



# Denkkader licht

Naar een effectief gebruik van LED belichting in de glastuinbouw

Anja Dieleman, Arie de Gelder, Kees Weerheim, Marjolein Kruidhof, Wouter Verkerke,  
Nieves Garcia, Arca Kromwijk, Anne Elings, Pieter de Visser en Jan Janse

Rapport WPR-774

## Referaat

In de afgelopen 20 jaar is het elektriciteitsgebruik in de glastuinbouw snel toegenomen door toenemende arealen belichte teelt en een sterke toename van het geïnstalleerd vermogen aan belichting. Deze trend is te keren door de vervanging van de huidige SON-T belichting door LED belichting, die efficiënter zijn in het omzetten van elektriciteit in licht. LED belichting biedt nieuwe perspectieven voor de teelt en sturing van gewassen omdat het lichtspectrum aangepast kan worden aan de behoeftes van het gewas. Dit biedt mogelijkheden om de morfologie, ontwikkeling en fysiologie van planten te sturen. In het project "Denkkader licht" hebben we bestaande kennis, proefresultaten en praktijkervaringen geïnventariseerd en geanalyseerd om bij te dragen aan de kennis die nodig is om te komen tot een beter gebruik van de mogelijkheden van LED belichting in de glastuinbouw. Hierbij is niet alleen gekeken naar de effecten op gewas, maar ook op de plantweerbaarheid en natuurlijke vijanden. Dit project levert daarmee geen standaard lichtrecepten op, maar biedt een denkkader om te begrijpen waarom bepaalde effecten optreden en hoe per gewas de kennis opgebouwd moet worden om wel te kunnen komen tot de meest effectieve belichtingsstrategieën.

## Abstract

Over the past 20 years, electricity consumption in greenhouse horticulture has increased rapidly due to increasing areas of lighted cultivation and installed capacity. Replacing the current HPS lamps by LED lighting, which are more efficient in converting electricity into light can reduce the electricity consumption. LED lighting offers new perspectives for the control of crop growth, morphology and development since the light spectrum can be adjusted to the demand of the crop. In the project "Conceptual framework on light" we made an inventory and analysis of existing knowledge, test results and experiences in practice to contribute to the knowledge required to make better use of the possibilities of LED lighting in greenhouse horticulture. Not only the effects on crop, but also the plant resistance and the behavior of natural enemies have been looked at. This project does not provide standard lighting recipes, but provides a framework for understanding why certain effects occur and how knowledge per crop needs to be built up in order to achieve the most effective lighting strategies.

## Rapportgegevens

Rapport WPR-774

Projectnummer: 3742245900

DOI nummer: 10.18174/526138

Thema: Kasklimaat en energie

Dit onderzoek is tot stand gekomen door de bijdrage van het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit in het kader van het programma Kas als Energiebron.

## Disclaimer

© 2020 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Business unit Glastuinbouw, Postbus 20, 2665 MV Bleiswijk T 0317 48 56 06, [www.wur.nl/plant-research](http://www.wur.nl/plant-research).

Kamer van Koophandel nr.: 09098104

BTW nr.: NL 8113.83.696.B07

Stichting Wageningen Research. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Stichting Wageningen Research.

Stichting Wageningen Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

## Adresgegevens

### Wageningen University & Research, BU Glastuinbouw

Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk

Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk

T +31 (0)317 48 56 06

# Inhoud

	<b>Samenvatting</b>	<b>7</b>
<b>1</b>	<b>Inleiding</b>	<b>9</b>
	1.1 Achtergrond	9
<b>2</b>	<b>Wat is licht?</b>	<b>11</b>
	2.1 Zonlicht	11
	2.2 Kunstmatige lichtbronnen	15
<b>3</b>	<b>Lichtkleuren - fotosynthese</b>	<b>19</b>
	3.1 Inleiding	19
	3.2 Lichtresponscurve	21
	3.3 Lichtabsorptie	22
	3.4 Efficiëntie van lichtkleuren in de fotosynthese	24
	3.5 Rol van verrood licht in de fotosynthese	24
	3.6 Gewasfotosynthese	25
<b>4</b>	<b>Lichtkleuren – fotomorfogenese</b>	<b>27</b>
	4.1 Inleiding	27
	4.2 Fotoreceptoren	27
	4.3 UV licht	28
	4.3.1 Inleiding	28
	4.3.2 Receptoren voor UV licht	28
	4.3.3 Toepassing van UV licht	29
	4.4 Blauw licht	29
	4.4.1 Inleiding	29
	4.4.2 Receptoren voor blauw licht	30
	4.4.3 Toepassing van blauw licht	31
	4.5 Groen licht	32
	4.5.1 Inleiding	32
	4.5.2 Receptoren voor groen licht	33
	4.5.3 Toepassing van groen licht	33
	4.6 Geel/amber licht	34
	4.7 Rood licht	35
	4.7.1 Inleiding	35
	4.7.2 Receptoren voor rood licht	36
	4.7.3 Toepassing van rood licht	37
	4.8 Verrood licht	37
	4.8.1 Inleiding	37
	4.8.2 Receptoren voor verrood licht	38
	4.8.3 Toepassing van verrood licht	38

<b>5</b>	<b>Interactie licht &amp; gewasgezondheid</b>	<b>41</b>
5.1	Inleiding	41
5.1.1	Integratie van management van ziekten, plagen en het gewas	41
5.1.2	Achtergrond plantweerbaarheid	42
5.1.3	Gebruik en perceptie van licht door insecten en mijten	43
5.1.4	Gebruik en perceptie van licht door plantpathogene schimmels en bacteriën	44
5.2	Benaderingen voor optimaliseren ziekte- en plaagbestrijding door manipulatie lichtcondities	44
5.2.1	Benaderingen voor manipulatie licht voor plaagbestrijding	44
5.3	Beschikbare literatuurkennis	45
5.3.1	Interpretatie van literatuurgegevens over interactie licht en gewasgezondheid	45
5.3.2	Invloed van licht op biologie en gedrag van insecten en - mijten	46
5.3.2.1	Effecten van lichtspectrum op plagen	46
5.3.2.2	Effect van lichtspectrum op natuurlijke vijanden	48
5.3.3	Invloed van licht op plantpathogene schimmels	50
5.3.4	Invloed van licht op plantweerbaarheid tegen ziekten en plagen	51
5.4	Conclusies	53
<b>6</b>	<b>Effecten van licht op smaak en inhoudsstoffen bij tomaat en aardbei</b>	<b>55</b>
6.1	Smaak tomaat	55
6.2	Primair en secundair metabolisme	55
6.3	Modelstelsel vitamine C in tomaat	56
6.4	Model stelsel teelt aardbei	56
<b>7</b>	<b>Spectrale samenstelling van licht in gewasgroeimodellen</b>	<b>57</b>
7.1	2D gewasgroeimodellen	57
7.2	3D gewasgroeimodellen	58
<b>8</b>	<b>Samenvatting van rapporten over LED belichting op website Kas als Energiebron</b>	<b>61</b>
8.1	Algemeen	61
8.2	Aardbei	62
8.3	Alstroemeria	63
8.4	Anjer	63
8.5	Chrysanthe	63
8.6	Gerbera	64
8.7	Freesia	64
8.8	Kalanchoë	65
8.9	Komkommer	65
8.10	Lelie	65
8.11	Paprika	66
8.12	Phalaenopsis	66
8.13	Roos	66
8.14	Sneeuwbal (Viburnum)	67
8.15	Tomaat	67
8.16	Tulp	68
8.17	Zomerbloemen	68
8.18	Leerpunten uit het onderzoek	68

<b>9</b>	<b>Discussie en aanbevelingen</b>	<b>71</b>
9.1	Inleiding	71
9.2	Lichthoeveelheid en lichtkwaliteit	71
9.3	Licht en stralingswarmte	72
9.4	Spectrale samenstelling van het licht	73
9.5	Werkingsmechanisme van lichtkleuren	74
9.6	Dynamische lichtrecepten	75
9.7	Gewasgezondheid	76
9.8	Integratie lichtkleuren in productiesystemen	76
9.9	Stand van zaken en toekomstige ontwikkelingen	77
	<b>Literatuur</b>	<b>79</b>



# Samenvatting

Licht is de basis voor groei van alle gewassen. In de glastuinbouw wordt de lichtbehoefte van het gewas in eerste instantie ingevuld door het zonlicht. In periodes dat er onvoldoende natuurlijk licht is, wordt het zonlicht aangevuld met assimilatielicht. In de afgelopen 20 jaar is het elektriciteitsgebruik in de sector snel toegenomen door toenemende arealen belichte teelt en een sterke toename van het geïnstalleerd vermogen aan belichting. De verwachting is dat de belichtingsintensiteit nog verder zal stijgen in de komende jaren. Om de CO<sub>2</sub>-reductie doelstellingen te halen moet het elektriciteitsgebruik voor belichting teruggebracht worden. Een belangrijke bijdrage hieraan kan geleverd worden door de volledige vervanging van de huidige SON-T belichting door LED belichting. Voordelen van LED belichting zijn dat ze effectief zijn in de omzetting van elektriciteit naar licht (hoge efficiëntie), dat ze minder warmte afgeven dan SON-T dus dichterbij of zelf in het gewas te plaatsen zijn, en dat ze snel aan en uit geschakeld kunnen worden en dimbaar zijn. LED belichting biedt nieuwe perspectieven voor de teelt en sturing van gewassen omdat het lichtspectrum dat de LEDs afgeven regelbaar is. Dit biedt mogelijkheden om de morfologie, ontwikkeling en fysiologie van planten te sturen. De grote vraag hierbij blijft echter wat voor verschillende gewassen en rassen het juiste lichtspectrum is.

De onvolledigheid van onze kennis over de effecten van lichtkleuren noopt tot een kritische beschouwing van alle kennis en de omstandigheden waaronder die kennis is verzameld. De doelstelling van dit project "Denkkader licht" is te komen tot een beter gebruik van de mogelijkheden van LED belichting in de glastuinbouw. Daarbij gaan we uit van het gebruik van (LED) belichting met de mogelijkheid om verschillende lichtkleuren te gebruiken als aanvulling op het reeds aanwezige zonlicht. Dit is een complex systeem, waarbij de effecten van de afzonderlijke lichtkleuren op gewasgroei, ziektes, plagen en hun natuurlijke vijanden geïntegreerd moeten worden tot één lichtrecept dat kan variëren gedurende de dag of de teelt. Daarbij moeten we rekening houden met de overige klimaatfactoren, het gewas, ras, het stadium waarin het gewas zich bevindt en het teeltdoel. Om te komen tot een betere benutting van (LED) belichting in de tuinbouw zijn bestaande kennis, profresultaten en praktijkervaringen geïnventariseerd, geanalyseerd en kritisch beschouwd met oog voor de condities waaronder deze zijn verzameld en de optredende bijverschijnselen. Dit project levert geen standaard lichtrecepten op voor allerlei gewassen, maar biedt een denkkader om te begrijpen waarom bepaalde effecten optreden en hoe per gewas de kennis opgebouwd moet worden om wel te kunnen komen tot de meest effectieve belichtingsstrategieën.

De inventarisatie van de resultaten uit literatuur, proeven en demonstraties laat zien dat effecten van lichtkleuren erg wisselend kunnen zijn. Een voorbeeld is het geven van extra verrood licht, dat in een aantal gevallen positieve effecten had op de bloei, maar bij andere gewassen het aantal bloemtakken verminderde of de bloei vertraagde. Resultaten bleken in sommige gevallen verrassend te zijn, zoals veranderingen in de bladvorm onder invloed van blauw licht. Het blijkt dat ondanks het feit dat er een theoretisch kader is van hoe lichtkleuren plantprocessen beïnvloeden, verschillende gewassen verschillend kunnen reageren, waarbij effecten optreden die tegengesteld zijn aan de verwachtingen of dat er processen beïnvloed worden waarvan dat helemaal niet verwacht werd. Een van de redenen voor het optreden van dit soort effecten is dat veel van het onderzoek naar lichtkleuren is gedaan met jonge en kleine planten in klimaatkamers, in afwezigheid van zonlicht. Om tot een effectief gebruik van LED belichting als aanvulling op zonlicht in de glastuinbouw te komen, is het daarom nodig om onderzoek te doen naar het meest effectieve spectrum om zonlicht aan te vullen. Daarbij moet rekening gehouden worden met de directe effecten van lichtkleuren op plantprocessen, de effecten van de combinaties van de verschillende lichtkleuren, plantstadium, teeltfase, overige klimaatomstandigheden, seizoen, gewas, ras en het moment van de dag (aanvulling van zonlicht of belichting in de nacht). De wijze waarop dit onderzoek uitgevoerd moet worden is tweeledig. In eerste instantie zal, zeker voor gewassen waarin nog geen ervaring is met de toepassing van verschillende spectra een screening gedaan moeten worden wat verschillende lichtkleuren doen met ontwikkeling, bladkwaliteit, strekking, bloei en productie. Op basis hiervan zullen grootschaliger experimenten uitgevoerd moeten worden, waarin ook de effecten op langere termijn (maanden in plaats van weken) op een meer volgroeid gewas onderzocht worden. In demonstratieprojecten kunnen de effecten van lichtspectrum op meerdere rassen onderzocht worden, maar ook de interactie van LED belichting met teeltstrategie en klimaatregeling. Deze nieuwe kennis moet vervolgens ingebracht worden in gewasgroeimodellen, zodat deze gebruikt kunnen worden in de analyse van resultaten en doen van scenariostudies.

In de ontwikkeling van duurzame teeltsystemen onder LED belichting, zal niet alleen gekeken moeten worden naar de effecten op het gewas, maar ook op de plantweerbaarheid en op de natuurlijke vijanden. Insecten en mijten nemen ook actief de lichtcondities waar en gebruiken deze informatie voor hun oriëntatie en navigatie, reproductie en gedrag. Er is op dit gebied nog heel weinig kennis beschikbaar, dat in de komende jaren ontwikkeld zal moeten worden en geïntegreerd moet worden met de kennis van het gewas. Rassen van een gewas blijken sterk te kunnen verschillen in hun reactie op lichtspectrum. Dat betekent dat ook veredelingsbedrijven betrokken moeten worden bij de kennisontwikkeling op het gebied van LED belichting, omdat dit de wijze is om te komen tot rassen die effectief met (LED) licht met verschillende lichtkleuren om kunnen gaan.

Uit proeven en demonstratieprojecten blijkt dat de overstap van een onbelichte teelt of SON-T belichting naar een LED belichte teelt de nodige consequenties heeft voor temperatuurverdeling, ontwikkelingssnelheid, raamopening en daarmee voor CO<sub>2</sub> benutting, warmte en elektriciteitsverbruik. Het toepassen van LEDs in de kas is een systeemverandering, waarbij alle elementen van het systeem opnieuw geoptimaliseerd moeten worden. Een aanbeveling voor telers die overwegen over te stappen naar LED belichting is zich goed te laten informeren door lampenfabrikanten over de producten die zij bieden, lichtspectrum, efficiëntie, ervaringen en financieringsmogelijkheden. Hierbij gaat het niet alleen om de effecten op gewas, maar ook om plantweerbaarheid, mogelijkheden tot scouting en de werkbaarheid van het personeel onder die lichtcondities.



# 1 Inleiding

## 1.1 Achtergrond

Licht is de basis voor alle groei van gewassen. Daarbij is de zon de basis met haar specifieke lightspectrum, dat over het jaar en in de loop van de dag op gewasniveau varieert zowel in spectrum als intensiteit. De opkomst van LED techniek, waarbij slechts enkele golflengtes additioneel toegevoegd worden aan het zonlichtspectrum biedt mogelijkheden de fotosynthese en groei te bevorderen en de ontwikkeling van de planten te sturen, maar wat het juiste lightspectrum hiervoor is, is een open vraag. Ook de toepassing van coatings en folies om een deel van het spectrum van natuurlijk licht in de zomer weg te nemen, roept vragen op over voorwaarden van de samenstelling en samenhang van golflengtes voor een goede groei van gewassen. De vraag is dus wat het optimale en minimale vereiste lightspectrum is voor de toepassing van kunstlicht in de glastuinbouw. Dat de kennis over kunstlicht beperkt is bleek bij roos (De Gelder en Van der Burg, 2017). Maar ook ten aanzien van stuurlicht blijken hypothesen in proeven niet altijd bevestigd te worden. LED licht stelt ons voor nieuwe vragen, confronteert ons met onvolledige kennis en begrip, met als gevolg onjuiste aannames en onvolledige analyses.

Om de toepassing van lichtkleur op groei zo gunstig mogelijk te maken en gericht te ontwikkelen is het gewenst om met een systeem analytische benadering de invloed van lichtkleur op groei en ontwikkeling van gewassen te beschrijven. In het verleden is dit gedaan voor "Optimaal gebruik van natuurlijk licht in de glastuinbouw" (Hemming, *et al.* 2004). Dat heeft geleid tot nieuwe inzichten die bruikbaar waren bij de verbetering van de benutting van zonlicht in de glastuinbouw. Niet alleen voor de gewasgroei, maar ook voor het gedrag van biologische bestrijders en de ontwikkeling van kasdekken en folies. Voor de toepassing van kunstlicht in de glastuinbouw ontbreekt een dergelijke systematische analyse. Dit blijkt in de praktijk en bij proeven tot problemen en/of verkeerde en minder optimale groei en productie te leiden. Naast de fotosynthese, grijpt licht aan op diverse processen, zoals verdamping, hormoonbalans, bioritme etc. Bij de teelt gaat het om het geheel van benutting van licht en omzetting hiervan tot productie en kwaliteit.

De basiskennis over de effecten van lichtkleuren is met name verzameld in onderzoek in klimaatkamers zonder natuurlijk licht. Veelal is aangenomen dat licht (in de lichtarmere perioden van het jaar) kan worden verrijkt met kleuren (golflengtes op basis van LED, SON-T of andere lamptypes) zonder te letten op de basis die al in zonlicht aanwezig is. In de zomer onder heel lichtrijke condities zouden specifieke kleuren kunnen worden weggenomen (met behulp van foto selectieve coatings of folies) of kan zelfs licht worden weggenomen in één golflengte om omgezet te worden in een andere golflengte ("colour conversion materials").

Verrijken, blokkeren of verschuiven van golflengtes zal verschillende gewasresponses geven. Niet alleen omdat een bepaalde golflengte niet of beperkt aanwezig is, maar ook omdat de verhouding in intensiteit tussen golflengtes verandert. Een verandering in balans tussen golflengtes heeft gevolgen voor de status van fotoreceptoren. Een bekend voorbeeld hiervan is fytochroom onder invloed van rood/verrood verhouding. Onderzoek met bijvoorbeeld verrood laat zien dat de biomassa productie gestimuleerd kan worden en de droge stof verdeling in een gewas gestuurd kan worden (Van Hoogstraten, 2017).

De onvolledigheid van onze kennis over licht en lichtkleuren noopt tot een kritische beschouwing van alle kennis en de omstandigheden waaronder die kennis is verzameld. Bestaande kennis en proefresultaten moet geanalyseerd worden om te bepalen welke kennis er toepasbaar is, welke verworpen moet worden, welke kennis aangepast, welke kennis over het hoofd is gezien en toch bruikbaar is en welke kennislacunes er zijn. Het gaat om de integrale effecten van licht(samenstelling). Niet alleen op de fotosynthese, maar ook op de aanmaak, verdeling en benutting van assimilaten tot product en kwaliteit, plantarchitectuur en overige aspecten als verdamping, hormoonbalanseffecten op knop en wortel of effecten op strekkingsprocessen. Dit kan leiden tot nieuwe inzichten en bijdragen aan het gewenste doel: een betere productie en kwaliteit door een effectievere benutting van kunstlicht in de winter en (in mindere mate) tot betere afscherming bij overmaat van licht in de zomer.

In dit rapport wordt een inventarisatie, analyse en kritische beschouwing van kennis en proefresultaten gegeven van onderzoek met lichtkleuren. Het doel van deze beschouwing is het bepalen van relevante kennis en van kennislacunes die de sector en het onderzoek leiden naar een betere toepassing van kunstlicht (en in mindere mate) het verbeteren van afscherming in de zomer. Dit project levert geen standaard lichtrecepten op voor allerlei gewassen, maar biedt een denkkader om te begrijpen waarom bepaalde effecten optreden en hoe per gewas de kennis opgebouwd moet worden om wel te kunnen komen tot de meest effectieve belichting strategieën. In dit rapport hebben we informatie verzameld over de effecten van lichtkleuren op plantengroei, ontwikkeling en onderliggende processen en deze in een aantal bijeenkomsten met onderzoekers besproken. In deze discussies werden presentaties gegeven, de punten besproken en een aanzet gegeven voor de rapportage. Hierbij zijn ook effecten op plantweerbaarheid en effecten op ziekten en plagen betrokken. Een optimaler gebruik van licht geeft de sector handvaten voor de ontwikkeling van energiezuinige en klimaat neutrale teelten met een hogere productie en meer rendement.

## 2 Wat is licht?

### 2.1 Zonlicht

Over licht, wat dat is en hoe het kan worden beschreven zijn heel veel publicaties. Voor dit hoofdstuk is onder andere gebruikt gemaakt van het rapport "Optimaal gebruik van natuurlijk licht in de Glastuinbouw" (Hemming *et al.* 2004) en de notitie "Lighting: The principles" (Davis, 2015)<sup>1</sup>. Verder is gebruik gemaakt van het rapport: "Assimilatiebelichting tomaat, scenario analyses LED en SON-T" (Schapendonk *et al.* 2009) dat een literatuuronderzoek omvat waarin op effecten van licht wordt ingegaan. Dat rapport is onderdeel van een groter rapport over tomaten telen onder LED belichting in de praktijk (Nederhoff *et al.* 2010b).

De zon geeft straling in de vorm van elektromagnetische golven af. Deze straling wordt door de atmosfeer van de aarde gefilterd en komt dan als globale straling aan op aarde. Deze globale straling omvat straling van de golflengtes 300-3.000 nm. Straling van 3.000-100.000 nm (3-100  $\mu\text{m}$ ) wordt niet direct geëmitteerd door de zon, maar is warmtestraling. Tabel 1 geeft een overzicht van de optische straling (CIE 106/5, 1993). De optische straling wordt gekarakteriseerd door de golflengte, die wordt aangegeven in nanometers (nm) of micrometers ( $\mu\text{m}$ ), waarbij 1.000 nanometer gelijk is aan 1 micrometer.

Tabel 1

*Indeling van de optische straling.*

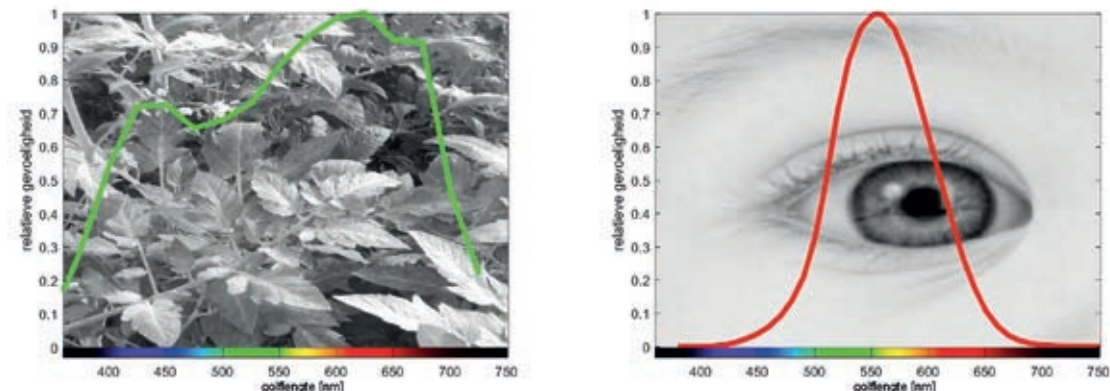
Naam	Afkorting	Golflengte [nm]	Opmerking
Ultraviolette straling	UV	UV-C	<280
		UV-B	280-315
		UV-A	315-400
Fotosynthetisch actieve straling	PAR	B (Blauw)	400-500
		G (Groen)	500-600
		R (Rood)	600-700
Nabij infrarode straling	NIR	FR (Verrood)	700-800
		NIR	800-3000
Verre infrarode straling	FIR	3000-100000	

Een deel van de globale straling is zichtbaar voor het menselijke oog, namelijk in het golflengtegebied van 380-780 nm. Dit wordt het zichtbare licht genoemd en stemt overeen met de kleuren blauw, groen, geel, oranje en rood. De globale straling kan in verschillende grootheden worden uitgedrukt. Meteorologische data gebruiken vaak de energie-inhoud van de straling, uitgedrukt in  $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ . De fotosynthese van planten is niet gerelateerd aan de energie-inhoud van de straling maar aan het aantal fotonen dat door de plant wordt geabsorbeerd door chlorofyl. Daarom wordt voor het gedeelte van het licht dat door de planten gebruikt wordt voor de fotosynthese (PAR licht, 400-700) de eenheid  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  gebruikt.

<sup>1</sup> Het rapport van Davis is onderdeel van een grotere rapportage van de AHDB.

<https://horticulture.ahdb.org.uk/project/knowledge-transfer-commercial-review-lighting-systems-uk-horticulture>  
(geraadpleegd 13-9-2017)

De gevoeligheid van het menselijk oog voor licht verschilt sterk van de gevoeligheid dat bijvoorbeeld het proces van de fotosynthese in planten heeft voor licht (zie Figuur 1).



**Figuur 1** De gevoeligheid van de fotosynthese van planten voor licht van verschillende golflengte: de McCree curve (links) en de gevoeligheid van het menselijk oog (rechts).

Onze ogen zijn vooral gevoelig in het groengele deel van het spectrum. Dat is de reden dat straatlantaarns een oranje kleur licht afgeven. Omdat de eerste assimilatielampen van straatlantaarns afgeleid waren, hadden deze ook dit oranje spectrum. Echter, steeds meer weten we dat planten een andere gevoeligheid hebben voor licht dan mensen. Planten beschikken over meerdere lichtreceptoren met elk een eigen spectrale gevoeligheid (zie voor meer detail hoofdstuk 4). Ook insecten hebben een andere kleurgevoeligheid dan de mens. Bijen zijn bijvoorbeeld meer gevoelig voor licht met een kortere golflengte.

Elektromagnetische straling (EM) beweegt als een golf door de ruimte. De energie die gekoppeld is aan de EM is gebundeld in pakketjes die we fotonen noemen. De hoeveelheid energie in een foton is gekoppeld aan de golflengte. De energie-inhoud van een foton is omgekeerd evenredig met de golflengte (formule 1). Bij een kortere golflengte hebben fotonen een hogere energie-inhoud. De energie-inhoud van een 400 nm-foton (blauw) is bijvoorbeeld 1,75 maal hoger dan die van een 700 nm-foton (rood). Echter voor het fotosyntheseproses zijn beide fotonen gelijkwaardig. Omdat niet alle energie wordt benut voor fotosynthese of biochemische signalering. Energie die niet wordt benut wordt als warmte afgegeven aan de plant. Deze warmte wordt vervolgens afgegeven aan de omgeving door verdamping of convectie. Onbekend is of de niet benutte energie gunstige effecten heeft voor de biochemie in de plant.

De energie-inhoud van een foton is te berekenen met de formule:

$$E = \frac{h \cdot c}{\lambda} \tag{Formule (1)}$$

E energie foton in J

h constante van Planck  $h=6,626 \cdot 10^{-34}$  Js

c lichtsnelheid ( $c = 3,00 \cdot 10^8$  m.s<sup>-1</sup>)

$\lambda$  golflengte in m

De hoeveelheid PAR wordt standaard uitgedrukt in mol (aantal fotonen), omdat de energie-inhoud van een foton afhankelijk is van de golflengte, die de kleur aangeeft. Afhankelijk van de kleur bereikt dus een verschillende hoeveelheid energie de plant (tabel 2), terwijl in de fotosynthese een gelijke hoeveelheid CO<sub>2</sub> wordt vastgelegd, omdat het aantal fotonen gelijk is.

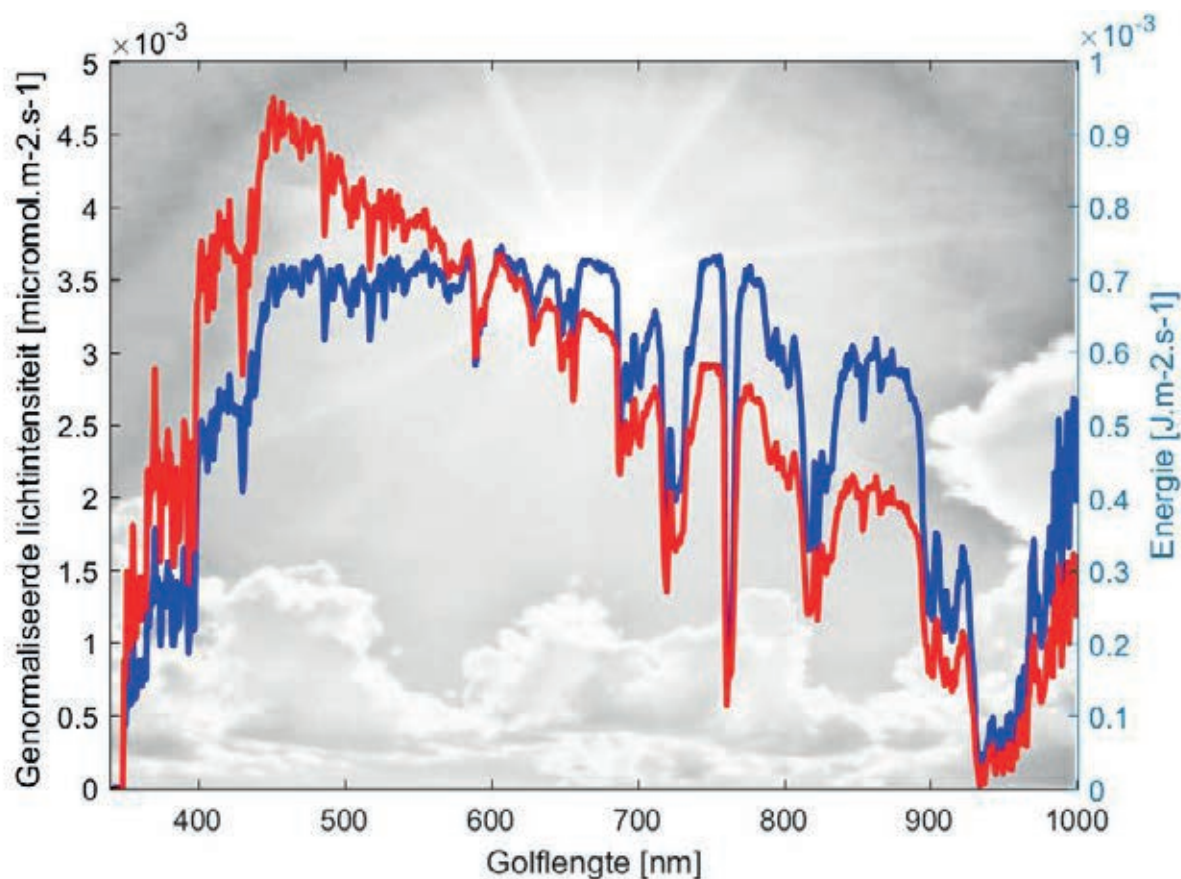
Tabel 2

Energie inhoud van licht in de golflengte range 400 tot 725 nm.

Golflengte [nm]	Energie [MJ.mol <sup>-1</sup> ]	Kleur
400	0.2993	Violet
425	0.2817	
450	0.2660	
475	0.2520	Blauw
500	0.2394	
525	0.2280	Groen
550	0.2177	
575	0.2082	Geel
600	0.1995	
625	0.1915	Oranje-rood
650	0.1842	
675	0.1773	Rood
700	0.1710	
725	0.1651	Verrood

Om de energie inhoud van licht per deeltje (MJ.mol<sup>-1</sup>) om te rekenen naar energie per oppervlakte (W.m<sup>-2</sup>) moet bekend zijn hoeveel deeltjes (mol), van welke golflengte er per vierkante meter per seconde op het oppervlak valt. Bij een intensiteit van 1000 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> is de energie per vierkante meter voor licht van 400 nm 299.3 W.m<sup>-2</sup>.

Bij het uitdrukken van de globale straling in energie-eenheden, W.m<sup>-2</sup>, wordt voor de fotosynthese de blauwe straling overgewaardeerd en rode straling ondergewaardeerd (Figuur 2). Daarom wordt bij plantenfysiologische data het aantal fotonen van de straling gebruikt, uitgedrukt in μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (CIE 106/8, 1993).



**Figuur 2** Genormaliseerde verdeling van het licht over het spectrum (blauwe lijn) (PAR som 400-700 nm =1) en de daarbij horende energiestroom (rode lijn).

In dit rapport wordt de stralingsintensiteit weergegeven als  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  en de stralingsom als  $\text{mol.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ , omdat de intensiteit of de som bepalend zijn voor de mate van plantreactie. Voor de energie inhoud is daarbij het golflengtegebied waarover het aantal fotonen per seconde of dag wordt geteld belangrijk. Voor stuurlichteffecten is een kleine hoeveelheid straling al voldoende om een reactie te krijgen. Natuurkundig bezien is de intensiteit uitgedrukt per seconde een som over een tijdseenheid van een seconde, want zelfs binnen die tijdseenheid kan de intensiteit nog variëren. Dit is bijvoorbeeld het geval bij LED lampen die met hoge frequentie worden aan/uit geschakeld<sup>2</sup>. Onderzoek met sla liet zien dat pulserende LED geen efficiëntere groei gaf dan continu belichten (De Ruiter *et al.* 2006). Voor stuurlicht is pulserend licht mogelijk wel effectief.

Voor planten is van de door de zon geëmitteerde en op aarde aankomende straling, de kwantiteit, de kwaliteit en de verandering daarvan door astronomische en meteorologische effecten doorslaggevend voor groei en ontwikkeling. Nadat de zonnestraling is gefilterd door de atmosfeer van de aarde blijft de zogenaamde globale straling over. Globale straling bestaat uit een direct en een diffuus stralingsaandeel. Rond 50% van de globale straling ligt in het PAR gebied en 50% in het NIR gebied van het spectrum. De samenstelling van de globale straling die het aardoppervlak bereikt verandert door een aantal parameters, namelijk de zonnestand, de geografische breedte, het tijdstip van de dag en de mate van bewolking. De spectrale verdeling van de globale straling varieert onder de verschillende omstandigheden. Door de ozonlaag in de atmosfeer wordt de straling beneden de 300 nm volledig geabsorbeerd. De dikte van deze ozonlaag neemt toe met toenemende geografische breedte, waardoor de UV straling daar afneemt. In de loop van het jaar neemt de UV stralingsintensiteit in de zomermaanden toe. Anders dan bij de UV straling is het aandeel NIR straling (800 – 3.000 nm) relatief gezien bij een lagere zonnestand groter en bij een hogere zonnestand kleiner. Het aandeel NIR straling neemt relatief gezien af met een toenemende bewolking.

<sup>2</sup> Een voorbeeld van effect van variabele intensiteit is gemeten bij het spectrum van gedimde LED in het IDC-LED met de Jeti Specbos UV 1211. De Jeti Specbos meet gedurende een paar nanoseconden. Onder een gedimde LED krijg je verschillen in waarden voor de intensiteit per meting.

Door de verstrooiing van het licht in de atmosfeer neemt het aandeel blauwe straling toe. Aan het einde van de dag, in de schemering (zonnestand beneden de 10°), neemt de verstrooiing toe en neemt relatief gezien ook het aandeel blauwe straling toe.

Voor de plantenfysiologie is de verhouding van rode tot verrode straling, R:FR een belangrijk kenmerk. Hiervoor worden meerdere definities gehanteerd. De brede R:FR verhouding gaat uit van de verhouding van straling van de golflengtes van 600-700 nm ten opzichte van straling met de golflengtes van 700-800 nm (Mortensen en Strømme, 1987). De smalle R:FR verhouding gaat uit van de verhouding van straling van de golflengtes van 655-665 nm ten opzichte van straling met de golflengtes van 725-735 nm (Smith, 1982). Door het seizoen heen is de R:FR verhouding bijna constant. Bewolking verandert de R:FR verhouding in positieve zin. Aan het einde van de dag, in de schemering (zonnestand beneden de 10°), neemt de Rayleigh-verstrooiing toe en vindt stralingsbreking plaats, waardoor de verrode straling relatief gezien toeneemt. Dit is sterk afhankelijk van de bewolking dicht bij de horizon. Met beginnende schemering neemt de R:FR verhouding op heldere dagen van ca. 1,20 af tot 0,8-0,7 (Holmes en Smith, 1977). De dagelijkse duur van de schemering is sterk afhankelijk van de zonnestand en dus van de geografische breedte en het seizoen (Smith, 1982). In het vervolg van dit rapport zullen nog andere voor de plant relevante niveaus of verhoudingen van licht en lichtkleuren aan de orde komen.

## 2.2 Kunstmatige lichtbronnen

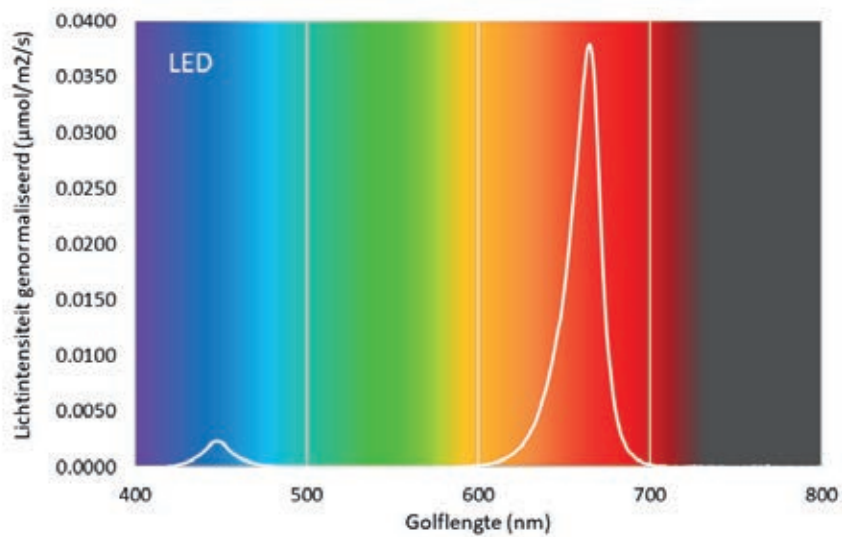
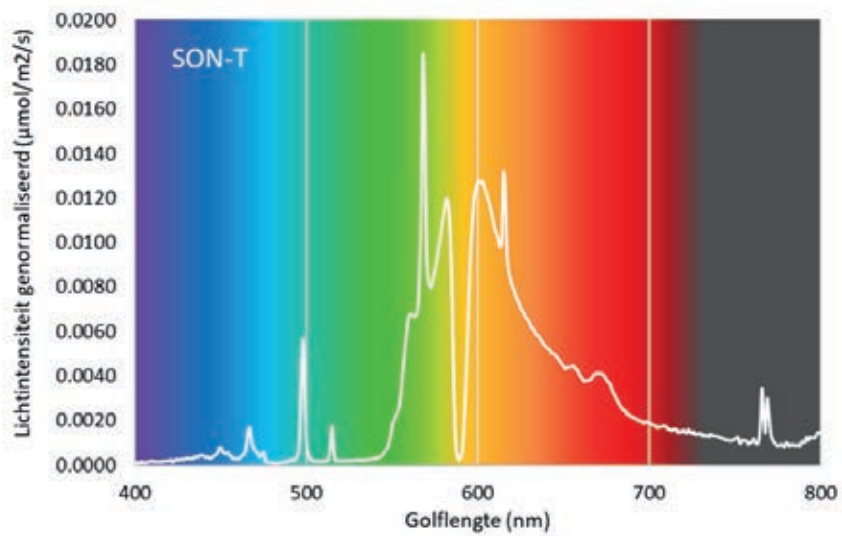
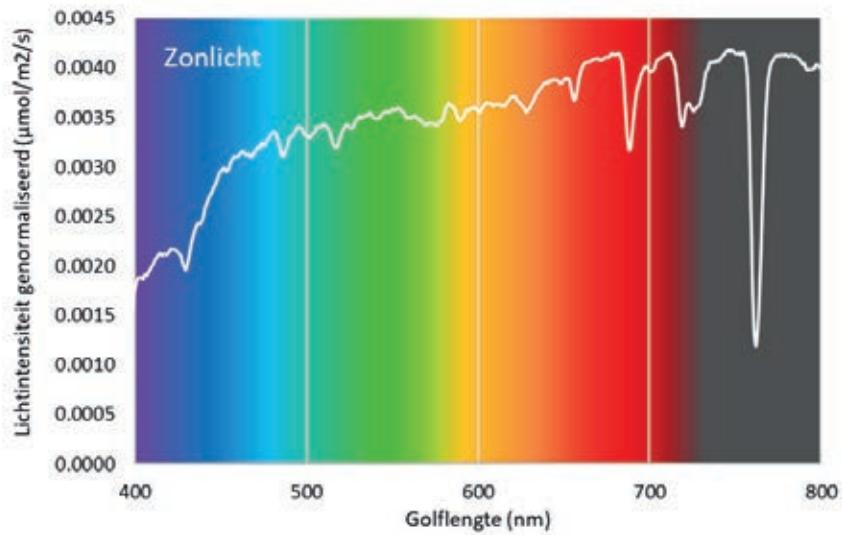
Naast natuurlijk licht is wordt er in de tuinbouw volop gebruik gemaakt van kunstmatige lichtbronnen. Davids (2015) onderscheidt daarin vijf typen verlichting die relevant zijn of kunnen zijn voor de tuinbouw:

- Gloeilamp en halogeenlamp
- Fluorescentie buis
- Hoge intensiteit ontladings lamp – hoge druk natrium en metaal-halide
- Plasma-zwavel lamp
- LED lamp (Light Emitting Diode).

De eerste typen belichting die in de glastuinbouw werden toegepast, de gloeilamp en halogeenlamp, werden toegepast voor nachtonderbreking, maar niet voor groei. Het spectrum van deze lampen ligt vast en bij de gloeilamp is er sprake van relatief veel verrood licht. Fluorescentie buizen (TL) worden met de juiste lichtkleur, die afhankelijk is van de fluorescerende laag, gebruikt voor weefselkweek, uitbloeiruimtes en klimaatkamers. Voor de laatste toepassing wordt de laatste jaren steeds vaker LED licht gebruikt.

