaalde daglichtsom, afhankelijk van de daglengte en de variatie in lichtsterkte, kan verschillen.

In de praktijk worden een groot aantal verschillende belichtingsregimes toegepast. Soms staat het lichtregime onder invloed van daluurtarieven van het elektriciteitsbedrijf. Telers met een TE-installatie leveren tijdens piekuren soms stroom aan het openbare net. In andere gevallen wordt in blokken belicht omdat hiervoor een minder zware (goedkopere) installatie kan worden gebruikt.

Het natuurlijk stralingsniveau waarbij de assimilatiebelichting door veel telers wordt uitgeschakeld is op dit moment ongeveer 75 Watt m^2 (globale straling), dat is omgerekend ongeveer 150 µmol PAR (in een kas 60%: 90 µmol). Bij een belichtingssterkte van 3000 lux (ongeveer 37 µmol PAR) betekent dat uitschakelen op een moment dat de lampen nog ongeveer 30% van het groeilicht leveren (of op een moment dat de natuurlijke hoeveelheid PAR nog met 40% wordt verhoogd). Het uitschakelniveau lijkt, als alleen naar de fotosynthese wordt gekeken, aan de lage kant.

5.2 Houdbaarheid en kwaliteit

Houdbaarheid van veel bloemen en planten wordt in sterke mate beïnvloed door de overgang tussen opkweekomstandigheden en de situatie bij de consument. Een groot verschil zal meestal de houdbaarheid negatief beïnvloeden. In een (meestal donkere en droge) huiskamer vertoont een Ficus opgekweekt tijdens een periode met veel licht en hoge(re) luchtvochtigheid bijvoorbeeld veel meer bladval dan een Ficus opgekweekt bij lage luchtvochtigheid en donkere omstandigheden. Phalaenopsis-bloemen vallen meer af wanneer ze van lichte naar donkere omstandigheden worden overgeplaatst dan andersom. Niet alleen lichtsterkte en luchtvochtigheid beïnvloeden de houdbaarheid maar ook de belichtingsduur kan de houdbaarheid van bloemisterijprodukten beïnvloeden.

Bij roos blijkt dat de tijdens het gebruik van assimilatiebelichting aangehouden donkerperiode effect heeft op het sluitingsritme van de huidmondjes. Onder normale omstandigheden zijn de huidmondjes tijdens de donkerperiode gesloten. De huidmondjes van o.a. Sonia, Madelon en Frisco blijken echter na een aantal weken met een korte donkerperiode, tijdens de donkerperiode open te blijven staan. Hierdoor neemt de verdamping en daardoor de kwetsbaarheid van de bloemen toe. Slechte naoogstverzorging kan dan sneller leiden tot problemen. Hoewel de gevoeligheid voor waterstress kan verschillen per cultivar, ontbreekt een overzicht van de gevoeligheid van verschillende cultivars voor verstoring van de huidmondjesregulatie door lange belichting. Uit onderzoek met belichte (20 uur) en onbelichte Sonia bleek dat niet alleen de huidmondjesregulatie door de lange belichting werd verstoord, maar dat ook de doorstroomcapaciteit van de stelen onder invloed van een lange belichting afnam (Slootweg, 1993). Verhoogde verdamping werd gevonden ook bij boon (*Phaseolus vulgaris*) opgekweekt onder kunstlicht (Hogedruk kwiklampen 17, 84, en 245 $W.m^{-2}$; Louwerse, Zweerde. 1977). Als verklaring werd toen aangenomen dat door de gunstige luchtvochtigheid in de klimaatkamer de cuticulaire weerstand was verlaagd. Waarschijnlijk was hier echter ook sprake van in het donker niet sluitende huidmondjes.

5.3 Buurmaneffecten

Van het, door assimilatielampen geproduceerde licht, komt in sommige gevallen een belangrijk gedeelte niet aan het gewas ten goede, maar gaat verloren. Door verliezen in de armaturen, absorptie door ondergrond en reflectie van het gewas, kan de hoeveelheid niet door het gewas geabsorbeerde straling, in een ongunstig geval, oplopen tot 40%. De hoeveelheid licht die, zonder preventieve maatregelen, door de gevel en het dek naar buiten straalt ligt tussen 5 (volgroeid gewas) en 30% (open gewas en lichte ondergrond).

