

Denkkader energiezuinige belichtingsstrategieën met LED

Deelrapport I van het Masterplan Licht

Evelien van Tongerlo¹, Govert Trouwborst², Guido van Steekelenburg¹, Stijn Jochems³, Sander Hogewoning², Anja Dieleman¹

¹ Wageningen University & Research; ² Plant Lighting; ³ Delphy



WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH



Referaat

De glastuinbouw in Nederland is een belangrijke economische sector die jaarrond verse groenten, bloemen en fruit produceert. Om dit te realiseren wordt tijdens de wintermaanden het schaarse zonlicht aangevuld met assimilatiebelichting. Om tegen 2040 klimaatneutraal en economisch rendabel te zijn, moet het hoge elektriciteitsgebruik van deze belichting worden verminderd. Het gebruik van LED-belichting als vervanging van de traditionele hogedruk natrium (HPS) lampen is cruciaal, maar niet voldoende. Het Masterplan Licht richt zich op het verlagen van het energiegebruik door slimme aansturing van de belichting. Dit praktische denkkader beschrijft 1) bestaande kennis over licht en plantprocessen; 2) kennishiaten rond dynamisch belichten; 3) mogelijke energiebesparende belichtingsstrategieën. Kennishiaten omvatten onder andere de grenzen van fluctuerende lichtomstandigheden, de impact van onderbroken fotoperiodes, en de lichtbehoefte van planten afhankelijk van de teeltfase. Kansrijke strategieën om energie te besparen zijn onder meer het verhogen van de lampenefficiëntie door dimmen, onderbreken van de nacht, het sturen op DLI over een langere integratieperiode, of het belichten met een beperkter spectrum. Voor het onderzoek liggen de grootste vragen bij meerdaagse lichtintegratie bij een vruchtdragend of bloeiend gewas, en de potentie van het opvangen van lichtvariatie door versnelling/vertraging van de groei (actuele/potentiële groei) of door een batterijfunctie van de plant.

Abstract

The greenhouse horticulture sector in the Netherlands is an important economic sector that produces fresh vegetables, flowers, and fruits year-round. To achieve this, the limited amount of sunlight during the winter months is supplemented with assimilation lighting. To be climate-neutral and remain economically viable by 2040, the high electricity consumption of this lighting must be reduced. The use of LED lighting as a replacement for traditional high-pressure sodium (HPS) lamps is crucial for that, but not sufficient. The Masterplan Light focuses on reducing energy consumption through intelligent lighting control. This practical framework describes 1) existing knowledge about light and plant processes; 2) knowledge gaps regarding dynamic lighting; 3) possible energy-saving lighting strategies. Knowledge gaps include the limits of fluctuating light conditions, the impact of interrupted photoperiods, and the light requirements of plants depending on the cultivation phase. Promising strategies to save energy include increasing lamp efficiency through dimming, interrupting the night, controlling DLI over a longer integration period, or lighting with a more limited spectrum. For research, the biggest questions lie in multi-day light integration for fruit-bearing or flowering crops, and the potential to manage light variation through acceleration/deceleration of growth or through a battery function of the plant.

Rapportgegevens

Rapport WPR-1375

Projectnummer: 3742356000

DOI: <https://doi.org/10.18174/680745>

Dit project is mede tot stand gekomen door de bijdrage van



Disclaimer

© 2025 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Businessunit Glastuinbouw
Postbus 20, 2665 MV Bleiswijk T 0317 48 56 06, 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 vervaelvoudigd, 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, Businessunit Glastuinbouw