Al tientallen jaren zijn hoge druk natrium (SON-T) lampen in de glastuinbouw de standaard belichting voor assimilatie en dus groei in de winter. Naast ca 35% PAR licht komt er veel energie vrij als warmte, waardoor kassen in de winter te warm kunnen worden als er niet wordt gelucht. Het gebruik van schermen in combinatie met lampen maakt dit warmteoverschot nog groter. Het spectrum van een SON-T lamp ligt vast.

In onderzoek worden ook wel fosfor-plasmalampen toegepast, die een spectrum hebben dat dicht bij het zonlichtspectrum ligt. De effecten op groei en ontwikkeling zijn goed (Van Ieperen *et al.* 2012). Echter de lampen zijn niet bedrijfszeker en zijn niet ontwikkeld voor praktijktoepassing.



**Figuur 3** Genormaliseerde lichtintensiteit per golflengte voor zonlicht, SON-T licht en LED licht.



De LED is een ontwikkeling van de afgelopen ruim twintig jaar. Het rendement van de nieuwste armaturen is in 2020 toegenomen naar 3.5  $\mu\text{mol}$  per J bij 95% rood licht en 5% blauw licht. Daardoor wordt het voor besparing op elektriciteit steeds interessanter om LED belichting te gaan toepassen. Bij LED is het mogelijk om het spectrum van de output te kiezen of door slim combineren van verschillende LEDs en elektronisch dimmen te sturen. Aangezien rood licht de laagste energie-inhoud per foton heeft, is rood licht het meest energie-efficiënt. Het verschuiven van het spectrum van rood richting blauw, groen of geel gaat ten koste van de efficiëntie in  $\mu\text{mol}/\text{J}$ . Een LED heeft een piekgolflengte met de hoogste lichtoutput. Verder heeft de output een normaal verdeling rond de piekwaarde, waarbij de output een smal of breed spectrum geeft. Juist de variatie in mogelijke golflengtes biedt kansen voor verdere verbetering van de belichte teelten in de glastuinbouw, waarbij gelijktijdig het financiële voordeel van besparing op elektriciteit kan worden benut. LED lampen hebben als eigenschap dat ze zeer snel aan en uit zijn te schakelen. Hiervan is gebruik gemaakt bij onderzoek met pulserende LED (De Ruiter *et al.* 2006). Voor fotosynthese bleek pulserend belichten geen voordeel te hebben. Bij sterk wisselende globale straling kan wel van de mogelijkheid om snel aan en uit te schakelen gebruik gemaakt worden om de belichting te optimaliseren.

De plasmalampen kunnen een spectrum leveren dat vergelijkbaar is met het spectrum van de zon. Maar door hun kwetsbaarheid hebben ze geen grote toepassing gekregen. In dit rapport wordt hier verder geen aandacht meer aan besteed. Daarbij is de vraag of het spectrum van de zon het optimale spectrum is voor plantengroei en -ontwikkeling. Bij één vast spectrum mis je de sturingsmogelijkheden die gebruik van verschillende lichtkleuren geven.

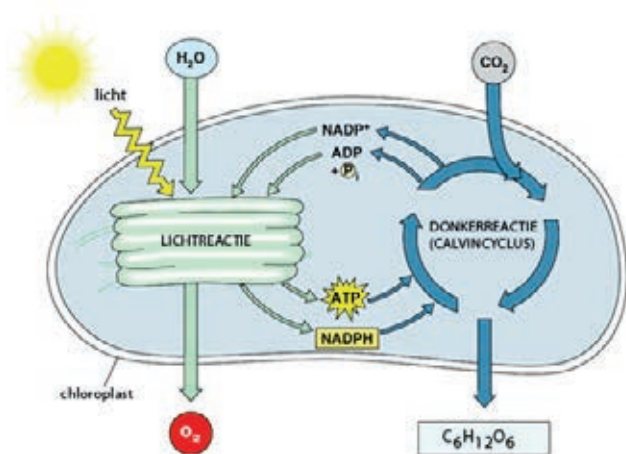


# 3 Lichtkleuren - fotosynthese

## 3.1 Inleiding

Licht is een van de belangrijkste omgevingsfactoren die de groei en ontwikkeling van planten stuurt. Dat gebeurt via twee processen: fotosynthese en fotomorfogenese. Hoe verschillende lichtkleuren bijdragen aan de fotosynthese staat beschreven in dit hoofdstuk. In hoofdstuk 4 wordt per lichtkleur besproken welke receptoren betrokken zijn en welke processen in de plant door deze lichtkleur worden aangestuurd.

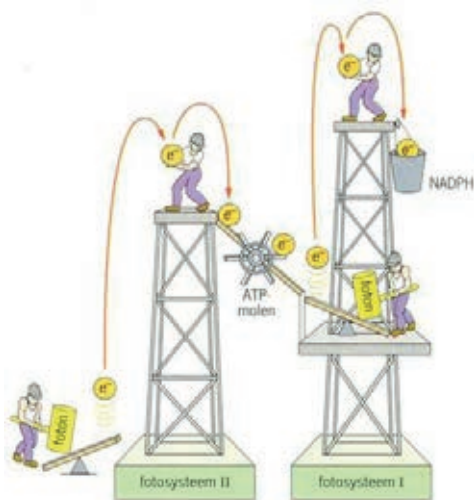
Fotosynthese is het proces in de bladeren waarbij  $\text{CO}_2$  via de huidmondjes opgenomen wordt en met behulp van de energie uit het licht omgezet wordt in suikers. Hierbij komt zuurstof vrij. De suikers die in de fotosynthese aangemaakt worden zijn de bouwstoffen die een plant nodig heeft om te kunnen groeien. Het fotosyntheseproses bestaat uit twee deelprocessen: de lichtreactie en de donkerreactie (Figuur 4). Planten kunnen het licht met golflengtes tussen de 400 en 700 nm gebruiken voor de fotosynthese, daarom wordt dit ook wel PAR licht (photosynthetically active radiation) genoemd.



**Figuur 4** Schematische weergave van de fotosynthese met daarin de deelprocessen van de lichtreactie en de donkerreactie (Calvincyclus).

Lichtenergie wordt geabsorbeerd door chlorofyl a, chlorofyl b en andere pigmenten zoals carotenoïden. De lichtenergie die door de carotenoïden opgevangen wordt, wordt doorgegeven aan chlorofyl ten behoeve van de fotosynthese. Daarom worden zij steunpigmenten genoemd. Er zijn daarnaast nog andere pigmenten in de plant die in hetzelfde gebied licht invangen, maar niet betrokken zijn bij de fotosynthese en ook geen fotoreceptoren voor fotomorfogenese zijn, zoals anthocyanen en flavonoïden (Pfundel *et al.* 2007 en Agati en Tattini, 2010). Deze receptoren hebben meer een beschermende functie in de plant doordat ze lichtdeeltjes wegvangen, die bij overmaat schade aan de plant zouden geven.

Fotosynthese in de bladeren vindt voornamelijk plaats in de mesofylcellen. Mesofylcellen bevatten veel chloroplasten (bladgroenkorrels), met daarin de licht absorberende pigmenten. In de chloroplast wordt licht energie omgezet in chemische energie (NADPH en ATP) door twee fotosystemen, fotosysteem I en fotosysteem II, die in serie werken (Figuur 5). Fotosysteem I heeft een absorbeert maximaal bij verrood licht (licht met golflengtes van rond de 700 nm) terwijl fotosysteem II maximaal absorbeert bij 680nm. De lichtenergie wordt gebruikt om de elektronen te transporteren door deze twee fotosystemen. Hoe meer lichtdeeltjes worden opgevangen, hoe sneller het elektronentransport plaats vindt. Echter, het is vaak zo dat er meer licht geabsorbeerd wordt dan gebruikt kan worden voor de vorming van NADPH en ATP. Dat kan bijvoorbeeld veroorzaakt worden doordat er op dat moment geen transporteiwitten beschikbaar zijn, de overdracht van de vorige elektronen dan nog niet klaar is of doordat de verwerking van NADPH in de donkerreactie niet snel genoeg gaat. Er worden dan meer elektronen vrijgemaakt in fotosysteem II dan kunnen worden overgedragen op fotosysteem I. De overtollige aangeslagen elektronen vallen dan terug naar de grondtoestand, waarbij licht wordt uitgezonden (fluorescentie). Bij een hogere lichtintensiteit kan het licht minder goed verwerkt worden en is de fluorescentie hoger.

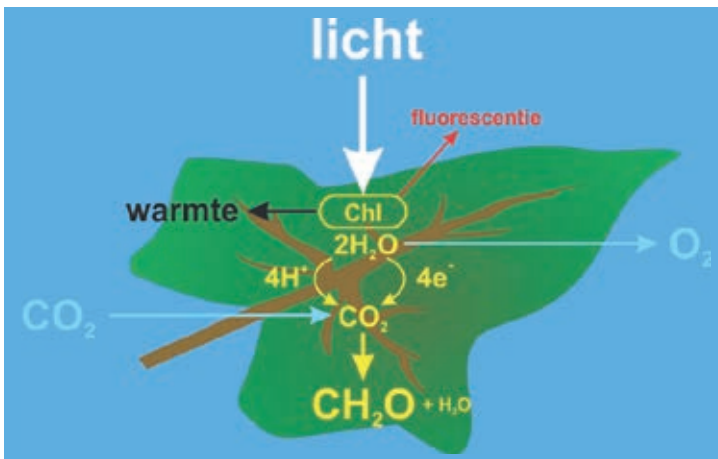


**Figuur 5** Schematische weergave van het elektronentransport van fotosysteem II naar fotosysteem I. Als er te veel lichtenergie (elektronen) door de plant geabsorbeerd wordt, worden er meer elektronen aangevoerd in fotosysteem II dan verwerkt kunnen worden. Een deel van deze elektronen valt dan terug naar de grondtoestand, waarbij licht wordt uitgezonden (fluorescentie) (Linus van der Plas).

Wanneer een chlorofyl een foton (lichtdeeltje) absorbeert, gaat het chlorofylmolecuul over naar een hoger energieniveau. Wanneer een foton blauw licht wordt geabsorbeerd, wordt het chlorofyl aangeslagen naar een hoger energieniveau dan bij een foton rood licht, omdat de energie-inhoud van een foton blauw licht hoger is dan van een foton rood licht. In het hoogste aangeslagen niveau is chlorofyl erg onstabiel en valt het snel terug naar een lager energieniveau. Daar kan het chlorofyl op vier manieren zijn energie kwijtraken:

1. Het kan een foton met een langere golflengte afstaan en terugvallen naar het basisniveau: fluorescentie
2. Het kan terugvallen naar het basisniveau door de energie om te zetten in warmte
3. Het kan de energie overbrengen naar een ander molecuul, waarbij energieverlies optreedt maar wat noodzakelijk is om de energie naar de fotosystemen over te dragen
4. De energie wordt overgebracht naar een reactiecentrum van een fotosysteem en kan gebruikt worden in de fotosynthese.

Schematisch is dat weergegeven in onderstaande Figuur.



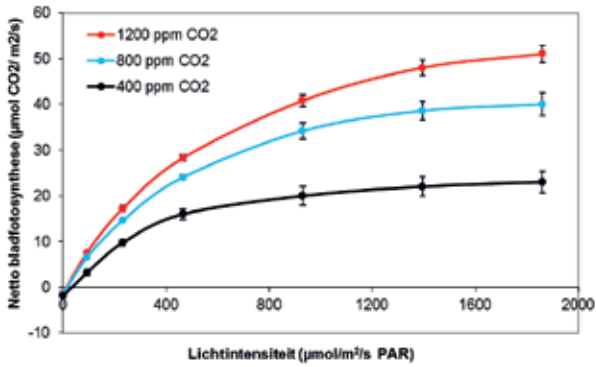
**Figuur 6** Schematische weergave van de verdeling van licht naar fotosynthese, fluorescentie en warmte

Het proces van het opvangen van fotonen tot het vormen van de energiedragers NADPH en ATP, wordt de lichtafhankelijke reactie genoemd ("lichtreactie"). De vorming van suikers door opname van CO<sub>2</sub> waarbij NADPH en ATP gebruikt worden, wordt de licht-onafhankelijke reactie genoemd ("donkerreactie"), omdat in dat proces geen fotonen worden gebruikt. Beide reacties zijn afhankelijk van elkaar: wanneer er geen energie wordt vastgelegd in de lichtreactie (omdat er geen licht is) dan kan er geen CO<sub>2</sub> vastgelegd worden in de donkerreactie. De donkerreactie kan zowel in het donker als in het licht plaatsvinden. Omdat er geen licht voor nodig is (maar wel energie) wordt deze reactie "donkerreactie" genoemd. Een misleidende naam. Het is daarom beter deze reactie CO<sub>2</sub>-bindingsreactie te noemen, omdat dat is wat er in deze reactie gebeurt.

### 3.2 Lichtresponscurve

Het verloop van de fotosynthese bij een toenemende hoeveelheid licht is te meten met een fotosynthesemeter, en wordt een lichtresponscurve genoemd (Figuur 7). Bij het meten van een lichtresponscurve wordt de hoeveelheid uitgewisselde CO<sub>2</sub> per bladoppervlakte per tijdseenheid gemeten. Dat is de netto fotosynthese. De netto fotosynthese is de resultante van de bruto fotosynthese min de respiratie. Deze processen gebeuren tegelijkertijd in de plant. De bruto fotosynthese is de opname van CO<sub>2</sub> en deze vastleggen in suikers. De respiratie is het verbranden van suikers om energie te verkrijgen voor processen als nutriëntenopname en onderhoud, waarbij CO<sub>2</sub> vrijkomt. Als je de respiratie aftrekt van de bruto fotosynthese krijg je de netto fotosynthese, dat gemeten kan worden met een fotosynthesemeter.

De lichthoeveelheid waarbij de netto fotosynthese nul is, noemen we het lichtcompensatiepunt. Wanneer er minder licht beschikbaar is dan dat niveau heeft de plant onvoldoende fotosynthese om te kunnen groeien. Bij toenemend licht neemt de fotosynthese (bijna) lineair toe tot een lichtintensiteit van 200-300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Bij hogere lichtintensiteiten neemt fotosynthese niet meer lineair toe, maar buigt deze af tot een maximaal niveau. Dit geldt voor een blad, maar voor een gewas geldt dat het licht dat niet door de bovenste bladlagen gebruikt wordt, gebruikt wordt in de lager gelegen bladlagen, zodat de gewasfotosynthese pas bij veel hogere lichtniveaus verzadigt.

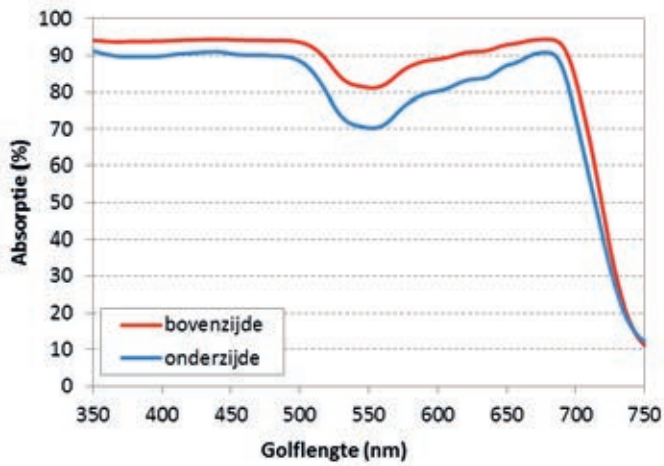
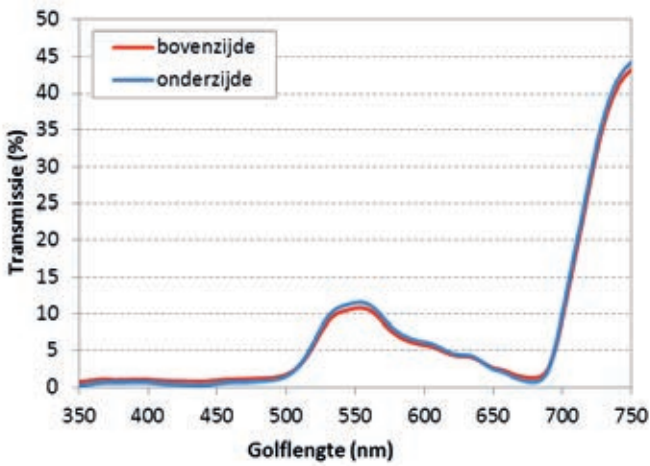
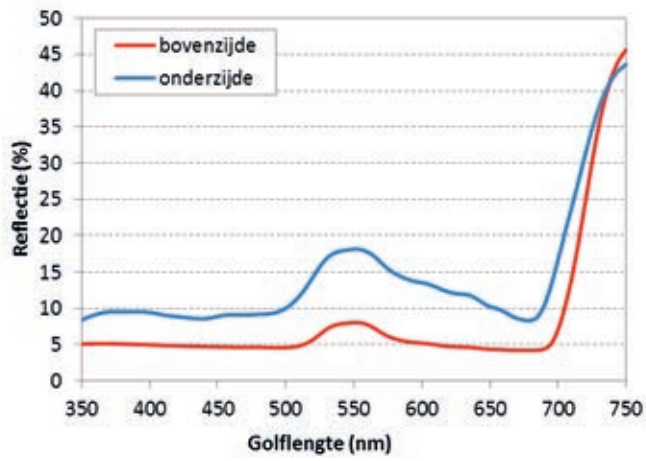


**Figuur 7** Lichtresponscurve van de fotosynthese bij drie CO<sub>2</sub> concentraties.

### 3.3 Lichtabsorptie

Licht wordt geabsorbeerd door chlorofyl en carotenoïden om gebruikt te worden in de fotosynthese. Deze pigmenten absorberen vooral in het rode en blauwe gebied. Er vindt ook absorptie plaats door andere pigmenten zoals anthocyanen en flavonoïden, met name in het groene gebied. Het totaal van lichtabsorptie door deze pigmenten resulteert in een absorptiecurve van een blad zoals is te zien in Figuur 8.

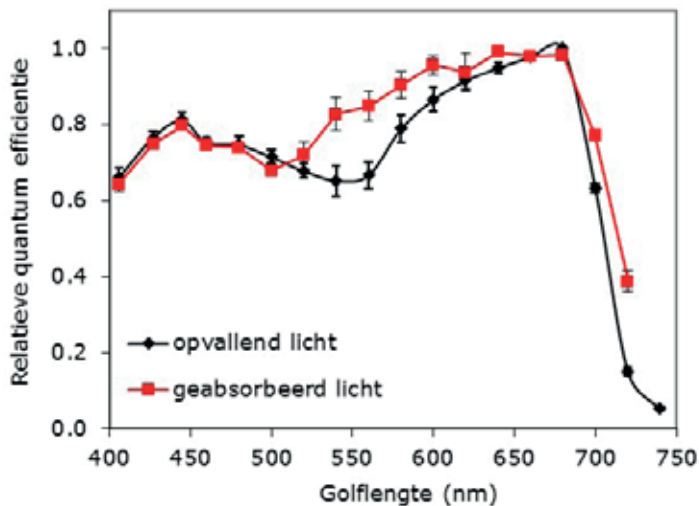
Licht dat op een blad valt kan worden geabsorbeerd, gereflecteerd of doorgelaten (transmissie). Bladeren laten lage waarden zien van transmissie en reflectie in het paarse en blauwe licht (400-500 nm), hogere waarden in het groen, gevolgd door een afname in geel en rood (Figuur 8). In het verrood nemen zowel de transmissie als reflectie sterk toe. Daarmee is de absorptie van licht het hoogst tussen 350 en 500 nm en rond de 670-690 nm, met lage waarden tussen 500 en 600 nm (groen) en vanaf 700 nm (verrood). Van het blauwe of rode licht dat op een blad valt, wordt ca. 90% geabsorbeerd, terwijl een individueel blad van het groene licht ongeveer 80% absorbeert (Terashima *et al.* 2009, Dieleman *e.a.*, 2017). De onderzijde van het blad reflecteert meer licht dan de bovenzijde, waardoor de absorptie van licht dat op de onderkant van het blad valt ca. 5% lager is dan van licht dat op de bovenkant van het blad valt (Figuur 8).



**Figuur 8** Percentages transmissie, reflectie en absorptie van het licht vallend op de bovenzijde of de onderzijde van tomatenbladeren (Dieleman e.a., 2017).

### 3.4 Efficiëntie van lichtkleuren in de fotosynthese

Binnen het PAR licht (400-700 nm) verschilt de efficiëntie waarmee licht gebruikt wordt in de fotosynthese. Over het algemeen wordt in experimenten en in teelten gekeken naar de hoeveelheid licht die lampen afgeven, en dat op het gewas terecht komt (opvallend licht, in  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Echter, in het proces van de fotosynthese is het van belang hoeveel licht er door de plant wordt geabsorbeerd. Daarom is het van belang de efficiëntie van een lichtkleur uit te drukken in de efficiëntie van het geabsorbeerde licht. Rood licht wordt het meest efficiënt gebruikt in de fotosynthese. Omdat een hoog aandeel van het rode licht wordt geabsorbeerd door bladeren, is de efficiëntie van het rode licht hoog, zowel in het geval van opvallend licht als van geabsorbeerd licht.



**Figuur 9** Relatieve efficiëntie van de fotosynthese van een volgroeid blad van roos (cv Akito) gebaseerd op opvallend licht en geabsorbeerd licht (Aangepast uit Snel et al. 2011).

Wanneer het wordt uitgedrukt in efficiëntie van geabsorbeerd licht is de efficiëntie van groen licht in de fotosynthese hoger dan dat van blauw licht. Omdat de lichtabsorptie van groen licht door een blad lager is dan van blauw licht, is de fotosynthese efficiëntie van blauw licht hoger dan van groen licht als het wordt uitgedrukt per hoeveelheid op het blad vallende straling. De reden dat de efficiëntie in het groene licht relatief laag is (per eenheid opvallend licht), is dat er een groter aandeel van het licht gereflecteerd wordt in vergelijking met rood en blauw, en dus niet gebruikt wordt voor de fotosynthese.

### 3.5 Rol van verrood licht in de fotosynthese

Zoals in Figuur 9 te zien is, neemt de fotosynthese efficiëntie sterk af bij golflengtes boven de 685 nm (McCree, 1972; Snel et al. 2010). Dit kan voorkomen worden als er aan de straling tussen de 690 en 730 nm (verrood licht) licht wordt toegevoegd met een golflengte tussen de 400 en 690 nm (blauw, groen, rood licht). Dan is fotosynthese mogelijk tot een golflengte van ongeveer 730 nm (Lawlor, 1987; Myers, 1971). Als het blad tegelijkertijd blootgesteld wordt aan licht met golflengtes boven de 690 nm en minder dan 680 nm, is de fotosynthese veel hoger dan de som van de fotosynthesesnelheden bij de afzonderlijke golflengtes. Dit fenomeen staat bekend als het Emerson-effect (of Emerson enhancement effect) en wordt verklaard doordat voor een optimale fotosynthese fotosysteem I en fotosysteem II, die verschillende absorptiespectra hebben, moeten samenwerken. Recent ligt de focus op het toevoegen van verrood licht aan rood/blauw (LED) licht (Dieleman et al. 2017). Ook dan blijkt dat als verrood licht wordt toegevoegd aan rood/blauw LED licht, de fotosynthese toeneemt (Zhen en Van Iersel, 2017).



## 3.6 Gewasfotosynthese

Hoewel fotosynthese een zeer belangrijk proces is, omdat het de basis is voor biomassa productie en gewasgroei, is de fotosynthese gemeten aan een (stukje) blad vaak slecht gecorreleerd met de productie van een gewas (Evans, 1998, Long *et al.* 2006). In de vertaling van bladfotosynthese naar productie spelen ook de integratie van bladfotosynthese naar gewasfotosynthese, lichtonderschepping (bladoppervlakte) en assimilatenverdeling naar het oogstbare product een rol.

De LAI (leaf area index,  $m^2$  bladoppervlakte per  $m^2$  grondoppervlak) bepaalt het lichtonderscheppend vermogen van een gewas en is sterk gecorreleerd met de gewasfotosynthese en groei (toename van drooggewicht) (Klasen *et al.* 2003). Een lichtspectrum dat leidt tot kleinere bladeren, kan daarom resulteren in een lager plantgewicht (Bugbee, 2016). Een voorbeeld hiervan is blauw licht. Een groter aandeel blauw licht leidt tot verminderde celdeling en celstrekking en daarmee een kleiner bladoppervlak (Dougher en Bugbee, 2004).

Hoewel de efficiëntie van blauw licht in de fotosynthese per geabsorbeerd foton laag is (zie Figuur 9), is de aanwezigheid van blauw licht in het spectrum waarin de planten groeien van groot belang voor de aanleg van het fotosyntheseapparaat in de planten. In meerdere studies is aangetoond dat het verhogen van het aandeel blauw licht leidt tot een verhoging van de netto bladfotosynthese in komkommer (Hogewoning *et al.* 2010; Wang *et al.* 2015, Hernandez en Kubota, 2016) en roos (Terfa *et al.* 2013). Ouzounis *et al.* (2014, 2015) vonden echter geen effect van het aandeel blauw licht op de fotosynthese in roos, chrysant, campanula en sla.

Eén van de mogelijke verklaringen voor het fenomeen dat het aanpassen van het spectrum weinig effect heeft op de fotosynthese is dat planten de samenstelling van beide fotosystemen kunnen veranderen (Hogewoning *et al.* 2012). Hierdoor kunnen planten verschillende lichtspectra efficiënt benutten in de fotosynthese.



# 4 Lichtkleuren – fotomorfogenese

## 4.1 Inleiding

Zoals in het vorige hoofdstuk al werd aangegeven, speelt licht op twee manieren een belangrijke rol in planten: het is een energiebron voor de fotosynthese (behandeld in hoofdstuk 3) en een bron van informatie over de omgeving, die wordt waargenomen door fotoreceptoren en leiden tot een serie van reacties in de plant die de plantvorm of ontwikkeling veranderen (fotomorfogenese). Dit proces wordt in dit hoofdstuk behandeld. De fotoreceptoren die licht waarnemen vormen de schakels naar een complex signaleringsnetwerk in de plant. Anders dan bij een pigment zoals chlorofyl, wat energie opvangt en doorgeeft, zetten fotoreceptoren het lichtsignaal om in een biochemisch signaal. De fotoreceptoren zijn eiwitmoleculen die reageren op specifieke lichtkleuren. Gezamenlijk hebben de receptoren een gevoeligheid voor golflengten van 280-750 nm (Galvão & Fankhauser, 2015). Vaak beïnvloeden de verschillende fotoreceptorsystemen elkaar ('crosstalk'). Tegelijkertijd vormen een aantal componenten van het licht-signaleringsnetwerk knooppunten met het hormonale netwerk. Hormonen zijn op hun beurt weer signaalstoffen in de regulatie van de plantontwikkeling.

Er zijn verschillende aspecten van licht die een rol spelen bij het effect van licht op de plant: aan- of afwezigheid van licht, het spectrum (kwaliteit), intensiteit (kwantiteit), richting en invalshoek (diffuus of unidirectioneel) en daglengte (Quail, 2002). Deze aspecten kunnen door verschillende receptor- signalering complexen worden waargenomen. Per gewas kan de gevoeligheid verschillen, maar er zijn algemene lijnen te trekken.

## 4.2 Fotoreceptoren

In planten zijn een aantal fotoreceptoren gevonden. Elk van deze receptoren beïnvloedt specifieke processen, maar processen kunnen ook door verschillende receptoren worden gestuurd.

Tabel 3. Overzicht van fotoreceptoren en een aantal eigenschappen (o.a. Kong & Okajima, 2016).

Fotoreceptor	Lichtgevoeligheid	Processen
Fytochroom	Rood, verrood, groen	Schaduwontwijking ("shade avoidance") Ontwikkeling huidmondjes Chlorofyl gehalte Kieming van zaden
Cryptochroom	UV-A, Blauw, groen	Hypocotyl strekking Bloeisturing Schaduwontwijking ("shade avoidance")
Fototropine	UV-A, blauw	Chloroplastverplaatsing Huidmondjesopening Blad oriëntatie.
Zeitlupe (ZTL) familie	UV-A, blauw	Bloeisturing Klokritme
UVR8	UV-B	Hypocotyl strekking UV-B tolerantie Fototropisme (naar licht toe groeien) Huidmondjesopening

In de paragrafen hieronder worden effecten van verschillende lichtkleuren op gewassen behandeld, waarbij ook specifiek wordt ingegaan op de verschillende fotoreceptoren.

## 4.3 UV licht

### 4.3.1 Inleiding

UV licht is de straling met golflengtes tussen 100 en 400 nm, en wordt onderverdeeld in UV-A (320–400 nm), UV-B (280–315 nm) en UV-C straling (100–280 nm). UV-C wordt volledig geabsorbeerd door de ozonlaag, en bereikt dus de aarde niet. UV-B wordt grotendeels geabsorbeerd door de ozonlaag. De meeste glassoorten laten nauwelijks UV licht door, hoewel er glassoorten op de markt beschikbaar zijn met een hogere transmissie voor UV licht (kwartsglas, dat gebruikt wordt voor UV lampen). In kassen is het aandeel UV licht in de totale straling door de filterwerking van het glas zeer laag.

In hoge intensiteiten leidt UV straling tot de aanmaak van vrije radicalen die DNA, eiwitten, chloroplasten en fotosynthetische pigmenten kunnen beschadigen (Hideg *et al.* 2013), maar UV-B stress bij planten in de natuur lijkt een uitzondering op de regel (Ballaré *et al.* 2011). In een lagere intensiteit en gedurende specifieke en korte periodes kan UV straling de plantweerbaarheid tegen pathogenen verhogen (Ballaré, 2014). UV-B leidt tot de aanmaak van verschillende pigmenten en andere secundaire metabolieten die als een zonnescherm werken om bescherming tegen UV-B schade te geven (Chalker-Scott, 1999).

Als planten blootgesteld worden aan UV-B straling, neemt het chlorofylgehalte af (met name chlorofyl a), en daarmee de chlorofyl a/b verhouding (Nedunchezian en Kulandaivelu, 1997; Lidon en Ramalho, 2011). De fotosynthesesnelheid kan 3-90% afnemen na blootstelling aan UV-B (Lidon *et al.* 2012). Echter, Wargent *et al.* (2011) toonden aan dat een verhoogde blootstelling aan UV-B kan leiden tot een toename in fotosynthese in sla.

Blootstelling aan UV-B licht leidt verder tot een afname van stengelstrekking, minder bladoppervlakte en minder biomassa (zie samenvattende tabel in Huché-Théliér *et al.* 2016). Het bladoppervlak neemt meer af dan de biomassa, waardoor de bladdikte toeneemt (Wargent *et al.* 2009). De plantweerbaarheid tegen (schimmel) ziektes en insectenvraat neemt toe, leidend tot minder schade aan het gewas (Wargent, 2016). De gehaltes aan anthocyanen en flavonoïden nemen toe door bijbelichten met UV-B licht, hetgeen leidt tot een betere bloem-, blad- of stengelkleur (bijvoorbeeld in snijbloemen, rode sla) (Li en Kubota, 2009; Tsormpatsidis *et al.* 2008).

### 4.3.2 Receptoren voor UV licht

UV licht wordt door verschillende fotoreceptoren waargenomen (Tabel 3), namelijk cryptochroom, fototropines, de Zeitelupee familie en UVR8. Het heeft tot 2011 geduurd voordat duidelijk werd dat UV-B straling wordt waargenomen door UVR8 (UV RESISTANCE LOCUS 8) (Rizzini e.a., 2011), waarna Christie *et al.* de structuur van UVR8 en de waarschijnlijke werkingwijze ophelderden (Christie e.a., 2012). Onder invloed van lage intensiteiten UV-B wordt UVR8 al gesplitst, getransporteerd van het cytosol naar de kern waar de UV-B straling waargenomen wordt (Heijde en Ulm, 2012). In inactieve staat, neemt de fotoreceptor de vorm aan van een dimeer, een eenheid van twee receptormoleculen. Binnen enkele seconden na blootstelling aan UV-B straling, splitst het inactieve molecuul zich in de actieve vorm. De absorptiepiek van UVR8 ligt in het golflengtegebied van 280-300 nm (Wu *et al.* 2011). In de celkern wordt de signaaltransductieketen in gang gezet. Dit kan leiden tot verschillende plant reacties, zoals huidmondjes sluiting, minder strekking, minder response op temperatuur en onderdrukking van de shade avoidance response.

### 4.3.3 Toepassing van UV licht

Op dit moment wordt UV licht nog niet wordt toegepast voor het sturen van de groei en ontwikkeling van planten, zou het effect dat UV licht heeft op groei en vertakking gebruikt kunnen worden om compactere en meer vertakte potplanten te telen (Huché-Théliér *et al.* 2016). Voor de groenteteelt zou het gebruik van UV-B interessant kunnen zijn om daarmee de gehaltes aan secundaire metabolieten zoals antioxidanten te verhogen, en daarmee de gehaltes aan gezondheid bevorderende stoffen. En tenslotte biedt het verhogen van de plantweerbaarheid tegen pathogenen en ziektes door belichting met UV-B licht perspectief. Daarbij moet wel opgemerkt worden dat het werken met UV-B lampen in een kas aan strenge eisen moet voldoen, aangezien UV-B kan leiden tot huidkanker. UV licht in hogere doseringen wordt al wel toegepast voor het bestrijden van schimmels in de glastuinbouw, in gewassen zoals komkommer, tomaat, kruiden en rozen.

Licht interacteert met andere omgevingsfactoren, zoals temperatuur. Thermomorfogenese is de verzamelnaam van morfologische aanpassingen van planten aan temperatuur. Eén van de morfologische aanpassingen die vaak wordt waargenomen bij planten, is een toename in stengelstrekking bij temperatuurverhoging. Licht kan deze processen beïnvloeden. Zo blijkt dat hypocotyl strekking door hoge temperatuur tegengegaan kan worden door UV-B licht (Hayes *et al.* 2017). Dit komt doordat de expressie van auxine productie- en signaleringsgenen wordt onderdrukt waardoor strekking die normaal gesproken plaatsvindt door een toename in temperatuur, onderdrukt wordt.

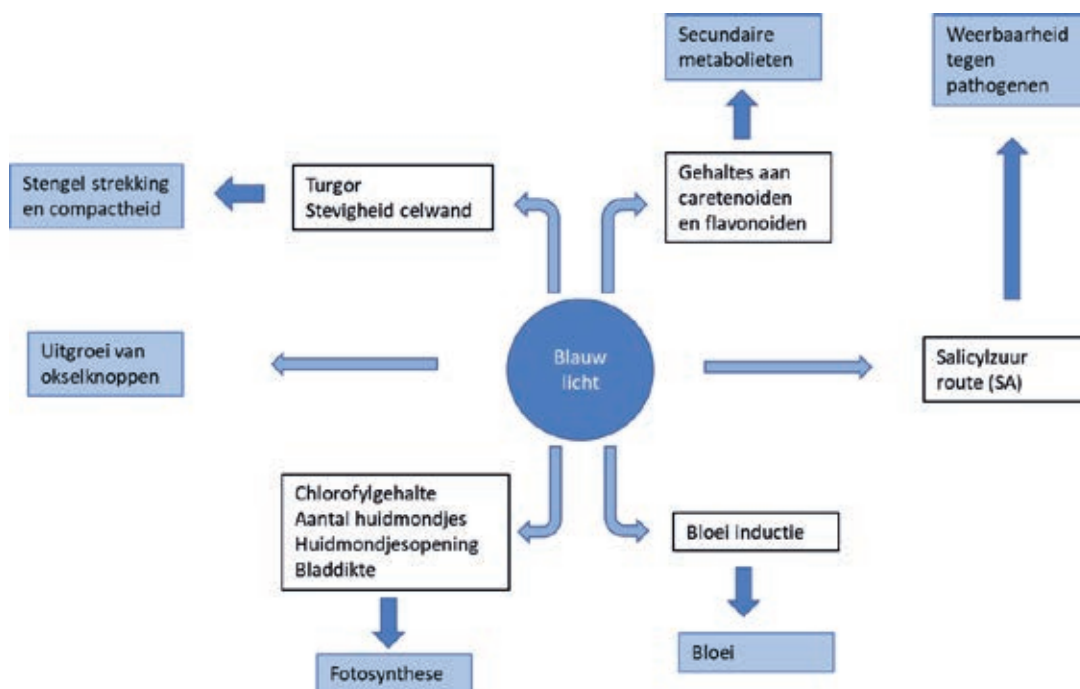
## 4.4 Blauw licht

### 4.4.1 Inleiding

Blauw licht is de straling met een golflengte van 400-500 nm, waarbij het deel van 400-450 violet wordt genoemd en de straling tussen 450-500 nm blauw. Blauwe LEDs hebben veelal een piek in intensiteit rond de 450-460 nm.

Blauw licht is een van de basiskleuren in de (LED) belichting van gewassen. Om gezonde planten te telen met een normale plantvorm is zowel rood als blauw licht nodig. Rood licht is belangrijk omdat het zeer effectief is in de fotosynthese, maar er zijn veel studies die aantonen dat het toevoegen van blauw licht aan een rood licht spectrum leidt tot een verbetering van de groei (Kim *et al.* 2004; Johkan *et al.* 2010, Yorio *et al.* 2001). De redenen hiervan liggen in een aantal algemene effecten van blauw licht, namelijk de aanmaak van meer chlorofyl en carotenoïden voor het invangen van licht voor de fotosynthese en het stimuleren van de huidmondjesopening voor een betere opname van CO<sub>2</sub> (Hogewoning *et al.* 2010, Savvides *et al.* 2012). Zo leidt het toevoegen van blauw licht aan rood licht tot een hogere fotosynthesesnelheid (Matsuda *et al.* 2004) en daarmee een hogere groei. Over hoe hoog dit aandeel blauw licht moet zijn is geen consensus: per gewas, seizoen en type achtergrondlicht verschilt dit.

Een aantal andere algemene effecten van blauw licht zijn de stimulering van fototropisme (groeien naar het licht toe), remming van de stengelstrekking en bladgrootte, toename van de bladdikte, productie van anthocyaan, beweging van chloroplasten en een meer horizontale bladstand (Taiz en Zeiger, 2015). Niet al deze effecten zijn positief voor de groei: onder invloed van blauw licht neemt in sommige gevallen de bladoppervlakte af (Islam *et al.* 2012) en daarmee de lichtonderschepping, gewasfotosynthese en biomassa van de planten. In een samenvattend schema (aangepast naar Hché-Théliér *et al.* 2016) is te zien hoe blauw licht verschillende plantprocessen aanstuurt, die relevant zijn voor de productie van hoogwaardige gewassen in de glastuinbouw.



**Figuur 10** Fysiologische processen die door blauw licht gestuurd kunnen worden (naar Huché-Théliér et al. 2016).

#### 4.4.2 Receptoren voor blauw licht

Er zijn drie groepen fotoreceptoren verantwoordelijk voor de effecten van blauw licht in planten, namelijk de cryptochromen, die met name een rol spelen in de remming van stengelstrekking en bloei, de fototropines die vooral een rol spelen in fototropisme en Zeitelupee familie van receptoren, die een rol spelen in het waarnemen van de daglengte en de dagritmes. Verder is zeaxanthine een fotoreceptor voor blauw licht in de sluitcellen van huidmondjes. Zij spelen een rol in de regulering van huidmondjesopening door blauw licht (Taiz en Zeiger, 2015).

Cryptochromen (CRYs) kunnen UV-A en blauw licht waarnemen. Piekgolflengten zijn hierbij 370 en 450 nm (Huché-Théliér et al. 2016). CRY1 is de belangrijkste fotoreceptor onder blauw licht met hoge intensiteit, terwijl CRY2 een belangrijkere rol speelt onder lage intensiteiten blauw licht. CRY1 onderdrukt gevoeligheid en/of concentraties van twee hormonen, gibberellinen en auxine. Cryptochromen bevinden zich voornamelijk in de celkern, maar CRY2 bevindt zich tijdens de lichtperiode in het cytoplasma. Ook fluctueert de concentratie van CRY2 tijdens korte dagen, maar is stabiel op lange dagen, net zoals CRY1. Het aantal cryptochroom genen verschilt per plantensoort. Sommige soorten dragen 2 *Cry1* genen, terwijl andere soorten 2 verschillende *cry2* genen dragen. Cryptochromen sturen verschillende reacties op blauw licht aan zoals remming van de stengelstrekking, anthocyaan productie, bloei en het regelen van de biologische klok (dagritmes). Cryptochromen kunnen gedeactiveerd worden door groen licht.

Fotropinen zijn fotoreceptoren die UV-A en blauw licht waarnemen. Deze fotoreceptoren spelen een belangrijke rol in een aantal lichtreacties die zorgen voor optimale fotosynthese (Christie et al. 2015). Deze reacties zijn onder andere fototropisme (het oriënteren naar het licht toe), verplaatsing van chloroplasten, bladstrekking en huidmondjes opening. Bladeren kunnen zich aanpassen aan wisselende lichtomstandigheden door hun chloroplasten in het blad van positie te laten veranderen. Deze herverdeling van chloroplasten in de cel kan de lichtabsorptie aanpassen en schade door te veel licht voorkomen. Bij weinig licht verzamelen de chloroplasten zich aan de bovenkant van de mesofylcellen, waardoor de lichtabsorptie gemaximaliseerd wordt. Bij sterke instraling verplaatsen de chloroplasten zich naar de zijkanten van de cel, parallel aan het invallende licht, waardoor de lichtabsorptie geminimaliseerd wordt en daarmee lichtschade voorkomen wordt.

Er zijn twee receptoren te onderscheiden: PHOT1 en PHOT2. PHOT1 is gespecialiseerd in het verwerken van blauw licht met lage intensiteit ( $<1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), terwijl PHOT2 belangrijker is onder hoge lichtintensiteiten. Fototropisme vereist bijvoorbeeld alleen de werking van PHOT1, een proces dat dus al plaatsvindt bij lage lichtintensiteiten. De fototropinen zijn verbonden aan het celmembraan, maar stimulatie zorgt ervoor dat de moleculen in het cytoplasma vrijkomen en de keten van reacties in de plant in gang zetten.