Verandering van de lengte van de dagelijkse lichtperiode en de lichtkwaliteit door assimilatie-belichting kan ook gewassen die in de omgeving van een belichtend bedrijf groeien beïnvloeden. Loofbomen en struiken en meerjarige gewassen gaan bij korter wordende dagen bijvoorbeeld in winterrust. Planten die in een groeiperiode worden beschadigd door een temperatuur dicht bij het vriespunt zijn in een toestand van winterrust bestand tegen veel lagere temperaturen. Door verlenging van de lichtperiode met kunstlicht blijft bij sommige planten (soms alleen maar bij enkele direct beschenen takken) de winterrust uit. In de praktijk wordt echter nauwelijks melding gemaakt van dit soort gevallen. Door de grote toename van het aantal bedrijven dat assimilatiebelichting gebruikte, kwamen wel steeds meer klachten over groeiverstoringen van gewassen in naburige kassen. Veel klachten waren afkomstig van telers van komkommer, aubergine en tomaat die melding maakten van een geremde strekkingsgroei, waardoor meer compacte planten ontstonden met als gevolg een groeiachterstand en produktievertraging. Deze effecten werden toegeschreven aan buurmanlicht omdat de mate waarin ze werden waargenomen overeen kwam met de gradiënt van het binnenvallend licht. De sterkste effecten ontstonden in kassen met jonge planten waarin het buurmanlicht veel verder in de kas kan doordringen dan bij een volgroeid gewas.

Niet in alle gevallen van beïnvloeding van gewasontwikkeling door buurmanlicht is sprake van licht afkomstig van assimilatiebelichting. Soms veroorzaken andere kunstlichtbronnen ook effecten. In die gevallen is de invloedssfeer door de meestal veel lagere lichtsterkte echter aanzienlijk kleiner. Voorbeelden uit de praktijk zijn straatverlichting waarbij de strekkingsgroei van komkommerplanten direct onder de lampen werd beïnvloed, de bloei van poinsettia's die door straatverlichting werd uitgesteld en een situatie waarbij de strekkingsgroei van tomateplanten werd beïnvloed door dagverlenging met gloeilampen van een chrysantenteelt.

Om duidelijkheid te scheppen voor telers onderling en voor gemeenten in verband met het uitgeven van hinderwetvergunningen is door het Landbouwschap een verordening opgesteld waarin de zijwaartse uitstraling is geregeld. De verordening staat het kunstmatig belichten s'nachts toe wanneer niet meer dan 4 lux naar buiten uitstraalt. Bij grotere lichtsterktes moet een gevelscherm aangebracht worden, tenzij omliggende bedrijven of buren verklaren geen bezwaar tegen het licht te hebben. Door het aanbrengen van gevelschermen wordt het probleem van uittredend licht slechts gedeeltelijk verholpen. Bij concentraties van belichtende bedrijven en bewolkt weer kan de lichtsterkte van door het kasdek uittredend licht boven 4 lux uitkomen. Voor verschillende gewassen is deze lichtsterkte voldoende om morfologische processen te beïnvloeden (Bakker en Blacquière, 1992).

Het Ministerie VROM heeft voor de ministerraad het Besluit 'Tuinbouwbedrijven met Bedekte Teelt' (als onderdeel van de wet Milieubeheer) opgesteld. Kort samengevat zijn in het besluit de volgende bepalingen opgenomen: Een verbod om in de periode van 1 september tot 1 mei tussen 20.00 en 24.00 uur gebruik te maken van assimilatiebelichting. Wanneer hierdoor de bedrijfsvoering in gevaar dreigt te komen kunnen gemeenten dit verbod versoepelen door een periode van ten hoogste acht weken vast te stellen waarvoor dit verbod niet geldt. Gemeenten kunnen daarnaast bovenschermen voorschrijven die ten minste 95% van het licht moeten tegenhouden. Bedrijven met assimilatiebelichting moeten voorzien zijn van gevelschermen (95% lichtdicht). Voor bestaande bedrijven zijn overgangsregelingen opgenomen. Als alle procedures normaal verlopen zal het besluit in 1995 van kracht worden.