Postbus 20, 2665 ZG Bleiswijk Postbus 644, 6700 AP Wageningen

Violierenweg 1, 2665 MV Bleiswijk Droevendaalsesteeg 1, 6708 PB Wageningen

T +31 (0)317 48 56 06

T +31 (0)317 48 60 01

wur.nl/glastuinbouw

wur.nl/glastuinbouw

Inhoud

Samenvatting	5
1 Inleiding	7
1.1 Probleemstelling	7
1.2 Doelstelling	7
1.3 Leeswijzer	8
2 Statische effecten van lichtsom op plantfysiologie en morfologie	9
2.1 Daglengte	10
2.2 Lichtintensiteit	10
2.3 Dagelijkse lichtsom	11
2.3.1 Fysiologie & fotosynthese	11
2.3.2 Morfologie	12
3 Dynamische effecten van fluctuerend licht op tijdschalen van minuten en uren	13
3.1 Fotosynthese	13
3.2 Fluorescentie	15
3.3 Chlorofyl en lichtabsorptie	15
3.4 Morfologie en biomassa	15
3.5 Circadiaanse klok	16
4 Effect van lichtintegratie over meerdere dagen	18
4.1 Effecten op korte termijn	19
4.2 Effecten op lange termijn	21
4.2.1 Tekort aan assimilaten	21
4.2.2 Overschot aan assimilaten	22
4.3 Conclusies suikertekort en overschot	23
5 Effecten van lichtintegratie op spectraal niveau	24
5.1 Effecten op het fotosynthese-apparaat	24
5.1.1 Spectrale gevoeligheid van het fotosynthese-apparaat	24
5.1.2 Effect wisselend spectrum op het fotosynthese-apparaat op korte termijn	26
5.1.3 Effect wisselend spectrum op het fotosynthese-apparaat op langere termijn	28
5.1.4 Potentiële verliezen door wisselingen in spectrum	28
5.1.5 Conclusies PS1/PS2-balans	30
5.2 Effecten op groei en morfologie	30
5.2.1 Rood licht syndroom en percentage blauw licht	30
5.2.2 Conclusies vermijden rood licht syndroom en percentage blauw licht	32
5.3 Bladkrulling komkommer	33
5.3.1 Conclusie komkommer	34
5.4 Rozensyndroom	34
5.4.1 Conclusie rozensyndroom	34
6 Kennisinventarisatie praktijk	36
6.1 Besparen met lichtintegratie op korte termijn	36
6.1.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op korte termijn	37
6.2 Besparing met lichtintegratie op middellange termijn	37
6.2.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op middellange termijn	37
6.3 Besparing met lichtintegratie op lange termijn	38
6.3.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op middellange termijn	38
6.4 Algemene conclusie stand van zaken in de praktijk	38

7	Conclusies, hiaten, onderzoeksvragen	39
7.1	Conclusies en hiaten	39
7.1.1	Effect van lichtintegratie binnen een dag	39
7.1.2	Effect van lichtintegratie over meerdere dagen	40
7.1.3	Effect van lichtintegratie op spectraal niveau	41
7.1.4	Praktijkinterviews	42
7.1.5	Kennishiaten	42
7.2	Verkenning van energiezuinige belichtingsstrategieën	42
7.2.1	Dimmen van belichting	43
7.2.2	Weglaten van lichtkleuren	43
7.2.3	Belichten naar behoefte	43
7.2.4	Impact van lichtintegratie op het kasklimaat	44
7.2.5	Benutten lagere stroomprijzen en duurzame elektriciteit	45
7.2.6	Kansrijke energiebesparende strategieën voor praktijk en onderzoek	45
7.3	Visuele samenvatting	45
	Literatuur	47