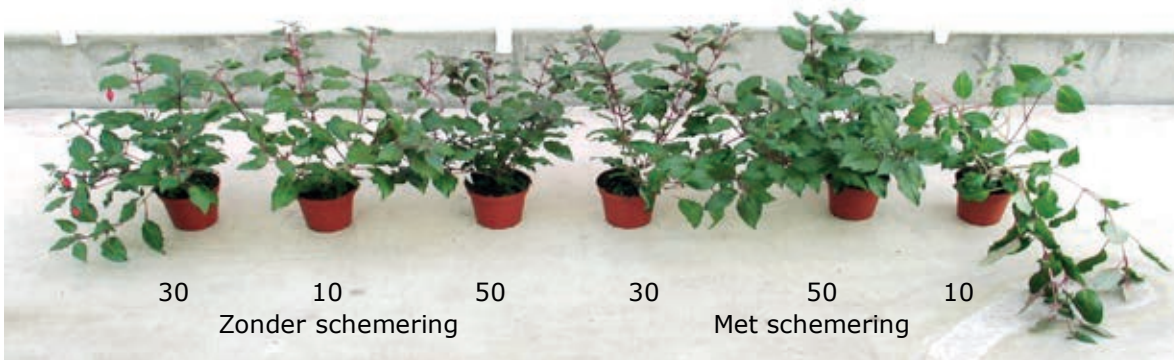
Naast fototropinen is er een familie van eiwitten (waaronder ZTL/FKF1/LKP2) die vergelijkbare lichtgevoelige eigenschappen hebben (Ito, Song, & Imaizumi, 2012). Net als fototropinen hebben deze eiwitten een absorptiespectrum met een piek rond 450 nm. Een belangrijke functie is de regulatie van de circadiaanse klok. Deze klok zorgt ervoor dat processen en activiteiten van een plant afgestemd zijn op de omgeving, en aansluiten bij het dag/nacht ritme. ZTL is een fotoreceptor die geactiveerd wordt door licht, waardoor er een chemische verbinding wordt gevormd. Hierdoor verandert ZTL van vorm (Pudasaini *et al.* 2017). Na ongeveer anderhalf uur keert het eiwit terug naar de oorspronkelijke vorm. De tijd tussen het maken en verbreken van deze verbinding kan worden gezien als een de countdown van een timer, die goed moet lopen om de klok in pas te laten lopen met de omgeving. Hierdoor kan met licht de interne klok worden geregeld. Daarnaast sturen deze receptoren bloei in relatie tot daglengte; overexpressie zorgt voor vervroegde bloei onder lange dag (non inductieve) condities. FKF1, een ander lid van deze familie, faciliteert expressie van de centrale bloeiregulator. Daarentegen lijken ZTL en LKP2 geen eenvoudige positieve regulatoren te zijn zoals FKF1. ZTL lijkt ook een belangrijke rol te spelen bij de bescherming van de circadiaanse klok tegen degradatie bij hoge temperaturen (Gil & Park, 2017).

Zeaxanthine functioneert als een fotoreceptor voor blauw licht in de sluitcellen van de huidmondjes, waardoor het de huidmondjesopening stuurt. Blauw licht zorgt voor opening van de huidmondjes. Groen licht remt de opening van de huidmondjes die het gevolg is van blauw licht. Als planten een korte puls blauw licht krijgen zullen ze open gaan. Wanneer deze blauw licht puls direct wordt gevolgd door een korte puls met groen licht gaan de huidmondjes niet open. Deze reactie is dan weer omkeerbaar als weer blauw licht wordt gegeven (Talbot *et al.* 2006), analoog aan de rood/verrood omkeerbaarheid van de fytochroomrespons (Frechilla *et al.* 2000).

Het absorptiespectrum voor zeaxanthine komt sterk overeen met het actiespectrum voor de blauw-licht stimulering van de huidmondjesopening. Groen licht blijkt erg effectief te zijn in de isomerisatie van zeaxanthine (Milanowska en Gruszecki, 2005), waar de antagonistische werking van blauw en groen licht door verklaard kan worden.

#### 4.4.3 Toepassing van blauw licht

Er zijn gewassen waarvoor de biomassa niet het belangrijkste kwaliteitscriterium is, zoals potplanten. Daarbij geldt dat voornamelijk bloei en plantvorm de kwaliteit bepalen. Potplanten kunnen onder condities van laag licht té gestrekt uitgroeien. Daarom worden deze planten regelmatig behandeld met chemische groeiregulatoren (remstoffen), om ze compact te houden. Aangezien het gebruik van remstoffen steeds verder wordt teruggedrongen, wordt gezocht naar alternatieven. Naast EC, watergift en temperatuurstrategie, kan strekking en bloei ook beïnvloed worden met lichtkleuren. Bij begonia, viool, pelargonium en petunia geteeld onder verschillende rood/blauw verhoudingen, bleek de groei het snelst te zijn bij 11-15% blauw licht. Echter, de planten waren het meest compact bij 60% blauw licht, maar dat leidde ook tot een vertraagde bloei en minder bloemen (Davis, 2017). Vergelijkbare resultaten werden gevonden bij fuchsia (Figuur 11). Deze effecten van het aandeel blauw licht bij fuchsia, maar ook bij viool, pelargonium en petunia bleken afhankelijk van seizoen en/of de voorbehandeling van de stekken (Dieleman *et al.* 2018).



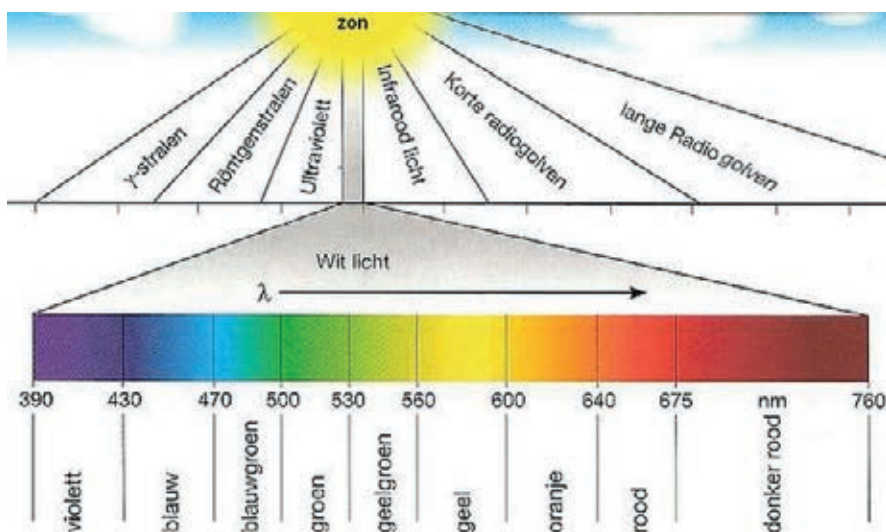
**Figuur 11** Steekproef van *Fuchsia 'Beacon'* geteeld zonder (links) en met natuurlijke schemering (rechts) onder 30, 10 en 50% en 30, 50 en 10 % blauw licht (van links naar rechts) bij de gewasmeting op 18 januari (week 3) 2016 (Dieleman et al. 2018).

In een gewas als chrysanthe, een korte dag plant, is bijbelichten maar beperkt mogelijk, omdat het verlengen van de lichtperiode leidt tot verstoring van de bloemaanleg. Wanneer in klimaatkamers de laatste paar uur van een lange dag met rood/blauwe LED belichting alleen blauw licht gegeven werd, was de bloemaanleg wel normaal en was het taggewicht hoger door de extra uren (fotosynthetisch actief) licht (Van Ieperen et al. 2011). Wanneer ditzelfde werd geprobeerd met een daglichtspectrum in de klimaatkamer of met natuurlijk zonlicht in de kas, bleek er geen bloemknopvorming op te treden na doorbelichting met blauw licht (Van Ieperen et al. 2011). Dit laat zien dat het niet mogelijk is resultaten uit daglichtloze condities direct door te vertalen naar kassen, waar de belichting wordt toegevoegd aan een daglichtspectrum. En het toont aan dat ook het spectrum gedurende de dag invloed heeft op de bloei van planten.

## 4.5 Groen licht

### 4.5.1 Inleiding

Voor groen licht wordt vaak aangehouden dat het gaat om golflengtes tussen de 500 en 600 nm. Echter, tussen de 470 en 510 nm is er een overgangsgebied tussen blauw en groen licht, en vanaf 570 nm wordt het licht ook wel geel genoemd. Een nauwere bandbreedte voor groen licht is dus straling met een golflengte van 500-570 nm.



**Figuur 12** Spectrale verdeling van het PAR licht, met een uitgebreide onderverdeling van kleuren.



#### 4.5.2 Receptoren voor groen licht

Groen licht heeft duidelijk fotomorfogenetische effecten. Deze fotomorfogenese effecten (Wang en Folta, 2013) kunnen in twee types gesplitst worden: degenen die gestuurd worden door cryptochromen, de fotoreceptoren die ook UV-A en blauw licht absorberen (Bouly *et al.* 2007; Sellaro *et al.* 2010) en degenen gekoppeld aan een veronderstelde, maar nog onbekende, groen licht fotoreceptor.

Wanneer groen licht wordt geabsorbeerd door cryptochromen, verandert de redox staat van het flavine adenine dinucleotide (FAD) molecuul, het licht absorberende chromofoor van cryptochroom. Het FAD molecuul komt voor in een van de drie redox staten (Figuur 13) die allemaal fotonen van een verschillende golflengte absorberen (Kao *et al.* 2008). Wanneer het cryptochroom UV-A of blauw licht absorbeert, wordt het omgezet naar de actieve vorm, hetgeen resulteert in UV-A en blauw licht responsen. Deze vorm kan echter ook groen licht absorberen, waarmee het cryptochroom weer wordt omgezet in de inactieve vorm, waarmee de UV-A of blauw licht respons weer wordt geremd. Een bekend voorbeeld van dit mechanisme is het feit dat groen licht de opening van huidmondjes onder invloed van blauw licht kan omkeren, en daarmee weer leidt tot sluiting van de huidmondjes (Frechilla *et al.* 2000).



**Figuur 13** De omzetting als gevolg van licht tussen verschillende redox staten van de flavine chromofoor op cryptochroom.

Andere voorbeelden van blauw/groen licht reversibele effecten zijn de remming van de bloeïnductie geïnduceerd door blauw licht (Banerjee *et al.* 2007) en de blauw licht gestuurde anthocyaan synthese (Zhang en Folta, 2012).

De processen waarvan we aannemen dat die gestuurd worden door de tot nu toe nog onbekende groen-licht fotoreceptor zijn bijvoorbeeld de aanpassing van plant- en bladarchitectuur, die afhangen van de intensiteit van het groene licht (Sellaro *et al.* 2010 en Zhang *et al.* 2011). Een hoger aandeel groen licht in een achtergrond van rood-blauw licht geeft effecten die lijken op het fytochroom effect van een lagere R/FR verhouding (Smith *et al.* 2017). Zhang *et al.* (2011) lieten zien dat een grotere hoeveelheid groen licht bij Arabidopsis effecten gaf die vergelijkbaar zijn met het 'shade avoidance syndroom', zoals strekking en een meer omhoog gerichte oriëntatie van de bladeren. De blauw:groen verhouding in het licht is daarmee voor de plant een indicatie voor de mate van beschaduwing (Sellaro *et al.* 2010). Verandering van blauw:groen ratio in een gewas (naar beneden toe) is overigens minder sterk dan verandering van rood:verrood, simpelweg vanwege de grote verschillen in absorptie van groen en verrood licht door de bladeren.

#### 4.5.3 Toepassing van groen licht

Van groen licht is jarenlang gezegd dat het minder effectief zou zijn voor plantengroei dan bijvoorbeeld rood of blauw licht, omdat groen licht gereflecteerd wordt door planten, waardoor ze door de mens waargenomen worden als groen. Dit is echter niet juist. De meeste groene bladeren absorberen ten minste 70% van het groene licht, en een gewas (meerdere bladlagen) absorbeert meer dan 90% van het groene licht (Paradiso *et al.* 2011). Het feit dat er per blad minder groen licht geabsorbeerd wordt vergeleken met rood en blauw licht betekent dat het dieper in de bladeren (Terashima *et al.* 2009) en in het gewas (Paradiso *et al.* 2011) doordringt, waardoor het de fotosynthese aanstuurt onder in het gewas waar nog nauwelijks blauw en rood licht is (Sun *et al.* 1998).

Dat betekent dat in een hoog opgaand gewas, het toevoegen van groen licht de gewasfotosynthese zou kunnen verhogen. Groen licht wordt nagenoeg niet door chlorofyl geabsorbeerd, maar door carotenoiden. De ingevangen lichtenergie wordt vervolgens doorgegeven van de carotenoiden aan chlorofyl, met een verlies aan efficiëntie (Sun *et al.* 1998), een van de redenen dat de efficiëntie van groen licht in de fotosynthese lager is dan van rood licht.

In een aantal onderzoeken is gebleken dat wanneer een lichtspectrum grotendeels bestaat uit rood/blauw (LED) licht, zoals dat in de winter in Nederlandse kassen het geval is, zeker in de periode dat er (nog) nagenoeg geen zonlicht is, het toevoegen van groen licht positief kan zijn voor de productie. Zo bleek het vervangen van een deel van het blauwe of rode licht in een rood/blauw lichtspectrum door groen licht te leiden tot een hoger vers- en drooggewicht van slakroppen (Stutte *et al.* 2009; Kim *et al.* 2004a). Het toevoegen van groen licht aan het spectrum leidt niet altijd tot meer biomassa-toename (Li en Kubota, 2009). De positieve effecten van groen licht (lichtdoordringing dieper in het gewas) zouden in dat geval niet op wegen tegen bijvoorbeeld de sluiting van huidmondjes door meer groen licht of het feit dat er meer assimilaten aan de groei van de stengel besteed worden door meer stengelstrekking. Het is aannemelijk dat juist in dichte gewassen met meerdere bladlagen het toevoegen van extra groen licht zou kunnen leiden tot een betere lichtverdeling in het gewas en een hogere gewasfotosynthese (Smith *et al.* 2017). Dit is recent onderzocht in tomaat, waarbij het aandeel groen licht in het spectrum verhoogd werd van 7% (rood/blauwe LED belichting met een achtergrond van zonlicht) tot 39% (rood/blauw/groene LED belichting met een achtergrond van zonlicht) (Kaiser *et al.* 2019). De toevoeging van groen licht aan het spectrum leidde tot een toename van het totaal plantdrooggewicht en het gewicht van de geogste tomaten. Een beperking van dit onderzoek is dat er gewerkt is met relatief jonge planten, maar het toont wel aan dat het toevoegen van groen licht aan rood/blauwe belichting met een achtergrond van zonlicht perspectief biedt voor de gewasgroei in de glastuinbouw.

Een ander aspect van groen licht in het spectrum is dat gewasgezondheid beter gemonitord kan worden dan wanneer alleen met rood/blauw licht belicht wordt, omdat de planten dan groen zijn, en het zichtbaar maken van plagen, ziektes en nutriënten gebrek veel beter gaat (Kim *et al.* 2006).

Tot enkele jaren geleden was de efficiëntie van LED lampen in het groene gebied erg laag (Smith *et al.* 2017). Echter, in de afgelopen jaren zijn LED veel efficiënter geworden in het groen, waardoor de efficiëntie vergelijkbaar is geworden met andere delen van het spectrum, waardoor groen als een kleur in het spectrum van LED lampen interessanter is geworden voor de glastuinbouw (Jiang *et al.* 2015; Alhassan *et al.* 2016).

## 4.6 Geel/amber licht

Geel of amber licht heeft een golflengte van 580 – 600 nm en is het staartje van wat meestal groen licht wordt genoemd (500-600 nm). Uit de literatuur blijkt dat het effect van groen licht verschilt afhankelijk van de golflengte waarmee belicht wordt. Dougher en Bugbee (2001) concludeerden dat een groter aandeel geel licht (580-600 nm) verantwoordelijk was voor de afname in groei van sla, mogelijk doordat minder chlorofyl gevormd werd. Hierbij moet opgemerkt worden dat er in deze studie verschillende typen lampen (hoge druk natrium en metaal halide) zijn gebruikt, en dat de conclusies gebaseerd zijn op extrapolaties. Opvallend genoeg wordt SON-T belichting gekenmerkt door een dip in het spectrum tussen 580 en 600nm.

Wang *et al.* (2009) teelde jonge komkommerplanten 8 dagen bij wit licht, paars (395 nm), blauw (452 nm), groen (522), geel (594) en rood (628 nm) licht. Zowel de bladoppervlakte, chlorofylgehalte als het drooggewicht van de planten bleek het laagst onder geel licht, gevolgd door groen licht. De fotosynthesesnelheid was hoger onder blauw en paars licht dan onder groen en geel licht (Wang *et al.* 2009). Dit leidde ook tot hogere gehalten aan suikers en zetmeel in de bladeren van komkommer geteeld onder paars of blauw licht, vergeleken met bladeren geteeld bij groen of geel licht.

Lui *et al.* (2018) deed onderzoek aan sla naar onder andere het effect van violet (402 nm), groen (520 nm) en geel (590 nm) licht op biomassa en fotosynthese in een breed achtergrondspectrum. Als geel licht uit het brede spectrum werd weggelaten, nam het versgewicht in de eerste instantie fors toe doordat er relatief meer biomassa naar de bovengrondse delen ging. Later in de proef was dat echter precies andersom, en resulteerde de afwezigheid van geel licht tot een lagere biomassa van de bovengrondse delen. Tijdens de groei van de plant kan de response op lichtspectrum dus dynamisch zijn. De fysiologische achtergrond hiervan is grotendeels onbekend.

Het aantal studies dat gedaan is naar het effect van geel/amber licht op de groei en productie van gewassen is minimaal. In hoeverre het deel van het spectrum tussen de 570 en 600 nm inderdaad minder gunstig is voor de groei, is daarmee (nog) niet bekend. Net zoals bij groen licht is er geen specifieke fotoreceptor voor geel licht.

## 4.7 Rood licht

### 4.7.1 Inleiding

Rood licht is de straling met een golflengte van 600-700 nm. Vanaf de introductie van LED belichting is rood licht de belangrijkste kleur van de LEDs toegepast in de glastuinbouw. Dat heeft te maken met technische beperkingen: rode LEDs hebben een relatief hoge efficiëntie, en deze lampen gaven voldoende licht. Verder is rood licht erg efficiënt in de fotosynthese, mede vanwege de absorptiepieken van chlorofyl a en chlorofyl b, die met 640 en 660 nm in het rode gebied liggen (zie hoofdstuk 3). Dat was de reden dat de eerste LED systemen voornamelijk rood licht gaven.

Een aantal algemene effecten van rood licht zijn: stimuleren van de kieming van zaden, bevorderen van de vorming en ontwikkeling van bladeren en verhoging van de productie van anthocyaan en chlorofyl, verhogen van de fotosynthese en remmen van strekking en van bloei. Echter, voor een goede groei en ontwikkeling van een gewas moet (bij de meeste gewassen) ook blauw licht aanwezig zijn (Kim *et al.* 2004; Yorio *et al.* 2001).

Voor de ontwikkeling en plantvorm van een gewas is de verhouding van rode tot verrode straling, R:FR een belangrijk kenmerk. De rood:verrood verhouding kan op verschillende manieren berekend worden. Smith (1982) gebruikte voor rood licht 655-665 nm en voor verrood 725-735 nm; Kasperbauer *et al.* (1963) gebruikte voor rood 640-650 nm en voor verrood ook 725-735 nm, terwijl Mortensen en Strømme (1987) een ruimere definitie hanteerden met 600-700 nm voor rood licht en 700-800 nm voor verrood licht. Voor zonlicht, waarbij de lichtintensiteiten rood en verrood licht redelijk gelijk zijn, is het verschil in deze berekeningen niet erg groot. Voor belichting met LEDs met een smalle bandbreedte kunnen deze berekeningswijzen wel grote verschillen opleveren.

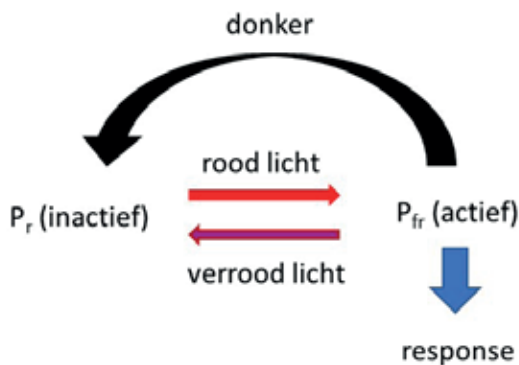
De rood:verrood verhouding kan onder natuurlijke omstandigheden variëren van 0.6 aan het begin en einde van de dag, tot 1-1.3 midden op de dag (Holmes & Smith, 1977). Doordat bladeren rood licht sterk absorberen, maar verrood licht voornamelijk doorlaten en reflecteren, verandert deze verhouding sterk naarmate het licht dieper in het gewas doordringt.

In alle teelten waarin belicht wordt, is het rode licht de basisbelichting, vanwege de energie-efficiëntie, efficiëntie van rood licht in de fotosynthese en positieve effecten op gewasgroei. Alle belichtingsrecepten die gemaakt worden, gaan uit van rood licht als hoofdbestanddeel van het licht. Wanneer lichtkleuren toegevoegd worden aan het lichtrecept (blauw, groen of verrood), gaat dit ten koste van het aandeel rood licht. Vanwege deze benadering is bijna al het onderzoek gericht op de effecten van de aandelen blauw of groen licht, en de verhouding tussen rood en verrood licht. Daarmee lijkt het dat rood licht minder interessant of belangrijk is, maar niets is minder waar voor de belichte teelten.

#### 4.7.2 Receptoren voor rood licht

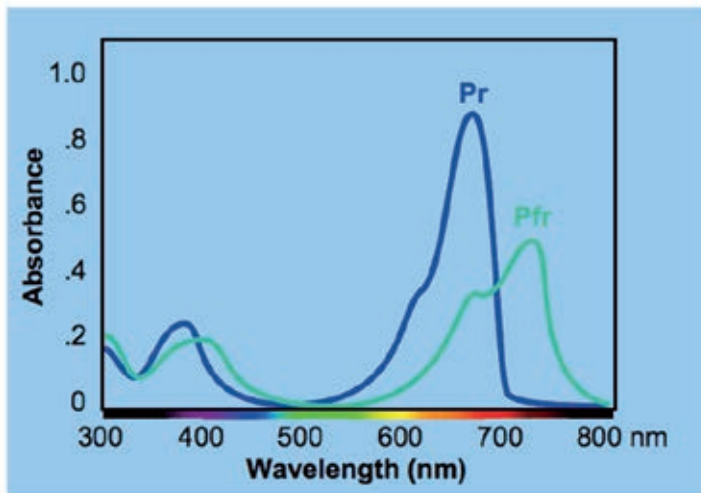
De rood:verrood verhouding van het licht heeft effect op de stengelstrekking, bladgrootte en -dikte, chlorofylgehalte en bloei (Li en Kubota, 2009; Runkle en Heins, 2001). Het effect van rood en van verrood licht op planten wordt gestuurd door de fotoreceptor fytochroom. Uit studies in 1935 bleek al dat rood licht de kieming van slazaden bevorderde en verrood licht de kieming remde (Flint en McAlister 1935). De echte doorbraak kwam in 1952 toen Borthwick en anderen lieten zien dat als je afwisselend rood en verrood licht geeft, het effect van de laatste lichtkleur doorslaggevend is voor of zaden wel of niet kiemen (Borthwick *et al.* 1952). Dit gaf aan dat het effect van rood en verrood licht antagonistisch is, en dat het aannemelijk was dat er een lichtabsorberend pigment is dat in twee vormen bestaat die in elkaar over kunnen gaan: de biologisch inactieve ( $P_r$ ) rood licht absorberende vorm, en de actieve verrood licht absorberende vorm ( $P_{fr}$ ). In planten in het donker is fytochroom aanwezig in de inactieve vorm ( $P_r$ ), die rood licht kan absorberen en dan omgezet wordt in de actieve vorm  $P_{fr}$ .  $P_{fr}$  wordt weer omgezet in de inactieve vorm  $P_r$  gedurende de nacht (in het donker) of door de absorptie van verrood licht. Omdat de absorptiespectra van  $P_r$  en  $P_{fr}$  gedeeltelijk overlappen, is er altijd een evenwicht tussen  $P_{fr}$  en  $P_r$ . Het aandeel van fytochroom in de  $P_{fr}$  vorm na verzadigend rood licht is maximaal 88%. Tegelijkertijd maakt de kleine hoeveelheid verrood licht die geabsorbeerd wordt door  $P_r$  het onmogelijk  $P_{fr}$  volledig om te zetten tot  $P_r$ . Het evenwicht tussen  $P_r$  en  $P_{fr}$  wordt PSS (photostationary state) waarde genoemd (Sager *et al.* 1988).

De vorming van  $P_{fr}$  staat aan het begin van een signaaloverdrachtsproces dat uiteindelijk leidt tot aanpassingen in genexpressie met als gevolg aanpassing aan de heersende omstandigheden. Deze sturing van groei en ontwikkeling vindt plaats gedurende de hele levenscyclus van de plant, van ontkieming tot bloei inductie. Er zijn verschillende fytochromen die verschillende, maar ook deels overlappende fysiologische functies hebben in het reguleren van plantreacties op licht (Quail, 2002). Een voorbeeld hiervan is de aanpassing van een ontkiemende plant aan licht. Fytochroom B wordt hierbij geactiveerd door rood licht terwijl fytochroom A wordt geactiveerd door verrood licht. Afhankelijk van het lichtspectrum kunnen beide signaleringsroutes worden geactiveerd waarna integratie van het signaal plaatsvindt. Dit proces leidt uiteindelijk tot fotomorfogenese (ontwikkeling onder invloed van licht) en regulatie van de circadiaanse klok. Een bekend proces wat gereguleerd wordt door rood:verrood via hormonen is de uitloop van zij scheuten. Verrood licht wat aan het einde van de dag gegeven wordt, of licht met een lage rood:verrood verhouding, leidt tot een verhoogde concentratie abscisinezuur in de zij scheuten waardoor de werking van cytokinine, wat zorgt voor knopuitloop, geblokkeerd wordt (Holalu & Finlayson, 2017).



**Figuur 14** Rood-verrood reacties van fytochroom

Ondanks het feit dat er meestal over fytochromen gesproken wordt in relatie tot de rood:verrood verhouding van het licht, absorberen fytochromen ook blauw licht en een beetje groen licht (Figuur 15).



**Figuur 15** Absorptiespectra van de twee types fytochromen. De Pr vorm absorbeert maximaal bij 660 nm, en de Pfr vorm absorbeert maximaal at 730 nm.

#### 4.7.3 Toepassing van rood licht

Alle belichtingsrecepten gaan uit van rood licht als hoofdbestanddeel van het licht. Het toevoegen van andere lichtkleuren aan rood licht, zorgt voor een verbetering van de plantvorm, groei, bloei en productie. Omdat rood licht het meest energie-efficiënt is, en zeer effectief in de fotosynthese zal het rode licht altijd de basislichtkleur blijven. Bij het opstellen van een lichtrecept zullen de minimaal benodigde hoeveelheden blauw, groen, wit en/of verrood licht bepalen hoeveel rood licht er in het lichtrecept zal zitten.

## 4.8 Verrood licht

### 4.8.1 Inleiding

Verrood licht is de straling met een golflengte tussen de 700 en 800 nm. Het verrode licht valt buiten het PAR gebied, en is draagt dus niet direct bij aan de fotosynthese.

Planten reageren op de verhouding rood:verrood licht in het spectrum. De rood:verrood verhouding in zonlicht is ca. 1.2. Bladeren absorberen het grootste deel van het rode licht (ca. 90%), maar slechts een klein deel van het verrode licht. Dat betekent dat dieper in het gewas de rood:verrood verhouding verandert, en sterk kan dalen. Planten of bladeren die beschaduwd worden, ervaren dus een heel ander lichtklimaat dan planten of bladeren die in vol zonlicht staan. De lage rood:verrood verhouding zet aan tot schaduwminnend gedrag (shade avoidance), waarbij planten weg proberen te komen van deze ongunstige condities door meer te strekken, dunnere bladeren aan te maken met minder chlorofyl, en overgaan tot versnelde bloei (Franklin, 2008; Vandebussche *et al.* 2005; Demotes-Mainard *et al.* 2016).

Een van de processen waarbij verrood tot nu toe het meest wordt toegepast is de beïnvloeding van bloei. Bij een lage rood:verrood verhouding wordt de bloei versneld. Een groot nadeel van deze manier van beïnvloeden van het lichtklimaat is dat een lage rood:verrood verhouding ook zorgt voor meer stengelstrekking, hetgeen in veel siergewassen ongewenst is. Om dat te voorkomen kan er bijbelicht worden met rood licht of kan verrood licht selectief weggeschermd worden met verrood absorberende folies of schermen. Dat zou kunnen zorgen voor een snellere bloei in de kas.

## 4.8.2 Receptoren voor verrood licht

Planten nemen de verhouding rood:verrood licht waar via de fotoreceptor fytochroom (zie 4.7.2). In planten komen meerdere typen fytochromen voor, afhankelijk van het gewas. Zo hebben arabidopsis en tomaat 5 soorten fytochromen (A-E), terwijl rijst er drie heeft en mais zes. De belangrijkste fytochromen zijn fytochroom A en fytochroom B. Fytochroom A heeft vooral effect op de strekking van het hypocotyl (stengelstukje onder de cotylen). Fytochroom B reguleert processen die een rol spelen bij schaduwmijsend gedrag, zoals stengelstrekking, chlorofylgehalte en bloei.

De fytochroom geïnduceerde responsen kunnen ingedeeld worden in twee soorten:

- Snelle biochemische gebeurtenissen
- Langzamere morfologische veranderingen

De snelle biochemische processen worden gestuurd door lage intensiteiten en worden VLFRs (very low-fluence responses) en LFRs (low-fluence responses) genoemd. De langzamere veranderingen worden gestuurd door hogere intensiteiten en worden HIRs (high-irradiance responses) genoemd.

De kieming van arabidopsis zaden is een voorbeeld van de very low-fluence response (in de range van 0.001 tot 0.1  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ ) op rood licht. Omdat verrood licht niet alle Pfr om kan zetten in Pr, en omdat er maar een zeer lage hoeveelheid actief fytochroom nodig is voor de very low-fluence response, zijn deze processen niet omkeerbaar door verrood licht.

De low-fluence responses hebben 1 – 1000  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  nodig voor een effect, en zijn wel omkeerbaar door een andere verhouding rood/verrood licht. Voorbeelden van processen zijn kieming van slazaden en de beweging van bladeren. Zowel de VLFRs als de LFRs worden opgewekt door een korte lichtpuls, als de totale hoeveelheid lichtenergie voldoende is, onafhankelijk van de tijd. Dus zowel een korte intense puls volstaat als een langere periode met een lagere intensiteit.

Om de HIR (high-irradiance responses) reactie op te roepen moet gedurende langere tijd of continu licht gegeven worden met een relatief hoge intensiteit. De response is evenredig met de straling tot er verzadiging optreedt en een verdere verhoging van de intensiteit geen effect heeft. Voorbeelden van deze responsen zijn anthocyaan productie, bloei en strekking.

## 4.8.3 Toepassing van verrood licht

Planten zijn met name gevoelig voor de rood:verrood verhouding aan het einde van de dag. Rood of verrood licht aan het einde van de dag (EOD; end of day) kan gebruikt worden om bloei of plantlengte te sturen. Verrood licht aan het einde van de dag leidt tot meer strekking, en kan bijvoorbeeld gebruikt worden om zaailingen van tomaat meer te laten strekken zodat ze makkelijker geënt kunnen worden (Kubota *et al.* 2012). Rood licht aan het einde van de dag leidt tot meer compacte planten. Er is variatie tussen soorten en variëteiten wat betreft gevoeligheid voor stengel strekking onder lage R:FR verhouding (Demotes-Mainard *et al.* 2016). Toename in strekking wordt veroorzaakt door langere internodiën. Een internode kan zelf de R:FR verhouding waarnemen en reageert snel op verrood. Waarneming van de R:FR omgeving door blad speelt ook een belangrijke rol, maar bladeren zijn minder gevoelig voor wat betreft stengel strekking dan de internodiën zelf. Waarneming van blauw licht door het blad is noodzakelijk en versterkt zelfs de waarneming van R:FR door de internodiën.

Rood en verrood licht hebben ook effect op de bloei. Wanneer bij arabidopsis 's ochtends rood licht wordt toegediend, leidt dit via fytochroom B tot afbraak van de centrale bloeiregulator waardoor vertraging van bloei optreedt. Tegenovergesteld, wanneer aan het einde van de dag verrood wordt toegediend, versnelt dit de bloei juist (Andrés & Coupland, 2012). Een hoger aandeel verrood licht geeft bij campanula en lobelia meer bloemen en in coreopsis een bloeiversnelling (Runkle en Heins, 2001). Het toevoegen van rood (in combinatie met blauw) LED licht aan natuurlijk licht in de kas leidde bij Euphorbia pulcherrima tot een meer compacte groei (Islam *et al.* 2012). Wanneer de dag beëindigd werd met een hoog aandeel rood licht in plaats van een natuurlijke schemering in de kas, bleek de stengelstrekking van viool, petunia, geranium en fuchsia minder te zijn, hetgeen leidde tot een meer compacte plant (Dieleman *et al.* 2018).

Het toevoegen van verrood licht aan de belichting bij tomaat, leverde een productiestijging op door een hoger gemiddeld vruchtgewicht (Van Hoogstraten, 2017) en/of een groter aantal geogste tomaten (Weerheim en Dieleman, 2018). Dit wordt zowel veroorzaakt door het Emerson enhancement effect, waarbij de fotosynthese in de uren dat er alleen lamplicht is hoger is bij toevoeging van verrood licht, en een verschuiving van de assimilatenverdeling naar de vruchten (Kierkels, 2017). In de afgelopen jaren is in meerdere gewassen geëxperimenteerd met het toevoegen van verrood licht aan het LED spectrum. In komkommer bleek de vroege productie gestimuleerd te worden als 10 tot 20% van het PAR licht werd vervangen door verrood licht (bij een achtergrond van zonlicht) (Weerheim en Dieleman, 2019), hetgeen mogelijk te maken heeft met een hogere lichtonderschepping door een veranderde plantarchitectuur. Bij chrysant bleek verrood licht te leiden tot meer strekking en een vertraging van de bloei (Dieleman en Weerheim, 2019).

Een ander effect van verrood licht is het stimuleren van de beworteling (Christiaens *et al.* 2016). Bij chrysantenstekken en een aantal boomkwekerijgewassen werd aangetoond dat wanneer stekken gestoken werden onder een lichtspectrum met verrood licht de beworteling aanzienlijk werd versneld (Christiaens en Van Labeke, 2015, Meinen *et al.* 2015). De stekken hadden daarbij wel de neiging té lang te worden. Dit werd ondervangen door een deel van het rode licht te vervangen door blauw licht, waardoor de stekken compacter werden, en daarmee een goede kwaliteit hadden (Christiaens, 2016).





# 5 Interactie licht & gewasgezondheid

## 5.1 Inleiding

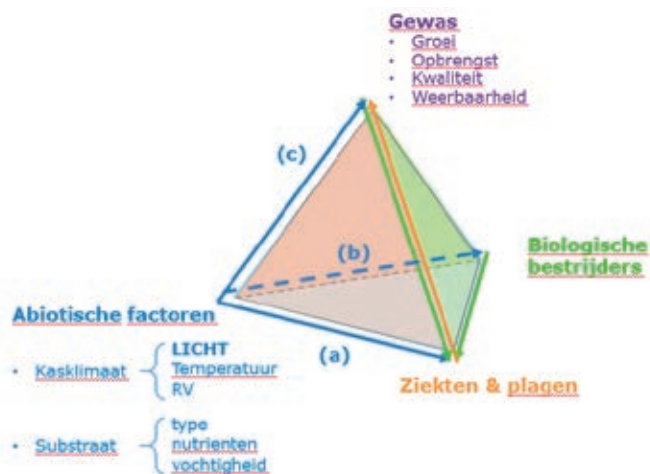
### 5.1.1 Integratie van management van ziekten, plagen en het gewas

Bij het modelleren van de invloed van het kasklimaat op gewasgroei wordt de invloed van ziekten en plagen buiten beschouwing gelaten. In het verleden konden ziekten- en plagen veelal onder controle worden gehouden door curatief ingrijpen wanneer de ziekte- of plaagdruk boven een schadedrempel kwam. De mogelijkheden om curatief in te grijpen worden echter steeds beperkter. Het wordt daarom nog belangrijker om ook rekening te houden met de gevolgen van het kasklimaat voor de bestrijding van ziekten en plagen.

In de natuur worden plagen zowel 'top-down' (door biologische bestrijders) als 'bottom-up' (door plantweerbaarheid) gereguleerd. Wilde planten hebben vaak een sterkere afweer tegen ziektes en plagen dan gecultiveerde planten. Dit is het gevolg van de trade-off tussen groei en verdediging (Herms and Mattson 1992), waardoor bij de domesticatie van gewassen voor hogere productiviteit, resistentie tegen ziekten en plagen is afgenomen (Whitehead *et al.* 2017). Daarnaast kunnen populaties van ziekten en plagen in de natuur minder snel in omvang toenemen door de heterogeniteit van de vegetatie, en zijn er door deze heterogeniteit vaak ook meer gunstige condities voor natuurlijke vijanden dan in monoculturen van gewassen (Andow 1991, Bianchi *et al.* 2006).

Voor het bestrijden van ziekten en plagen in de kas zijn aan de ene kant het introduceren en stimuleren van de vestiging en effectiviteit van natuurlijke vijanden en antagonisten, en aan de andere kant het optimaliseren van plantweerbaarheid essentieel. Abiotische factoren, zoals het kasklimaat, bemesting en substraat kunnen zowel een directe invloed hebben op ziekten en plagen (Figuur 16; route a), als een indirecte invloed via een effect op de natuurlijke vijanden/ antagonisten van ziekten en plagen plantweerbaarheid (Figuur 16; route b) en/of de weerbaarheid van het gewas (Figuur 16; route c). Er mag echter niet worden aangenomen dat het gewas niet gevoelig is voor ziekten en plagen wanneer de groeiomstandigheden optimaal zijn voor de gewasgroei. Sterker nog, abiotische stressfactoren, zoals UV-straling en droogte, kunnen de afweer van het gewas tegen ziekten en plagen vaak juist verhogen (Demkura and Ballare 2012, Kruidhof *et al.* 2012, Mewis *et al.* 2012, de Bobadilla *et al.* 2017, Escobar-Bravo *et al.* 2017).

In dit hoofdstuk 'interactie licht & gewasgezondheid' wordt beschreven wat er bekend is over de invloed van het lichtklimaat op de ziekte- en plaagdruk. Deze kennis kan zowel worden ingezet om het kasklimaat te manipuleren ter verbetering van ziekte- en plaagbestrijding, maar ook voor het inschatten van de risico's van bepaalde klimaatcondities voor de ontwikkeling van ziekten en plagen, de plantweerbaarheid en de effectiviteit van biologische bestrijders, zodat hierop kan worden geanticipeerd met alternatieve maatregelen.



**Figuur 16** Conceptueel model voor geïntegreerde gewasmanagement

### 5.1.2 Achtergrond plantweerbaarheid

Planten kunnen zich op verschillende manieren verdedigen tegen een aanval van ziekten of plagen. Dit kunnen zowel structurele als chemische eigenschappen zijn. Zo kan bladdikte, -stevigheid en de compositie van het bladoppervlak (e.g. aanwezigheid van een waslaag en/of beharing) een effect hebben op de vraat, eileg en/of mobiliteit van plagen en natuurlijke vijanden (Eigenbrode and Espelie 1995, Walling 2000, Eigenbrode 2004), en het infectieproces door plantpathogene schimmels en bacteriën beïnvloeden (Serrano *et al.* 2014). Bladbeharing, en met name de dichtheid van klierharen, werkt hinderend voor de loopactiviteit van de meeste mijten en insecten. Tevens kan het het vraatgedrag beïnvloeden en kunnen klierharen stoffen uitscheiden met een repellente, toxische en/of kleverige werking (Glas *et al.* 2012). Ook kunnen planten via het zogenaamde secundaire plantenmetabolisme stoffen aanmaken die een remmende werking hebben op plantbelagers, zoals fenolen, terpenen en alkaloiden, en verdedigingseiwitten zoals glucanase en proteïnase-remmers (Walling 2000).

Deze verdedigingsmechanismen van de plant beïnvloeden echter niet alleen de ziekten en plagen zelf, maar ook de natuurlijke vijanden. Dit kan op een indirecte manier, via de kwaliteit en kwantiteit van de prooien/ gastheren (e.g. Kazana *et al.* 2007). Maar ook op een directe manier. Zo hinderen (klier)haren niet alleen de plaaginsecten en -mijten maar ook het zoekgedrag van natuurlijke vijanden (Bottrell *et al.* 1998, Kennedy 2003). En vaak hebben niet alleen plaaginsecten, maar ook hun natuurlijke vijanden een intieme verhouding met de plant. Zo leggen ook verschillende soorten natuurlijke vijanden hun eitjes in het plantenweefsel, en kunnen zoofytofage predatoren, zoals verschillende soorten roofwantsen en sommige roofmijtsoorten zich tevens met plantsap voeden (Sanchez *et al.* 2004, Adar *et al.* 2015).

Tegelijkertijd kan de plant zich op een indirecte manier verdedigen, door eigenschappen die een gunstige invloed hebben op de natuurlijke vijanden van plantbelagers. Eigenschappen met een dergelijke indirecte verdedigingsfunctie zijn plaag-geïnduceerde geurstoffen die door natuurlijke vijanden worden gebruikt om hun prooi of gastheer te vinden, en extraflorale nectar als aanvullende voedselbron voor natuurlijke vijanden (Heil 2008).

De meeste verdedigingseigenschappen van de plant hebben zowel een constitutieve component als een induceerbare component. De constitutieve component komt altijd tot uitdrukking ongeacht de abiotische en biotische factoren waaraan de plant is blootgesteld. De induceerbare component wordt getriggered door biotische en abiotische factoren en staat onder invloed van hormonale afweerroutes, met name de jasmonzuurroute (JA-route) en de salicylzuurroute (SA-route) (Kessler and Baldwin 2002). Wanneer planten worden aangevallen door een plaag of een necrotrofe schimmel wordt in de regel de JA-route aangeschakeld terwijl de SA-route wordt geactiveerd in planten die worden aangevallen door een biotrofe schimmel (Thaler *et al.* 2012).