6 REFERENTIES

Anonymus 1992. IKC-informatie bloemisterij. **5**:7

Anonymus 1993. Verbazing over uitspraak lichthinder van der Voort. Vakblad voor de Bloemisterij **13**:13

Attridge, T.H. 1990. Light and plant responses. A study of plant photophysiolgy and the natural environment. Edward Arnold London. ISBN 0-7131-2973-5. 148 p

Bakker, J.A. en Blacquière Tj., 1992. Effecten van gesimuleerd buurmanlicht. Rapport nummer 143. Proefstation voor de Bloemisterij Aalsmeer. ISSN 0921-710X. 32 p.

Biesheuvel, C., 1989. Stand van zaken. Vakblad voor de Bloemisterij **37**: 24.

Bruinsma, J., 1983. Morfogenese in de tijd. In Quispel, A. en Stegwee, D. (eds). Plantenfysiologie. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. p 313-336

Bubenheim, D.L., Bugbee, B., Salisbury, F.B. 1988. Radiation in Controlled Environments: Influence of lamp type and filter material. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **113**(3):468-474

Deitzer, G.F., 1984. Photoperiodic induction in long-day plants.

Elsner, B. 1988. Meßtechnik für das Licht im Gewächshaus. Gartenbau und Gartenwischenschaft **24**: 1017-1020

Gaba, V., Black, M. 1979. Two separate photoreceptors control hypocotyl elongation in green seedlings. Nature **278**: 51-54.

Gislerod, H.R., Eidstein, I.M. Mortensen, L.M. 1989. The interaction of daily lighting period and light intensity on growth of some greenhouse plants. Scientia Horticulturae **38**: 295-304.

Grimstad, S.O. 1981. Interaction of lamptypes and irradiance on the growth of tomato plants. Acta Hortic.**128**: 109-116.

Grimstad, S.O. 1990. Winterproduction of greenhouse cucumbers. Effects of supplementary lighting, CO_2 enrichment and EC level. Norsk landbruksforsking **5**: 167-173.

Hall, D.O., Rao, K.K., 1989. Photosythesis. Studies in biology no. 37. Edward Arnold (Publishers) Ltd. ISSN 0537-9024. 84p

Hendriks, L. 1990. Lampen und leuchten; Ein Übersicht über die Gerätetypen. Deutscher Gartenbau **19**:1286-1287.

Hudges, J.E., Morgan, D.C., Lambton, P.A., Black, C.R., Smith, H., 1984, Photoperiodic time signals during twilight, Plant, Cell and Environment 7: 269-277

Lawlor, D.W. 1987. Photosynthesis: metabolism, control and physiology. Longman scientific & technical. 262p

Louwerse, W., Van der Zweerde, W. 1977. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight. Photosynthetica **11**: 11-21

Maas, F. 1992. Photomorphogenesis in roses. Acta Horticulturae **305**, 109.

McCree, K.J., 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. Agric. Meteorol. **9**: 191-216.

Moe, R. 1985. Supplementary lighting for greenhouse crops. Basic effects on photosynthesis and growth. Paper given at "Ahlemer assimilations lichttag" on March 4, 1987.

Moe, R., Heins, R.D., Erwin, J. 1991. Stem elongation and flowering of the long-day plant *Campanula isophylla* Moretti in response to day and night temperature alternations and light quality. Scientia Horticulturae, **48**: 141-151

Morgan, D.C., Smith, H. 1981. Non-photosynthetic responses to light quality. In: Nobel, P. (ed), Encycl. of Plant Physiol. NS. 12A. Springer-Verlag, Berlin: 109-134.

Mortensen, L.M., Grimstad, O., 1990. The effect of lighting period and photon flux on growth of six foliage plants. Scientia Horticulturae **41**: 337-342.