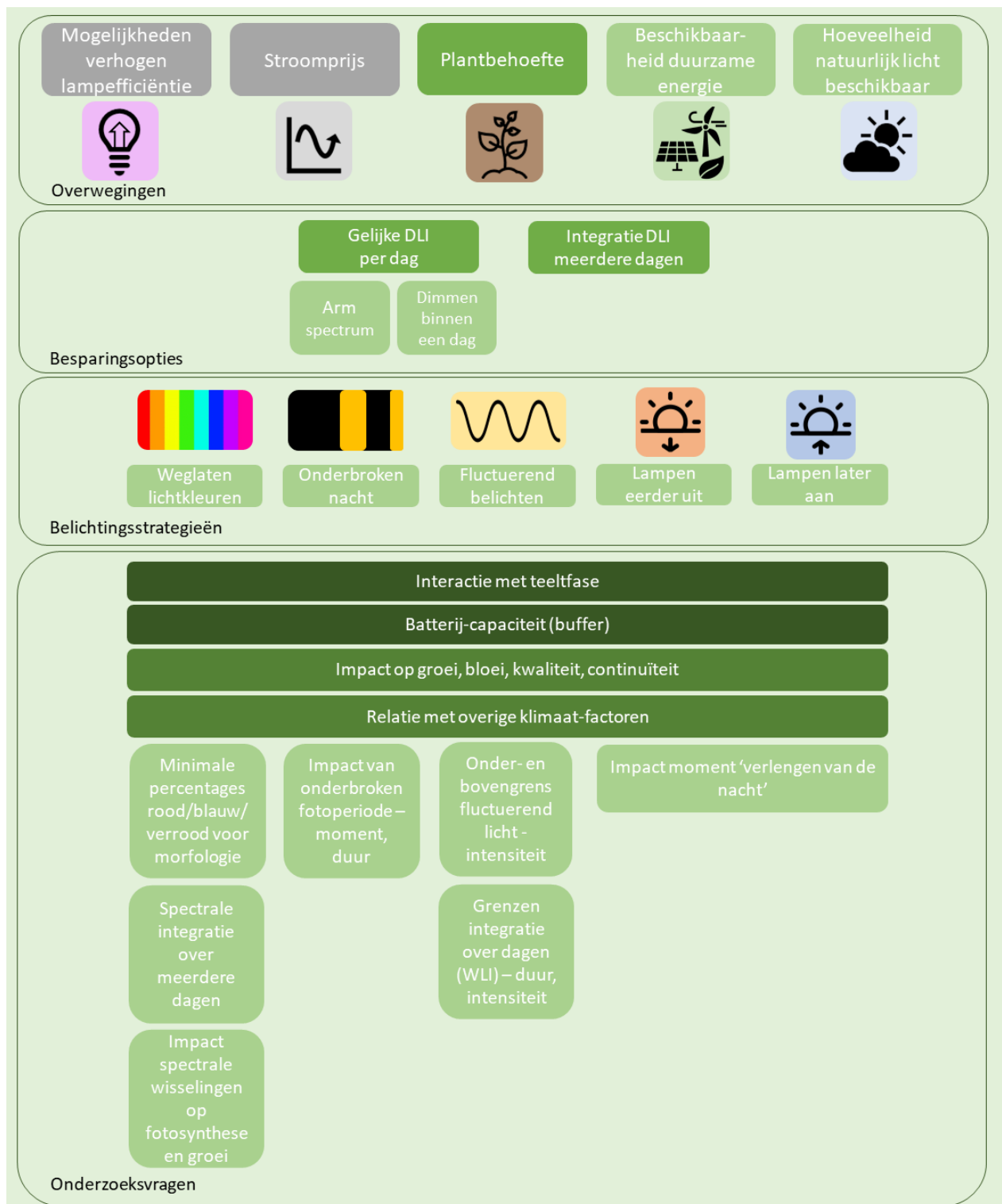
Samenvatting

De glastuinbouwsector staat voor de grote opgave om de transitie te maken om in 2040 economisch rendabel en klimaatneutraal te produceren. Om dit doel te realiseren zal de inzet van belichting die gepaard gaat met een hoog elektriciteitsgebruik, wezenlijk aangepast moeten worden. Een eerste stap in het verlagen van het energiegebruik in de glastuinbouw is gezet door de vervanging van de traditionele hogedruk natrium lampen (HPS) door LED belichting. LEDs hebben een aantal voordelen: ze hebben een hogere efficiëntie in het omzetten van elektriciteit naar licht dan HPS-lampen, en kunnen een lightspectrum afgeven dat afgestemd kan worden op de behoeftes van het gewas. In tegenstelling tot de hogedruk natriumlamp kan LED daarnaast traploos en zonder beperkingen aan het aantal schakelingen gedimd worden, waarbij de efficiëntie in $\mu\text{mol}/\text{Joule}$ zelfs iets toeneemt. Het doel van het Masterplan Licht is het verlagen van het energiegebruik op glastuinbouwbedrijven door een intelligente aansturing van de assimilatiebelichting. Er wordt onderzocht hoe en in welke mate er anders, minder en slimmer belicht kan worden.

Er is weinig bekend over hoe de impact op de groei-eigenschappen van het gewas de “integratieperiode” bepaalt, oftewel, de duur en intensiteit van lichtwisselingen waar het gewas mee om kan gaan. Een efficiëntere en zuinigere inzet van belichting vraagt kennis over hoe flexibel het fotosynthesesysteem is onder fluctuerende lichtomstandigheden, wat de grenzen zijn aan de langere-termijn opslag en het hergebruik van assimilaten, en hoe fysiologische en morfologische eigenschappen zoals source-sink balans, bladgrootte, strekking en lichtonderschepping beïnvloed worden door een wijziging in belichtingsstrategie. De doelstelling van deze verkennende literatuurstudie is driedelig:

- Inventarisatie van reeds bestaande kennis rondom licht, fluctuerende lichtomstandigheden, lichtintegratie en de plantprocessen die hierdoor worden beïnvloed.
- Opsporing van kennishiaten met betrekking tot dynamisch belichten.
- Verkenning van kansrijke energiebesparende belichtingsstrategieën die in proeven en/of direct in de praktijk kunnen worden toegepast.