In welke mate deze afweerroutes worden geactiveerd na een aanval van een plantbelager hangt af van het genotype van de plant, en van de omgevingsfactoren waaraan de plant eerder is blootgesteld. Verschillende factoren kunnen de plant 'primen' om sneller en sterker te reageren op een aanval van een plantbelager (Conrath *et al.* 2006). Dit kunnen biotische factoren zijn, zoals goedaardige micro-organismen (Pieterse *et al.* 2014), chemische elicitors (Burketova *et al.* 2015, Cohen *et al.* 2016), maar ook abiotische factoren, zoals droogte of bepaalde lichtspectra (Demkura and Ballare 2012, de Bobadilla *et al.* 2017, Escobar-Bravo *et al.* 2017). Dezelfde factoren kunnen de hormonale afweerroutes tot op zekere hoogte ook direct induceren zonder de tussenkomst van een plantbelager. Dit komt omdat een subset van secundaire plantenstoffen zowel een verdedigingsfunctie heeft tegen ziekten en plagen als een functie in de respons op hitte, droogte en UV-licht (e.g. Wink 2003, Stamp 2004). Omdat licht een centrale rol speelt in het beïnvloeden van een heel scala aan defensieve planteneigenschappen (Ballare 2014), is het zinvol om te begrijpen hoe het lichtklimaat in de kas de plantweerbaarheid tegen ziektes en plagen beïnvloedt.

### 5.1.3 Gebruik en perceptie van licht door insecten en mijten

Insecten en mijten gebruiken visuele informatie voor oriëntatie en navigatie, het lokaliseren van geschikte voedselplanten, prooi en/of het vinden van een voortplantingspartner en het vermijden van predatoren (Prokopy and Owens 1983, Warrant and Nilsson 2006). Tegelijkertijd beïnvloeden lichtcondities ook fysiologische processen in insecten en mijten, waaronder de ontwikkelingstijd, overleving en vruchtbaarheid, en hebben ze een regulerende werking op de biologische klok en het optreden van diapauze. Verder beïnvloedt licht het gedrag van insecten en mijten, zoals vlieg- en/of loopactiviteit, vraatactiviteit, paargedrag en eileg. Verschillende aspecten van licht, zoals de samenstelling van het lichtspectrum, de lichtintensiteit, de daglengte, de timing van lichtcondities en de positionering van de lichtbron hebben elk een unieke invloed op het gedrag en de fysiologie van insecten en mijten.

Licht kan de fotoreceptoren van insecten en mijten direct bereiken, als fotonen die worden uitgezonden door een lichtbron, of indirect via reflectie door objecten en/of transmissie door een medium (e.g. bladeren, kasdek materiaal). In Johansen *et al.* (2011) is samengevat hoe licht door insecten en mijten wordt waargenomen. Licht kan worden waargenomen via fotoreceptorcellen in samengestelde ogen en simpele ogen (stemmata & ocelli) en via ook via fotoreceptorcellen die buiten een netvlies liggen. Volwassen insecten en nimfen van hemimetabole insecten hebben zowel simpele ogen als samengestelde ogen. Larven van holometabole insecten en mijten hebben alleen simpele ogen.

Samengestelde ogen hebben een hoge ruimtelijke resolutie, waarmee kleuren, vormen, patronen, contrasten en beweging goed kunnen worden waargenomen, en waardoor informatie die nodig is voor navigatie kan worden gegenereerd. Dorsale ocelli zijn simpele organen met een zwakke ruimtelijke resolutie, maar een hoge absolute gevoeligheid voor UV en zichtbaar licht en een snelle signaaloverdracht. Hun belangrijkste functie is het scannen van de horizon voor het spectrum en de intensiteit van het licht, en om algemene informatie benodigd voor navigatie te verzamelen. Stemmata, waarover vooral de larven van holometabole insecten beschikken, hebben een lage resolutie, maar kunnen wel kleur onderscheiden en gepolariseerd licht detecteren. De stemmata van sommige rupsen hebben fotoreceptoren die gevoelig zijn voor UV-, blauw- en groen licht, en de rupsen gebruiken kleur om de juiste plek te vinden om te verpoppen (onder groene bladeren en niet in open plekken) (Warrant and Nilsson 2006). De meeste insecten en mijten hebben ook fotoreceptoren die buiten het netvlies liggen, zoals zogenaamde cryptochromen (blauwlicht-absorberende eiwitten) en carotenoiden, welke met name een rol spelen in de regulatie van de biologische klok en de inductie van diapauze (Hall 2000, Saunders 2010).

De meeste bestudeerde insecten hebben drie verschillende typen fotoreceptoren, een die gevoelig is voor UV licht, met een piekgevoeligheid ( $\lambda_{\max}$ ) bij 350 nm, een die gevoelig is voor groen licht (met  $\lambda_{\max}$  bij 540 nm) en een met een  $\lambda_{\max}$  bij 440 nm (blauw licht) (Kelber 2001, Warrant and Nilsson 2006), al bestaan voor dit patroon wel afwijkingen. Er is slechts beperkte informatie over de spectrale gevoeligheid van de fotoreceptoren van soorten die plagen vormen in kassen en hun natuurlijke vijanden. Spintmijt (*Tetranychus urticae*) (Naegele *et al.* 1966), kaswittevlieg (*Traleurodes vaporariorum*), een sluipwesp van de kaswittevlieg (*Encarsia formosa*) (Mellor *et al.* 1997), en de Californische trips (*Frankliniella occidentalis*) (Matteson *et al.* 1992) hebben 2 typen fotoreceptoren, met  $\lambda_{\max}$  in het UV en groene licht spectrum. De groene perzikluiskruiper, *Myzus persicae* (Kirchner *et al.* 2005), en de commercieel gebruikte bestuiver *Bombus terrestris* (Briscoe and Chittka 2001, Skorupski *et al.* 2007) hebben alle drie de bovenbeschreven fotoreceptoren.

#### 5.1.4 Gebruik en perceptie van licht door plantpathogene schimmels en bacteriën

Schimmels en bacteriën kunnen net als andere organismen actief lichtcondities waarnemen. Licht kan zowel stress veroorzaken als belangrijke informatie leveren. Het lichtregime dat plant-pathogene schimmels en bacteriën ervaren is afhankelijk van hun positie op de plant. Zo is het licht spectrum waaraan ze worden blootgesteld verrijkt voor groen en verrood licht wanneer ze zich onder het bladerdek bevinden.

Filamenteuze schimmels onderhouden een complex regulerend netwerk van fotoreceptoren en signaaltransductie routes die hen in staat stellen om licht (kwantiteit, richting en kwaliteit) te gebruiken als een signaal om beschermende metabolieten te produceren (e.g. carotenoïden), om groei (richting) en ontwikkeling (e.g. sporenvorming) te sturen, en om de biologische klok te reguleren (Herrera-Estrella and Horwitz 2007, Rodriguez-Romero *et al.* 2010). Er zijn twee goed-bestudeerde modelorganismen voor de interactie tussen licht en schimmels, namelijk de saprofytische schimmels *Neurospora crassa* en *Aspergillus nidulans*. Hiernaast is ook gewerkt aan de invloed van licht op de biologie van enkele plantpathogene schimmels, waaronder *Botrytis*, echte meeldauw, *Fusarium* en *Colletotrichum acutatum* (Avalos and Estrada 2010, Suthaparan *et al.* 2010a, Suthaparan *et al.* 2010b, Wang *et al.* 2010, Suthaparan *et al.* 2012, Yu *et al.* 2013, Johansen *et al.* 2017, Pathak *et al.* 2017, Schumacher 2017, Suthaparan *et al.* 2017a, Suthaparan *et al.* 2017b). Daarnaast is ook gewerkt aan effecten van licht op de zogenaamde entomopathogene schimmels waarmee insecten kunnen worden bestreden (Qiu *et al.* 2014, Fuller *et al.* 2016). Schumacher (2017) beschrijft het voorkomen van 16 soorten fotoreceptoren in verschillende families van de Ascomycota, een diverse groep schimmels waartoe ook de meeste belangrijke plant-pathogene schimmelsoorten behoren. Onder deze 16 soorten fotoreceptoren bevinden zich 3-4 receptoren voor 'near-UV'/blauw licht, 4-6 receptoren voor blauw licht, 2 receptoren voor groen licht en 3-4 receptoren voor rood/verrood licht.

Naast schimmels hebben ook bacteriën een heel scala aan fotoreceptoren. Het is duidelijk dat licht het ziektemakend vermogen van plant-pathogene bacteriën kan beïnvloeden (e.g. Kraiselburd *et al.* 2017). Een aantal recente studies hebben de rol van deze fotoreceptoren in de ziekteontwikkeling van bacteriële plantenziektes bestudeerd. Processen van plant-pathogene bacteriën die onder invloed van licht staan zijn motiliteit, adhesie, biofilm formatie, resistentie tegen oxidatieve stress, productie van exopolysaccharide en/of oppervlakte-actieve stoffen, en de ontwikkeling van ziektesymptomen. Er is onder andere onderzoek gedaan naar de effecten van licht op *Xanthomonas*, *Pseudomonas*, *Ralstonia* en *Agrobacterium* soorten (Kraiselburd *et al.* 2017).

## 5.2 Benaderingen voor optimaliseren ziekte- en plaagbestrijding door manipulatie lichtcondities

### 5.2.1 Benaderingen voor manipulatie licht voor plaagbestrijding

Er zijn verschillende directe en indirecte manieren waarop de bestrijding van plaaginsecten en - mijten kan worden verbeterd door middel van manipulatie van lichtomstandigheden.

#### *Directe effecten licht op plagen*

- a. Het creëren van lichtcondities die het gedrag van plagen kunnen manipuleren, zoals:
  1. Niet-aantrekkelijke lichtcondities, die de immigratie van plagen in de kas kunnen beperken.
  2. Lichtcondities die de (vlieg)activiteit van plaaginsecten kunnen remmen, en hiermee de overdracht van insect-overdraagbare plantenvirussen en verspreiding van de plaag in de kas.
  3. Lichtcondities die de (vlieg)activiteit van zgn. thigmotactische plagen (plagen die graag wegkruipen, zoals Californische trips) kunnen stimuleren, en ze zo uit hun schuilplaats kunnen lokken.
  4. Lichtcondities die diapauze in plagen induceren.
  5. Lichtcondities die het dagritme van plagen in de war kunnen brengen, en zo hun gedrag (e.g. eileggedrag of paringsgedrag) negatief kunnen beïnvloeden.
  6. Het gebruik van aantrekkelijke visuele stimuli in vanglampen voor monitoring & mass trapping van plaaginsecten.
- b. Het creëren van lichtcondities die een directe negatieve invloed hebben op de ontwikkeling, overleving en/of vruchtbaarheid van plagen.

#### *Indirecte effecten op plagen*

- a. Het creëren van lichtcondities die het gedrag van natuurlijke vijanden kunnen manipuleren, zoals:
  1. Lichtcondities die de vlieg- loopactiviteit van natuurlijke vijanden bevorderen, en hiermee de zoek efficiëntie voor prooien.
  2. Lichtcondities die de perceptie van het kleurcontrast van prooien en/of prooischade op het gewas voor natuurlijke vijanden verhogen, en hiermee de zoek efficiëntie voor prooien.
  3. Lichtcondities die de inductie van diapauze in natuurlijke vijanden kunnen tegengaan.
- b. Het creëren van lichtcondities die een positieve invloed hebben op de ontwikkeling, overleving en vruchtbaarheid van biologische bestrijders (waaronder ook entomopathogene schimmels en -aaltjes en -bacteriën).
- c. Het creëren van lichtcondities die de *plantweerbaarheid* verhogen, waardoor de populatie-opbouw van plagen wordt geremd.

#### *Benaderingen voor manipulatie licht voor bestrijding van plantpathogene schimmels en bacteriën*

- a. Het creëren van lichtcondities die de *plantweerbaarheid* tegen plantpathogene schimmels en -bacteriën verhogen.
- b. Het creëren van lichtcondities die een direct effect hebben op de groei, ontwikkeling, infectieproces en/of de voortplanting van plantpathogene schimmels en bacteriën.
- c. Het creëren van lichtcondities die de antagonisten van plantpathogenen een voorsprong geven.

## 5.3 Beschikbare literatuurkennis

### 5.3.1 Interpretatie van literatuurgegevens over interactie licht en gewasgezondheid

De interpretatie van de in dit hoofdstuk beschreven studies is soms lastig, en het is belangrijk om een aantal complicerende aspecten in het achterhoofd te houden. De hieronder beschreven punten zijn deels gebaseerd op de punten die Hemming *et al.* (2006) hadden beschreven in hun rapportage 'De invloed van kasdek materiaal op plaaginsecten en gewas:

1. Het is vaak lastig om directe effecten van licht op ziekten en plagen, en indirecte effect via het gewas (weerbaarheid) uit elkaar te houden.
2. Het lichtspectrum is niet altijd nauwkeurig beschreven. Vaak wordt genoemd dat bepaalde delen van het lichtspectrum zijn gereduceerd of versterkt, terwijl het niet duidelijk is in welke mate en tegen welke achtergrond. Verder is het bij kasdek materialen zo dat ze niet slechts één gedeelte van het lichtspectrum wegfilteren, maar een invloed hebben op het gehele lichtspectrum.
3. Studies waarbij directe effecten van specifieke lichtspectra op bepaalde biologische processen *in vitro* zijn getest, houden geen rekening met de verblijfplaats van de ziekte of plaag in de kas, en de invloed die dit heeft op de lichtkwaliteit en kwantiteit waarin de ziekte of plaag aan het licht in de kas wordt blootgesteld.

4. Vergelijkbare effecten op insectengedrag kunnen verschillend uitwerken op aantasting en uiteindelijke schade. Lichtfactoren die de vliegactiviteit stimuleren kunnen er bijvoorbeeld voor zorgen dat de plaag zich over het gewas verspreid. In hoeverre dit een probleem is hangt ervan af of de plaag virussen kan overbrengen en van de manier waarop de plaag wordt bestreden. Als de voornaamste manier van bestrijding een standing army van natuurlijke vijanden is die volvelds worden bijgevoerd, dan is verspreiding over het gewas naar verwachting een minder groot probleem dan wanneer specialistische natuurlijke vijanden een grote rol spelen in de bestrijding. Aan de andere kant zou stimulering van de activiteit van plagen, zoals Californische trips, die wegkruipen op plekken in het gewas waar ze moeilijk kunnen worden bestreden, er juist voor kunnen zorgen dat ze beter kunnen worden geraakt met middelen. Bovendien zou het stimuleren van vlieg- of loopactiviteit de tijd dat de plaag aan het gewas vreet kunnen verminderen waardoor de populatieontwikkeling van de plaag trager verloopt en er minder schade aan het gewas optreedt.
5. In veel gevallen is het onderzoek dat in de literatuur staat beschreven in andere geografische gebieden en in andere soorten kassen uitgevoerd, waardoor de condities verschillen van die in Nederland. Zo is veel van het onderzoek naar de effecten van kasdekmaterialen uitgevoerd in Israël en Argentinië, en veel van het onderzoek naar kunstmatige bijbelichting in de winter in Scandinavië.
6. Wanneer dichtheden van insecten indirect zijn gemeten met behulp van vangplaten, kunnen effecten op dichtheden en activiteit - welke beide op een andere manier kunnen worden beïnvloed door licht - niet uit elkaar worden gehouden.

### 5.3.2 Invloed van licht op biologie en gedrag van insecten en - mijten

#### 5.3.2.1 Effecten van lichtspectrum op plagen

*Effecten van UV-absorberende kasdekmaterialen op plagen.* Er is relatief veel onderzoek gedaan naar de invloed van UV-absorberende kasdekmaterialen op insectenplagen (Antignus *et al.* 1996, Antignus *et al.* 1998, Costa and Robb 1999, Antignus 2000, Antignus *et al.* 2001, Costa *et al.* 2002, Chyzik *et al.* 2003, Raviv and Antignus 2004, Legarrea *et al.* 2010, Legarrea *et al.* 2012). In het begin van de jaren 80 kwam het eerste bewijs dat UV-absorberende kasdekmaterialen gewassen konden beschermen tegen plaaginsecten uit Japan (Nagasaki *et al.* 1982; in Raviv and Antignus 2004), waar de populatiedichtheid van kaswittevlug (*Trialeuroides vaporariorum*) en katoenluis (*Aphis gossypii*) in tomaat lager lag in plastic tunnelkassen met UV-absorberend kasdekmateriaal. In de jaren negentig zijn er in Israël een hele reeks studies gedaan in 'walk-in' tunnelkassen met UV-absorberend materiaal. Hier waren de dichtheden gemeten op gele vangplaten van mineervlieg (*Liriomyza trifolii*), tabakswittevlug (*Bemisia tabaci*), Californische trips (*Frankliniella occidentalis*) en katoenluis (*Aphis gossypii*) op tomaat in tunnelkassen met UV-blokkerende kasdekmaterialen vele malen lager dan in kassen waar wel UV kon doordringen (Antignus *et al.* 1996). Tevens bleken de UV-absorberende kasdekmaterialen effectief te zijn in het beschermen van komkommer tegen Californische trips en katoenluis (Antignus *et al.* 1996). Ook leidde de reductie in tabakswittevlug in tomaat tot sterke afname van het TYLCV virus, en de reductie van bladluis in komkommer tot een afname van het courgette geel mozaïek virus (ZYMV), wat alleen bleek samen te hangen met de lagere dichtheden van witte vlieg en bladluis en niet met een reductie in de capaciteit voor virusoverdracht (Antignus *et al.* 2001). Antignus *et al.* (2001) vonden ook dat tabakswittevlug (*Bemisia argentifolii*) niet alleen minder sterk werd aangetrokken tot tunnelkassen met UV-absorberend kasdekmateriaal, maar ook een lagere vliegactiviteit binnen de tunnels had. Deze algemene reductie in vliegactiviteit onder UV-absorberend kasdekmateriaal wordt ook onderschreven door de studies van Doukas & Payne (2007b) en Mutwiwa *et al.* (2005) met kaswittevlug (*T. vaporariorum*), maar werd niet gevonden door Costa & Robb (1999) voor *B. argentifolii* en Californische trips. Zij bestudeerden de vliegactiviteit van deze plaaginsecten in vliegtunnels met UV-absorberend en UV-doorlatend kasdekmateriaal in een keuze-situatie en een geen-keuze situatie en vonden geen verschil in vliegactiviteit onder de kasdekmaterialen in de geen-keuze situatie, terwijl er wel een sterke voorkeur voor UV-doorlatend kasdekmateriaal was in de keuze-situatie. Dader *et al.* (2015) bestudeerden de initiatie van vliegactiviteit en de afstand die onder het verschillende soorten kasdekmaterialen werden afgelegd. Bladluizen en witte vliegen werden niet getriggerd om te gaan vliegen onder UV-absorberend gaas, terwijl de vlieginitiatie van de tomatenmineermot *Tuta absoluta* niet werd beïnvloed door UV-absorptie. Ook lag de vliegafstand van de gevleugelde bladluizen lager onder UV-absorberend kasdek en werd de oriëntatie van tabakswittevlug en *Tuta* negatief beïnvloedt door het UV-absorberend kasdek, maar op een andere manier dan voor bladluis. Zowel in Johansen *et al.* (2011) en Diaz & Fereres (2007) staan uitgebreide tabellen met de specifieke eigenschappen van het UV-absorberend

kasdek en de tot dan toe bekende effecten op verschillende soorten plaaginsecten. Terwijl UV-A licht een sterke aantrekkende werking kan hebben op plaaginsecten, kan langdurige blootstelling ook een negatief effect hebben op de overleving, ontwikkeling en voortplanting plaaginsecten, zoals Tariq *et al.* (2015) hebben aangetoond voor de wittevlieg *Dialeurodes citri*. Echter lijkt dit effect niet op de wegen tegen de positieve effecten van een UV-A loze omgeving, waarschijnlijk ook omdat veel plaaginsecten kunnen ontsnappen aan directe blootstelling door weg te kruipen aan de onderkant van het blad of elders in het gewas.

*Effecten van UV-B op gedrag en overleving van plagen.* De kasmaterialen die zijn getest met betrekking tot gedrag van plagen, absorberen vrijwel het gehele UV spectrum beneden de 360 tot 400 nm, afhankelijk van het specifieke materiaal. Dit betekent dus dat naast UV-C en UV-B en het gehele of grootste gedeelte van het UV-A spectrum wordt geabsorbeerd. Doukas & Payne (2007b) hebben verder onderzocht welke gedeeltes van het UV-spectrum verantwoordelijk zijn voor het verschil in aantrekking van kaswittevlieg (*T. vaporariorum*). Zij vonden dat kascompartimenten met kasdek materiaal dat alleen UV-licht < 375 nm blokkeerde minder effectief was in het reduceren van kaswittevlieg dan kasdek materiaal dat al het UV-licht < 385 nm blokkeerde. Absorptie van UV-licht > 385 nm door kasdek materiaal had geen verder effect op de aantrekking van wittevlieg. Zij betogen in hun discussie dat dit overeenkomt met de piekgevoeligheid van de fotoreceptoren van kaswittevlieg, welke zowel tussen de 340 en 350 nm als tussen de 365 en 380 nm ligt (Mellor *et al.* 1997). Lange tijd is er aangenomen dat insecten UV-B licht niet direct konden waarnemen. Mazza *et al.* (2002) hebben aangetoond dat dit voor de trips *Caliothrips phaseoli* wel het geval was. In keuzetests ging deze trips een omgeving met UV-B licht uit de weg. Wanneer de keuze werd gegeven tussen een omgeving zonder UV-B licht en zonder UV-A licht, en zonder UV-B licht met UV-A licht, werden de tripsen aangetrokken tot de omgeving met UV-A licht. Dit laatste komt overeen met de resultaten van de UV-absorberende kasdekmaterialen op andere tripssoorten. Als de resultaten van Mazza *et al.* (2002) kunnen worden gegeneraliseerd, lijkt het erop dat plaaginsecten worden aangetrokken tot UV-A licht, maar worden afgestoten door UV-B licht. Dit lijkt ook logisch, omdat UV-B schade kan toebrengen aan mijten en insecten (e.g. Onzo *et al.* 2010, Tanaka *et al.* 2016, Johansen *et al.* 2017). Door weg te kruipen, bijvoorbeeld door zich te vestigen aan de onderkant van het blad, kunnen plagen zich beschermen tegen de schadelijke UV-B straling (e.g. Burdick *et al.* 2015). Van deze gegevens is door Japanse onderzoekers gebruikgemaakt door het combineren van UV-B lampen met reflecterende doeken ('flash-spun nonwoven fabric sheets') (Sakai and Osakabe 2010, Tanaka *et al.* 2016). Hiermee kon spintmijt in aardbei goed worden bestreden (Tanaka *et al.* 2016). In Noorwegen zijn er ook duidelijke effecten van korte (3-min) toedieningen van 1.6 W/m<sup>2</sup> UV-B licht in de nacht op spintmijt (Johansen *et al.* 2017). Hoewel de effecten van deze UV-B toedieningen op de overleving en vruchtbaarheid van volwassen spintmijt vrouwtjes te verwaarlozen was, werden > 99% van de onvolwassen mijten en 100% van de eitjes gedood. Deze effecten waren vergelijkbaar voor een lab-populatie en een wilde populatie spintmijt. Tevens zijn er verschillende studies die vonden dat UV-reflecterende plastic doeken kolonisatie van het gewas door takabswittevlieg kon vertragen (Summers and Stapleton 2002, Summers *et al.* 2004), en aantasting door plantenvirussen overgebracht door bladluis konden reduceren (Stapleton and Summers 2002, Summers *et al.* 2004). Kring (1972) beschrijft dat gevleugelde bladluizen die klaar zijn om te landen op het gewas, worden verward en/of afgeweerd door de UV-reflecterende doeken, terwijl de vliegactiviteit juist wordt gestimuleerd in aanwezigheid van UV-licht.

*Effecten van zichtbaar licht spectrum op plagen.* Naast effecten van licht in het UV-spectrum zijn er ook studies die de effecten van andere lichtkleuren op insecten en mijten hebben onderzocht. (Hori *et al.* 2014), Hori and Suzuki (2017) hebben gevonden dat blauw licht een dodend effect kan hebben op insecten, zoals fruitvliegjes, muggen en kevers. Omkar *et al.* (2005, 2006) hebben gevonden dat rood en blauw licht de ontwikkelingsstijd, ovipositie periode, vruchtbaarheid en de kwaliteit van de eieren kon beïnvloeden. Ook de respons van trips en wittevlieg op gele vangplaten kan veranderen onder verschillende lichtspectra van LEDs in de kas.

*Effect van onderbreking donkerperiode op plagen.* De activiteit van nacht-actieve plagen kan ook actief onderdrukt worden door onderbreking van de donkerperiode met geel licht. Er vindt dan lichtadaptatie plaats in het zichtvermogen van deze nacht-actieve insecten, waardoor ze typisch gedrag voor overdag gaan vertonen, en de vliegactiviteit en het paringsgedrag sterk kunnen worden onderdrukt (Shimoda and Honda 2013).

### 5.3.2.2 Effect van lichtspectrum op natuurlijke vijanden

*Effecten van UV-absorberende kasdekmaterialen op natuurlijke vijanden.* Een omgeving zonder UV-licht heeft geen tot weinig effect op het zoekgedrag van de meeste sluipwespsoorten. Chiel *et al.* (2006) hebben de effecten van UV-absorberend kasdek materiaal op de aantrekking en de zoek efficiëntie van de bladluis-sluipwesp *Aphidius colemani*, de mineervlieg-sluipwesp *Diglyphus isaea* en de wittevlieg-sluipwesp *Eretmocerus mundus* onderzocht. Alle 3 de soorten werden in keuze-experimenten sterk aangetrokken tot een omgeving met UV-licht. Van deze 3 soorten werd alleen het zoekgedrag van *E. mundus* negatief beïnvloed door UV-absorberend kasdek materiaal; deze sluipwespsoort kon geen planten met wittevlieg lokaliseren wanneer deze planten in het midden van de kas waren gepositioneerd en de sluipwespen aan de zijanten van de kas waren losgelaten. Wanneer de planten langs de zijanten van de kas stonden, werd er wel parasitering waargenomen, maar lag het parasiteringspercentage van kaswittevlieg na 3 weken ruim 3x zo laag onder UV-absorberend kasdek materiaal. Dader *et al.* (2015) vonden geen effect van UV-absorberend kasdek materiaal op de vlieginitiatie en de vliegafstand van twee natuurlijke vijanden van bladluis; de zweefvlieg *Sphaerophoria rueppellii* en de sluipwesp *Aphidius colemani*. Ook werd geen negatief effect van UV-absorberend kasdek materiaal gevonden op *Encarsia formosa* (Doukas and Payne 2007a) en *Aphidius ervi* (Legarra *et al.* 2014). Cochard *et al.* (2017) lieten in gecontroleerde experimenten met verschillende lichtspectra wel zien dat vlieginitiatie in *A. ervi* sterker was onder monochromatisch UV-licht (361 nm) dan onder verschillende spectra van monochromatisch zichtbaar licht. Legarra *et al.* (2012) hebben als enige gekeken naar het gedrag van predatoren onder UV-absorberend en UV-doorlatend gaas, en hebben aanwijzingen gevonden dat *Orius laevigatus* minder mobiel is bij lagere UV-intensiteit.

*Effecten van UV-B op gedrag en overleving van natuurlijke vijanden.* Er zijn slechts enkele studies die het directe effect van UV-B op de overleving en het gedrag van natuurlijke vijanden hebben bestudeerd. Zo hebben Onzo *et al.* (2010) het directe effect van UV-B op het gedrag van roofmijten onderzocht. De roofmijt *Typhlodromalus aripo* verstopt zich in het veld gedurende de dag in de apices (groeipunten) van cassaveplanten, en komt pas 's nachts tevoorschijn om te prederen op de spintmijten die op de bladeren zitten. Gecontroleerde labexperimenten waarbij is gekeken naar overleving bij blootstelling aan UV-B licht binnen en buiten de groeipunten van de plant maakten aannemelijk dat ze dit doen om blootstelling aan UV-B licht te voorkomen. Uit de studie van Atta *et al.* (2015) blijkt echter dat *Trichogramma* sluipwespen werden aangetrokken tot een omgeving met hogere UV-B straling, en hier ook meer eitjes van plaaginsecten parasiteerde, ondanks het feit dat er minder nakomelingen uit de geparasiteerde eitjes kwamen die waren blootgesteld aan de hogere UV-B straling. Wanneer de roofmijt *Amblyseius swirskii* de keuze had tussen een omgeving met en zonder UV-licht, koos het de omgeving zonder UV-licht (Legarra *et al.* 2012). Verder werden er in de veldstudie van Reitz *et al.* (2003) minder *Orius insidiosus* roofwantsen gevonden in de paprika-plotjes met UV-reflecterend plastic dan in de plotjes zonder UV-reflecterend plastic. In hoeverre de overleving en zoek efficiëntie van natuurlijke vijanden wordt beïnvloed door additionele UV-B belichting in de kas in combinatie met UV-reflecterend doek is nog niet onderzocht.

*Effecten van zichtbaar lichtspectrum op natuurlijke vijanden.* Ogino *et al.* (2016) toonden aan dat violetkleurige (405 nm) LED belichting in het veld de roofwants *Orius sauteri* aantrok en stimuleerde, zonder dat dit een aantrekkende werking had op trips en wittevlieg. In het veld met LED belichting lag het aantal *Orius* 2x zo hoog en waren de aantallen trips gehalveerd. Lichtspectrum had ook een effect op de fysiologie van *O. sauteri*. Onder monochromatisch rood licht (678.5 nm) of blauw licht (478.1 nm) was de ontwikkelingstijd van deze roofwants respectievelijk 40% en 18% langer dan onder wit, groen of geel licht (Wang *et al.* 2013). Bovendien hadden deze twee lichtkleuren ook een negatief effect op de vruchtbaarheid van *O. sauteri*. Ook was bij rood licht de respiratiequotiënt verhoogd, en vertoonden de roofwantsen vermijdingsgedrag. Cochard *et al.* (2017) vonden duidelijke effecten van lichtspectrum op de loop- en vliegactiviteit van de sluipwesp *Aphidius ervi*. Vrouwtjes van deze sluipwesp soort deden er 3x langer over om vlieggedrag te initiëren wanneer ze waren blootgesteld aan lichtcondities typerend voor bladbeschaduwning dan wanneer ze aan het spectrum representatief voor direct zonlicht waren blootgesteld, terwijl de lichtintensiteit gelijk werd gehouden. Een zelfde effect werd waargenomen op de loopactiviteit. Onder verschillende spectra van monochromatisch licht werd een significant effect van lichtspectrum op de loopactiviteit van *A. ervi* waargenomen, terwijl de lichtintensiteit hier geen invloed op had.



De activiteit was het hoogste onder monochromatisch UV licht (361 nm), gevolgd door groen licht (500-600 nm), en in mindere mate door blauw licht (450 nm). De activiteit was duidelijk het laagst onder monochromatisch oranje (626 nm) of rood (660 nm) licht. Echter wanneer de verschillende soorten monochromatisch licht zo werden gecombineerd dat ze het lichtspectrum van natuurlijk zonlicht nabootsten, had het weglaten van licht in het UV spectrum geen negatief effect op de loopactiviteit van *A. ervi*. Messelink *et al.* (2011) vonden ook dat de activiteit van *A. ervi* in het najaar terugliep in vergelijking met andere sluipwesp-soorten. In hoeverre verrijking met specifieke lichtspectra van de combinatie van natuurlijk daglicht en kunstlicht in de winter de activiteit van *A. ervi* en andere sluipwespen en predatoren kan stimuleren, zal verder moeten worden onderzocht.

*Effecten van lichtintensiteit op natuurlijke vijanden.* Lichtintensiteit kan invloed hebben op de activiteit van sluipwespen, zoals Zilahi-Balogh *et al.* (2006) lieten zien voor de wittevliegbestrijders *Encarsia formosa* en *Eretmocerus eremicus*. Beide sluipwespsoorten parasiteerden 2x zoveel wittevlieg bij hoge lichtintensiteit (112-114 W/ m<sup>2</sup>) en lange daglengte (L 16: D 8 uur), dan bij lage lichtintensiteit (12-14 W/m<sup>2</sup>) en korte daglengte (L 8: D 16 uur). Wang *et al.* (2013) lieten zien dat afnemende lichtintensiteit (variërend van 5000 tot 1000 lux) de ontwikkelingstijd van *Orius sauteri* deed toenemen, terwijl vruchtbaarheid omlaag ging, maar de overleving van eitjes juist weer verbeterde. Lage lichtintensiteit (11 W/m<sup>2</sup>) had ook een onderdrukkend effect op de eileg van de roofmijt *Neoseiulus cucumeris* ten opzichte van een relatief hoge lichtintensiteit (83 W/m<sup>2</sup>) (Zilahi-Balogh *et al.* 2007).

*Overige effecten van licht.* Doukas & Payne (2007b, 2007a) zijn de enige die tot dusver de effecten van gepolariseerd licht op plagen en natuurlijke vijanden hebben onderzocht. Ze vonden dat wittevlieg geen voorkeur had voor een omgeving met gepolariseerd licht, maar dat de sluipwesp *Encarsia formosa* wel werd aangetrokken tot een omgeving met gepolariseerd licht. Shields (1980) beschrijft dat de activiteit en het loopgedrag van de roofwants *Orius tristicolor* significant anders was onder 'DC-powered incandescent light' dan onder 'AC-powered incandescent light'.

*Effecten van daglengte op plagen en natuurlijke vijanden.* Sommige plagen en natuurlijke vijanden gaan onder bepaalde omstandigheden in diapauze, welke met name door een combinatie van temperatuur, daglengte en beschikbaarheid/kwaliteit van voedsel wordt geïnduceerd. De meeste problematische plagen ondergaan geen diapauze onder de omstandigheden die in kassen heersen. De spintmijt *Tetranychus urticae* vormt hierop een uitzondering. De gevoeligheid voor diapauze-inductie kan tussen populaties van eenzelfde soort sterk verschillen, en is met name afhankelijk van de breedtegraad waar de populatie zich bevindt. Waar mogelijk worden door biocontrol bedrijven populaties van natuurlijke vijanden geselecteerd die niet of zo min mogelijk diapauze-gevoelig zijn. Hierop zijn wel enkele uitzonderingen. De roofwantssoorten *Orius majusculus* (Europa) en *Orius insidiosus* (Noord-Amerika) zijn voorbeelden van commercieel beschikbare soorten die wel diapauze-gevoelig zijn (Vandenmeiracker 1994, Stack and Drummond 1997, Bahsi and Tunc 2012). Met name in chrysant functioneren deze bestrijders minder goed, zeker in de winter. Canadees onderzoek heeft uitgewezen dat bijbelichting met blauwe LEDs diapauze in *Orius insidiosus* kon voorkomen, terwijl dit de bloei-inductie in chrysant niet negatief beïnvloedde (Stack and Drummond 1997, Stack *et al.* 1998). Daarnaast kunnen ook de commercieel beschikbare galmugsoorten *Aphidoletes aphidimyza* en *Feltiella acarisuga*, biologische bestrijders van respectievelijk bladluis en spintmijt onder bepaalde omstandigheden ook diapauze ondergaan (Gilkeson and Hill 1986, Gillespie and Quiring 2002). Voor *A. aphidimyza* kan diapauze onder condities van 9 uur daglengte en 21 °C/ 15 °C dag- nachttemperatuur worden voorkomen door lage-intensiteit belichting (< 48 µW/ cm<sup>2</sup>) gedurende de nacht. Voor *F. acarisuga* kon bij een constante temperatuur 20 of 25 °C geen diapauze worden geïnduceerd door de daglengte van 16 uur tot 8 uur te reduceren. Maar er was een laag percentage diapauze bij een korte daglengte (L:D = 8h-16h) wanneer de temperatuur □s nachts zakte naar 15 °C, en nam nog verder toe wanneer de spintmijt prooien die ze aten zelf ook in diapauze waren. Of lage-intensiteit belichting bij deze condities ook diapauze in *F. acarisuga* kan voorkomen is niet bekend.

### 5.3.3 Invloed van licht op plantpathogene schimmels

**UV-A licht.** Verschillende studies laten zien dat sporulering van plantpathogene schimmels wordt gestimuleerd door UV-A licht. Dit is gerapporteerd voor onder andere *Alternaria solani* (Fourtouni *et al.* 1998), *Botrytis cinerea* (Honda *et al.* 1977, Reuveni and Raviv 1992, Nicot *et al.* 1996), *Stemphylium botryosum* (Sasaki *et al.* 1985), als wel een reeks andere *Alternaria* soorten en een andere *Botrytis* soort (Sasaki *et al.* 1985). Wel lieten Nicot *et al.* (1996) zien dat het stimulerende effect van UV-A op de sporulering van *Botrytis* afhankelijk was van het isolaat; de sporulering van 2 van de 5 *Botrytis* isolaten niet kon worden onderdrukt in de afwezigheid van UV-A. Paul *et al.* (2005) vonden dat de goedaardige schimmel *Trichoderma harzianum* juist gevoelig was voor UV-A straling, in tegenstelling tot *Botrytis*. Een UV-absorberend kasdek materiaal zou daarom de biologische bestrijding van *Botrytis* door *T. harzianum* kunnen bevorderen.

**Blauw licht.** Reuveni & Raviv (1992) keken niet alleen naar het effect van UV-A, maar juist naar de ratio tussen blauw-licht en UV-A, waarbij een hoge ratio een inhiberend effect had op *Botrytis cinerea*. Ook door Sasaki *et al.* (1985) wordt gewezen op de tegengestelde effecten van blauw licht en UV-A licht, waarbij het inhiberende effect van blauw licht teniet wordt gedaan in de aanwezigheid van UV-A licht. Blauw licht had ook een duidelijk inhiberend effect op de sporulering van valse meeldauw (*Pseudoperonospora cubensis*) op komkommer (Reuveni and Raviv 1997). Echter had blauw licht een stimulerend effect op de sporenvorming van echte meeldauw (*Podosphaera pannosa*) op roos ten opzichte van wit licht (Suthaparan *et al.* 2010a).

**UV-B licht.** Een hogere UV-B doorlating kon de kolonisatie van de valse meeldauw onderdrukken, maar had geen effect op de productie van sporen (Reuveni and Raviv 1997). Fourtouni *et al.* (1998) vonden een remmend effect van UV-B op de radiale groei van *A. solani* en een stimulerend of een onderdrukkend effect van UV-B op de sporenproductie van *Alternaria solani*, afhankelijk van de achtergrondstraling van UV-A. Ook Suthaparan *et al.* (2012) vonden dat het effect van UV-B op echte meeldauw (*Podosphaera xanthii*) in komkommer afhankelijk was van de achtergrondstraling. Het inhiberende effect van een 10-min durende blootstelling aan 1W/m<sup>2</sup> UV-B was het sterkst in het donker of tegen de achtergrond van rood licht, en het inhiberende effect werd minder in de aanwezigheid van UV-A licht of blauw licht vergeleken met een breed licht spectrum. De auteurs suggereren dat nachtelijke blootstelling van komkommerplanten aan 1W/ m<sup>2</sup> UV-B gedurende 5-10 min echte meeldauw in komkommer kan helpen onderdrukken, en betogen dat het hier om een direct effect gaat en niet om een indirect effect via de afweer van de plant.

**UV-C licht.** Ook kunnen sommige plantenziektes worden onderdrukt door middel van lage UV-C doseringen in het gewas en als na-oogst behandeling (e.g. Urban *et al.* 2016). Met name in het gewas aardbei is veel onderzoek gedaan (Janisiewicz *et al.* 2016a, Janisiewicz *et al.* 2016b, Janisiewicz *et al.* 2017). Ook is behandeling met UV-C goed werkzaam tegen echte meeldauw in mobiele teelten van roos, waar planten dagelijks behandeld kunnen worden met ca. 10-30 mJ/cm<sup>2</sup> UV-C dosering (Hofland-Zijlstra 2010). Hofland-Zijlstra heeft ook het effect van UV-C behandeling op stengelaantasting door *Botrytis* in tomaat onderzocht (Hofland-Zijlstra *et al.* 2009).

**Rood licht.** Ook rood licht kan een effect hebben op pathogene schimmels. Zo kon de blootstelling aan additioneel rood licht zonder UV-B aan het begin en einde van de dag, de ziekte-intensiteit van echte meeldauw in komkommer verminderen (Suthaparan *et al.* 2012), en kon een korte blootstelling aan rood licht gedurende de donkerperiode in roos meeldauw (*Podosphaera pannosa*) onderdrukken (Suthaparan *et al.* 2010b). Uit deze laatste studie bleek dat rood licht een sterke onderdrukkende werking had op de sporulering van echte meeldauw in roos, terwijl verrood licht juist een sterke stimulerende werking had ten opzichte van wit licht, terwijl er geen effect was op de kieming.

**Daglength en lichtintensiteit.** In roos werd de productie en kieming van de sporen van echte meeldauw (*P. pannosa*) sterk geremd onder toenemende daglength, met 22% reductie bij een verlenging van 18 naar 20 uur, en een 62% reductie onder continue belichting (Suthaparan *et al.* 2010a). Echter nam het effect van een behandeling met UV licht tegen echte meeldauw tijdens de donkerperiode wel af wanneer de daglength van 16 tot 20 uur werd verlengd of bij een hogere dagelijkse lichtintegraal door HPS lampen (Suthaparan *et al.* 2017b).

### 5.3.4 Invloed van licht op plantweerbaarheid tegen ziekten en plagen

Verschillende lichtaspecten, waaronder lichtintensiteit, -samenstelling en daglengte kunnen allemaal een eigen invloed uitoefenen op de geïnduceerde plantweerbaarheid. In de reviews van Ballaré (2014) en Vanninen *et al.* (2010) wordt de interactie tussen licht en plantweerbaarheid duidelijk beschreven. De belangrijkste aspecten van kunstmatige HPSL lampen die een invloed hebben op plantweerbaarheid zijn a) verlengde daglengtes bij lagere lichtintegralen, b) relatief weinig straling in het UV spectrum, met name UV-B, c) de hoge rood-verrood verhouding en de lage blauw-rood verhouding in vergelijking met natuurlijk daglicht, en d) een hoog percentage geel licht gedurende de wintermaanden (Vanninen *et al.* 2010). Van de factoren a) en b) wordt verwacht dat ze in de wintermaanden de ontwikkeling van plagen kunnen stimuleren, terwijl van een hoge rood-verrood verhouding wordt verwacht dat het de plaagontwikkeling kan remmen (Vanninen *et al.* 2010).