Mortensen, L.M., Moe, R. 1983. Growth responses of some greenhouse plants to the environment. Effect of CO_2 and artificial light on growth of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. Scientia Hortic. **19**: 141-147

Myers, J. 1971. Enhancement studies in photosynthesis, A. Rev. Plant. Physiol. **22**:, 289-312.

Nederhoff, E.M., 1985. Licht en straling: eenheden en hoeveelheden. Vakblad voor de bloemisterij **41**:46-49

Nederhoff, E.M., De Graaf R., Tooze S.A. 1986. Lichtdoorlatendheid van het kasdek. In: Licht in de kas, informatiereeks No. 90. Proefstation voor de Tuinbouw onder Glas, consulentschappen voor de tuinbouw. p. 14-17

Nobel, P.S. 1991. Physiochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, Inc. 635 p.

Osborne, B.A., Garrett, M.K. 1983. Quantum yields for CO_2 uptake in some diploid and tetraploid plant species. Plant, Cell and environment **6**:135-144.

Pearcy, R.W., Ehlinger, J. 1984. Coparative ecophysiology of C_3 and C_4 plants. (review) Plant Cell and Environment 7:1-13.
Philips, 1993. Kunstlicht in de Tuinbouw. Applicatie informatie. Philips Eindhoven 40 p.
Roberts, E.H., Summerfield, R.J., Hadley, P., Ellis, R.H. 1988. Research on flowering at the plant experiment laboratory, Reading University, UK. In: Halevy, H. (ed) 1988. Flowering newsletter **5** (may, 1988): 2-10.
Sweeney, 1987.Rhytmic phenomena in plants. Second edition. Acedemic Press, Incorporated, San Diego, New York. 172 p.
Tibbits, T. et al, 1992; Final report TC6-22 committee, CIE
Van de Sanden, P.A.C.M., Veen, B.W., 1992. Effects of air humidity and nutrient solution concentration on growth, water potential and stomatal conductance of cucumber seedlings. Scientia Hortic., **50**:173-186
Salisbury, F.B., 1992. Limiting factors and maximum yields: A controlled ecological lige-support. In Salisbury en Ross, 1992. p 560-561.
Salisbury, F.B., Ross, C.W. 1992. Plant physiology 4th edition. Wadsworth, Inc. Belmont California. 682 p.
Slootweg, G., 1993. Waterhuishouding van belichte en onbelichte rozen. Uit: maandverslag PBN maart 1993.
Schurer, K. 1991. Notitie over totaal kortgolvig en PAR. CLIK-bijeenkomst 17 sept. 1991. 4 p.
Schurer, K. 1991. Solarimeter of PAR. CLIK-bijeenkomst 17 september 1991. 6p.
Sergeeva, L.I., Machackova, I., Eder, J., Aksenova, S.A., Golyanovskaya, S.A., Konstantinova, T.N., Chailikhyan, M.Kh. 1991. IAA and cytokinin content in different organs of potato plants grown under red and blue light. Abstracts 14th international conference on plant growth substrates. IPGSA: p15.
Sweeney, B.M., 1987. Rhytmic phenomena in plants. Second edition. Academic Press, Incorporated, San Diego. New York.
Thimijan, R.W., Heins, R.D. 1983. Photometric, radiometric and quantum light units of measure: a review of procedures for interconvention. Hortscience, **18**(6):816-822
Thomas, B., Dickinson, H.G. 1979. Evidence for two fotoreceptors controlling growth in de-etiolated seedlings. Planta **146:** 545-550
Tibbits, T. et al, 1992; Final report TC-6-22 committee, CIE.
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
Winfree, A.T. 1990. De biologische klok. Wetenschappelijke Bibliotheek. Natuur en Technick. Maastricht ISBN 90 70157 93 4. 192p.
Van Rijssel, E. 1992. Assimilatiebelichting bij een volgroeid rozengewas (2). Betere kwaliteit moet assimilatiebelichting rendabel maken. Vakblad **42**: 42, 43, 45
Vegter, B. 1991. De nieuwe dimensie van het belichten. Vakblad voor de bloemisterij **17**: 45-47.
Velds, C.A. 1993. Zonnestraling in Nederland. Klimaat in Nederland deel 3. KNMI.
Verleur, J.D. Fotosynthese, de omzetting van lichtenergie in chemische energie. In: Quispel, A., Stegwee, D.(eds), 1983. Plantenfysiologie. Bohn, Scheltema & Holkema Utrecht/Antwerpen pag.71-120.
Zeiger, E., Farquar, G.O., Cowan, I.R. (eds). Stomatal function. Stanford Univ. Press.