Verder is het belangrijk om de invloed van licht op plantweerbaarheid te bekijken in de context van de overige abiotische omstandigheden in de kas, nl.: verrijkte CO<sub>2</sub> niveaus, hoge beschikbaarheid nutriënten, geoptimaliseerde irrigatie en optimale teelttemperaturen. Zowel de planten als de ziekten, plagen en natuurlijke vijanden zijn in de natuur nooit blootgesteld aan dergelijke omstandigheden. Op basis van wetenschappelijke theorieën die kijken naar de verhouding tussen koolstof en stikstof, en de balans tussen groei en differentiatie in de plant wordt verwacht dat het gewas in deze omstandigheden het meeste investeert in groei, ten koste van verdedigingsstoffen en -structuren (Vanninen *et al.* 2010).

*Lichthoeveelheid en daglengte* De hoeveelheid licht kan de chemische samenstelling van de plant veranderen door een verandering in zowel het primaire als het secundaire metabolisme van de plant. Primaire metabolieten, zoals suikers en aminozuren, kunnen het voedingsgedrag van plagen stimuleren (Schoonhoven *et al.* 2006). In tomaat correleerde een hogere lichtintensiteit en langere daglengte met de aanmaak van hogere concentraties aan fenolen en methyl ketone 2-tridecanone, welke een verhoging in de mortaliteit van *Manduca sexta* rupsen veroorzaakte (Kennedy *et al.* 2003 in Vanninen *et al.* 2010). Wilkins *et al.* (1996) hebben laten zien dat tomatenplanten bij hogere lichtintensiteit in de kas (30% beschaduwning) meer fenolen produceerden dan bij lage lichtintensiteit (73% beschaduwning) bij zowel hoge als lage stikstofbemesting. Het zou kunnen dat de planten bij de hoge lichtintensiteit een hogere concentratie aan fenolen produceerde om zich te beschermen tegen de hogere concentraties UV licht. Een andere studie liet juist zien dat de concentratie verdedigingsstoffen, in dit geval glucosinolaten, afnam in de aanwezigheid van licht (Bennett *et al.* 1997). Lage lichtintensiteiten kunnen plantenstress veroorzaken door een remmend effect op de fotosynthese en groei, terwijl hoge lichtintensiteiten schade aan het fotosynthese systeem kan veroorzaken (Lambers *et al.* 2008, in Vanninen *et al.* 2010). Tevens leidt een lagere hoeveelheid licht (door lagere lichtintensiteit en/of kortere daglengte), net als de complete afwezigheid van licht, in veel gevallen tot een lagere emissie aan geïnduceerde plantengeuren (Takabayashi *et al.* 1994, Gouinguene & Turlings, 2002, Maeda *et al.* 2000 in Vanninen *et al.* 2010). Dit kan de oriëntatie van roofmijten negatief beïnvloeden (Takabayashi *et al.* 1994, Maeda *et al.* 2000). In aardbei die eerst onder korte daglengte was geteeld en gevoelig was voor spintmijt, werd de resistentie verhoogd nadat de daglengte werd verlengd. In de omgekeerde volgorde nam de resistentie tegen spintmijt juist af, wat leidde tot de conclusie dat de hogere hoeveelheid licht die de planten ontvingen bij langere daglengte de productie van fenolen in de plant stimuleerde. In tomaat was een lange daglengte bij zowel lage als hoge lichtintensiteit ook gecorreleerd met de productie van de verdedigingsstof tridecanone welke onder andere toxisch is voor de *Manduca sexta* rups (Kennedy *et al.* 1981). Een andere studie kon echter geen effect aantonen van daglengte op de resistentie van tomaat tegen de rups van de aardappelmot *Phtorimaea operculella* (Gurr & McGrath, 2001). Tridecanone is een verdedigingsstof die in de klierharen van tomaat wordt aangemaakt, en deze klierharen hebben vaak een negatieve impact op natuurlijke vijanden, zoals de sluipwespen van de aardappelmot (Mulatu *et al.* 2006 in Vanninen *et al.* 2010).

*Samenstelling lichtspectrum.* Vaak zijn bladeren die beschaduwd zijn geschikter voor plagen door de relatief lagere concentraties aan koolstofrijke verdedigingsstoffen (zie e.g. Jansen & Stamp, 1997, Izaguirre *et al.* 2006 en Moreno *et al.* 2009 in Vanninen *et al.* 2010). Dit wordt veroorzaakt door de zogenaamde schaduw-vermijdings respons ('shade-avoidance response'), een adaptatie van de plant om competitie door buurplanten voor te zijn door een investering in versnelde groei. Deze versnelde groei gaat echter ten koste van de verdediging van de plant. De schaduw-vermijdings respons wordt voornamelijk geïnduceerd door een verlaging in de verhouding tussen rood en verrood licht die optreedt bij beschaduwing door andere bladeren (Franklin & Whitlam, 2005, in Vanninen 2010). Daarnaast zijn nog verschillende andere signalen van belang, waaronder het blauwe licht dat door de gaten in het bladerdek van de buurplanten komt en welke de richting signaleert waarin de plant de extra groei moet dirigeren. Ook kan de strekkingsgroei worden bevorderd door de UV-B component van het licht te verlagen (Ballare, 1999). Verder speelt niet alleen licht, maar ook de concentratie van ethyleen een rol bij de strekkingsgroei. Een hogere concentratie ethyleen geeft namelijk aan dat de plant is omringd door meer buurplanten (<https://www.nemokennislink.nl/publicaties/van-dezelfde-strekking/>). Er zijn verschillende studies die laten zien dat een lage verhouding tussen rood en verrood licht de plant gevoeliger maakt voor ziektes en plagen. UV-B licht kan deze door lage rood-verrood licht verhouding geïnduceerde schaduw-vermijdingsrespons tegengaan. Escobar-Bravo *et al.* (2017) veronderstellen dat aanvullend UV-B licht tussen planten een veelbelovend alternatief zou kunnen vormen om gewasbescherming tegen plaaginsecten te verbeteren. Verder stellen dezelfde auteurs dat het interessant zou zijn om te onderzoeken of een omgeving die verrijkt is met blauw licht de UV-B gemedieerde plantenresponses kan optimaliseren doordat blauw licht de fotosynthese capaciteit van planten kan verhogen, waardoor de beschikbaarheid van substraten voor de productie van secundaire plantenstoffen zou kunnen worden verhoogd.

*UV-B licht.* De respons van de plant op UV-B licht wordt gereguleerd door de UV-B specifieke fotoreceptor UV RESISTANT LOCUS (UVR8), welke de expressie van de genen die coderen voor inhibitie van hypocotyl strekking, DNA reparatie, antioxidatieve verdediging en de productie van fenolen (Rizzini *et al.* 2011 in Escobar *et al.* 2017). Om de oxidatieve beschadiging en de penetratie van het UV licht in het blad te beperken, accumuleert de plant flavonoïden en phenylpropanoïden in de bladeren (Mazza *et al.* 2000; Agati *et al.* 2013 in Escobar *et al.* 2017). Verhoogde intensiteit van UV-B licht kan veranderingen in de kwaliteit en kwantiteit van epicuticular waxes veroorzaken en leiden tot verhogingen in de dikte en de dichtheid van (klier)haren van bladeren (zie Teramura & Sullivan, 1994 voor een review). Ook kan UV-B licht, naast een scala aan plantfysiologische effecten, ook de concentraties aan stikstof, beschikbare koolhydraten, en vezels beïnvloeden (zie Lindroth *et al.* 2000). Blauw licht en UV-A licht kunnen de schadelijke effecten van UV-B licht indammen door de activatie van tegenmaatregelen, zoals de fotolyase-gemedieerde reparatieprocessen van pyrimidine dimers (Britt, 1996). Planten die zijn blootgesteld aan verhoogde UV-B radiatie ondervinden vaak minder schade door plaaginsecten (Ballare *et al.* 1996, Kruidhof *et al.* 2012). Een veelvoorkomende respons van planten die zijn blootgesteld aan UV-B licht is de aanmaak van fenolen, waaronder flavonoïden, welke naast een beschermende functie tegen schadelijke straling ook een verdedigingsfunctie tegen plagen vervullen. Hoewel er een overlap is tussen de responsen op blootstelling aan UV-B licht en blootstelling aan vraatschade, is de respons op deze twee stressfactoren niet gelijk. Zo induceerde UV-B licht in broccoli de aanmaak van flavonoïden, terwijl broccoli in respons op vraat door plagen de aanmaak van glucosinolaten verhoogde (Kuhlmann and Mueller 2009).

## 5.4 Conclusies

Hieronder worden de belangrijkste bevindingen uit dit hoofdstuk samengevat.

### *UV-licht*

- UV-A absorberend kasdek kan invlieg van plagen sterk reduceren, en hierdoor de verspreiding van virussen in het gewas reduceren, terwijl het voor de meeste natuurlijke vijanden geen negatieve gevolgen heeft op de zoekcapaciteit.
- Omdat UV-A sporulering van bepaalde schimmels kan stimuleren (e.g. Botrytis), kan UV-A kasdek ook bijdragen aan bestrijding van schimmelziekten.
- In de literatuur zijn geen duidelijke aanwijzingen gevonden dat UV-A licht een direct effect heeft op de fysiologie van plagen.
- UV-B licht kan een duidelijk direct onderdrukkend effect hebben op zowel plagen als ziekten, en een indirect effect via een verhoogde afweer van de plant.
- Korte toediening van UV-B licht tijdens de nacht had onder andere een sterke onderdrukkende werking op meeldauw en spintmijt. Er zijn aanwijzingen dat plagen een omgeving met UV-B licht actief uit de weg gaan, maar er is ook een studie die aantoont dat sluipwespen (*Trichogramma*) juist werden aangetrokken tot een omgeving met hogere UV-B straling.
- Er kunnen ook lage doseringen UV-C worden gebruikt om plantpathogenen in het gewas te onderdrukken.

### *Zichtbaar lightspectrum*

- Rood licht kan, afhankelijk van achtergrondstraling, meeldauw in roos onderdrukken, terwijl verrood licht de sporulering van meeldauw juist kan versterken.
- Ook blauw licht kan een inhiberend effect hebben op sporulering van Botrytis en valse meeldauw.
- Zichtbaar lightspectrum kan ook direct effect hebben op fysiologie van plagen. Zo nam de ontwikkelingstijd van een *Orius* roofwants met 40% toe onder monochromatisch rood licht en was er ook een negatief effect op de vruchtbaarheid.
- De activiteit van de sluipwesp *Aphidius ervi* nam ook sterk af onder monochromatisch rood licht in vergelijking met UV licht en monochromatisch blauw en groen licht.
- Violet licht (405 nm) kan Orius roofwantsen aantrekken en stimuleren zonder een aantrekkende werking te hebben op wittevlieg en trips.
- Zichtbaar lightspectrum kan sterk effect hebben op afweer van de plant tegen ziekten en plagen. Zo kunnen blauw licht en hoge ratio rood-verrood licht kunnen afweer van de plant versterken.

### *Onderbreking nachtperiode*

- Onderbreking nachtperiode met korte periode UV-B kan meeldauw onderdrukken (zie boven).
- Onderbreking nachtperiode met geel licht kan vliegactiviteit en paringsgedrag van nacht-actieve plagen (e.g. bepaalde soorten motten (rupsen)) onderdrukken.

### *Lichtintensiteit, lichtpolarisatie & daglengte*

- Combinatie van lichtintensiteit en daglengte kan sterk effect hebben op effectiviteit sluipwespen. Zo lag de parasitering van wittevlieg door de sluipwespen *Encarsia formosa* en *Eretmocerus eremicus* bij korte dag en lage lichtintensiteit twee keer zo laag.
- Bij lage lichtintensiteit ging ook de eileg door de roofmijt *Neiseiulus cucumeris* omlaag.
- De meeste commercieel beschikbare natuurlijke vijanden gaan niet in echte diapauze. Wel kan daglengte invloed hebben op vruchtbaarheid en/of activiteit. Voor natuurlijke vijanden die wel in diapauze gaan, kan dit veelal door lage-intensiteit belichting tijdens de nacht (e.g. *Aphidoletes aphidimyza*) of door verlenging van de daglengte met monochromatisch blauw licht (e.g. *Orius insidiosus*) worden voorkomen.

Bij aanpassen van de lichtcondities in de kas moet altijd goede afweging tussen de voordelen voor biologische bestrijding enerzijds en de gevolgen voor gewasproductie en energieverbruik anderzijds. Ook is het bij deze afweging belangrijk om goed in beeld te hebben welke niet-chemische alternatieven er zijn om ziekten en plagen te bestrijden bij de lichtcondities die optimaal zijn voor het gewas.

Er zijn verschillende onderwerpen interessant zijn om verder te onderzoeken ter verbetering van de biologische bestrijding. Hieronder worden de meest veelbelovende genoemd:

- Biologische bestrijders presteren in de herfst- en wintermaanden doorgaans minder goed als in de zomermaanden. Dit geldt voor verschillende soorten natuurlijke vijanden (o.a. sluipwespen, roofmijten, roofwantsen). Dit is problematisch omdat dit niet alleen de biologische bestrijding in deze twee seizoenen beïnvloedt, maar ook de opbouw van populaties natuurlijke vijanden in het voorjaar kan vertragen. Het lijkt erop dat licht hierin een belangrijke rol speelt, maar het is niet duidelijk welke rol de veranderingen lichtintensiteit, -spectrum, en daglengte precies spelen. Ook is het niet helder welke rol een verandering in lichtcondities inneemt ten opzichte van een verandering in temperatuur, en hoe deze factoren op elkaar inspelen.
- Er zijn verschillende voordelen van UV-B voor gewasgezondheid. Zo kan de overleving van ziekten en plagen direct worden onderdrukt door UV-B toediening, of indirect via een verhoogde plantweerbaarheid. Toediening kan geschieden gedurende korte periode in de nacht, overdag in combinatie met UV-reflecterend doek, of op jong plantmateriaal voordat deze in de kas worden geplant. Met betrekking tot en direct effect op plagen, is tot nu toe alleen het effect op spintmijt onderzocht. Onderzoek naar effecten op andere soorten plagen, met name plagen die niet biologisch kunnen worden bestreden (e.g. tomatengalmijt) is zeer interessant. Hoe UV-B het beste kan worden toegediend voor optimaal direct als indirect effect tegen verschillende ziekten en plagen, en welke consequenties dit heeft voor natuurlijke vijanden behoeft ook nader onderzoek.
- Effecten van lichtspectrum op plantweerbaarheid tegen ziekten en plagen. Er wordt in Nederland reeds onderzoek gedaan naar interactie licht afweer tegen plantpathogenen, met name tegen meeldauw. Onderzoek naar licht-geïnduceerde plantweerbaarheid tegen plaaginsecten is veel schaarser. In Leiden wordt onderzoek gedaan naar UV-B behandeling jong plantmateriaal van tomaat en chrysanth voor afweer tegen trips.
- Het zou interessant kunnen zijn om te kijken of schade door rupsen kan worden gereduceerd door activiteit van nacht-actieve motten te remmen met een onderbreking van de donkerperiode.

# 6 Effecten van licht op smaak en inhoudsstoffen bij tomaat en aardbei

## 6.1 Smaak tomaat

De opbouw van smaak bij tomaat is goed onderzocht. De smaak wordt bepaald door de gehalten aan suikers, aromatische stoffen, organische zuren en door de textuureigenschappen, alsmede door hun onderlinge interacties. Een goed smakende tomaat is zoet, aromatisch en niet melig. Zoetheid, het belangrijkste sensorische attribuut, wordt volledig bepaald door het suikergehalte. Het specifieke karakter van de tomatensmaak wordt daarnaast bepaald door een bouquet van diverse aromatische stoffen. Omdat het suikergehalte en het totale gehalte aromatische stoffen bijna altijd sterk gecorreleerd zijn, gaat zoetheid samen met goed ontwikkeld aroma (Janse & Schols, 1995; Tikunov *et al.* 2005; Verkerke *et al.* 2001). De voor de zoetheid verantwoordelijke suikers worden in het proces van de fotosynthese uit CO<sub>2</sub> aangemaakt in de bladeren en via het floëem naar de ontwikkelende vruchten getransporteerd. Licht is de drijvende kracht achter dit proces; CO<sub>2</sub> dient voldoende beschikbaar te zijn. In de ontwikkelende vrucht vindt tijdelijke opslag van suikers plaats in zetmeelkorrels, zodat de kans op scheuren door osmotische effecten tijdens de groei wordt verkleind. Pas tijdens de kleuring wordt de zetmeelpool weer geleegd en komen de suikers vrij in de vrucht beschikbaar zodat we ze in rijpe vruchten kunnen proeven. Het aandeel van de fotosynthese in het vruchtweefsel op het suikergehalte is klein, en bij de huidige bleke rassen is dat zelfs nog iets lager dan in de groenkragen die vroeger werden geteeld (Verkerke *et al.* 2012). Het lichtniveau en het gehalte CO<sub>2</sub> bij de bladeren zijn dus allesbepalend voor het uiteindelijke suikerniveau in de vruchten. Licht is daarmee bepalend voor het smaakniveau: hoe meer licht, des te meer suikers er kunnen worden aangemaakt. Het is vervolgens aan de teler om te spelen met plantbelasting en snoei van bladeren, zodat hij een evenwicht kan instellen tussen voldoende (vegetatieve) gewasgroei en voldoende suikeraccumulatie in de vruchten. Factoren zoals temperatuur in de kop tijdens de zetting en voldoende bestuiving bepalen vervolgens of er voldoende regelmatige zetting optreedt zodat de trossen goed uitgroeien, regelmatig van vorm zijn en voldoende sink sterkte kunnen ontwikkelen (Heuvelink & Dorais, 2005). Voldoende sink sterkte bepaalt de mate waarin de suikers in de vruchten kunnen worden geïmporteerd. Een teeltmaatregel zoals het variëren van het EC-niveau door middel van voedingsionen in het gietwater beïnvloedt de waterimport vanuit de wortels via het xyleem. EC beïnvloedt de smaak via wateropname die gekoppeld is aan het suikergehalte, maar heeft geen effect op de hoeveelheid suikers per vrucht (Verkerke *et al.* 1992). EC-verhoging door het toevoegen van NaCl heeft een dubbel effect op de zoetheid: naast de beperking van het watergehalte heeft keukenzout ook een versterkende werking op de zoetheid door een z.g. taste-taste interactie waarbij de sensatie van zouthed de perceptie van zoetheid in de smaakpapillen versterkt (Verkerke *et al.* 1993). Voor de smaak geldt kortom hoe meer licht, des te meer suikers.

## 6.2 Primair en secundair metabolisme

Beïnvloeding van het smaakniveau loopt via beïnvloeding van het primaire metabolisme. De plant maakt hierin suikers aan en produceert, mede door opname van anionen en kationen via de wortels, de verdere bouwstenen voor groei en ontwikkeling: andere suikers, zuren, cellulose, hemicellulose, cutine, suberine, pectine, lignine, vetzuren, aminozuren, vetten en eiwitten. Licht speelt als drijver van de fotosynthese hierin een grote rol, maar de hoeveelheid licht en de golflengte van het gebruikte licht hebben ook een grote invloed op gehalten specifieke inhoudsstoffen die worden aangemaakt via het secundaire metabolisme. Het secundaire metabolisme produceert stoffen waarmee de plant de interactie aangaat met zijn omgeving. Het kan hierbij b.v. gaan om stoffen die een rol spelen bij verdedigingsmechanismen tegen pathogenen en predatoren, communicatie tussen planten, aantrekken van bestuivers en verspreiders, en de bescherming van organen tegen vrije radicalen en straling (Snel, 2010). Deze inhoudsstoffen spelen over het algemeen geen rol bij de smaak, want ze kunnen (behalve in het geval van vitamine C, ascorbinezuur, dat zuur smaakt) niet door de tong of neus worden waargenomen.

Een kenmerk van het secundaire metabolisme is dat de reactie snel kan zijn en een grote amplitude heeft, waardoor gehalten snel met tientallen procenten kunnen toenemen. Het primaire metabolisme daarentegen is een langzaam proces, waarbij we blij mogen zijn als we met teeltmaatregelen een effect van enkele procenten kunnen bewerkstelligen. De door het secundair metabolisme geproduceerde stoffen zijn bijzonder divers, o.a. flavonoïden, carotenoïden, terpenoïden, alkaloiden, fenolen, glycosiden glucosinolaten en diverse plantenhormonen. Deze stoffen hebben een voor de plant een functie zoals b.v. signaalstof, lokstof of afweerstof, maar de vruchten met deze inhoudsstoffen zijn daarmee ook interessant voor het humane dieet als bron van vitamines, naast de suikers en de vezels die in het primaire metabolisme worden aangemaakt.

### 6.3 Modelsysteem vitamine C in tomaat

Bij tomaat zijn proeven gedaan door middel van een modelsysteem met in kokers ingehoesde trossen waarbij het effect van de hoeveelheid licht op vruchten werd onderzocht (Labrie & Verkerke 2014; Verkerke *et al.* 2015). Meer licht leidde tot een lichte verhoging van het suikergehalte, maar ook tot een duidelijke verhoging van het vitamine C-gehalte. Dit kan verklaard worden uit een reactie van de plant op de milde stress, waarbij de galacturonase pathway aangeschakeld wordt als bescherming tegen de straling die celwanden afbreekt. Vitamine C in tomaat wordt normaal voornamelijk in de Smirnoff-Wheeler pathway vanuit D-glucose aangemaakt, hetgeen verklaart dat een hoog suikergehalte in normale omstandigheden samengaat met een hoog vitamine C-gehalte. De door de milde lichtstress afgebroken celwanden leveren bouwstenen die gebruikt worden in de aanmaak van antioxidanten in de galacturonase pathway. Dit leidt tot een toename van vitamine C, dat vrije radicalen afvangt waardoor de celwanden beter tegen straling beschermd worden (Ntagkas *et al.* 2018).

### 6.4 Model systeem teelt aardbei

In een teeltproef met aardbeien is van bovenstaande kennis gebruik gemaakt. In een teeltproef werden alle planten belicht met SON-T, terwijl er in behandelingen verschillen werden aangelegd met LED belichting van de bladeren of de vruchten (Hananberg *et al.* 2016). In dit onderzoek werden vergelijkbare effecten gevonden: belichten van het blad gaf een verhoging van het vitamine C in de vruchten, maar belichten van de vruchten gaf nog meer vitamine C, wellicht geproduceerd in de galacturonase pathway. In dit onderzoek is alleen gekeken naar het vitamine C-gehalte, maar op basis van literatuur lijkt het onwaarschijnlijk dat enkel deze metaboliet zou toenemen. Toenames van andere stoffen dan ascorbaat zijn echter in onze proeven nog niet gemeten. Hiermee is het in principe mogelijk om 'weerbaar telen' specifiek te gaan definiëren in termen van meetbare biochemische processen die aangestuurd kunnen worden door specifieke teeltmaatregelen.



# 7 Spectrale samenstelling van licht in gewasgroeimodellen

In het opzetten van experimenten en in de analyse van experimentele gegevens, kunnen gewasgroeimodellen een belangrijke bijdrage leveren. Het experimenteel vaststellen van de optimale spectrale samenstelling voor specifieke gewassen en rassen is bijna onmogelijk door het grote aantal mogelijkheden en behandelingen die uitgevoerd zouden moeten worden om dit vast te stellen. Modellen zouden een rol kunnen spelen in het voorspellen van de effecten van lichtbehandelingen op een gewas. Hiervoor zouden bestaande gewasgroeimodellen moeten worden aangepast met modules die de effecten van spectrale samenstelling van het licht op de fysiologische processen beschrijven. Tot nu toe zijn deze uitbreidingen van bestaande modellen nog nagenoeg niet beschreven. Voor het 2D gewasgroei-model INTKAM (Marcelis *et al.* 2000) is dit recent gedaan door Elings *et al.* (2017). Voor de 3D modellen (FSPM, functional-structural plant models) hebben Henke en Buck-Sorlin in 2017 een ray tracer voor het volledige lichtspectrum ontwikkeld en deze ingebracht in het 3D modellen platform GroIMP (Henke en Buck-Sorlin, 2017).

## 7.1 2D gewasgroeimodellen

Een simulatiemodel dat veel gebruikt wordt voor berekeningen aan de groei en ontwikkeling van kasgewassen is INTKAM (Marcelis *et al.* 2000). In INTKAM wordt de lichtonderschepping apart berekend voor direct en diffuus PAR, uitgaande van een gewas met meerdere bladlagen waarbij een gelijkmatige bladstructuur wordt verondersteld met een sferische bladhoekverdeling (Goudriaan & Van Laar, 1994). De bruto bladfotosynthesesnelheid (dus de snelheid op een bepaald punt in het gewas) wordt berekend met het biochemische Farquhar-model (Farquhar e.a., 1980; Farquhar & Von Caemmerer, 1982) op 5 gewasdieptes. Deze berekening vindt met een kleine rekenstap plaats (5 minuten) zodat er optimaal rekening wordt gehouden met de variatie in omstandigheden, met name straling en CO<sub>2</sub> concentratie. Het effect van het dampdrukdeficit komt tot uitdrukking via de huidmondjesopening, waarbij dit wordt gekoppeld aan de waterbalans van het model. Met behulp van een zogenaamde Gaussische integratiemethode (Goudriaan, 1986) worden de bladfotosynthesesnelheden iedere rekenstap over de gewasdiepte geïntegreerd tot een momentane bruto gewasfotosynthesesnelheid. Deze momentane bruto gewasfotosynthesesnelheden worden vervolgens over de dag geïntegreerd tot een dagelijkse bruto gewasfotosynthesesnelheid. Als laatste stap wordt de netto fotosynthesesnelheid berekend als het verschil tussen de bruto fotosynthesesnelheid en de onderhoudsademhaling, die wordt eerst berekend als functie van het drooggewicht van de organen en de luchttemperatuur (Spitters e.a., 1989). De onderhoudsademhaling bedraagt ongeveer 5-10% van de totale assimilatenbeschikbaarheid. De dagelijkse verdeling van droge stof en de groeisnelheid van bladeren, stengels en vruchten of bloemen worden berekend op basis van de sink sterktes van de verschillende organen en de beschikbaarheid van assimilaten (Heuvelink, 1996). Modelinput bestaat uit periodieke waarden (tenminste uurlijks) van PAR, NIR en UV componenten van het zonlicht en PAR en NIR componenten van LED licht, temperatuur, luchtvochtigheid en CO<sub>2</sub> concentratie. De zonnestraling heeft directe en diffuse aandelen, terwijl verondersteld wordt dat LED licht diffuus is.

Het INTKAM model is uitgebreid met het modules die de effecten van het lightspectrum op gewasgroei modelleren (Elings *et al.* 2017). Hierbij wordt de volgende aanpak gebruikt:

- De verdeling van de golflengtes wordt per lichtkleur (blauw, groen, rood en wit) aan INTKAM beschikbaar gesteld.
- Per 5 nm wordt de lichtextinctie door de gewasdiepte berekend.
- De energie-inhoud wordt per lichtkleur berekend op basis van de verdeling van de golflengtes en het aantal fotonen per energie-eenheid, dat afhankelijk is van de golflengte.
- De initiële lichtbenuttingsefficiëntie bij verschillende lichtkleuren, relatief t.o.v. de waarde bij wit licht, is afgeleid uit metingen bij  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .
- De bruto fotosynthesesnelheid bij verschillende lichtkleuren, relatief t.o.v. de waarde bij wit licht, is afgeleid uit metingen bij  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Er werden geen verschillen in  $R_d$  gevonden.
- Vervolgens worden lichthoeveelheden van de zon en leds met elkaar gecombineerd en op 5 gewasdieptes gebruikt om de momentane bladfotosynthese te berekenen. Deze 5 waarden worden Gaussisch geïntegreerd tot een momentane gewasfotosynthesesnelheid.

## 7.2 3D gewasgroeimodellen

Functioneel-structurele plantmodellen (FSPM) combineren fysiologische functies met structurele (3D) aspecten om lichtonderschepping, fotosynthese en groei van planten te modelleren. Hiervoor kan het platform GroIMP gebruikt worden (Kniemeyer, 2008). GroIMP heeft een raytracer waarmee de ruimtelijke verdeling van het licht in kas en gewas kan worden gesimuleerd, indien het emissiepatroon van de lichtbronnen (zon, SON-T, LED) bekend is. Recentelijk is aan de lichtberekening en aan de fotosynthesesimulatie de spectrale samenstelling van het licht toegevoegd. Dit is in het 3D model van WUR Glastuinbouw verwerkt zoals is beschreven in Henke en Buck-Sorlin (2017). Deze uitbreiding houdt het volgende in:

1. Het spectrum per lichtbron wordt gespecificeerd voor elke 5 nm in de golflengten 350-750.
2. Voor elk object in de kas en voor elk van de plantcomponenten stengel, vrucht, bovenkant blad en onderkant blad wordt gespecificeerd wat de adsorptie, reflectie en transmissie is van die golflengten.
3. De initiële lichtbenuttingsefficiëntie in dat golflengtebereik wordt opgegeven. Deze kunnen uit de McCree curve van het actiespectrum worden afgeleid. Deze curve is voor tomaat gemeten in 2011 (Snel *et al.* 2011) voor 8 kleuren en is via interpolatie aan alle 5 nm intervallen toegekend.
4. De integrale fotosynthese van alle lichtkleuren samen kan nooit de fotosynthese van de PAR som overschrijden en wordt om die reden gemaximeerd tot de waarde die voor het PAR licht geldt.

Punt 4 betekent dat de lichtverzadigde fotosynthese voor bv. blauw, rood of PAR licht altijd gemaximeerd is op de gemeten maximale fotosynthesesnelheid ( $A_{\text{max}}$ ). Net als bij INTKAM kan deze  $A_{\text{max}}$  handmatig gewijzigd worden als het blad is geadapteerd aan een bepaald spectrum, zoals gevonden door Dieleman *et al.* (2019) Afhankelijk van de gegeven lichtkleuren is het verloop van de lichtrespons curve verschillend, want de helling wordt bepaald door de initiële lichtbenuttingsefficiëntie en die is spectrumafhankelijk.

De aanpak binnen het multispectrale GroIMP model is dus grotendeels gelijk aan die in INTKAM, met de volgende uitzonderingen: (1) het is volledig in 3D, dus alle blaadjes worden apart gemodelleerd qua lichtabsorptie en fotosynthese, (2) het proces van lichtdoordringing wordt in 3D model expliciet, per lichtstraal wordt gemodelleerd, met al de mogelijke weerkaatsingen met behulp van de optische eigenschappen per object, terwijl het in INTKAM een black box simulatie is.

Het aangepaste 3D model is recent gebruikt om de effecten van spectrale samenstelling van het licht op jonge tomatenplanten te voorspellen. Het model werd geparаметeriseerd op basis van data van jonge tomatenplanten die waren geteeld onder groen, blauw en rood licht (zie Figuur 17), en vervolgens werden scenarioberekeningen gedaan.



**Figuur 17** Effect van de spectrale samenstelling van het licht op de morfologie van tomatenplanten die gedurende 21 dagen geteeld werden onder wit, rood, blauw, groen, amber en rood/blauw LED licht (Dieleman *et al.* 2019).

De modelberekeningen lieten zien dat de absorptie van groen licht op bladniveau lager is dan dat van blauw en rood licht, maar dat het verschil op gewasniveau maar beperkt is (2%). Planten die geteeld werden onder rood licht hadden de hoogste fotosynthese, vanwege de hogere lichtabsorptie en de hoge efficiëntie van rood licht in de fotosynthese (Dieleman *et al.* 2019). Echter, als ook de veranderingen in gewasmorfologie worden meegenomen zoals in Figuur 17 te zien is, blijkt dat de meer open bladstructuur en het grotere bladoppervlakte van planten die geteeld zijn onder groen licht leiden tot een hogere lichtabsorptie dan de planten onder rood en blauw licht. De planten die geteeld waren onder blauw licht, onderschepten ongeveer 25% minder licht dan de planten onder rood en groen licht. Het geabsorbeerde licht werd daarna vertaald naar assimilaten op basis van de efficiëntie van de lichtkleuren in de fotosynthese (McCree, 1972). Dit liet zien dat de lichtbenuttingsefficiëntie het hoogst is voor de planten die geteeld zijn onder groen licht en die vervolgens rood licht kregen. Dit biedt perspectief voor dynamische lichtspectra (Dieleman *et al.* 2019).

Er bestaat tot nu toe nog nauwelijks literatuur waarin de simulatie van gewasfotosynthese, –groei en andere processen bij een bepaald lichtspectrum in een gewas wordt beschreven. Een uitzondering hierop betreft het onderzoek met behulp van 3D modellen t.a.v. rood/verrood. Zo gebruikten Kahlen en Stützel (2011) een 3D model om het effect van rood/verrood op internodiëngroei te voorspellen, waarbij een multispectraal model berekent hoe deze ratio wijzigt met de diepte in het gewas. De rekenregels zijn echter empirisch en beschrijvend, dus de onderliggende processen t.a.v. strekking zijn niet meegenomen want grotendeels onbekend. Er is veel onderzoek gedaan naar effecten van verrood licht op uitstoeling (Engels: 'tillering') bij monocotylen, welke alleen onder een bepaalde drempelwaarde plaatsvindt (zie o.a. Evers *et al.* 2007) en goed te voorspellen is met 3D modellen. 3D modellen zouden goed gebruikt kunnen worden om de drogestofverdeling te kunnen relateren aan rood/verrood zoals reeds beschreven in Kasperbauer (1987). Er is ook gewerkt aan een 3D model voor sojaboon dat de lichtkleurafhankelijke fotosynthese en de effecten van voeding op bladsamenstelling, bladkleur en fotosynthese simuleert (Coussement *et al.* 2016) en een analytische benadering van interceptie van verschillende lichtkleuren door een katoengewas (Hui-yun *et al.* 2017). Er wordt hard gewerkt aan het modelleren van de effecten van lichtkleuren op plantprocessen. Echter, de modelontwikkeling volgt de verzameling van experimentele data over de effecten van lichtkleuren onder verschillende omstandigheden, en kan vervolgens goed gebruikt worden om deze effecten op verschillende gewassen en rassen te kunnen analyseren en voorspellen.



# 8 Samenvatting van rapporten over LED belichting op website Kas als Energiebron

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de rapporten die eind 2017 op de website van Kas als Energiebron zijn opgenomen en die te maken hebben met LED onderzoek. Daarnaast worden ook enkele andere rapporten of publicaties geciteerd. Dit overzicht laat algemene punten over LED onderzoek zien waaraan vanuit Kas als Energiebron en anderen aandacht is besteed en geeft een samenvatting van de experimenten en de resultaten voor een aantal gewassen. In de meeste onderzoeken die hier beschreven staan is maar één LED spectrum toegepast. In veel gevallen is LED licht vergeleken met SON-T belichting. Slechts een enkel rapport beschrijft de effecten van verschillende spectra op gewasgroei en -ontwikkeling.

## 8.1 Algemeen

Een eerste verkenning van het perspectief van LEDs in de glastuinbouw verschijnt in 2004 (De Ruijter, 2004). De commerciële LEDs zijn dan nog niet efficiënt, maar in laboratorium condities zijn *et al.* experimentele rode LEDs die efficiënter zijn dan SON-T lampen. In deze verkenning wordt aangenomen dat monochromatische rode LEDs de beste perspectieven hebben voor toepassing, vanwege het lichtrendement en de efficiëntie in de fotosynthese. In de jaren daarna wordt door KEMA gekeken naar gebruik van pulserende LED, maar dat biedt geen perspectief op een verbetering van de fotosynthese (De Ruijter *et al.* 2006; De Ruijter *et al.* 2008). In een tweede verkenning van het perspectief van LEDs wordt voor succesvolle toepassingen geadviseerd om meer naar de specifieke effecten van lichtkleuren te kijken (De Ruijter, 2008).

De eerste LED-systemen blijken een lage intensiteit PAR te hebben (Dueck en Pot, 2008) wat nadelig is voor de fotosynthese-capaciteit van tomatenbladeren die bij lage lichtintensiteit tot ontwikkeling komen. Een vergelijkingsproef op praktijkbedrijven met tomaat en roos in 2008 levert vanwege invloeden van temperatuur en lichtverdeling geen goede resultaten op (Van Staalduinen, 2009). Aanbevolen wordt om de gewas- en mattemperatuur goed te monitoren en zo nodig te sturen.

Persoon en Hogewoning (2013) schetsen beknopt welke ontwikkelingen er tot 2013 zijn geweest met betrekking tot LED belichting. Dat betreft de periode 2005-2013. De fotosynthese functioneert bij rood licht met een klein deel blauw licht goed, maar het ontbreken van stralingswarmte bij LED belichting geeft ongunstige effecten, zoals een minder snelle ontwikkeling van de plant. Dit kan worden gecompenseerd met voldoende warmte inbreng, maar geeft dan wel een andere plantontwikkeling. Uit onderzoek in 2012 concluderen zij dat toevoeging van wit (breedband) licht aan een rood/blauw LED spectrum geen toegevoegde waarde heeft voor tomaat. Kunstmatig zonlicht geeft wel een mooi natuurlijk ogend gewas maar geen meer-productie en dat verrood licht leidt tot een andere assimilatenverdeling richting de vruchten (Persoon en Hogewoning, 2013). Inmiddels weten we dat wit licht wel voor morfologische effecten kan zorgen als daarbij rekening wordt gehouden met de verhoudingen in lichtkleuren (zie dit rapport). Belangrijkste gevolg van de schets van Persoon en Hogewoning is de sterke focus op de effecten van verrood licht op de groei en ontwikkeling, waarbij de nadruk ligt op de verhouding tussen actief en inactief fytochroom (PSS-waarde) (Hogewoning *et al.* 2013).

In 2015 verschijnt het rapport Stuurlicht in de Glastuinbouw (Dueck *et al.* 2015a), waarin gesteld wordt "Dit rapport heeft de focus op stuurlichttoepassingen waardoor een energiebesparing mogelijk is door zuiniger lampen, maar vooral met een aantal nieuwe mogelijkheden om gewassen te beïnvloeden met het lichtspectrum. □ Het aantal opties dat wordt geschetst in dit rapport is beperkt en het gaat vooral om temperatuur en licht bij Phalaenopsis. Wel worden twee kennislacunes geïdentificeerd: het mechanisme achter de reactie van korte-dag en dag-neutrale planten op stuurlicht en de golflengtegevoeligheid van de fotoreceptoren cryptochroom en fototropine. Ten opzichte van de stand van zaken in dat rapport is er in de afgelopen jaren wel enige vordering in fundamentele kennis, maar heel weinig in de praktische toepassing.

Het onderzoek uitgevoerd naar sturen van compactheid van perk- en potplanten met behulp van blauw licht en wegnemen schemering (Dieleman *et al.* 2018) heeft als slotconclusie dat het sturen van compactheid met blauw licht nog onvoldoende perspectief biedt voor praktijktoepassing, maar het wegnemen van de natuurlijke schemering wel perspectief biedt. Het effect van wegnemen van natuurlijke schemering is bijna altijd gunstig voor compactheid en is eenvoudig toe te passen.

Een aandachtspunt in meerdere rapporten is het verschil in stralingswarmte tussen SON-T en LED. De warmtestraling van SON-T in het NIR gebied heeft een lage extinctie coëfficiënt en kan daardoor diep doordringen in het gewas (Schapendonk *et al.* 2010a, bladzijde 17). Per bladlaag wordt maar een beperkt deel van de warmtestraling (boven 750 nm) geabsorbeerd (Hemming *et al.* 2004, Figuur 12). Daardoor heeft de SON-T op meerdere gewaslagen het effect van een lichte verhoging van de gewastemperatuur. SON-T zorgt verder door de convectieve warmte boven in de kas, voor opwarming van het kasdek en zo voor minder uitstraling van het gewas naar het kasdek. Aangenomen mag worden dat dit ook een (indirect) effect heeft op de gewastemperatuur.

Vrijwel alle kortgolvlige straling (PAR en NIR) komt na absorptie door het blad vrij als warmte. De warmte wordt afgevoerd door uitstraling, convectie of verdamping. Dit is onderdeel van de totale energiebalans van een gewas. Naar de energiebalans van de plant onder SON-T en LED en de effecten daarvan op groei en ontwikkeling is nog weinig onderzoek gedaan. In het nieuwe telen is juist veel aandacht voor de energiebalans (Geelen *et al.* 2015), maar de effecten van assimilatie belichting worden door hen niet besproken. Voor dit punt is er sprake van een kennis lacune, wat zijn de effecten van gewastemperatuur op de plantenfysiologie in relatie met SON-T of LED belichting.

## 8.2 Aardbei

Een zeer beperkte rapportage over LED bij aardbei meldt als belangrijk aandachtspunt dat een gemengd spectrum van licht (rood, wit, groen, blauw), de hoogste productie geeft (Vromans, 2010).

Een deskstudie van Janse (2016) geeft een opsomming van beschreven effecten van lichtkleuren bij Aardbei.

UV-B	Zonder transmissie van UV-B in het kasdek verloopt de rijping trager en is de productie lager. Belichting met UV-B verhoogt de weerbaarheid tegen ziektes zoals meeldauw en maakt de vruchten intenser rood door een hoger anthocyaangehalte .
Blauw	Met blauw licht investeert de plant minder assimilaten in bladgroei. Blauw licht stimuleert de bloemknopvorming, versnelt de bloei en rijping t.o.v. alleen rood, doet de vruchten meer glanzen en verhoogt het gehalte aan suikers en vitamine C.
Groen	Onder groen gekleurd folie worden relatief veel assimilaten gebruikt voor bladgroei, de fotosynthesesnelheid is relatief laag, met als gevolg een lagere productie ten opzichte van anders gekleurd folie met dezelfde lichtdoorlatendheid. Groen licht maakt planten minder gevoelig voor aardbei-anthraxose, veroorzaakt door <i>Colletotrichum</i> spp.
Geel	Geel licht verhoogt het gehalte aan flavonoiden en fenolen, maar verlaagt het gehalte aan anthocyaan in aardbeivruchten.
Rood	Rood plastic gaf in vergelijking met groen, neutraal, geel en blauw plastic bij eenzelfde lichtdoorlatendheid de hoogste productie, de grootste vruchten en de meest intens rode vruchtkleur. Rood licht verhoogt het aantal gevormde bladeren in vergelijking met wit en verrood licht. Een hogere rood/verrood verhouding geeft compactere planten doordat bladstelen korter blijven, maar de verminderde vegetatieve groei leek niet te leiden tot meer assimilaten naar de vruchten.
Verrood	Verrood licht geeft meer strekking van blad- en vruchstelen en meer bloemtakken. Als de plastic kasbedekking het verrode licht absorbeert, wordt de oogstperiode langer, maar dit leidt niet tot meer productie. De langere oogstperiode te maken hebben met een lagere planttemperatuur bij zo'n kasdek. <sup>3</sup>

<sup>3</sup> Voor de referenties voor de genoemde effecten zie het rapport van Janse blz 11.

## 8.3 Alstroemeria

Een praktijk experiment in 2013-2014 laat zien dat SON-T of LED lampen een gelijke productie geven (Garcia *et al.* 2015). De gebruikte LED lampen hebben een piek in blauw, een deel groen/geel licht en een brede piek in rood.

In een praktijkexperiment in de winters 2016-2018 (García Victoria *et al.* 2018) is Alstroemeria geteeld onder drie verschillende lichtbehandelingen met LED (rood/blauw), hybride belichting SON-T plus LED rood/blauw en alleen SON-T. De lichtintensiteit en de efficiëntie van de lampen in de drie proefvakken is verschillend. Uit de voorlopige data (tot half november 2017) blijkt dat meer licht tot iets meer productie leidt, maar de elektriciteitsbenuttingsefficiëntie lager is in de hybride combinatie dan in de referentie SON-T. Het full LED proefvak, ondanks dat het uit iets minder zuinige lampen bestaat, heeft tot nu toe de hoogste elektriciteitsbenutting (productie in kg/W).

In het project "LED licht bij zonlicht" zijn jonge alstroemeriaplanten in het IDC LED geteeld onder 7 verschillende lichtspectra, die verschilden in verhoudingen blauw, groen, rood en verrood licht. Dit leidde tot duidelijke verschillen te zien in taklengte en plantopbouw, bladkwaliteit en productie. Bij het ras Noize waren de bloemtakken het langst in de behandelingen met verrood licht. De bladkwaliteit was het beste in de behandeling RGB FR (met 75% rood licht, en kleine aandelen blauw, groen en verrood licht). Het aantal geogste bloemtakken daarentegen was het hoogst in de behandeling WIT FR (gelijke aandelen blauw, groen, rood en verrood licht). Deze bloemtakken waren ook het zwaarst, zodat in het totaal het versgewicht aan geogste bloemtakken voor de behandeling RGB FR verreweg het hoogst was voor alle behandelingen. Vergelijkbare resultaten werden gevonden bij het ras Forza, al waren deze effecten minder sterk omdat de planten nog jong waren toen de proef begon. Uit deze resultaten blijkt dat er niet makkelijk is een spectrum te kiezen dat het op alle vlakken beter doet dan de andere spectra. Daarvoor verschillen de effecten van de verschillende spectra op aantal geogste takken, bladkwaliteit en takopbouw te veel (Dieleman en Weerheim, 2019).

## 8.4 Anjer

Van der Helm (2011) geeft een overzicht van resultaten van onderzoek naar de invloed van het spectrum van stuurlicht bij anjer. Een nachtonderbreking met combinatie van rood en verrood licht gaf de meeste bloeiversnelling.

Bij anjer kunnen LED lampen (DR/W/FR) worden toegepast in plaats van gloeilampen om de bloei te vervroegen (Van der Helm, 2013). Het gaat om lage intensiteit belichting (ca 2 W.m<sup>-2</sup>) met een sturend effect op de bloei-inductie.

## 8.5 Chry sant

Onderzoek naar daglengtesturing bij chry sant liet opvallende verschillen zien tussen planten geteeld in een klimaatcel met nagebootst zonlicht spectrum en planten die overdag zonlicht aangevuld met SON-T kregen (Van Ieperen *et al.* 2011). Onder nagebootst zonlicht kon blauw licht worden gegeven zonder dat dit de bloei vertraagde, bij natuurlijk zonlicht met SON-T kon dit niet.

Bloeivertraging werd ook gezien in een klimaatkamer experiment waarin SON-T werd vergeleken met LED (rood-blauw) (Meinen *et al.* 2009). Dit werd waarschijnlijk veroorzaakt doordat de gewastemperatuur onder SON-T duidelijk hoger was dan onder LED bij gelijke ruimtetemperatuur. Opgemerkt wordt dat onder LED de planten 'bol blad' vertoonden.

Het effect van een half uur belichten (vlak voor of direct na het begin van de nachtperiode) met verrood licht aanvullend aan de dag en SON-T belichting is in het seizoen 2011-2012 onderzocht (Maaswinkel *et al.* 2012). Door de nacht met verrood in te gaan nam het aantal zij scheuten en gewicht van de zij scheuten af, werd de tak langer (maar niet zwaarder) en was de tijd tot bloei ("reactietijd") iets korter.

In een praktisch experiment met vergelijking van SON-T met twee combinaties van SON-T en rood-blauwe LED (90% rood en 10% blauw, geen golflengtes) bleek dat onder de combinatie van SON-T en LED goed te telen is, maar dat er een vertraging in teeltduur optrad (De Veld *et al.* 2014).

Een vergelijking tussen LED, de combinatie van LED en SON-T en SON-T bij chrysanthe leerde dat bij LED belichting er een vertraging in de knopontwikkeling ontstond (Meinen *et al.* 2015). De toegepaste LED had een golflengte van 665 voor rood en 450 nm voor blauw. Verrode nabelichting gaf bij de combinatie van LED en SON-T een te lange tak. Onderdeel van dit onderzoek was ook het effect van rood, blauw en verrood licht op de beworteling van stek. Verrood licht verbeterde de beworteling, maar gaf te veel strekking. Blauw licht leidde tot compactere stekken. De planttemperatuur onder LED was lager dan bij SON-T. Dit verschil was ca 1°C, waarvan 0,3°C kwam door een hogere kasttemperatuur onder SON-T.

Bij potchrysanthe onderzochten Hogewoning *et al.* (2015b) het effect van rood/blauwe LED gecombineerd met verrood op compactheid en reactietijd. Het gebrek aan warmtestraling ten opzichte van SON-T werd daarbij gecompenseerd door middel van infraroodstralers. Dit laatste is geen praktische toepassing. Er was onder LED goed te telen. Verrood kan bij de bloeiïnductie compenseren voor een langere daglengte, maar geeft dan ook meer strekking.

In het project "LED licht bij zonlicht" In september 2018 zijn stekken van vier chrysantherassen (Baltica yellow, Pimento, Radost en Zembla cream) geplant bij zeven lichtspectra die uiteen liepen van 95% rood/ 5% blauw tot de verhoudingen die voorkomen in het zonlicht (22% blauw, 26% groen, 26% rood en 26% verrood licht). Al heel snel na het inzetten van de lichtbehandelingen waren de eerste verschillen in plantlengte en bladkleur te zien. In de behandelingen met verrood licht waren de takken langer en was het blad lichter van kleur, terwijl in de behandeling met extra blauw (25%) de bladkleur donkergroen was. De takken werden destructief geoogst als er tenminste 3 bloemen open waren. Er bleek voor de vier rassen weinig verschil te zitten in uitgroeiduur, taklengte en takgewicht tussen de behandelingen rood/blauw (95/5%), rood/hoog blauw (75/25%) en rood/blauw/groen (75/10/15%). In de behandelingen met verrood licht bleken de takken het langst te zijn, waren er meer bladeren gevormd, was de bloei (veel) later en was de opbouw van het bloemscherm niet goed (Dieleman en Weerheim, 2019).

## 8.6 Gerbera

Dueck *et al.* (2015) vergeleken 5 behandelingen: alleen SON-T, een hybride systeem van SON-T met rode led, SON-T met rood/blauwe (76:24) led, SON-T met rode/wit/blauwe (86:5:9) led en een systeem met SON-T en enkel rode led gedurende de winter. De kwaliteit van de bloemen in alle behandelingen was goed, maar bij de SON-T met lage kasttemperatuur wel iets beter. Er was geen verschil tussen de type LED lampen in reactie.

Voor een project met Gerbera en LED belichting werden een 5-tal hypothesen geformuleerd (García, *et al.* 2016). Dit waren hypothesen over lichtintensiteit en lichtsom in combinatie met temperatuur, maar niet gerelateerd aan het spectrum van de toegepaste LED. De in het onderzoek gebruikte LED waren 95% rood en 5% blauw, daarmee werd vooral gericht op de fotosynthese efficiëntie. De positie van de LED zou mogelijk een stuurlichteffect hebben. Maar beide punten werden niet bevestigd. De productie was niet anders onder LED dan onder SON-T en het plaatsen van LED dichtbij het gewas had geen positief effect op de ontwikkeling van knoppen en bloemen. Een praktijkexperiment met rood, blauw, rood+blauw en verrood, boven op SON-T en daglicht liet geen extra positieve effecten zien. De productie steeg evenredig met de hoeveelheid aanvullend licht (García, *et al.* 2016).

## 8.7 Freesia

In een praktijkproef bij freesia zijn positieve effecten van rood en verrood stuurlicht op de productie vastgesteld (Van der Helm *et al.* 2013). Rood licht verhoogde de totale kg productie en verrood verhoogde het tak gewicht.



Deze proef is uitgevoerd bij  $35 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  assimilatielicht (SON-T) en  $4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  stuurlicht tijdens de gehele donkerperiode van 16:30 tot 2:00 uur. Een tweede praktijkproef met  $4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  rood of verrood stuurlicht tijdens de gehele donkerperiode met de cultivar Ambassador onder een hoge intensiteit assimilatiebelichting ( $96 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  SON-T) heeft dit niet kunnen bevestigen (Kromwijk *et al.*, 2015a). Ook met een lagere intensiteit assimilatie belichting ( $44 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) werd geen effect van rood of verrood stuurlicht gevonden (Kromwijk *et al.* 2015b).

## 8.8 Kalanchoë

Bij Kalanchoë onderzocht Hogewoning *et al.* (2015b) het effect van rood/blauwe LED gecombineerd met verrood op compactheid en reactietijd. Het gebrek aan warmtestraling ten opzichte van SON-T werd daarbij gecompenseerd door infraroodstralers. Dit laatste is geen praktische toepassing. Onder rood/blauwe LED kwamen de planten trager in bloei. Dit kon met verrood aan het einde van de dag of in de middag worden opgeheven, maar dan was er sprake van extra strekking. Verkorten van de nachtlengte stimuleert de groei, maar verhoogt het risico op bloeivertraging.

## 8.9 Komkommer

Voor komkommer is er onderzoek gedaan naar gebruik van LED en verrood in de opweekfase. (Hogewoning *et al.* 2012). De plantvorm van komkommer is sterk te beïnvloeden door de verhouding tussen rood en verrood licht. In de vervolg teelt wordt geen effect hiervan meer gemeten. LED tussenbelichting (80% rood/20 % blauw) leidde tot vorming van krullend blad (Van Ieperen *et al.* 2011). "Het lichtniveau was dusdanig laag dat het onwaarschijnlijk is dat de krulling werd veroorzaakt door een teveel aan assimilaten. Het spectrum van het licht zou mogelijk wel een rol kunnen spelen".

In het project "LED licht bij zonlicht" werden twee komkommerrassen geteeld onder zeven verschillende lichtspectra. Er waren grote verschillen zichtbaar in strekking en bladstand, hetgeen leidde tot verschillen in lichtonderschepping. De productie van de komkommers was het hoogst in de behandelingen met 10-20% verrood licht, waarbij dit verrode licht een deel van het PAR licht verving. Een nadeel van deze behandelingen was wel dat de vruchtkleur lichter was (Dieleman en Weerheim, 2019).

## 8.10 Lelie

In 2009 is onderzoek gedaan naar het gebruik van rode en blauwe LED in de voortrek fase – de eerste 6 weken na opkomst - van lelies (Kok en Wildschut, 2010). Daarbij is gebruik gemaakt van verschillende verhoudingen rode/blauwe LED met een lichtsom van  $50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  en een reeks van toenemende intensiteiten van 10 tot  $67 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Rood of blauw alleen gaf strekking van de planten, de combinatie zorgde voor iets kortere planten. Rode LED zorgde voor smalle en opstaande bladeren, blauwe LED voor brede en horizontale bladeren. Een negatief effect van meer rood dan blauw was de knopval die kon optreden.

De carbon footprint van leliebloemen kan met 40 tot 60% teruggebracht worden door de lelies gedurende een aantal weken in meer lagen onder LEDs 'voor te trekken' waarna de bloemproductie in een enkele laag in de kas voltooid wordt. Door middel van lichtkwaliteit (LEDs in de kleuren rood, blauw, verrood en UV) bleek het mogelijk om kwaliteitsaspecten zoals wortelvorming, bladgrootte, bladstand, trekduur en knopval te beïnvloeden (Wildschut *et al.* 2014). Het voortrekken van lelies onder LEDs wordt in de praktijk nog niet toegepast.

## 8.11 Paprika

In een praktijkproef in 2009 bij paprika zijn onbelicht, belicht met SON-T en rood/blauw LED en blauwe LED met elkaar vergeleken (Nederhoff *et al.* 2010a). Het doel was om te onderzoeken of monochromatisch licht een stuurlicht effect op de ontwikkeling van paprika heeft. Rood licht voor zonsopgang maakte de plant mogelijk meer generatief (stuurlicht effect). Blauw licht had mogelijk effect op de zetting, het zou de zetting remmen, maar in het experiment is niet uit te sluiten dat de zetting bij andere behandelingen toenam door een hogere lichtsom. Een aanbeveling uit het onderzoek is om de effecten van lichtkleur op het suiker en zetmeel metabolisme te onderzoeken. De scenario studies die door Ecocurves en PlantDynamics zijn gedaan gaan uit van de source aan assimilaten die beschikbaar zijn en de sink van de ontwikkelende vruchten. Er zijn geen effecten van lichtkleur in verwerkt. In een tweede studie (Schapendonk *et al.* 2010b) wordt beschreven dat sturen met temperatuur voor vroege productie een zekerder methode is dan sturen met extra licht van LED.

## 8.12 Phalaenopsis

De vorming van meerdere takken per plant en de bloei-inductie is essentieel bij Phalaenopsis. De conclusie van onderzoek naar knoprust is: De knoprust bij Phalaenopsis lijkt eco-dormancy (knoprust door hoge temperatuur) te zijn. Op het moment dat er door temperatuurverlaging knoppen gaan uitlopen speelt het proces para-dormancy. Deze para-dormancy kan verkleind worden door rood licht en/of een lage temperatuur te geven (Dueck *et al.* 2015b). Verrood heeft een remmend effect op het uitlopen zodat er minder takken ontstaan. Rood stuurlicht met een lage intensiteit ( $20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) in de zomer had geen meerwaarde (Kromwijk *et al.* 2017). In dit onderzoek is ook een vergelijking gemaakt van LED (95% rood/5% blauw) en SON-T lampen in de koel- en afweef fase. Bij sturing op gelijke gewas temperatuur en gemiddeld  $4 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}$  lamplicht per etmaal en  $3.2 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}$  natuurlijk licht, geeft belichting met LED-lampen evenveel meertakkers als belichting met SON-T lampen. Het rapport van Kromwijk *et al.* (2017) bevat ook een bijlage met een literatuur onderzoek naar vervanging van koeling/verwarming door stuurlicht bij Phalaenopsis. In deze bijlage wordt temperatuur als leidende factor voor uitlopen van takken gezien, met invloed van lichtkleur als bijkomende factor, via de activatie van fytochroom.

## 8.13 Roos

In onderzoek met hybride belichting van SON-T met LED met een piek in het blauw en een brede rood en verrood piek in vergelijking met SON-T gaf de hybride belichting een betere lichtbenutting dan SON-T (García en Pot, 2015).

In het onderzoek "een perfecte roos, energie zuinig geteeld" (De Gelder *et al.* 2015) bleek dat tussenbelichting met LED (rood/blauw interlighting) niet tot een hogere lichtbenuttingsefficiëntie dan Son-T bij de roos Red Naomi! leidde. De tussenbelichting was daarbij lastig voor het gewaswerk. Een vergelijkbare conclusie was eerder getrokken in onderzoek bij Marjoland (Trouwborst *et al.* 2010a). In die studie wordt nog wel gesproken over een mogelijk positief effect van tussenbelichting op de uitloop van rozen. Maar in een vervolg studie werd dit niet in elke snee gevonden (Trouwborst *et al.* 2010b). Daarbij dient rekening gehouden te worden met het gegeven dat gewasverzorging – de knip strategie– grote effecten heeft op de struikopbouw bij roos.

Bij teelt onder alleen rood/blauw LED licht ontstond met weinig natuurlijk daglicht een takopbouw die geen goede kwaliteit rozen gaf (De Gelder en Van der Burg, 2017). Voor de oorzaak zijn een viertal mogelijke oorzaken verondersteld: effect van het lichtspectrum, effect van de teeltstrategie voor temperatuur en lichtsom, effect van watergift en effect van de hormoonbalans in de plant. In een speciaal daarvoor opgezet experiment is gevonden dat lichtspectrum de takopbouw kan beïnvloeden, daarom is in een vervolg onderzoek een nieuw spectrum opgehangen (De Gelder, lopend onderzoek).

## 8.14 Sneeuwbal (*Viburnum*)

Bij sneeuwballen (*Viburnum*) is het effect van verschillende lichtkleuren in de praktijk onderzocht. Bij een vroege trek zijn proefvelden aangelegd met rood LED licht, blauw LED licht, verrood LED licht, rood/blauw LED licht (94% rood en 6% blauw) en retrofit LED lampen (combinatie van rood, verrood en blauw licht) en vergeleken met onbelicht. De lichtintensiteit op planthoogte was bij alle lampen  $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Er werd 12 uur belicht aanvullend aan de dag (15.00 's middags tot 3.00 uur 's nachts) met minimaal 4 uur donker voor zonsopgang. Het spectrum had een sterk effect op bladkleur en morfologie: de bladkleur verbeterde onder de rode, blauwe en rood/blauwe LED lampen en onder de retrofit lampen. Verrood licht gaf een tegenovergesteld effect met lichter blad, meer strekking en kleiner en spitsler blad dan bij de controle. Het stuurlicht had bij sneeuwbal ook effect op de strekking. De lengte onder de bloemtros en bladlengte en -breedte was vooral bij rood stuurlicht korter. De bossen geogst onder rood licht waren minder vol. Blauw licht gaf ook minder strekking (Van der Helm en Kromwijk, 2015).

Bij sneeuwbal leidde stuurlicht met lage intensiteit R/B of witte LED niet tot trekduurverkorting, dus sturing op versnelde knopuitloop via activering van fytochroom A werkt niet bij *Viburnum opulus* 'Roseum' (Hogewoning *et al.* 2015a). In dit onderzoek is vooraf wel een werkingsmechanisme beschreven, dat het effect van activering van fytochroom A op de knopuitloop zou verklaren. Dit principe werd niet bevestigd.

## 8.15 Tomaat

In 2008-2009 is in de praktijk SON-T belichting vergeleken met LED verlichting (Nederhoff *et al.* 2010b). Hierin werden op drie locaties met verschillende belichtingssystemen en intensiteiten met elkaar vergeleken. Het verschil in lichtintensiteit maakte het trekken van conclusies moeilijk. Ook de efficiëntie van de LED in  $\mu\text{mol}\cdot\text{J}^{-1}$  waren laag vergeleken met de maximale efficiëntie in 2018.

In 2009-2010 is onderzoek gedaan op de Demokwekerij met tomaat onder SON-T, rood/blauwe LED met IR stralers voor warmte en rood/blauwe LED aangevuld met geel, groen en met IR stralers (Persoon *et al.* 2010). De belangrijkste conclusies waren dat bij LED extra warmte nodig is voor een goede gewasontwikkeling en dat extra geel-groen LED licht geen positief effect had op de productie, maar dat de bladkwaliteit verbeterde.

In een praktijkproef bij Dekker Glascultures bleek SON-T met LED-tussenbelichting een verhoging van de productie te geven van 7% ten opzichte van dezelfde intensiteit SON-T, maar dan als volledige topbelichting. Dit wordt verklaard uit betere lichtabsorptie en hogere fotosynthese op bladniveau door een homogener lichtverdeling (Pot *et al.* 2010). Het spectrum van het licht had geen effect.

In 2009-2010 is bij Wageningen UR in Bleiswijk een experiment gedaan waarin SON-T is vergeleken met hybride en volledig LED belichting (Dueck *et al.* 2010). Dit onderzoek liet zien dat het gewas onder LED meer generatief groeide en dat de luchttemperatuur iets hoger moest worden gehouden om dezelfde groeisnelheid te behouden als met SON-T. In 2010 en 2011 is op het Improvement Centre een experiment gedaan met hybride belichting van SON-T met tussenbelichting (Dueck *et al.* 2012; Dueck *et al.* 2013). Dit onderzoek liet zien dat er goed te telen was in deze combinatie van belichting.

In 2010-2011 is bij de Demokwekerij een onderzoek gedaan naar het effect van LED op energie-input en groei van tomaat (Peekstok *et al.* 2011). In het onderzoek is voor de gewas temperatuur onder LED gebruik gemaakt van infrarood verwarming of groeibuizen bij de kop. Dit was nodig voor een goede gewasontwikkeling. Ondanks dat waren de vruchten lichter dan bij SON-T. Het advies van de onderzoekers en telers was om meer aandacht te besteden aan het optimaliseren van het spectrum.

In 2011-2012 is bij de Demokwekerij een onderzoek gedaan naar het effect van zes verschillende spectra op de groei en productie (Hogewoning *et al.* 2013). Zij concluderen dat volspectrum-lichtbronnen geen voordeel hebben ten opzichte van rood/blauwe LED, mits voldoende blauw aanwezig is. Verrood heeft een stimulerend effect op de productie (gemiddeld vruchtgewicht), maar moet in de juiste verhouding en tijd worden gebruikt.

Voor het innovatieve teeltsysteem "Futagrow" is onderzoek gedaan naar toepassing van LED en SON-T als hybride-belichting, waarbij de LED zijn toegepast, zowel als interlighting en toplighting (Van Staalduinen, 2014a). Daarin was de temperatuurverdeling in het systeem niet optimaal. Met een beweegbare interlighting is het mogelijk om positieve effecten op gewasontwikkeling en afrijpingssnelheid te realiseren (Van Staalduinen, 2014b).

Er zijn door Plant Dynamics en EcoCurves meerdere modelstudies gedaan naar de inzet van LED in de teelt van tomaat (Schapendonk *et al.* 2009; Schapendonk *et al.* 2010a; Rappoldt en Schapendonk, 2012). In de studie "Optimale Hybride belichting bij tomaat" ligt het accent op de verhouding SON-T boven en LED als tussenbelichting, waarbij de temperatuurverdeling en temperatuureffecten op het gewas belangrijke randvoorwaarden zijn. Er wordt niets gezegd over de golflengte van het licht van de LED in de simulaties. In een bijlage besteden de auteurs aandacht aan LEDs en lichtkleuren bij tomaat. Daarin stellen zij dat blauwlicht minimaal 6% van de totale hoeveelheid PAR of minimaal  $15 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  moet zijn. Een tweede stelling is dat het maximum van de quantum-efficiëntie voor veel planten bij 590-600 nm ligt. Dat betekent dat 'rode' LEDs met een straling van 660 nm voor de afstemming van fotosysteem I en II minder efficiënt zijn dan LEDs met een straling van 600 nm (Schapendonk *et al.* 2010a, bladzijde 36). In de studie uit 2012 wordt aandacht besteed aan aspecten van de lichtverdeling en de ongelijke intensiteit bij interlighting en het effect hiervan op de fotosynthese, waarbij voor lichtkleur geen andere effecten worden verondersteld.

## 8.16 Tulp

Voor tulp is tussen 2009 en 2012 onderzoek gedaan naar het effect van LED licht tijdens het in bloei trekken op kisten (Wildschut *et al.* 2010; Van Dam *et al.* 2012). Er is gewerkt met rode (660 nm), twee typen blauwe LED (420 en 450 nm), verrode LED (piek 730 nm) en UV LED (piek 395nm) en een intensiteit van 11, 12 of  $24 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  gedurende 20 uur. Blauw licht gaf meer strekking van de poot (onderste deel van de steel) in de eerste fase van de groei en zorgde voor langer blad ten opzichte van de bloem in de tweede fase. Rood licht zorgde voor een iets minder stevige en kortere poot. Door rood en/of blauw in te zetten in een bepaalde teeltfase kunnen naar behoefte korte tulpensoorten iets langer en lange soorten iets korter en steviger worden gemaakt. Toevoeging van UV licht zorgde voor steviger, kortere en groenere tulpen. Het betreft vooral een stuurlicht effect omdat de intensiteit te laag is voor een wezenlijke bijdrage aan de groei door fotosynthese.

Het effect van stuurlicht en daglengte op bladkiepen- een kwaliteitsaspect- is onderzocht in klimaatcel proeven en in kasteelten (Hogewoning *et al.* 2016 en 2017). Een langere daglengte tot 18 uur en een goede verhouding rood:verrood en Blauw zijn gunstig voor bladspreiding in klimaatcel proeven, maar in kasexperimenten werd geen verbetering hiervan op uitval door bladkiep aangetoond. Als reden wordt gedacht aan interactie met luchtvochtigheid. Bladspreiding valt te verbeteren door toevoeging van verrood licht aan het begin van het in bloei trekken. Bij lage intensiteiten ( $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) trad bladvergelting en uitval op bij een deel van het geteste sortiment.

## 8.17 Zomerbloemen

Praktijkproeven zijn uitgevoerd in de winter van 2014/2015 met LED-modules (94% rood en 6% blauw) bij verschillende zomerbloemen (Van der Helm en Kromwijk, 2015). De gebruikte lichtintensiteit was van 5, 10 of  $20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  op plantniveau. Bloeivervroeging (teeltduurverkorting) en een verbetering van bladkleur en gewasvorm waren de belangrijkste algemene effecten. De gewassen lieten verschillende mate van effect zien en bij sommige gewassen was er zelfs tussen cultivars verschil in mate van reactie.

## 8.18 Leerpunten uit het onderzoek

In de afgelopen jaren zijn veel onderzoeksprojecten uitgevoerd, waarbij LEDs zijn toegepast in de kas, als aanvulling op natuurlijk zonlicht. De LEDs hadden in deze projecten twee functies: (1) ze werden gebruikt als stuurlicht met een lage intensiteit, of (2) ze werden gebruikt als vervanging van SON-T lampen als assimilatiebelichting.

De ervaringen met LED belichting als stuurlicht zijn zeer wisselend. In een aantal gevallen zijn positieve effecten gevonden van verrood licht op de bloei (freesia, kalanchoe, anjer), maar deze werden in vervolgroeven niet altijd bevestigd. Bij andere gewassen (chrysant, phalaenopsis) werd een negatief effect gevonden van verrood licht op het aantal bloemtakken. Verder leidde het toevoegen van verrood licht bij een aantal gewassen tot (ongewenste) strekking. Blauw licht leidde tot veranderingen in de bladvorm bij lelie (bredere bladeren, meer horizontale bladstand) en tulp (langere bladeren) en tot minder strekking bij chrysantenstekken.

Uit de onderzoeken waarin LEDs werden gebruikt als vervanging van de SON-T assimilatiebelichting blijkt dat het goed mogelijk is de SON-T door LEDs te vervangen. In veel van de studies werd een vertraagde plantontwikkeling gevonden (chrysant, tomaat) als gevolg van een lagere planttemperatuur door minder warmtestraling, die te voorkomen was door meer buisverwarming te gebruiken. In de meeste van deze onderzoeken is een standaard lichtspectrum gebruikt (ca. 95% rood licht en 5% blauw licht), dat gebaseerd is op de absorptiepieken van chlorofyl, zonder dat duidelijk is of dit voor de gewasgroei het meest optimale spectrum is.

Een beperking bij veel van de eerste generatie LED onderzoeken is dat de spectrale samenstelling van het licht niet gedetailleerd wordt gegeven, maar in termen van kleur: rood/groen/blauw/wit etc. Er is in de afgelopen 15 jaar echter een sterke technologische ontwikkeling geweest naar steeds efficiëntere LED lampen en armaturen. Daarbij zijn ook andere LEDs toegepast met waarbij een verschuiving in golflengte of spreiding rond een golflengte piek kan optreden. Daarom is het bij LED onderzoek noodzakelijk om de juiste spectrale samenstelling te meten en in verslagen weer te geven. Bij LED licht dat aanvullend aan zonlicht wordt gegeven is het ook belangrijk hoeveel zonlicht er bij het gewas komt in welke tijd en hoe de LED belichting in tijd en intensiteit daarop aansluit

Uit de bovengenoemde serie (praktijk)onderzoeken zijn een aantal leerpunten te benoemen:

- In het geval van assimilatie belichting met LED licht is in veel onderzoeken standaard gekozen voor een combinatie van grotendeels rood licht met een aanvulling van blauw licht, terwijl niet duidelijk is of dit optimaal is. De verhoudingen rood/blauw verschillen nog wel eens, terwijl ook de gebruikte golflengtes van rood en blauw licht verschillen of niet bekend zijn. Zowel in full LED belichtingsystemen als in hybride systemen, waar de LED als (energiezuinige) aanvulling op de SON-T fungeert, is het de vraag of een rood/blauw spectrum de beste keuze is. Mogelijk moet meer gelet worden op de juiste verhoudingen tussen kleuren (bijvoorbeeld rood:verrood) en op kleuren die mogelijk onder een drempelwaarde voor intensiteit komen.
- De ervaring is dat wanneer geteeld wordt onder LED belichting, de ontwikkelingsnelheid van het gewas minder is dan onder een vergelijkbare intensiteit SON-T licht, door een lagere gewastemperatuur. Dat betekent dat de warmtebalans van een plant en de gewastemperatuur bij teelt onder LED belangrijke aandachtspunten zijn. Infraroodstralers zijn daarbij niet effectief om de gewastemperatuur te verhogen, verhoging van de ruimtetemperatuur wel. Het begrip van het warmte-effect van SON-T is nog onvoldoende om dit om te zetten in een goede strategie bij gebruik van LED.
- Er lijkt ruimte voor verdere optimalisatie van gewasgroei en -productie onder LED belichting door sturing van de huidmondjes en door afstemming van fotosysteem I op fotosysteem II. Bij de sturing van de opening van huidmondjes speelt blauw licht een rol, en een betere afstemming van de fotosystemen is te bereiken met een goede balans tussen rood en verrood licht. Verder kan de toepassing van rood/blauw kan gemakkelijk leiden tot afwijkende morfologie van het blad, waarbij negatieve effecten zoals gekruld blad en kleiner blad het meest in het oog springen.
- De efficiëntie van LEDs (uitgedrukt in  $\mu\text{mol}$  licht per J) is in de loop der jaren toegenomen. Pas de laatste 10 jaren is de efficiëntie van LED beter dan van SON-T, terwijl dit voor praktijktoepassingen een voorwaarde is om LED economisch rendabel te kunnen toepassen.
- Er is discussie over het toepassen van tussenbelichting: onder welke lichtomstandigheden is dit gunstig, en in welke verhouding met topbelichting?

- Bij tussenbelichting is in verschillende onderzoeken aandacht besteed aan de optimale hoogte van ophanging in het gewas, en wat dit betekent voor lichtonderschepping en lichtverlies naar de bodem of het dek. Topbelichting wordt over het algemeen in lijnen boven de rijen gehangen, of in een patroon vergelijkbaar met SON-T lampen, afhankelijk van het type lampen. Voor tussenbelichting zijn er vragen over de effectiviteit, het meten van de hoeveelheid licht die ze afgeven, de lichtverdeling ervan en de meest geschikte hoogte of positionering.
- Het verdient sterk de aanbeveling om bij de opzet van experimenten een onderbouwing te geven voor de keuze van lichtkleuren op basis van verwachte plantenfysiologische reacties.

## 9 Discussie en aanbevelingen

### 9.1 Inleiding

Licht is voor de glastuinbouw een essentiële productiefactor. Daarbij is de zon de basis met haar specifieke lichtspectrum, dat in de loop van de dag en over het jaar varieert in samenstelling en intensiteit. In de afgelopen decennia zijn zowel het areaal belichte teelt als het geïnstalleerde vermogen van de belichting sterk toegenomen. Belichting is noodzakelijk om jaarrond een hoogwaardig product te kunnen leveren. Echter, wanneer met SON-T belicht wordt, is het nadeel van deze hoge geïnstalleerde vermogens de warmtelast die daarmee gepaard gaat. Een alternatief is LED belichting, die een hogere efficiëntie heeft en daarmee een lagere warmteafgifte bij dezelfde intensiteit en waarmee licht gegeven kan worden in specifieke lichtkleuren. Dit biedt de mogelijkheid de fotosynthese en groei te bevorderen en de ontwikkeling van de planten te sturen. Echter, wat het juiste lichtspectrum hiervoor is, is nog de vraag. Dat de kennis over de effecten van lichtkleuren op het gewas beperkt is, bleek bij roos (De Gelder en Van der Burg, 2017). Maar ook ten aanzien van stuurlicht blijken hypothesen in proeven niet altijd bevestigd te worden. LED licht stelt ons voor nieuwe vragen, confronteert ons met onvolledige kennis en begrip, met als gevolg onjuiste aannames en onvolledige analyses. Bij het bestuderen van de reeds uitgevoerde onderzoeken en internationale literatuur bleek dat er geen samenhangende visie is op de mogelijkheden die LED belichting biedt en dat we nog maar een deel van de kennis hebben om dat gestalte te geven.

De doelstelling van het project "Denkkader licht" is te komen tot een beter gebruik van de mogelijkheden die LED belichting voor de glastuinbouw biedt. Hierbij is met name gekeken naar de mogelijkheden die LED belichting biedt ten aanzien van lichtkleuren. Om deze doelstelling mogelijk te maken, zijn bestaande kennis, profresultaten en praktijkervaringen geïnventariseerd, geanalyseerd en kritisch beschouwd met oog voor de condities waaronder deze zijn verzameld en de optredende bijverschijnselen. Dit hebben we gedaan met een groep deskundigen met een breed kennisgebied, uiteenlopen van teelt naar fysiologie, kwaliteit, inhoudsstoffen en gewasbescherming. De vorige hoofdstukken zijn hiervan de weergave. In deze discussie worden de kernpunten hier uitgehaald en het perspectief hiervan voor de glastuinbouw besproken.

### 9.2 Lichthoeveelheid en lichtkwaliteit

Er is een overweldigende hoeveelheid gegevens aanwezig, die laat zien dat wanneer planten meer licht ontvangen, de biomassatoename groter is. De relatieve groeisnelheid (groeisnelheid per eenheid plantgewicht) is afhankelijk van de fotosynthesesnelheid en het beschikbare bladoppervlak voor lichtonderschepping. De fotosynthesesnelheid neemt toe met toenemende lichtbeschikbaarheid, maar het bladoppervlakte neemt in veel gevallen af; bij meer licht worden vaak kleinere en dikkere bladeren gevormd. De afname in bladoppervlakte wordt echter in het algemeen gecompenseerd door de toename in fotosynthese, resulterend in een hogere groeisnelheid. Lichtkleuren verschillen in hun effecten op fotosynthese en (blad)strekking. Dat houdt in dat in een fase van de teelt waarin het gewas nog geen volledige lichtonderschepping heeft bereikt, een lichtkleur die invloed heeft op de strekking van bladeren en stengels van belang zou kunnen zijn, terwijl in een latere fase van de teelt een spectrum dat optimaal is voor de gewasfotosynthese beter bij kan dragen aan de gewasgroei en productie.

Voldoende beschikbaarheid van licht is verder van belang voor processen zoals bloei en (het tegengaan van) strekking. Over het algemeen geldt dat meer licht leidt tot een betere productkwaliteit: een hoger gehalte aan suikers en vitamine C in tomaten, een langere houdbaarheid van producten en dikkere en zwaardere bloemtakken. Dat is de reden dat er in de glastuinbouw in de wintermaanden belicht wordt. Hierbij is het echter relevant met welk spectrum er belicht moet worden als aanvulling op het beschikbare zonlicht, en hoe de verschillende lichtkleuren (UV, blauw, groen, rood en verrood) de processen als strekking, bloei en assimilatieaanmaak en -verdeling beïnvloeden.

In hoofdstuk 8 van dit rapport is een uitgebreide opsomming gegeven van praktijkervaringen met LED belichting, veelal als stuurlicht (lage intensiteiten). De resultaten blijken zeer wisselend te zijn. Een voorbeeld is het geven van extra verrood licht, dat in een aantal gevallen positieve effecten had op de bloei, maar bij andere gewassen het aantal bloemtakken verminderde. Resultaten bleken in sommige gevallen verrassend te zijn, zoals veranderingen in de bladvorm onder invloed van blauw licht. Het blijkt dat ondanks het feit dat er een theoretisch kader is van hoe lichtkleuren plantprocessen beïnvloeden, verschillende gewassen verschillend kunnen reageren, waarbij effecten optreden die tegengesteld zijn aan de verwachtingen of dat er processen beïnvloed worden waarvan dat helemaal niet verwacht werd. Een voorbeeld hiervan is het effect van verrood op de assimilatenverdeling bij tomaat (meer assimilaten naar de vruchten, minder naar het blad). Een van de redenen voor het optreden van dit soort effecten is dat veel van het onderzoek naar lichtkleuren is gedaan met jonge en kleine planten in klimaatkamers, in afwezigheid van zonlicht. Om tot een effectief gebruik van LED belichting als aanvulling op zonlicht in de glastuinbouw te komen is het nodig om onderzoek te doen naar het meest efficiënte spectrum om zonlicht aan te vullen. Daarbij moet rekening gehouden worden met de directe effecten van lichtkleuren op plantprocessen, de effecten van de combinaties van de verschillende lichtkleuren, plantstadium, teeltfase, overige klimaatomstandigheden, seizoen, gewas, ras en het moment van de dag (aanvulling van zonlicht of belichting in de nacht).

### 9.3 Licht en stralingswarmte

Een voordeel van LED belichting ten opzichte van SON-T belichting is het feit dat LEDs bij eenzelfde lichtintensiteit minder warmte afgeven. Echter, deze lagere warmteafgifte door LEDs leidt tot een lagere planttemperatuur en daarmee een tragere ontwikkelsnelheid dan onder SON-T, tenzij er gecompenseerd wordt door meer warmte in de kas te brengen. Dat betekent dat de balans tussen licht en kasluchttemperatuur onder LED belichting anders is dan onder SON-T. Over het effect van stralingswarmte in SON-T en het gedeeltelijk ontbreken hiervan in LED is nog maar weinig bekend.

Het zou aanbeveling verdienen naar dit onderwerp nader onderzoek te doen. De constatering is dat bij een gewas als tomaat het mogelijk is de ontwikkelsnelheid van het gewas onder LEDs op een zelfde niveau te brengen als onder SON-T belichting wanneer de ruimtetemperatuur 1-2 °C verhoogd wordt. De vraag is of dit ook voor andere gewassen werkt, of dat hiervoor andere benaderingen nodig zijn. In een dergelijk onderzoek zouden de vragen beantwoord moeten worden wat het effect van de stralingswarmte op het gewas precies is en wat de consequenties zijn voor plantvorm, ontwikkelingssnelheid, assimilatenbalans, etc. Voor SON-T is het effect van de stralingswarmte van de lamp en reflector nooit onderzocht, omdat daarvan geen nadelige effecten zijn waargenomen. Nu met LED licht er minder warmte straling op de plant komt worden effecten gezien, die gerelateerd worden aan het ontbreken van de warmte straling, maar hoe dat werkt is nooit onderzocht.

In de praktijk kent een teler het effect van de kasluchttemperatuur op de ontwikkelsnelheid en groei van zijn gewas, daarbij impliciet gebruik makend van de planttemperatuur. Door het gebruik van belichting en door de verschuiving naar LED belichting verandert de relatie tussen ruimtetemperatuur en planttemperatuur. Dat betekent dat deze impliciete kennis over planttemperatuur niet meer geldig is, en dat bij een zelfde ruimtetemperatuur het gewas onder LEDs anders reageert dan verwacht. Het zou daarom goed zijn om de energiebalans van een kas met LED belichting te kwantificeren, om daarmee de relatie tussen kasluchttemperatuur en planttemperatuur opnieuw vast te stellen.

Een teler die overweegt over te stappen naar LED belichting zal de energievoorziening van zijn bedrijf opnieuw willen bekijken. Daarbij is een relevante vraag wat er aan extra warmte-input nodig zal zijn wanneer er met LEDs belicht wordt ten opzichte van SON-T, gegeven een set klimaatinstellingen, efficiëntie van de lampen, kaseigenschappen etc. Dit is een vraag waarop nu niet gemakkelijk antwoord gegeven kan worden. Met behulp van een kasklimaatmodel zou dit oplosbaar moeten zijn, maar daarvoor zullen de huidige modellen wel aangepast moeten worden. Voor een teler zou een gebruikersvriendelijke tool handig zijn, om dit soort effecten voor zijn bedrijf in te kunnen schatten.



## 9.4 Spectrale samenstelling van het licht

Om een energiezuinig belichtingssysteem mogelijk te maken, moet er per W elektrisch vermogen dat in de lampen gaat zoveel mogelijk micromolen licht worden afgegeven. De energie inhoud van een foton licht hangt af van de golflengte, en daarmee van de kleur (zie hoofdstuk 2). Zo is de energie inhoud van een foton blauw licht ongeveer 50% hoger dan van een foton rood licht. Dat houdt in dat een lichtbron die voornamelijk rood licht geeft het meest efficiënt is in het omzetten van elektriciteit naar  $\mu$ molen licht. Aangezien rood licht ook zeer efficiënt is in de fotosynthese en belangrijk is voor de groei en ontwikkeling van planten, is rood de basiskleur van de meeste lichtbronnen. Alle belichtingsrecepten die gemaakt worden, gaan uit van rood licht als hoofdbestanddeel van het licht. Wanneer lichtkleuren toegevoegd worden aan het lichtrecept (blauw, groen of verrood), gaat dit ten koste van het aandeel rood licht. Vanwege deze benadering is bijna al het onderzoek dat gedaan is gericht op de effecten van de aandelen blauw of groen licht, en de verhouding tussen rood en verrood licht.