Bijlage 1. Conversietabel voor globale straling, PAR, PPF en lux. Omrekening door vermenigvuldiging met de conversiefactor.

Omrekening	Globaal | PAR	PAR | PPF	PPF | lux	lux | PAR
Eenheden[a,b,c,d]	Watt/Watt	µmol/Watt	lux/µmol	lux/Watt
Daglicht gemiddeld	0,45	4,6[2]	56[2]	258[2]
Daglicht, bewolkt	0,46-0,53[3]	4,2[2]	56[2]	256[2]
Daglicht, zon	0,40-0,45[3]	4,6[2]	55[2]	255[2]
Gloeilamp	0,26[1]	5,1[2]	49[2]	250[2]
Halogeen	0,26	5,0[2]	52[2]	259[2]
SL		4,8[2]	80[2]	388[2]
PL		4,8[2]	79[2]	383[2]
TL 33 (Philips)		4,6[2]	78[2]	355[2]
TL 22 (Osram)		4,8[2]	60[2]	284[2]
SOX	0,35[4]	4,9[2]	104[2]	512[2]
SON-T	0,35[4]	4,9[2]	83[2]	410[2]
SON-T agro	0,39	4,9[2]	84[2]	413[2]
SON-T plus	0,39	5,0[2]	85[2]	425[2]
HPI-T	0,18	4,5[2]	83[2]	377[2]
Lumalux (Sylvania)		4,9[2]	85[2]	413[2]
HQI-E		4,6[2]	78[2]	358[2]
HQI-T		4,5[2]	65[2]	290[2]
NAV-T super (Osram)		5,0[2]	72[2]	356[2]

[a] globale straling ($W.m^{-2}$) naar PAR ($W\ m^{-2}$), Watt PAR per Watt Globaal
[b] PAR naar PPF ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$), µmol PPF per Watt PAR
[c] PPF naar lux ($lumen.m^{-2}$), lux per µmol PPF
[d] PAR naar lux, lux per Watt PAR

[1] Thimijan, Heins, 1983; [2]li1800 eigen meting; [3] Velds, 1993; [4]Bubenheim et al 1988.