Het toevoegen van blauw licht aan een rood licht spectrum leidt tot een verbetering van de groei (zie hoofdstuk 3) vanwege het positieve effect van blauw licht op de aanmaak van chlorofyl en carotenoiden voor het invangen van licht voor de fotosynthese en het stimuleren van de huidmondjesopening voor een betere opname van  $\text{CO}_2$ . Uit onderzoek onder daglichtloze condities (klimaatkamers) bleek dat een zekere hoeveelheid blauw licht noodzakelijk is voor een normale plantontwikkeling en -morfologie. Over hoe hoog dit aandeel blauw licht moet zijn, is onvoldoende kennis beschikbaar. De vraag is of het gewas een minimale intensiteit blauw licht nodig heeft om voldoende pigmenten aan te maken en strekking tegen te gaan, of dat het een aandeel van de totale lichtsom moet zijn. Dit is niet bekend, maar wel relevant voor de glastuinbouw waarbij het lamplicht een aanvulling is aan het zonlicht dat ongeveer 30% blauw licht bevat. Het is mogelijk dat het zonlicht al grotendeels voorziet in de plantbehoefte aan blauw licht, maar of dat ook zo is zal moeten blijken uit onderzoek. In praktijkomstandigheden wordt er 's nachts alleen belicht met de (LED) belichting, en is overdag de belichting een aanvulling op het zonlicht. De vraag is of er gedurende de hele dag een minimale intensiteit of aandeel blauw licht nodig is, of dat een zeker, nader vast te stellen, aandeel blauw licht gedurende een deel van de dag voldoende is voor het gewas.

Naast rood en blauw licht bestaat een belangrijk deel van het PAR licht van de zon uit groen licht. Van groen licht wordt wel beweerd dat het niet of minder effectief zou zijn voor plantengroei omdat het grotendeels gereflecteerd wordt door het blad. Dit is echter niet juist. Op bladniveau wordt ca. 70% van het groene licht geabsorbeerd, en op gewasniveau meer dan 90%. Een voordeel van groen licht is dat het dieper doordringt in het gewas, juist omdat het door de bovenste bladlagen minder geabsorbeerd wordt. In hoeverre dat effectief kan zijn voor een hoogopgaand gewas bestaande uit meerdere bladlagen is nog niet bekend. Uit een aantal onderzoeken in daglichtloze condities is gebleken dat het toevoegen van groen licht aan een rood/blauw (LED) spectrum positief kan zijn voor de biomassa-productie. Groen licht is echter niet altijd gunstig voor de groei. In dat geval zouden de positieve effecten van groen licht (lichtdoordringing dieper in het gewas) niet opwegen tegen bijvoorbeeld de sluiting van huidmondjes door meer groen licht of het feit dat er meer assimilaten aan de groei van de stengel besteed worden door meer stengelstrekking. Een aantal van de effecten van groen licht op planten lijken op de effecten van verrood licht (stengelstrekking, lichtere bladkleur, meer open bladstructuur). Een voordeel van groen licht ten opzichte van verrood licht is dat het wel fotosynthetisch actief is. Uit recente onderzoeken is gebleken dat verrood licht toevoegen aan het spectrum grote potentie heeft in groei en productie van o.a. tomaten. Uit de onderzoeken die tot nu toe zijn uitgevoerd blijkt groen licht niet deze zelfde potentie te hebben.

In algemene zin is bekend dat planten gevoelig zijn voor de rood:verrood verhouding van het licht. Een hoger aandeel verrood licht leidt tot meer strekking, versnelling van de bloei en een betere beworteling. In veel gevallen is een korte periode van een lagere rood:verrood verhouding aan het einde van de lichtperiode genoeg om dit effect te bereiken. In de praktijk wordt dit toegepast, bijvoorbeeld om strekking van de bloemstengels te krijgen in aardbei. Recent is gebleken dat het toevoegen van verrood licht aan de belichting bij tomaat een productiestijging oplevert. Dit effect bleek echter sterk te verschillen tussen rassen. Uit deze onderzoeken blijkt dat verrood licht veel potentie heeft om de plantvorm te sturen, bloei te beïnvloeden en assimilatenverdeling te sturen. Hoe deze potentie in de tuinbouw goed benut moet worden, is nog de vraag. Hierbij moet in de praktijk de afweging gemaakt worden tussen de effecten die verrood licht (in combinatie met andere lichtkleuren) heeft op morfologie van de plant en het gebruik van elektriciteit voor het produceren van licht dat niet (direct) bijdraagt aan de fotosynthese. Het zou aanbevelingen verdienen de effecten van verrood licht op de gewasgroei en plantvorm verder te onderzoeken en daarbij te komen tot minimale effectieve doseringen.

## 9.5 Werkingsmechanisme van lichtkleuren

In planten zijn verschillende fotoreceptoren aanwezig, eiwitten die reageren op specifieke lichtkleuren en signalen doorgeven die biochemische en morfologische processen in de plant aansturen. Dit effect van licht op de plant wordt fotomorfogenese genoemd. Veel van het onderzoek naar de verschillende fotoreceptoren (zie hoofdstuk 5) is gedaan op celniveau, aan relatief eenvoudige planten in eenvoudige teeltsystemen. Dit heeft veel kennis opgeleverd over de werkingsmechanismen van de verschillende lichtkleuren. Echter, het blijft nog wel een uitdaging deze kennis toe te passen in complexe teeltsystemen die in de tuinbouw gebruikelijk zijn onder lichtomstandigheden die variabel zijn over de dag en het seizoen in spectrale samenstelling, intensiteit, invalshoek en daglengte.

In het werkingsmechanisme van lichtkleuren kunnen verschillende principes mogelijk zijn:

- De plant reageert met toenemende intensiteit van een kleur steeds sterker; een dosis-response reactie. De dosis-response laat bij hogere intensiteit een afnemende toename van het effect zien. Een voorbeeld hiervan zijn de HIR (high irradiance response) effecten van verrood licht (zie paragraaf 4.8).
- Een tweede principe is dat er een drempelwaarde moet worden overschreden om een reactie te krijgen, daarboven is de response gelijk. Een aan/uit reactie. Voorbeelden hiervan zijn de reactie op nachtonderbreking met lage intensiteit licht op bloei, en het effect van EOD (einde van de dag) behandeling met 30 minuten verrood licht op de strekking.
- Een derde principe is dat een plant reageert op de verhouding tussen twee lichtkleuren. Een voorbeeld hiervoor is de rood:verrood verhouding die de status van het fytochrom bepaald.

Nog complexer wordt het als deze drie basis principes in één proces gecombineerd voorkomen. Een plant integreert vervolgens meerdere processen. Bij het opstellen van een belichtingsstrategie voor een experiment of een teelt moet met deze complexiteit rekening worden gehouden, maar ook bij de interpretatie van de uitkomsten. Bijvoorbeeld de basis is zonlicht waar middels LED specifieke lichtkleuren op een hoger niveau worden gebracht. Dit verschilt sterk van een aanpak met het combineren van verschillende LEDs zonder zonlicht, waarbij voor veel kleuren de intensiteit nihil of zeer laag zal zijn. De reactie van een gewas kan daardoor sterk verschillen.

Een ander fenomeen waarmee rekening gehouden moet worden is de lichtdoordringing in een gewas. Door verschillen in absorptie per golflengte zal de lichtsamenstelling boven in een gewas anders zijn dan onder in een gewas. Dit is bekend voor bijvoorbeeld groen licht en verrood licht. Deze lichtkleuren worden minder geabsorbeerd en komen daardoor dieper in een gewas. Daardoor zal de balans van lichtkleuren (spectrum-samenstelling) over de hoogte van een gewas veranderen.

Een derde fenomeen waar rekening mee gehouden moet worden is het "stapelen" van effecten. Lichtkleuren kunnen meerdere effecten hebben op het gewas. Als een specifieke lichtkleur zowel effect heeft op de bladgrootte en daarmee de lichtonderschepping van de plant en op de fotosynthesesnelheid (kwantumefficiëntie: efficiëntie van de fotosynthese bij specifieke golflengtes) kunnen deze effecten elkaar versterken of verzwakken.

De combinatie en integratie van al deze effecten is complex en moeilijk te overzien. In de analyse van de effecten van lichtrecepten (combinatie van lichtkleuren) op groei, morfologie en ontwikkeling van een gewas en in het voorspellen van mogelijke effecten van lichtrecepten, kunnen gewasgroeimodellen waarin deze kennis geïntegreerd is behulpzaam zijn. Met de huidige gewasgroeimodellen kan het effect van lichtsom op de gewasgroei en ontwikkeling goed beschreven worden. Het is nu tijd om in zowel de 2D als de 3D gewasgroeimodellen ook de stap te maken naar de implementatie van de kennis van spectrale effecten op het gewas, om bestaande proeven te analyseren en de effecten van nieuwe belichtingsscenario's in te kunnen schatten. Een aantal effecten van lichtkleuren zijn al in de bestaande modellen ingebracht (bijvoorbeeld op de fotosynthese). Effecten op bijvoorbeeld bladgrootte, bladstand en daarmee lichtonderschepping moeten nog ingebracht worden, waarbij uitgebreide datasets nodig zijn die deze effecten in meerdere gewassen, rassen en andere teeltomstandigheden beschrijven.

## 9.6 Dynamische lichtrecepten

In een kas is het lichtklimaat steeds aan verandering onderhevig. Over het algemeen zal de eerste periode van de lichtperiode bestaan uit alleen lamplicht met een constant spectrum. In sommige gevallen worden lampen in serie aangeschakeld, maar wanneer alle lampen branden is ook de lichtintensiteit constant. Op het moment dat de zon opkomt, verandert het lightspectrum in de kas door menging van zonlicht en lamplicht. Bij toenemende intensiteit van het zonlicht verandert het spectrum verder, tot het (eventuele) moment dat de lampen uitgeschakeld worden. Dan verandert het lightspectrum in de kas naar het zonlichtspectrum (met een laag aandeel UV licht vanwege de beperkte transmissie van glas voor UV licht). Aan het einde van de dag treden dezelfde veranderingen in lightspectrum op, maar dan in omgekeerde volgorde.

Wat de consequentie van deze steeds veranderende lichtomgeving op de groei van planten is, is nauwelijks bekend. Een van de weinige bekende fenomenen is het effect van de rood:verrood verhouding aan het einde van de dag op strekking en bloei. Mogelijk is het verloop van het spectrum gedurende de dag wel relevant voor de groei, ontwikkeling en morfologie van het gewas. Een voorbeeld daarvan zou het toepassen van blauw licht in de ochtend kunnen zijn, om de opening van huidmondjes te vergroten en de aanmaak van chlorofyl te stimuleren, zodat gedurende de rest van de dag de fotosynthesecapaciteit verhoogd zou kunnen worden. Een ander voorbeeld is het geven van verrood licht in periodes dat er met alleen lamplicht belicht wordt, om daarmee de afstemming van fotosystemen I en II te verbeteren en zo ook de fotosynthese te verhogen (Dieleman *et al.* 2017).

In de meeste belichtingsproeven en praktijktesten wordt nu gebruik gemaakt van één lightspectrum, dat als aanvulling op het daglicht wordt gebruikt, en als belichting in de nachtperiode wanneer er (nog) geen zonlicht is. Dat houdt in dat er voor het gewas gedurende de dag twee heel verschillende spectra zijn. Uit enkele proeven, waarbij het spectrum gedurende de nacht (geen zonlicht) en de dag (in aanwezigheid van zonlicht) verschillend was, blijkt dat dit grote effecten kan hebben op plantprocessen als bloei, strekking en biomassatoename (Project "LED licht bij zonlicht"). Het verdient aanbeveling om nader onderzoek te doen naar het meest effectieve lightspectrum gedurende de dag als aanvulling op het zonlicht en gedurende de nacht wanneer er geen zonlicht aanwezig is. Alleen dan kan het lamplicht het meest efficiënt benut worden.

Niet alleen het lightspectrum gedurende de dag is relevant voor de plantengroei. Het is ook aannemelijk dat een dynamisch spectrum gedurende de verschillende ontwikkelingsstadia van de plant perspectief biedt voor een betere lichtonderschepping, plantopbouw en groei. Een voorbeeld daarvan is dat in veel teelten in het begin de lichtonderschepping nog gering is (paprika, chrysant). Een lightspectrum dat bladstrekking stimuleert aan het begin van de teelt kan leiden tot meer lichtonderschepping in die fase, en daarmee een snellere biomassatoename. Op moment dat er voldoende bladoppervlakte is, zou het spectrum aangepast kunnen worden. Een ander voorbeeld is een gewas als chrysant. Het is al bekend dat het lightspectrum de snelheid van bewortelen van een stek bepaalt. De volgende fase is het de doorworteling van het stek in de kas aan het begin van de teelt. Wanneer dat met spectrum ook te verbeteren zou zijn, levert dit een snelle weggroei van de stek op, en daarmee een teeltduurverkortening, en een afname in het energiegebruik van deze planten. Na weggroei van het stek kan het spectrum dan weer aangepast worden aan de lichtbehoefte van de plant in dat stadium.

## 9.7 Gewasgezondheid

Net als planten kunnen ook insecten, mijten, schimmels en bacteriën actief lichtcondities waarnemen. Insecten en mijten gebruiken deze informatie voor hun oriëntatie en navigatie, het beïnvloedt hun fysiologische processen en hun gedrag. Ook voor schimmels en bacteriën is licht een belangrijke bron van informatie. Zo kunnen veranderingen in lichtcondities mogelijk mede verklaren waarom biologische plaagbestrijding vaak moeizamer verloopt wanneer de herfst zijn intrede doet. Bij het ontwikkelen van lichtrecepten voor het gewas zal rekening gehouden moeten worden met de effecten op plagen en hun natuurlijke bestrijders, om te komen tot een integraal en duurzaam teeltconcept. Daarbij blijkt dat er nog maar weinig kennis beschikbaar en toepasbaar is over de effecten van specifieke lichtkleuren op de ziektes, plagen en hun natuurlijke vijanden.

De ervaring is dat natuurlijke vijanden in de herfst- en wintermaanden minder goed presteren dan in de zomer, met consequenties voor de biologische bestrijding in die seizoenen en de populatie opbouw richting het voorjaar. In hoeverre en op welke manier lichtspectrum hierin een rol speelt naast lichthoeveelheid en daglengte, zou nader onderzoek verdienen. Ook de plantweerbaarheid tegen ziekten en plagen wordt beïnvloed door het spectrum. Er is al enige kennis over de toepassing van rood licht om meeldauw te onderdrukken, maar is nog nauwelijks onderzoek gedaan naar de licht-geïnduceerde plantweerbaarheid tegen (plaag)insecten. Deze kennis is belangrijk om te komen tot energiezuinige duurzame productiesystemen. Immers, het moet voorkomen worden dat we tot een optimaal lichtklimaat voor plantengroei komen, waarbij de biologische gewasbescherming te kort schiet.

## 9.8 Integratie lichtkleuren in productiesystemen

Het project 'Denkkader licht' heeft als doelstelling te komen tot efficiënte benutting van licht. Daarbij gaan we uit van het gebruik van (LED) belichting met de mogelijkheid om verschillende lichtkleuren te gebruiken als aanvulling op het reeds aanwezige zonlicht. Dit is een complex systeem, waarbij de effecten van de afzonderlijke lichtkleuren op gewasgroei, ziektes, plagen en hun natuurlijke vijanden geïntegreerd moeten worden tot één lichtrecept dat kan variëren gedurende de dag of de teelt. Daarbij moeten we rekening houden met de overige klimaatfactoren, het gewas, ras, het stadium waarin het gewas zich bevindt en het teeltdoel.

Om tot dit integrale lichtrecept te komen moet meer kennis ontwikkeld worden. Veel van de kennis die er nu is over de effecten van lichtkleuren als aanvulling op zonlicht in de tuinbouw is anekdotisch. Dat blijkt ook uit het feit dat experimenten soms verrassende resultaten opleveren, en dat niet altijd te voorspellen is hoe een gewas zal reageren op een lichtrecept. Dat betekent dat de kennis stapsgewijs opgebouwd moet worden, voordat het geïntegreerd kan worden in een energiezuinig en duurzaam productiesysteem. Een aantal vragen die daarbij beantwoord moeten worden zijn: welke intensiteit is er minimaal nodig van een bepaalde golflengte? Zit in zonlicht niet voldoende van de gewenste kleur? Welke kleuren werken antagonistisch en wat zou de balans tussen die kleuren moeten zijn? Op welk proces grijpt de veranderde kleur aan? Is er sprake van verschil in reactie tussen zaailingen en volgroeide planten? Zijn de reacties gewas- of rassespecifiek? En wat is het effect van een dergelijk spectrum op ziektes, plagen en hun natuurlijke vijanden? Wat is het effect op kwaliteit van het geoogste product? Deze vragen zullen beantwoord moeten worden om te komen tot het meest effectieve lichtspectrum voor de teelt, waarbij het zonlicht de basis is en (LED) belichting zorgt voor de noodzakelijke aanvulling op de meest effectieve manier.

De wijze waarop dit uitgevoerd moet worden is tweeledig. In eerste instantie zal, zeker voor gewassen waarin nog geen ervaring is met de toepassing van verschillende spectra een screening gedaan moeten worden wat verschillende lichtkleuren doen met ontwikkeling, bladkwaliteit, strekking, bloei en productie. De ervaring opgedaan in onder andere het project "LED licht bij zonlicht" leert dat gewassen heel verschillend reageren op lichtkleuren en dat het meest effectieve spectrum niet voor ieder gewas hetzelfde is. Op basis hiervan zullen grootschaliger experimenten uitgevoerd moeten worden, waarin ook de effecten op langere termijn (maanden in plaats van weken) op een meer volgroeid gewas onderzocht worden. In demonstratieprojecten kunnen de effecten van lichtspectrum op meerdere rassen onderzocht worden, maar ook de interactie van LED belichting met teeltstrategie en klimaatregeling. Bij bijvoorbeeld komkommer is duidelijk dat het telen onder LED belichting een aantal nieuwe facetten in de teelt liet zien waar we ook weer moeten leren omgaan, en waar de teelt op aangepast moet worden.

## 9.9 Stand van zaken en toekomstige ontwikkelingen

In de afgelopen 20 jaar is het elektriciteitsgebruik in de glastuinbouw snel toegenomen door toenemende arealen belichte teelt en een sterke toename van het geïnstalleerd vermogen. De verwachting is dat de belichtingsintensiteit nog verder zal stijgen in de komende jaren, met consequenties voor het elektriciteitsgebruik. Om de CO<sub>2</sub> reductie doelstellingen te halen moet het elektriciteitsgebruik voor belichting worden teruggebracht. Een belangrijke bijdrage hieraan kan geleverd worden door de volledige vervanging van de huidige SON-T belichting door LED belichting, dat met een huidige efficiëntie van ca. 3.5 µmol/J een veel hogere efficiëntie dan SON-T belichting (1.9 µmol/J). Een voordeel van LED belichting is dat het een specifiek lichtspectrum af kan geven, hetgeen mogelijkheden biedt voor sturing van morfologie, ontwikkeling en fysiologie van planten te sturen. In dit project hebben we een denkkader geschetst om te gebruiken om de mogelijkheden van LED belichting in de glastuinbouw beter te benutten. Bestaande kennis, proefresultaten en praktijkervaringen zijn geïventariseerd, geanalyseerd en kritisch beschouwd met oog voor de condities waaronder deze zijn verzameld en de optredende bijverschijnselen. Dit project beoogt niet om standaard lichtrecepten op te leveren voor allerlei gewassen.

Uit de studies, experimenten, (praktijk)proeven en demonstratieprojecten die de afgelopen 10 jaar zijn uitgevoerd op het gebied van LED belichting in de glastuinbouw blijkt dat het "ideale" spectrum voor alle gewassen en alle rassen niet bestaat. Er is een groot verschil in hoe gewassen reageren op lichtspectrum en binnen een gewas geldt dat ook vaak voor de rassen. Dat betekent dat ook veredelingsbedrijven betrokken moeten worden bij de kennisontwikkeling op het gebied van LED belichting, omdat dit de wijze is om te komen tot rassen die effectief met (LED) licht met verschillende lichtkleuren om kunnen gaan. Om tot een effectief gebruik van LED belichting als aanvulling op zonlicht in de glastuinbouw te komen, is het daarom nodig om onderzoek te doen naar het meest effectieve spectrum om zonlicht aan te vullen. Daarbij moet rekening gehouden worden met de directe effecten van lichtkleuren op plantprocessen, de effecten van de combinaties van de verschillende lichtkleuren, plantstadium, teeltfase, overige klimaatomstandigheden, seizoen, gewas, ras en het moment van de dag (aanvulling van zonlicht of belichting in de nacht). De wijze waarop dit onderzoek uitgevoerd moet worden is tweeledig. In eerste instantie zal, zeker voor gewassen waarin nog geen ervaring is met de toepassing van verschillende spectra een screening gedaan moeten worden wat verschillende lichtkleuren doen met ontwikkeling, bladkwaliteit, strekking, bloei en productie. Op basis hiervan zullen grootschaliger experimenten uitgevoerd moeten worden, waarin ook de effecten op langere termijn (maanden in plaats van weken) op een meer volgroeid gewas onderzocht worden. Het blijkt dat de overstap van een onbelichte teelt of SON-T belichting naar een LED belichte teelt de nodige consequenties heeft voor temperatuurverdeling, ontwikkelingssnelheid, raamopening en daarmee voor CO<sub>2</sub> benutting, warmte en elektriciteitsverbruik. In de ontwikkeling van duurzame teeltsystemen onder LED belichting, zal niet alleen gekeken moeten worden naar de effecten op het gewas, maar ook op de plantweerbaarheid en op de natuurlijke vijanden. Insecten en mijten nemen ook actief de lichtcondities waar en gebruiken deze informatie voor hun oriëntatie en navigatie, reproductie en gedrag. Er is op dit gebied nog heel weinig kennis beschikbaar, dat in de komende jaren ontwikkeld zal moeten worden en geïntegreerd moet worden met de kennis van het gewas.

Het toepassen van LEDs in de kas is een systeemverandering, waarbij alle elementen van het systeem opnieuw geoptimaliseerd moeten worden. Een aanbeveling voor telers die overwegen over te stappen naar LED belichting is zich goed te laten informeren door lampenfabrikanten over de producten die zij bieden, lichtspectrum, efficiëntie, ervaringen en financieringsmogelijkheden. Hierbij gaat het niet alleen om de effecten op gewas, maar ook om plantweerbaarheid, mogelijkheden tot scouting en de werkbaarheid van het personeel onder die lichtcondities.



# Literatuur

- Adar, E., M. Inbar, S. Gal, L. Issman, and E. Palevsky. 2015.  
Plant cell piercing by a predatory mite: evidence and implications. *Experimental and Applied Acarology* 65:181-193.
- Alhassan, A. I. R. M. Farrell, B. Saifaddin, A. Mughal, F. Wu, S. P. DenBaars, S. Nakamura, J. S. Speck, 2016.  
High luminous efficacy green light-emitting diodes with AlGaIn cap layer. *Optics Express* 24: 17868-17873.
- Andrés, F., Coupland, G., 2012.  
The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics* 13: 627–639
- Andow, D. A. 1991.  
Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.
- Antignus, Y. 2000.  
Manipulation of wavelength-dependent behaviour of insects: an IPM tool to impede insects and restrict epidemics of insect-borne viruses. *Virus Research* 71:213-220.
- Antignus, Y., D. Nestel, S. Cohen, and M. Lapidot. 2001.  
Ultraviolet-deficient greenhouse environment affects whitefly attraction and flight-behavior. *Environmental Entomology* 30:394-399.
- Antignus, Y., M. Lapidot, D. Hadar, Y. Messika, and S. Cohen. 1998.  
Ultraviolet-absorbing screens serve as optical barriers to protect crops from virus and insect pests. *Journal of Economic Entomology* 91:1401-1405.
- Antignus, Y., N. Mor, R. B. Joseph, M. Lapidot, and S. Cohen. 1996.  
Ultraviolet-absorbing plastic sheets protect crops from insect pests and from virus diseases vectored by insects. *Environmental Entomology* 25:919-924.
- Avalos, J., and A. F. Estrada. 2010.  
Regulation by light in *Fusarium*. *Fungal Genetics and Biology* 47:930-938.
- Bahsi, S. U., and I. Tunc. 2012.  
The response of a southern strain of *Orius majusculus* (Reuter) (Hemiptera: Anthocoridae) to photoperiod and light intensity: Biological effects and diapause induction. *Biological Control* 63:157-163.
- Ballare, C. L. 2014.  
Light Regulation of Plant Defense. *Annual Review of Plant Biology* 65:335-363.
- Ballare, C. L. (1999).  
Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4(3): 97-102.
- Ballaré , C. L., Caldwell, M. M., Flint, S. D., Robinson, S. A. & Bornman J. F., 2011.  
Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences* 10, 226-241
- Ballare, C. L., A. L. Scopel, A. E. Stapleton, M. J. Yanovsky (1996).  
Solar ultraviolet-B radiation affects seedling emergence, DNA integrity, plant morphology, growth rate, and attractiveness to herbivore insects in *Datura ferox*. *Plant Physiology* 112(1): 161-170.
- Bennett, R. N., G. Kiddle, R.M. Wallsgrove (1997).  
Involvement of cytochrome P450 in glucosinolate biosynthesis in white mustard - A biochemical anomaly. *Plant Physiology* 114(4): 1283-1291.
- Bianchi, F., C. J. H. Booij, and T. Tscharntke. 2006.  
Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:1715-1727.
- Bobadilla, M. F. de., J. Friman, N. Pangesti, M. Dicke, J. J. A. van Loon, and A. Pineda. 2017.  
Does drought stress modify the effects of plant-growth promoting rhizobacteria on an aboveground chewing herbivore? *Insect Science* 24:1034-1044.
- Bottrell, D. G., P. Barbosa, and F. Gould. 1998.  
Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: A realistic strategy? *Annual Review of Entomology* 43:347-367.
- Bouly, J.P., Schleicher, E., Dionisio-Sese, M., Vandenbussche, F., Van Der Straeten, D., Bakrim, N., Meier, S., Batschauer, A., Galland, P., Bittl, R., Ahmad, M., 2007.  
Cryptochrome blue-light photoreceptors are activated through interconversion of flavin redox states. *Journal of Biological Chemistry* 282 (13): 9383–9391.

- Borthwick, H.A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole, V. K. Toole, 1952.  
A Reversible Photoreaction Controlling Seed Germination. *Proceedings National Academy of Sciences U.S.A.* 38(8): 662–666.
- Briscoe, A. D., and L. Chittka. 2001.  
The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46:471-510.
- Britt, A. B. (1996).  
"DNA damage and repair in plants." *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 75-100.
- Bugbee, B. 2016.  
Toward an optimal spectral quality for plant growth and development: the importance of radiation capture. *Acta Horticulturae* 1134:1-12
- Burdick, S. C., D. A. Prischmann-Voldseth, and J. P. Harmon. 2015. Density and distribution of soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae) in response to UV radiation. *Population Ecology* 57:457-466.
- Burketova, L., L. Trda, P. G. Ott, and O. Valentova. 2015.  
Bio-based resistance inducers for sustainable plant protection against pathogens. *Biotechnology Advances* 33:994-1004.
- Chalder-Scott, L., 1999.  
Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. *Photochemistry and Photobiology* 70: 1-9 .
- Chiel, E., Y. Messika, S. Steinberg, and Y. Antignus. 2006.  
The effect of UV-absorbing plastic sheet on the attraction and host location ability of three parasitoids: *Aphidius colemani*, *Diglyphus isaea* and *Eretmocerus mundus*. *Biocontrol* 51:65-78.
- Christiaens, A. 2016.  
Beworteling van stekken onder LED. *Sierteelt & Groenvoorziening* 8: 17-18
- Christiaens, A., Van Labeke, M.C. 2015.  
Verrood licht stimuleert beworteling van stekken. *Sierteelt & Groenvoorziening* 11: 21-22
- Christiaens, A., Gobin, B., Van Labeke, M.C. 2016.  
Light quality and adventitious rooting: a mini-review *Acta Hort.* 1134: 385-394
- Christie, J. M., A. S. Arvai, K. J. Baxter, M. Heilmann, A. J. Pratt, A. O'Hara, S. M. Kelly, M. Hothorn, B. O. Smith, K. Hitomi, G. I. Jenkins, E. D. Getzoff, 2012.  
Plant UVR8 Photoreceptor Senses UV-B by Tryptophan-Mediated Disruption of Cross-Dimer Salt Bridges. *Science* 335: 1492-1496.
- Chyzik, R., S. Dobrinin, and Y. Antignus. 2003.  
Effect of a UV-deficient environment on the biology and flight activity of *Myzus persicae* and its hymenopterous parasite *aphidius matricariae*. *Phytoparasitica* 31:467-477.
- CIE 106/5; 1993.  
Collection in *Photobiology and Photochemistry*. Commission Internationale de l'éclairage (CIE). ISBN 3900734461, pp 29.
- Cochard, P., T. Galstian, and C. Cloutier. 2017.  
Light Environments Differently Affect Parasitoid Wasps and their Hosts' Locomotor Activity. *Journal of Insect Behavior* 30:595-611.
- Cohen, Y., M. Vaknin, and B. Mauch-Mani. 2016.  
BABA-induced resistance: milestones along a 55-year journey. *Phytoparasitica* 44:513-538.
- Conrath, U., G. J. M. Beckers, V. Flors, P. Garcia-Agustin, G. Jakab, F. Mauch, M. A. Newman, C. M. J. Pieterse, B. Poinssot, M. J. Pozo, A. Pugin, U. Schaffrath, J. Ton, D. Wendehenne, L. Zimmerli, B. Mauch-Mani, and A. P. G. Prime. 2006.  
Priming: Getting ready for battle. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 19:1062-1071.
- Costa, H. S., and K. L. Robb. 1999.  
Effects of ultraviolet-absorbing greenhouse plastic films on flight behavior of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) and *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera : Thripidae). *Journal of Economic Entomology* 92:557-562.
- Costa, H. S., K. L. Robb, and C. A. Wilen. 2002.  
Field trials measuring the effects of ultraviolet-absorbing greenhouse plastic films on insect populations. *Journal of Economic Entomology* 95:113-120.



- Coussement, J., Steppe, K., Lootens, P., Roldán-Ruiz, I., De Swaef, T., 2016.  
Modelling the seasonal evolution of leaf spectral characteristics in a soybean functional-structural plant model. Proceedings of the FSPMA International Conference, Qing Dao, China.
- Dader, B., M. Plaza, A. Fereres, and A. Moreno. 2015.  
Flight behaviour of vegetable pests and their natural enemies under different ultraviolet-blocking enclosures. *Annals of Applied Biology* 167:116-126.
- Dam, M. van.; Wildschut J.; Gude, H.; 2012.  
Lichtbehoefte bij de broei van tulp in meerlagensystemen: Onderzoek naar de mogelijkheden van lichtkleuren en lichtniveaus van LED-licht toegepast in broeisystemen voor tulpen. Lisse, NL: Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, Sector Bomen, Bollen & Fruit. 33 pp.
- Davis, P.  
Knowledge Transfer: Commercial review of lighting systems for UK horticulture. <https://horticulture.ahdb.org.uk/project/knowledge-transfer-commercial-review-lighting-systems-uk-horticulture> (geraadpleegd 13-9-2017).
- Demkura, P. V., and C. L. Ballare. 2012.  
UVR8 Mediates UV-B-Induced Arabidopsis Defense Responses against Botrytis cinerea by Controlling Sinapate Accumulation. *Molecular Plant* 5:642-652.
- Demotes-Mainard, S., T. Péron, A. Corot, J. Bertheloot, J. Gourrierc Le, S. Travier, L. Crespel, P. Morel, L. Huché-Thélier, R. Boumaza, A. Vian, V. Guérin, N. Leduc, S. Sakr, 2016.  
Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany* 121: 4-21.
- Diaz, B. M., and A. Fereres. 2007.  
Ultraviolet-blocking materials as a physical barrier to control insect pests and plant pathogens in protected crops. *Pest Technology* 1:85-95.
- Dieleman, J.A., Noort, F. van., Kromwijk, A. 2018.  
Sturen van compactheid met blauw licht en wegnemen van de schemering. Onderzoek naar sturen compactheid met gebruik maken van lichtkleuren om gewasontwikkeling, strekking en groei te sturen: een studie naar blauw licht. Wageningen UR, rapport WPR-734, 59 pp.
- Dieleman, J.A., P.H.B. De Visser, E. Meinen, J.G. Grit, T.A. Dueck, 2018.  
Integrating Physiological Responses of Tomato Plants to Light Quality to the Crop Level by 3D Modelling. *Frontiers in Plant Sciences*. doi: 10.3389/fpls.2019.00839
- Dougher, T.A.O, Bugbee, B. 2004.  
Long-term blue light effects on the histology of lettuce and soybean leaves and stems. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 129: 467-472.
- Dougher, T.A.O, Bugbee, B. 2001.  
Evidence for Yellow Light Suppression of Lettuce Growth. *Photochemistry and Photobiology* 73: 208-212
- Doukas, D., and C. C. Payne. 2007a.  
Effects of UV-blocking films on the dispersal behavior of *Encarsia formosa* (Hymenoptera : Aphelinidae). *Journal of Economic Entomology* 100:110-116.
- Doukas, D., and C. C. Payne. 2007b.  
Greenhouse whitefly (Homoptera : Aleyrodidae) dispersal under different UV-light environments. *Journal of Economic Entomology* 100:389-397.
- Dueck, T., Gelder A. de., Janse, J., Baar, P.H. van., Eveleens, B., Grootcholten, M. 2013.  
Het nieuwe belichten bij tomaat. Wageningen UR, rapport GTB-1232, 42 pp.
- Dueck, T., Hogewoning, S., Pot, S., Meinen, E., Trouwborst, G., Kempkes F. 2015a.  
Stuurlicht in de glastuinbouw : 1. Kansen voor energiebesparing? Wageningen UR, rapport GTB-1349. 64 pp.
- Dueck, T., Janse, J., Schapendonk, A., Kempkes, F., Eveleens, B., Scheffers, K., Pot, S., Trouwborst, G., Nederhoff E., Marcellis, L. 2010.  
Lichtbenutting van tomaat onder LED en SON-T belichting. Wageningen UR, rapport GTB-1040. 92 pp.
- Dueck, T., Meinen, E., Hogewoning, S., Trouwborst, G., Pot, S. 2015b.  
Bloei & stuurlicht bij Phalaenopsis: Bloei-inductie door stuurlicht spaart energie. Wageningen UR, rapport GTB-1343, 34 pp.
- Dueck, T., Nieboer, S., Janse, J., Valstar, W., Eveleens, B., Grootcholten, M. 2012.  
LED belichting en het nieuwe telen bij tomaat: Proof of principle. Wageningen UR, rapport GTB-1177. 50 pp
- Dueck, T., Pot, S. 2008.  
Doen LED's al wat ze beloven op praktijkschaal? Quick scan, Wageningen UR, rapport GTB-221. 15 pp.

- Eigenbrode, S. D. 2004.  
The effects of plant epicuticular waxy blooms on attachment and effectiveness of predatory insects. *Arthropod Structure & Development* 33:91-102.
- Eigenbrode, S. D., and K. E. Espelie. 1995.  
Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology* 40:171-194.
- Elings, A., Meinen, E., Dieleman, J.A., De Visser, P.H.B., 2017.  
The effects of different light colours on tomato crop growth and production. *Acta Horticulturae* 1182: 177-184. DOI 10.17660/ActaHortic.2017.1182.21
- Escobar-Bravo, R., P. G. L. Klinkhamer, and K. A. Leiss. 2017.  
Interactive Effects of UV-B Light with Abiotic Factors on Plant Growth and Chemistry, and Their Consequences for Defense against Arthropod Herbivores. *Frontiers in Plant Science* 8:278.
- Evans, L.T. 1998.  
Greater crop production: whence and whither? In: Feeding a world population of more than eight billion people – a challenge to science. J.C. Waterlow, D.G. Armstrong, L. Fowden and R. Rily, eds. Cary, NC, USA, Oxford University Press: 89:97.
- Evers, J.B., Vos, J., Chelle, M., Andrieu, B., Fournier, C., Struik, P.C., 2007.  
Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model. *New Phytologist* 176 (2): 325 – 336
- Flint, L.H., McAlister, E.D., 1935.  
Wave lengths of radiation in the visible spectrum inhibiting the germination of light-sensitive lettuce seed. *Smithsonian Miscellaneous Collections*
- Fourtouni, A., Y. Manetas, and C. Christias. 1998.  
Effects of UV-B radiation on growth, pigmentation, and spore production in the phytopathogenic fungus *Alternaria solani*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 76:2093-2099.
- Franklin, K.A., 2008.  
Shade avoidance. *New Phytologist* 179: 930-944.
- Frechilla, S., Talbott, L. D., Bogomolni, R. A., Zeiger, E. 2000.  
Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. *Plant and Cell Physiology* 41: 171–176.
- Galvao, V.C., Frankhauser, C., 2015.  
Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Current Opinion in Neurobiology* 34: 46-53
- García Victoria, N.; Helm, F van der; Warmenhoven, M.; 2015.  
Praktijkproef LED *Alstroemeria* : invloed licht spectrum op bladkwaliteit: bouwsteen voor energiebesparing. Wageningen UR, rapport GTB-1337, 46 pp.
- Garcia Victoria, N., Pot, S. 2015.  
Lichtspectrum als middel voor energiezuinige rozenteelt: Praktijkproef bij Van der Arend Roses. Wageningen UR, rapport GTB-1368, 66pp.
- García Victoria, N., Weerheim, K., Helm, F. van der., Kempkes, F., Visser, P. de., en Groot, M. de. 2016.  
Energiebesparing met LED belichting in gerbera: Resultaten van 1<sup>ste</sup> jaar LED onderzoek. Wageningen UR, rapport GTB-1389, 66 pp.
- García Victoria, N., Weerheim, K., Kempkes, F. 2018.  
Hybride belichting *Alstroemeria*: Extra licht wordt omgezet in meer productie. <https://www.kasalsenergiebron.nl/nieuws/hybride-belichting-alstroemeria-extra-licht-wordt-omgezet-in-meer-productie/>. (Geraadpleegd op 22-1-2018).
- Geelen, P.A.M., Voogt, J.O., Weel, P.A. van. 2015.  
De basisprincipes van het nieuwe telen. LTO Glaskracht Nederland, 155 pp.
- Gelder, A. de., Burg, R. van der. 2017.  
LED en energiezuinigheid en kwaliteit bij Red Naomi!. Wageningen UR, rapport GTB-708, 66pp.
- Gelder, A. de., Warmenhoven, M., Knaap, E. van der., Baar, P. H. van., Grootsholten, M., Aelst, N van. 2015.  
Een perfecte roos: Energiezuinig geteeld. Wageningen UR, rapport GTB-1369, 94 pp.
- Gil, K.E., Park, C.M., 2017.  
Protein quality control is essential for the circadian clock in plants. *Plant Signaling & Behavior* 12. <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1407019>
- Gilkeson, L. A., and S. B. Hill. 1986.  
Diapause prevention in aphidoletes-aphidimyza (diptera, cecidomyiidae) by low-intensity light. *Environmental Entomology* 15:1067-1069.

- Gillespie, D. R., and D. M. J. Quiring. 2002.  
Effects of photoperiod on induction of diapause in *Feltiella acarisuga* (Diptera: Cecidomyiidae). *Canadian Entomologist* 134:69-75.
- Glas, J. J., B. C. J. Schimmel, J. M. Alba, R. Escobar-Bravo, R. C. Schuurink, and M. R. Kant. 2012.  
Plant Glandular Trichomes as Targets for Breeding or Engineering of Resistance to Herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 13:17077-17103.
- Glover, E.H., M.D. Keller & R.W. Spinrad, 1987.  
The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton clones. *J. Exp. Mar. Biol. Ed.*, 1987, Vol. 105, 137-159
- Gurr, G. M. and D. McGrath (2001).  
"Effect of plant variety, plant age and photoperiod on glandular pubescence and host-plant resistance to potato moth (*Phthorimaea operculella*) in *Lycopersicon* spp." *Annals of Applied Biology* 138(2): 221-230.
- Hall, J. C. 2000.  
Cryptochromes: sensory reception, transduction, and clock functions subserving circadian systems. *Current Opinion in Neurobiology* 10:456-466.
- Hanenberg, M.A.A., J. Janse & W. Verkerke, 2016.  
LED light to improve strawberry flavour, quality and production. *Acta Hort.* 1137:207-212.
- Hayes, S, A. Sharma, D. P. Fraser, M. Trevisan, C. K. Cragg-Barber, E. Tavridou, C. Fankhauser, G. I. Jenkins, K. A. Franklin, 2017.  
UV-B perceived by the UVR8 photoreceptor inhibits plant thermomorphogenesis. *Current biology* 27: 120-127
- Heil, M. 2008.  
Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178:41-61.
- Heijde, M., Ulm, R., 2012.  
UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. *Trends in Plant Science* 17: 230-237.
- Helm, F. van der. 2011.  
Stuurlicht bij anjer: consultancy: vergelijking van LED lampen, spaarlampen en gloeilampen. Wageningen UR, rapport GTB-1089, 24 pp.
- Helm, F. van der; 2013.  
Stuurlicht bij anjer: consultancy: vergelijking van LED lampen en gloeilampen. Wageningen UR, rapport GTB-1216, 31 pp.
- Helm, F. van der., Dueck, T., Pronk, H., Penning, P. 2013.  
Lichtspectrum bij stuur- en groeilicht in *Freesia*: Indicatief praktijkonderzoek naar de effecten van stuurlicht met LED lampen en groeilicht met plasmalampen. Wageningen UR, rapport GTB-1220, 46 pp.
- Helm, F. van der., Kromwijk, A. 2015.  
Lage intensiteit LED belichting in zomerbloemen en trekheesters: praktijkonderzoek naar effect van stuurlicht op vroegheid en kwaliteit. Wageningen UR, rapport GTB-1348. 50 pp.
- Hemming, S., Os, E. van., Kogel, W. J. de., Deventer P. van., Wiegiers G., Belder, E. den., Elderson, J., Booi, K., and Brink, W. van den. 2006.  
De invloed van de UV doorlatendheid van het kasdek materiaal op plaaginsecten en gewas: Additionele voordelen van energiebesparende kasdek materialen. Wageningen UR, rapport Plant Research International 120, 96 pp.
- Hemming, S., Waaijenberg, D., Bot, G., Sonneveld, P., Zwart, F. de., Dueck, T., Dijk, C. van., Dieleman, A., Marissen, N., Rijssel, E. van., Houter, B. 2004.  
Optimaal gebruik van natuurlijk licht in de glastuinbouw. Wageningen UR, rapport GTB-100.
- Henke, M. & Buck-Sorlin, G.H., 2017.  
Using a full spectral raytracer for calculating light microclimate in functional-structural plant modelling. *Computing and Informatics* 36 (6), 1492-1522.
- Herms, D. A., and W. J. Mattson. 1992.  
The dilemma of plants – to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283-335.
- Hernandez, R., Kubota, C. 2016.  
Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany* 121: 66-74.
- Herrera-Estrella, A., and B. A. Horwitz. 2007.  
Looking through the eyes of fungi: molecular genetics of photoreception. *Molecular Microbiology* 64:5-15.

- Heuvelink E. & M. Dorais. 2005.  
Crop growth and Yield. In: Tomatoes, E. Heuvelink (Ed.), Crop production science in horticulture 13:85-144. CABI Publishing.
- Hideg, E., Jansen, M. A. K., Strid, A., 2013.  
UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? Trends in Plant Science 18: 107-115.
- Hofland-Zijlstra, J. D. 2010.  
Alternatieven voor de beheersing van echte meeldauw zonder pijpzwavel. Wageningen UR, rapport GTB-1073, 32pp.
- Hofland-Zijlstra, J. D., M. van Slooten, S. Bohne, and L. Kok. 2009.  
Beheersing van stengelaantasting door Botrytis in tomaat met UV-C gewasbescherming. Wageningen UR, rapport GTB-240, 32 pp.
- Hogewoning, S. W., P. Duin, K. Obdam, R. van der Spek, en G. Trouwborst. 2017.  
Meerlagenteelt tulp: Ideale tulp in een meerlagenteelt met LED. Plant Lighting B.V., Bunnik, 57p.
- Hogewoning, S. W., Wientjes, E., Douwstra, P., Trouwborst, G., van Ieperen, W., Croce, R., & Harbinson, J. 2012.  
Photosynthetic quantum yield dynamics: from photosystems to leaves. The Plant Cell, 24(5): 1921–1935.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., Van Ieperen, W., Harbinson, J. 2010.  
Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. Journal of Experimental Botany 61(11): 3107-3117.
- Hogewoning, S.W., Sanders, J., Peekstok, T., Persoon, S. 2013.  
Lichtkleuren onderzoek: wat is de ontbrekende schakel voor succesvolle productieverhoging? In: Eindrapportage lichtkleurenonderzoek 2011-2012. Plant Lighting B.V., Bunnik. 51 pp.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Duin, P., Spek R. van der. 2016.  
Meerlagenteelt tulp: fundamentele oplossing voor knelpunten belichting: focus op bladspreiding en bladkiep. Plant Lighting B.V., Bunnik, 67 pp.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Kromwijk, J.A.M., Eveleens, B.A. 2015a.  
Energiebesparing trekheesters door bloeistimulering met stuurlicht? . Plant Lighting B.V., Bunnik, 29 pp.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Pot, C.S., Eveleens, B.E., Dueck, T. 2015b.  
Sturen op compactheid zonder bloeivertraging? . Plant Lighting B.V., Bunnik, 35 pp.
- Hogewoning, S.W., Trouwborst, G., Pot, C.S. 2012.  
Efficiënter lichtspectrum voor open gewassen: Focus op productie en vervolgteelt van uitgangsmateriaal. . Plant Lighting B.V., Bunnik, 37 pp.
- Holalu, S.V. Finlayson, S.A., 2017.  
The ratio of red light to far red light alters *Arabidopsis* axillary bud growth and abscisic acid signalling before stem auxin changes. Journal of experimental botany, 68: 943–952
- Holmes, M.G. & Smith, H., 1977.  
The function of phytochrome in the natural environment I. Characterisation of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. Photochemistry and Photobiology 25: 533-538.
- Honda, Y., Toki, T., and Yunoki, T. 1977.  
Control of gray mold of greenhouse cucumber and tomato by inhibiting sporulation. Plant Disease Reporter 61:1041-1044.
- Hoogstraten, K. van, . 2017.  
Jaarrond tomatenteelt energiezuiniger én productiever met juiste LED-licht. Extra verrood licht geeft tot 17% productiestijging. Onder Glas 10:22-23
- Hori, M., and Suzuki, A. 2017.  
Lethal effect of blue light on strawberry leaf beetle, *Galerucella grisea* (Coleoptera: Chrysomelidae). Scientific Reports 7:6.
- Hori, M., Shibuya, K., Sato, M., and Saito, Y. 2014.  
Lethal effects of short-wavelength visible light on insects. Scientific Reports 4.
- Huché-Théliier, L., Crespel, L., Le Gourrierc, J., Morel, P., Sakr, S., Leduc, N. 2016.  
Light signaling and plant responses to blue and UV radiations – Perspectives for applications in horticulture. Environmental and Experimental Botany 121: 22-38.

- Hui-yun, X., H. Ying-chun, L. Ya-bing, W. Guo-ping, F. Lu, F. Zheng-yi, D. Wen-li, Y. Bei-fang, M. Shu-chun, 2017.  
Estimating light interception using the color attributes of digital images of cotton canopies, *Journal of Integrative Agriculture* 16: 1474–1485
- Ieperen, W. van., Hogewoning S., Meinen E. 2012.  
Groeilicht met zonlichtlampen. Wageningen, NL: Wageningen Universiteit, Leerstoelgroep Tuinbouwketens. 29 pp.
- Ieperen, W. van; Hogewoning, S.W. ; Dam, E. ten (2011).  
Bloei-inductie bij Chrysant onder lange dag: toepassing van LED-licht technologie. Wageningen UR, rapport Leerstoelgroep Tuinbouwketens, pp. 23.
- Ieperen, W. van., Trouwborst, G., Oosterkamp, J. 2011.  
Hybride tussenbelichting met LEDs bij komkommer: productie, lichtonderschepping, fotosynthese en ontwikkeling vergeleken met conventionele SON-T topbelichting. Wageningen UR, rapport Leerstoelgroep Tuinbouwketens. 27 pp.
- Islam, M.A., G. Kuwara, J. L. Clarke, D. R. Blystad, H.R. Gislørød, J. E. Olsen, S. Torre, 2012.  
Artificial light from light emitting diodes (LEDs) with a high portion of blue light results in shorter poinsettias compared to high pressure sodium (HPS) lamps. *Scientia Horticulturae* 147: 136-143.
- Ito, S., Y.H. Song, T. Imaizumi, 2012.  
LOV Domain-Containing F-Box Proteins: Light-Dependent Protein Degradation Modules in Arabidopsis. *Molecular Plant* 5: 573-582.
- Janisiewicz, W. J., B. Evans, F. Takeda, W. M. Jurick, P. Ramachandran, E. Reed, and A. Ottesen. 2017.  
Effect of UV-C/dark treatment on bacterial and fungal microbiome of strawberry fruit. *Phytopathology* 107:77-77.
- Janisiewicz, W. J., Takeda, F., Glenn, D. M., Camp, M. J., and Jurick, W. M. 2016a.  
Dark Period Following UV-C Treatment Enhances Killing of *Botrytis cinerea* Conidia and Controls Gray Mold of Strawberries. *Phytopathology* 106:386-394.
- Janisiewicz, W. J., Takeda, F., Nichols, B., Glenn, D. M., Jurick, W. M., and Camp, M. J. 2016b.  
Use of low-dose UV-C irradiation to control powdery mildew caused by *Podosphaera aphanis* on strawberry plants. *Canadian Journal of Plant Pathology* 38:430-439.
- Janse, J. & Schols, M. 1995.  
Zoet en niet melig heeft de voorkeur. *Groenten & Fruit* 26:16-17.
- Johansen, N. S., Tadesse, B. A., Suthaparan, A., Stensvand, A., From, P. J., and Gadoury, D. M. 2017.  
Nighttime treatments of ultraviolet (UV) light targeting powdery mildews also suppress the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*). *Phytopathology* 107:77-77.
- Johansen, N. S., Vanninen, I., Pinto, D. M., Nissinen, A. I., and Shipp, L. 2011.  
In the light of new greenhouse technologies: 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops. *Annals of Applied Biology* 159:1-27.
- Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hashida, S. and Yoshihara, T. (2010).  
Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience* 45, 1809–1814
- Kahlen, K. and Stützel, 2011.  
Modelling photo-modulated internode elongation in growing glasshouse cucumber canopies. *New Phytologist* 190: 697–708, doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03617.x
- Kaiser, E., Weerheim, C., Schipper, R., Dieleman, J.A., 2019.  
Green light increases biomass and yield in tomato and evokes shade avoidance responses. *Scientia Horticulturae* 249: 271–279. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.005>
- Kao, Y.T., Saxena, C. Fang, T., Lijun, H., Lijuan, G., Sancar, W.A., Zhong, D., 2008.  
Ultrafast Dynamics of Flavins in Five Redox States. *Journal of the American Chemical Society* 130: 13132-13139.
- Karlsson, P. E. 1986.  
Blue light regulation of stomata in wheat seedlings. II. Action spectrum and search for action dichroism. *Physiologia Plantarum* 66: 207–210.
- Kasperbauer, M.J., 1987.  
Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant Physiology* 85 (2): 350-354.

- Kazana, E., Pope, T. W., Tibbles, L., Bridges, M., Pickett, J. A., Bones, A. M., Powell, G., and Rossiter, J. T. 2007. The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:2271-2277.
- Kelber, A. 2001. Receptor based models for spontaneous colour choices in flies and butterflies. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 99:231-244.
- Kennedy, G. G. 2003. Tomato, Pests, parasitoids, and predators: Tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annual Review of Entomology* 48:51-72.
- Kennedy, G. G., R. T. Yamamoto, M. B. Dimock, W. G. Williams & J. Bordner (1981). Effect of day length and light-intensity on 2-tridecanone levels and resistance in *Lycopersicon-hirsutum f glabratum* to *Manduca-sexta* (Lepidoptera, Sphingidae). *Journal of Chemical Ecology* 7(4): 707-716.
- Kessler, A., and Baldwin, I. T. 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology* 53:299-328.
- Kierkels, T. 2017. Praktijkproef toont hogere productie tomaten door extra verrood licht. Huidige kennis schiet te kort voor verklaring. *Onder Glas* 9: 18-19
- Kim, H.H., Wheeler, R.M., Sager, J.C., 2004. A comparison of growth and photosynthetic characteristics of lettuce grown under red and blue light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental green LEDs. *Acta Horticulturae* 659: 467-475.
- Kim, H.H., Wheeler, R.M., Sager, J.C., Goins, G.D., Norikane, J.H., 2006. Evaluation of lettuce growth using supplemental green light with red and blue light-emitting diodes in a controlled environment – a review of research at Kennedy Space Center. *Acta Horticulturae* 711: 111-120.
- Kirchner, S. M., Doring, T. F., and Saucke, H. 2005. Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology* 51:1255-1260.
- Kniemeyer, O., 2008. Design and Implementation of a Graph Grammar Based Language for Functional-Structural Plant Modelling. Doctoral dissertation, University of Technology at Cottbus, Fakultät für Mathematik, Naturwissenschaften und Informatik.
- Kok, H., Wildschut, J. 2010. LED belichting tijdens het voortrekken van lelie, Lisse, NL: Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, Bloembollen, Boomkwekerij en Fruit. PT 13557, 43 pp.
- Kong, S., Okajima, K. 2016. Diverse photoreceptors and light responses in plants. *Journal of Plant Research* 129: 111–114.
- Kraiselburd, I., Moyano, L., Carrau, A., Tano, J., and Orellano, E. G. 2017. Bacterial Photosensory Proteins and Their Role in Plant-pathogen Interactions. *Photochemistry and Photobiology* 93:666-674.
- Kring, J. B. 1972. Flight behavior of aphids. *Annual Review of Entomology* 17:461.
- Kromwijk, A., Hogeveen - van Echtelt, E., Akerboom, T., Pronk, H. 2015a. Onderzoek stuurlicht Freesia winter 2012-2013. Praktijkonderzoek met lage intensiteit LED belichting tijdens de donkerperiode. Wageningen UR, rapport GTB-1347
- Kromwijk, A.; Hogeveen - van Echtelt, E.; Akerboom, T.; Pronk, H.; 2015b. Onderzoek stuurlicht Freesia winter 2013-2014. Praktijkonderzoek met lage intensiteit LED belichting tijdens de donkerperiode. Wageningen UR, rapport GTB-1346
- Kromwijk, A.; Kaiser, E.; Kempkes, F.; Dueck, T.; Trouwborst, G.; Hogewoning, S.W.; Spek, R. van de 2017. Bloemtak-uitloop Phalaenopsis: Effect van temperatuur, lichtspectrum en daglengte. Wageningen UR, rapport GTB-1441. 62 pp.
- Kruidhof, H. M., Allison, J. D., and Hare, J. D. 2012. Abiotic Induction Affects the Costs and Benefits of Inducible Herbivore Defenses in *Datura wrightii*. *Journal of Chemical Ecology* 38:1215-1224.
- Kuhlmann, F., and Mueller, C. 2009. Independent responses to ultraviolet radiation and herbivore attack in broccoli. *Journal of Experimental Botany* 60:3467-3475.

- Labrie, C. W. and Verkerke, W. 2014.  
Healthy harvest from the greenhouse. *Acta Hort* 1017: 423-426.
- Legarrea, S., Karnieli, A., A. Fereres, and P. G. Weintraub. 2010.  
Comparison of UV-absorbing Nets in Pepper Crops: Spectral Properties, Effects on Plants and Pest Control. *Photochemistry and Photobiology* 86:324-330.
- Legarrea, S., E. Velazquez, P. Aguado, A. Fereres, I. Morales, D. Rodriguez, P. Del Estal, and E. Vinuela. 2014.  
Effects of a photoselective greenhouse cover on the performance and host finding ability of *Aphidius ervi* in a lettuce crop. *Biocontrol* 59:265-278.
- Legarrea, S., P. G. Weintraub, M. Plaza, E. Vinuela, and A. Fereres. 2012.  
Dispersal of aphids, whiteflies and their natural enemies under photoselective nets. *Biocontrol* 57:523-532.
- Li, Q, Kubota, C., 2009.  
Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany* 67: 59-64
- Lidon, F.C., Ramalho, J.C., 2011.  
Impact of UV-B irradiation on photosynthetic performance and chloroplast membrane components in *Oryza sativa* L. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 104: 457-466.
- Lidon, F., F. Reboredo, A. O, A. O, M. Silva, M. P. Duarte, and J. Ramalho, 2012.  
Impact of UV-B radiation on photosynthesis – an overview. *Emirates Journal of Food and Agriculture* 24: 546-555.
- Lindroth, R. L., R. W. Hofman, B. D. Campbell, W. C. McNabb, D. Y. Hunt (2000).  
Population differences in *Trifolium repens* L-response to ultraviolet-B radiation: foliar chemistry and consequences for two lepidopteran herbivores. *Oecologia* 122(1): 20-28.
- Liu, H., Fu, Y., Hu, D., Yu, J., & Liu, H. (2018).  
Effect of green, yellow and purple radiation on biomass, photosynthesis, morphology and soluble sugar content of leafy lettuce via spectral wavebands "knock out." *Scientia Horticulturae*, 236, 10–17.
- Long, S.P. Zhu, X.G., Naidu, S.L., Ort, D.R. 2006.  
Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell and Environment* 29(3):315-330.
- Maaswinkel, R., Leeuwen, F. van., Ieperen, W. van., Gelder, P. de. 2012.  
Resultaten onderzoek bolblad chrysan 2011-2012. Wageningen UR, rapport GTB-1163, pp 34.
- Matsuda, R., K. Ohashi-Kaneko, K. Fujiwara, E. Goto, K. Kurata, 2004.  
Photosynthetic Characteristics of Rice Leaves Grown under Red Light with or without Supplemental Blue Light. *Plant and Cell Physiology* 45: 1870–1874
- Matteson, N., I. Terry, A. Ascolichristensen, and C. Gilbert. 1992.  
Spectral efficiency of the western flower thrips, *Frankliniella-occidentalis*. *Journal of Insect Physiology* 38:453-459.
- Mazza, C. A., M. M. Izaguirre, J. Zavala, A. L. Scopel, and C. L. Ballare. 2002.  
Insect perception of ambient ultraviolet-B radiation. *Ecology Letters* 5:722-726.
- McCree, K.J. 1972.  
The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric. Metereol.* 9: 191-216.
- Meinen, E., Kempkes, F., Raaphorst, M., Dueck, T., 2015.  
Energiezuinige belichting bij chrysan. Wageningen UR, rapport GTB-1341, 99pp.
- Meinen, E., Marcelis, L., Steenhuizen, J., Dueck T. 2009.  
Is een  $\mu\text{mol}$  een  $\mu\text{mol}$ ? Groei en ontwikkeling van chrysan geteeld onder SON-T belichting en onder LED verlichting. Wageningen UR, rapport GTB, pp 24.
- Mellor, H. E., J. Bellingham, and M. Anderson. 1997.  
Spectral efficiency of the glasshouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and *Encarsia formosa* its hymenopteran parasitoid. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 83:11-20.
- Messelink, G. J., L. Kok, C. M. J. Bloemhard, H. Hoogerbrugge, and J. van Schelt. 2011.  
Biologische bestrijding van bladluis in paprika; evaluatie van nieuwe sluipwespen en gaasvliegen. Wageningen UR, rapport GTB-xxx, xxx pp
- Mewis, I., M. Schreiner, C. N. Nguyen, A. Krumbein, C. Ulrichs, M. Lohse, and R. Zrenner. 2012.  
UV-B Irradiation Changes Specifically the Secondary Metabolite Profile in Broccoli Sprouts: Induced Signaling Overlaps with Defense Response to Biotic Stressors. *Plant and Cell Physiology* 53:1546-1560.
- Mortensen, L.M., Strømme, E., 1987.  
Effects of light quality on some greenhouse crops. *Scientia Horticulturae* 33: 27-36.

- Mutwiwa, U. N., C. Borgemeister, B. Von Elsner, and H. J. Tantau. 2005.  
Effects of UV-absorbing plastic films on greenhouse whitefly (Homoptera : Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology* 98:1221-1228.
- Naegele, J. A., W. D. McEnroe, and A. B. Soans. 1966.  
Spectral sensitivity and orientation response of 2-spotted spider mite *tetranychus urticae* koch from 350mmu to 700mmu. *Journal of Insect Physiology* 12:1187.
- Nederhoff, E., Boer, P de., Schapendonk, A., Pot, S., Dueck, T. 2010a.  
Stuur LEDs en energiebesparing bij paprika: Onderzoek in de praktijk bij VOF Dingemans Wageningen UR, rapport GTB-285, 112 pp.
- Nederhoff, E., Boer, P de., Schapendonk, A., Pot, S., Dueck, T. 2010b.  
Tomaten telen onder LED belichting in de praktijk: Vergelijking belichtingssystemen bij RedStar Trading. Wageningen UR, rapport GTB-286, 104 pp.
- Nedunchezian, N., Kulandaivelu, G., 1997.  
Changes induced by ultraviolet-B (280–320 nm) radiation to vegetative growth and photosynthetic characteristics in field grown *Vigna unguiculata* L. *Plant Science* 123: 85-92.
- Nicot, P. C., M. Mermier, B. E. Vaissiere, and J. Lagier. 1996.  
Differential spore production by *Botrytis cinerea* on agar medium and plant tissue under near-ultraviolet light-absorbing polyethylene film. *Plant Disease* 80:555-558.
- Ntagkas, N., Woltering, E.J., Marcelis, L.F.M. 2018  
Light regulates ascorbate in plants: an integrated view on physiology and biochemistry. *Env. Exp. Bot* 147: 271-280.
- Ogino, T., T. Uehara, M. Muraji, T. Yamaguchi, T. Ichihashi, T. Suzuki, Y. Kainoh, and M. Shimoda. 2016.  
Violet LED light enhances the recruitment of a thrip predator in open fields. *Scientific Reports* 6.
- Omkar, and S. Pathak. 2006.  
Effects of different photoperiods and wavelengths of light on the life-history traits of an aphidophagous ladybird, *Coelophora saucia* (Mulsant). *Journal of Applied Entomology* 130:45-50.
- Omkar, G. Mishra, and K. Singh. 2005.  
Effects of different wavelengths of light on the life attributes of two aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 102:33-37.
- Onzo, A., M. W. Sabelis, and R. Hanna. 2010.  
Effects of Ultraviolet Radiation on Predatory Mites and the Role of Refuges in Plant Structures. *Environmental Entomology* 39:695-701.
- Paradiso, R., E. Meinen, J.F.H. Snel, P.H.B. de Visser, W. van Ieperen, S.W. Hogewoning, L.F.M. Marcelis, 2011.  
Spectral dependence of photosynthesis and light absorptance in single leaves and canopy in rose. *Scientia Horticulturae* 127: 548-554.
- Pathak, R., A. Sundaram, L. E. Cadle-Davidson, K. A. Solhaug, A. Stensvand, H. R. Gislerod, and A. Suthaparan. 2017.  
Sensing of UV and visible light by powdery mildew pathogens. *Phytopathology* 107:47-48.
- Paul, N. D., R. J. Jacobson, A. Taylor, J. J. Wargent, and J. P. Moore. 2005.  
The use of wavelength-selective plastic cladding materials in horticulture: Understanding of crop and fungal responses through the assessment of biological spectral weighting functions. *Photochemistry and Photobiology* 81:1052-1060.
- Peekstok, T., Duyvesteijn, R., Persoon, S., Sanders, J., Jong, A. de. 2011.  
Eindverslag LED Proeven TTO 2010-2011: focus op energie. TTO. 33pp
- Persoon, S., Aulbers, A., Oosterhuis, G., Draaijer, A., Sanders, J. 2010.  
Onderzoek naar invloed stralingswarmte en spectrale effecten LED belichting: teeltseizoen 2009-2010. TTO. 46 pp.
- Persoon, S., Hogewoning, S. W. 2013.  
Onderzoek naar de fundamentele van energiebesparing in de belichte teelt. *Tuinbouw Techniek Ontwikkeling, Plant Lighting, Inno-Agro*. 19 pp
- Pieterse, C. M. J., C. Zamioudis, R. L. Berendsen, D. M. Weller, S. C. M. Van Wees, and P. Bakker. 2014.  
Induced Systemic Resistance by Beneficial Microbes. *Annual Review of Phytopathology*. 52:347-375
- Pot, C. S., Trouwborst, G., Schapendonk, A.H.C.M. 2010.  
LED tussenbelichting in tomatenteelt: praktijkonderzoek bij Dekker Glascultures, Wageningen, NL: *Plant Dynamics*. 32pp.



- Prokopy, R. J., and E. D. Owens. 1983.  
Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28:337-364.
- Pudasaini, A., Shim, J.S., Song, Y.H, Shi, H., Kiba, T., Somers, D.E., Imaizumi, T., Zoltowski, B.D., 2017.  
Kinetics of the LOV domain of ZEITLUPE determine its circadian function in Arabidopsis. *eLife* 2017;6:e21646  
DOI: 10.7554/eLife.21646
- Qiu, L., J.-J. Wang, Z.-J. Chu, S.-H. Ying, and M.-G. Feng. 2014.  
Phytochrome controls conidiation in response to red/far-red light and daylight length and regulates multistress tolerance in *Beauveria bassiana*. *Environmental Microbiology* 16:2316-2328.
- Quail, P.H., 2002.  
Photosensory perception and signalling in plant cells: new paradigms? *Current opinion in cell biology* 14: 180-188
- Rappoldt, C., Schapendonk, A.H.C.M. 2012.  
LED belichting en het nieuwe telen. Scenario analysis Tomaat. Haren. EcoCurves rapport 15, 58 pp.
- Raviv, M., and Y. Antignus. 2004.  
UV radiation effects on pathogens and insect pests of greenhouse-grown crops. *Photochemistry and Photobiology* 79:219-226.
- Reitz, S. R., E. L. Yearby, J. E. Funderburk, J. Stavisky, M. T. Momol, and S. M. Olson. 2003.  
Integrated management tactics for Frankliniella thrips (Thysanoptera: Thripidae) in field-grown pepper. *Journal of Economic Entomology* 96:1201-1214.
- Reuveni, R., and M. Raviv. 1992.  
The effect of spectrally-modified polyethylene films on the development of botrytis-cinerea in greenhouse-grown tomato plants. *Biological Agriculture & Horticulture* 9:77-86.
- Reuveni, R., and M. Raviv. 1997.  
Control of downy mildew in greenhouse-grown cucumbers using blue photoselective polyethylene sheets. *Plant Disease* 81:999-1004.
- Rizzini, L., J. J. Favory, C. Cloix, D. Faggionato, A. O'Hara, E. Kaiserli, R. Baumeister, E. Schäfer, F. Nagy, G. I. Jenkins, R. Ulm, 2011.  
Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 Protein. *Science* 332: 103-106.
- Rodriguez-Romero, J., M. Hedtke, C. Kastner, S. Muller, and R. Fischer. 2010.  
Fungi, Hidden in Soil or Up in the Air: Light Makes a Difference. *Annual Review of Microbiology*. 64:585-610.
- Ruijter, J. A. F. de. 2004.  
Verkenning van het perspectief van LEDs voor gewasbelichting in de glastuinbouw, Arnhem, NL: KEMA. 74pp.
- Ruijter, J. A. F. de; 2008.  
Roadmap voor de transitie naar gewasbelichting met LEDs, Arnhem, NL: KEMA. 88 pp.
- Ruijter, J.A.F. De, Dueck, T.A., Steenhuizen, J., 2006.  
Gewasbelichting met hoog frequent pulserende LED's. Proof-of-principle. KEMA rapport 50552411-KPS/TCM 06-7029, 37 pp.
- Ruijter, J.A.F. de., Meinen, E., Dueck, T.A. 2008.  
Gewasbelichting met hoogfrequent pulserende LEDs: deel 2: pulserend licht met gelijke lichtsom. KEMA rapport 59762189-TOS/TCM 08-7006, 44 p.
- Runkle, E.S., Heins, R.D., 2001.  
Specific Functions of Red, Far Red, and Blue Light in Flowering and Stem Extension of Long-day Plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 126: 275-282.
- Sager, J. C., W. O. Smith, J. L. Edwards, and K. L. Cyr. 1988.  
Photosynthetic Efficiency and Phytochrome Equilibria Determination Using Spectral Data. *Trans. ASAE* 31(5):1882-1889.
- Sakai, Y., and M. Osakabe. 2010.  
Spectrum-specific Damage and Solar Ultraviolet Radiation Avoidance in the Two-spotted Spider Mite. *Photochemistry and Photobiology* 86:925-932.
- Sanchez, J. A., D. R. Gillespie, and R. R. McGregor. 2004.  
Plant preference in relation to life history traits in the zoophytophagous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 112:7-19.
- Sasaki, T., Y. Honda, M. Umekawa, and M. Nemoto. 1985.  
Control of certain diseases of greenhouse vegetables with ultraviolet-absorbing vinyl film. *Plant Disease* 69:530-533.

- Saunders, D. S. 2010.  
Controversial aspects of photoperiodism in insects and mites. *Journal of Insect Physiology* 56:1491-1502.
- Savvides, A., D. Fanourakis, W. van Ieperen, 2012.  
Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. *Journal of Experimental Botany* 63: 1135–1143.
- Schapendonk, A. H. C. M., Pot, C.S., Trouwborst, G., Rappoldt, C. 2010a.  
Optimale hybride belichting bij tomaat: perspectieven voor het nieuwe telen. *EcoCurves/Plant-Dynamics*, 39 pp.
- Schapendonk, A., Pot, S., Trouwborst, G. 2010b.  
LEDs: sturen en belichten bij paprika: scenario analyse LED en SON-T. *Plant-Dynamics*, 33 pp.
- Schapendonk, A.H.C.M., Pot, C.S., Rappoldt, C., Nederhoff, E. 2009.  
Assimilatiebelichting Tomaat. Scenario analyses LED en Son-T. *Plant Dynamics BV Wageningen*. (Rapport is onderdeel van Nederhoff *et al.* 2010).
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., Dicke, M. 2005  
*Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, UK. 441 pages.
- Schumacher, J. 2017.  
How light affects the life of *Botrytis*. *Fungal Genetics and Biology* 106:26-41.
- Sellaro, R., M. Crepy, S. A. Trupkin, E. Karayekov, A. S. Buchovsky, C. Rossi, J. J. Casal, 2010.  
Cryptochrome as a Sensor of the Blue/Green Ratio of Natural Radiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 154: 401–409.
- Serrano, M., F. Coluccia, M. Torres, F. L'Haridon, and J. P. Metraux. 2014.  
The cuticle and plant defense to pathogens. *Frontiers in Plant Science* 5.
- Shields, E. J. 1980.  
Locomotory activity of *Orius tristicolor* (heteroptera, anthocoridae) under various intensities of flickering and non-flickering light. *Annals of the Entomological Society of America* 73:74-77.
- Shimoda, M., and K. Honda. 2013.  
Insect reactions to light and its applications to pest management. *Applied Entomology and Zoology* 48:413-421.
- Skorupski, P., T. F. Doring, and L. Chittka. 2007.  
Photoreceptor spectral sensitivity in island and mainland populations of the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 193:485-494.
- Snel, J.  
Literatuuronderzoek naar het effect van teeltmaatregelen op gehalten aan gezonde inhoudsstoffen in glasgroenten. *Interne Publicatie Wageningen University, BU Glastuinbouw* (2010).
- Snel, J.F.H., Meinen, E., Bruins, M.A., Ieperen, W. van, Hogewoning, S.W., Marcelis, L.F.M., 2011.  
Fotosynthese-efficiency bij verschillende golf lengten. *Wageningen UR Glastuinbouw, Rapport GTB-1151*, 56 pp.
- Staalduinen, J. van; 2014a.  
Eindverslag "Minimalisering elektriciteitsverbruik belichte tomatenteelt door systeeminnovatie", Honselersdijk, NL: Tuinbouw Techniek Ontwikkeling. 57 pp.
- Staalduinen, J. van; 2014b.  
Eindverslag "Systeeminnovatie Futagrow voor een duurzame belichte groenteteelt", Honselersdijk, NL: Tuinbouw Techniek Ontwikkeling. 26 + 18 pp
- Staalduinen, T. van; 2009.  
Eindrapportage Praktijkonderzoek LED (groei- & stuurlicht), [Bleiswijk], NL: LTO Groeiservice. 20 pp.
- Stack, P. A., and F. A. Drummond. 1997.  
Reproduction and development of *Orius insidiosus* in a blue light-supplemented short photoperiod. *Biological Control* 9:59-65.
- Stack, P. A., F. A. Drummond, and L. B. Stack. 1998.  
Chrysanthemum flowering in a blue light-supplemented long day maintained for biocontrol of thrips. *Hortscience* 33:710-715.
- Stamp, N. 2004.  
Can the growth-differentiation balance hypothesis be tested rigorously? *Oikos* 107:439-448.
- Stapleton, J. J., and C. G. Summers. 2002.  
Reflective mulches for management of aphids and aphid-borne virus diseases in late-season cantaloupe (*Cucumis melo* L. var. *cantalupensis*). *Crop Protection* 21:891-898.

- Stutte, G.W., Edney, S., Skerritt, T., 2009.  
Photoregulation of Bioprotectant Content of Red Leaf Lettuce with Light-emitting Diodes. *HortScience* 44: 79-82.
- Summers, C. G., and J. J. Stapleton. 2002.  
Use of UV reflective mulch to delay the colonization and reduce the severity of *Bemisia argentifolii* (Homoptera : Aleyrodidae) infestations in cucurbits. *Crop Protection* 21:921-928.
- Summers, C. G., J. P. Mitchell, and J. J. Stapleton. 2004.  
Management of aphid-borne viruses and *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) in zucchini squash by using UV reflective plastic and wheat straw mulches. *Environmental Entomology* 33:1447-1457.
- Sun, J., Nishio, J.N., Vogelmann, T.C., 1998.  
Green light drives CO<sub>2</sub> fixation deep within leaves. *Plant and Cell Physiology* 39(10): 1020-1026.
- Suthaparan, A., A. Stensvand, K. A. Solhaug, S. Torre, K. Telfer, A. Ruud, L. Cadle-Davidson, L. Mortensen, D. M. Gadoury, R. C. Seem, and H. R. Gislerod. 2012.  
Suppression of cucumber powdery mildew by UV-B is affected by background light quality. *Phytopathology* 102:116-116.
- Suthaparan, A., A. Stensvand, S. Torre, M. L. Herrero, R. I. Pettersen, D. M. Gadoury, and H. R. Gislerod. 2010a.  
Continuous Lighting Reduces Conidial Production and Germinability in the Rose Powdery Mildew Pathosystem. *Plant Disease* 94:339-344.
- Suthaparan, A., S. Torre, A. Stensvand, M. L. Herrero, R. I. Pettersen, D. M. Gadoury, and H. R. Gislerod. 2010b.  
Specific Light-Emitting Diodes Can Suppress Sporulation of *Podosphaera pannosa* on Greenhouse Roses. *Plant Disease* 94:1105-1110.
- Suthaparan, A., K. A. Solhaug, H. R. Gislerod, A. Stensvand, D. M. Gadoury, A. Bierman, and M. Rea. 2017a.  
Modelling Daytime Light Integral and light quality effects to optimize suppression of powdery mildews by nighttime applications of UV and red light. *Phytopathology* 107:77-77.
- Suthaparan, A., K. A. Solhaug, A. Stensvand, and H. R. Gislerod. 2017b.  
Daily light integral and day light quality: Potentials and pitfalls of nighttime UV treatments on cucumber powdery mildew. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology* 175:141-148.
- Tanaka, M., J. Yase, S. Aoki, T. Sakurai, T. Kanto, and M. Osakabe. 2016.  
Physical Control of Spider Mites Using Ultraviolet-B With Light Reflection Sheets in Greenhouse Strawberries. *Journal of Economic Entomology* 109:1758-1765.
- Tariq, K., M. Noor, S. Saeed, and H. Zhang. 2015.  
The Effect of Ultraviolet-A Radiation Exposure on the Reproductive Ability, Longevity, and Development of the *Dialeurodes citri* (Homoptera: Aleyrodidae) F1 Generation. *Environmental Entomology* 44:1614-1618.
- Teramura, A. H. and J. H. Sullivan (1994).  
Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynthesis Research* 39(3): 463-473.
- Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W.S., Oguchi, R., 2009.  
Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant & Cell Physiology* 50(4): 684-697.
- Terfa, M.T., Solhaug, K.A., Gislerød, H.R., Olsen, J.E., and Torre, S. 2013.  
A high proportion of blue light increases the photosynthesis capacity and leaf formation rate of *Rosa × hybrida* but does not affect time to flower opening. *Physiol Plant* 148(1):146-159
- Thaler, J. S., P. T. Humphrey, and N. K. Whiteman. 2012.  
Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. *Trends in Plant Science* 17:260-270.
- Tikunov, Y., Lommen, A., De Vos, C.H.R., 2005.  
A novel approach for nontargeted data analysis for metabolomics. Large-scale profiling of tomato fruit volatiles. *Plant Physiol.* 139: 1125-1137.
- Trouwborst, G., Pot, C.S., Schapendonk, A. 2010a.  
Haalbaarheid van LED-tussenbelichting bij roos: praktijkonderzoek op Marjoland. *Plant Dynamics*. 35 pp.
- Trouwborst, G., Pot, C.S., Schapendonk, A. 2010b.  
Spectraal effect van LED tussenbelichting op scheutuitloop van roos in de zomer. *Plant Dynamics*. 16 pp.

- Tsormpatsidis, E., Henbest, R.G.C., Davis, F.J., Battey, N.H., Hadley, P., Wagstaff, A., 2008.  
UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films. *Environmental and Experimental Botany* 63: 32-239.
- Van Atta, K. J., K. A. Potter, and H. A. Woods. 2015.  
Effects of UV-B on Environmental Preference and Egg Parasitization by Trichogramma Wasps (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Entomological Science* 50:318-325.
- Vandenmeiracker, R. A. F. 1994.  
Induction and termination of diapause in orius predatory bugs. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 73:127-137.
- Vandenbussche, F., R. Pierik, F. Millenaar, L.A.C.J. Voesenek, D. van der Straeten, 2005.  
Reaching out of the shade. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 462-468.
- Vanninen, I., D. M. Pinto, A. I. Nissinen, N. S. Johansen, and L. Shipp. 2010.  
In the light of new greenhouse technologies: 1. Plant-mediated effects of artificial lighting on arthropods and tritrophic interactions. *Annals of Applied Biology* 157:393-414.
- Veld, P. de., Marwijk, D. van., Smits-van Tuijl, D. 2014.  
Hybride belichting Chrysant. Wageningen UR Glastuinbouw, 15 pp.
- Verkerke, W., De Kreij, C., Janse, J., 1993.  
Keukenzout maakt zacht, maar lekker. *Groenten & Fruit* 3(51):14-15.
- Verkerke, W., Gielesen, W., Engelaar, R., 1992.  
Langer houdbaar door steviger schil. *Groenten & Fruit* 2(7): 4-15.
- Verkerke, W., Kersten, M., Van der Lugt, G.G., 2001.  
Monitoring brand homogeneity of tomato flavour. *Acta Hort.* 566:193 – 196
- Verkerke, W., Labrie, C., Dueck, T.A., 2015.  
The effect of light intensity and duration on vitamin C concentration in tomato fruits. *Acta Hort.* 1106:49 – 53.
- Verkerke, W. 2012.  
Smaaktomaat maakt naam waar. Interne Notitie Wageningen UR, opgesteld voor GroentenFruitHuis.
- Vromans, B. 2010.  
Kennissuitwisseling ervaringen met LED verlichting in de aardbeienteelt. *Hortinova*. 10 pp
- Walling, L. L. 2000.  
The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation* 19:195-216.
- Wang, Y., Folta, K.M., 2013.  
Contributions of green light to plant growth and development. *American Journal of Botany* 100(1): 70-78.
- Wang, H. M. Gua, J. Cui, K. Shi, Y. Zhou, J. Yuab, 2009.  
Effects of light quality on CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 96: 30-37.
- Wang, H., Y. P. Jiang, H. J. Yu, X. J. Xia, K. Shi, Y. H. Zhou, and J. Q. Yu. 2010.  
Light quality affects incidence of powdery mildew, expression of defence-related genes and associated metabolism in cucumber plants. *European Journal of Plant Pathology* 127:125-135.
- Wang, S., X. L. Tan, J. P. Michaud, F. Zhang, and X. Guo. 2013.  
Light intensity and wavelength influence development, reproduction and locomotor activity in the predatory flower bug *Orius sauteri* (Poppius) (Hemiptera: Anthocoridae). *Biocontrol* 58:667-674.
- Wang, X.Y., Xu, X.M., and Cui, J. 2015.  
The importance of blue light for leaf area expansion, development of photosynthetic apparatus, and chloroplast ultrastructure of *Cucumis sativus* grown under weak light. *Photosynthetica* 53(2):213-222
- Wargent, J.J. 2016.  
UV LEDs in horticulture: from biology to application. *Acta Horticulturae* 1134: 25-32.
- Wargent, J.J., Moore, J.P., Ennos, A.R., Paul, N.D., 2009.  
Ultraviolet Radiation as a Limiting Factor in Leaf Expansion and Development. *Photochemistry and Photobiology* 85: 279-286.
- Wargent, J.J., Elfadly, E.M., Moore, J.P., Paul, N.D., 2011.  
Increased exposure to UV-B radiation during early development leads to enhanced photoprotection and improved long-term performance in *Lactuca sativa*. *Plant, Cell and Environment* 34: 1401-1413.

- Warrant, E., and D. E. Nilsson. 2006.  
 Invertebrate vision Preface Pages XIX-XXI in E. Warrant and D. E. Nilsson, editors. *Invertebrate vision*.  
 Cambridge University Press, 570 pp.
- Weerheim, K., Dieleman, A. 2018.  
 Verrood licht in tomaat: een praktijkproef. Wageningen UR, rapport GTB-729, 23 pp.
- Wildschut, J., Gude, H., Van der Lans, A. 2014.  
 Systeeminnovatie leliebroei. Verbeterde energie-efficiëntie door perspectief op meerlagenteelt met LED's en  
 door groeiduurverkorting. Wageningen UR Glastuinbouw, PPO-32 361 754 00, 17 pp.
- Wildschut, J., Dam, M. van., Gude, H. 2010.  
 LED-verlichting in de tulpenbroei, Lisse, NL: Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, Bloembollen,  
 Boomkwekerij & Fruit. 23 pp.
- Wilkens, R. T., G.O. Shea, S. Halbreich, N.E. Stamp (1996).  
 Resource availability and the trichome defenses of tomato plants. *Oecologia* 106(2): 181-191.
- Wink, M. 2003.  
 Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective.  
*Phytochemistry* 64:3-19.
- Wu, M., E. Grahm, L. A. Eriksson, A. Strid, 2011.  
 Computational Evidence for the Role of *Arabidopsis thaliana* UVR8 as UV-B Photoreceptor and Identification  
 of Its Chromophore Amino Acids. *Journal of Chemical Information and Modeling* 51: 1287-1295
- Yorio, N.C., Goins, G.D., Kagie, H.R., Wheeler, R.M., Sager, J.C., 2001.  
 Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light  
 supplementation. *HortScience* 36: 380-383.
- Yu, S. M., G. Ramkumar, and Y. H. Lee. 2013.  
 Light quality influences the virulence and physiological responses of *Colletotrichum acutatum* causing  
 anthracnose in pepper plants. *Journal of Applied Microbiology* 115:509-516.
- Zhang, T., Folta, K.M., 2012.  
 Green light signalling and adaptive response. *Plant Signalling & Behavior* 7: 1-4.
- Zilahi-Balogh, G. M. G., J. L. Shipp, C. Cloutier, and J. Brodeur. 2006.  
 Influence of light intensity, photoperiod, and temperature on the efficacy of two aphelinid parasitoids of the  
 greenhouse whitefly. *Environmental Entomology* 35:581-589.
- Zilahl-Balogh, G. M. G., J. L. Shipp, C. Cloutier, and J. Brodeur. 2007.  
 Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber  
 under winter vs. summer conditions in a temperate climate. *Biological Control* 40:160-167.





To explore  
the potential  
of nature to  
improve the  
quality of life



Wageningen University & Research,  
BU Glastuinbouw  
Postbus 20  
2665 ZG Bleiswijk  
Violierenweg 1  
2665 MV Bleiswijk  
T +31 (0)317 48 56 06  
[www.wur.nl/glastuinbouw](http://www.wur.nl/glastuinbouw)

Rapport WPR-774

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 5.000 medewerkers en 12.000 studenten behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.