1 footcandle=10,56 lux
1 erg $cm^{-2}s^{-1}$=1mW/m2

Bijlage 2. Begrippen en eenheden

dagsom van globale straling	totale hoeveelheid zonneënergie die per dag op aarde op een bepaalde oppervlakte valt ($J.cm^{-2}$)
fotosynthese	proces waarin stralingsenergie door een plant wordt omgezet in voor de groei bruikbare chemische energie
globale straling	zonnestraling die op het aardoppervlak valt ($Watt.m^{-2}$)
groeilicht	straling voor fotosynthese, sterk genoeg om groei mogelijk te maken.
kritische daglengte	de lengte van de lichtperiode waarboven (langedagplant) of waaronder (kortedagplant) een fotoperiodische reactiesnelheid maximaal is
licht	zichtbare straling, gerelateerd aan de ooggevoeligheidskromme (400-740nm) (lumen)
lichthoeveelheid	hoeveelheid licht die gedurende een bepaalde tijd is uitgestraald of ontvangen (lumen.s)
lichtsterkte	hoeveelheid licht die per tijdseenheid op een oppervlak valt ($lux=lumen.m^{-2}$)
lichtstroom	hoeveelheid licht die door een lichtbron wordt uitgezonden (lumen.s)
PAR	Photosynthetically Active Radiation, hoeveelheid straling uit het golflengtegebied van 400-700 nm (groeilicht)
PAP	Photosynthetically active photons ($mol.m^{-2}$), het aantal (de som) fotonen dat over een bepaalde periode (per dag) is opgevangen.
PPF	Photosynthetic Photon Flux, aantal fotonen uit het golflengtegebied tussen 400-700 nm, dat op een vlak valt
RGR	relatieve groeisnelheid, g drogestof per gram per dag.
stralingssterkte	Hoeveelheid straling die door een stralingsbron in een bepaalde richting uitstraalt
stralingsenergie	De energie die per tijdseenheid wordt overgedragen in de vorm van straling (J)
stralingsstroom	de hoeveelheid, door een stralingsbron, afgegeven energie. ($J\ s^{-1}$ of Watt)
fotosynthesecapaciteit	de fotosynthesesnelheid per m^2 bij lichtverzadigde fotosynthese, atmosferische CO_2- en O_2-concentraties, optimum temperatuur en hoge luchtvochtigheid
lichtcompensatiepunt	de lichtsterkte waarbij de CO_2-opname door fotosynthese gelijk is aan de CO_2-afgifte door respiratie.
CO_2-compensatiepunt	de CO_2-concentratie waarbij de CO_2-opname door fotosynthese gelijk is aan de CO_2-afgifte door respiratie.
ATP	adenosine trifosfaat
$NADPH_2$	nicotinamide adenine dinucleotide fosfaathydride

Bijlage 3. Kenmerken van planten met verschillende CO_2-fixatiemetabolismen

C_3 metabolisme	C_4 metabolisme	CAM metabolisme
Komen vooral voor in gematigde klimaatzones	Komen vooral voor in tropische en semitropische gebieden, met hoge lichtniveaus en temperatuur	Komen vooral voor in gebieden met een (soms) zeer beperkte watervoorziening
Redelijk produktief tot ± 30 ton drogestof per ha	Hoge produktie tot ± 80 ton drogestof per ha	Meestal (zeer) lage produktie
Eén chloroplasttype	'Kransanatomie' met twee chloroplasttypen	Eén chloroplasttype
Primaire CO_2-acceptor is Rubisco	Primaire CO_2-acceptor is PEP	Primaire CO_2-acceptor in het licht is Rubisco en in het donker PEP
Fotorespiratie	Geen meetbare fotorespiratie	Geen aantoonbare fotorespiratie
Relatief hoge waterbehoefte	Efficiënt watergebruik	Zeer efficiënt watergebruik
Relatief gevoelig voor zoutconcentraties	Minder gevoelig voor zout	Tolerant voor (hoge) zoutconcentraties
Lichtverzadiging van de bladfotosynthese bij 400-800 µmol	Fotosynthese is niet snel lichtverzadigd	
Remming van de fotosynthese snelheid door verhoging van de O_2/CO_2-verhouding	Minder gevoelig voor verhoging van de O_2/CO_2-verhouding	Minder gevoelig voor verhoging van de O_2/CO_2-verhouding
Primaire CO_2-fixatie en de CO_2-reductie op dezelfde plaats tijdens de lichtperiode	Primaire CO_2-fixatie tijdens de lichtperiode in chloroplasten in het mesofyl, de CO_2-reductie in de chloroplasten van de vaatbundelschedecellen tijdens de lichtperiode	Primaire CO_2-fixatie tijdens de donkerperiode en de CO_2-reductie op dezelfde plaats tijdens de lichtperiode
CO_2-compensatiepunt 50-70 ppm	CO_2-compensatiepunt 0-5 ppm	Hoge affiniteit voor CO_2-tijdens de donkerperiode
Normale fotosynthesecapaciteit	Hoge fotosynthesecapaciteit	Lage fotosynthesecapaciteit
Huidmondjes geopend tijdens de lichtperiode	Huidmondjes geopend tijdens de lichtperiode	Huidmondjes geopend tijdens de donkerperiode