De volgende pagina bevat een beknopt overzicht van overwegingen bij de keuze voor kansrijke energiebesparende strategieën, en de daarbij behorende onderzoeksvragen die nog beantwoord moeten worden



Visuele samenvatting van overwegingen en mogelijke besparingsopties bij de keuze voor een energiezuinige en intelligente belichtingsstrategie, en de in dit rapport vastgestelde kennishiaten.

DLI = Daily light integral; WLI = Weekly light integral.

1 Inleiding

1.1 Probleemstelling

De glastuinbouw is een economisch belangrijke sector in Nederland die bijdraagt aan de gezondheid en het welbevinden van de bevolking door jaarrond verse groenten, bloemen en fruit te produceren. Om dit te realiseren wordt in de wintermaanden het schaarse zonlicht aangevuld met assimilatiebelichting. Om de transitie naar een klimaatneutrale en economisch rendabele sector in 2040 te maken, zal de inzet van belichting die gepaard gaat met een hoog elektriciteitsgebruik, wezenlijk aangepast moeten worden. Hiervoor is het gebruik van LED-belichting als vervanging van de traditionele hogedruk natrium (HPS) lampen cruciaal, maar niet voldoende.

Bij gebruik van LED belichting is nog ruimte om het gebruik van elektriciteit te reduceren door meer kennis op te doen over effectieve benutting van licht door het gewas in relatie tot overige teeltomstandigheden. De lichtbehoefte van een gewas kan fluctueren afhankelijk van het ontwikkelingsstadium en zelfs afhankelijk van het tijdstip van de dag. LED-belichting biedt de (technische) mogelijkheden om anders, minder en intelligenter te belichten door slim gebruik te maken van fysiologische kennis over hoe en wanneer een gewas het licht het meest effectief kan benutten, kennis van kasklimaat en het afstemmen van het temperatuurprofiel op de lichtintensiteit. Dit leidt niet alleen tot energiezuinige belichtingsstrategieën, maar ook tot een kostenbesparing door stroomgebruik te beperken tijdens 'dure uren'.

Stappen die gezet moeten worden om te komen tot energiezuinige belichtingsstrategieën zonder (veel) in te leveren op productie en productkwaliteit moeten uitgaan van een effectief gebruik van zonlicht, minder belichtingsuren, (tijdelijk) belichten met lagere intensiteiten (dimmen) en het toepassen van lichtintegratie. Door gebruik te maken van lichtintegratie wordt nog steeds naar dezelfde lichtsom gestreefd, maar de periode waarin deze lichtsom wordt behaald, wordt langer. Door te werken met een streefwaarde voor lichtsom per week in plaats van per dag, kan op een later moment voor te veel of te weinig licht gecompenseerd worden.

De mogelijkheden en beperkingen van een dergelijke belichtingsstrategie worden bepaald door fysiologische en morfologische eigenschappen van het gewas. Licht beïnvloedt plantgroei via een scala aan onderliggende fysiologische processen. Een efficiëntere en zuinigere inzet van belichting vraagt kennis over hoe flexibel het fotosynthesesysteem is onder fluctuerende lichtomstandigheden, wat de grenzen zijn aan de langere-termijn opslag en het hergebruik van assimilaten, en hoe bijvoorbeeld source-sink balans, bladgrootte, strekking en lichtonderschepping beïnvloed worden door een wijziging in belichtingsstrategie. De mate van impact op de groei-eigenschappen van het gewas bepaalt de "integratieperiode", oftewel, de duur en intensiteit van lichtwisselingen waar het gewas mee om kan gaan. Lichtintegratie kan toegepast worden op meerdere tijdsschalen: binnen een dag, binnen een week en binnen meerdere weken. In het verleden is veel onderzoek gedaan naar het effect van temperatuurintegratie, zie bijvoorbeeld Elings *et al.* (2021) voor een gedetailleerd overzicht van de huidige stand van zaken. Echter, de consequenties van lichtintegratie voor het gewas, en dus ook de beperkingen hiervan zijn nog maar zeer beperkt bekend.

1.2 Doelstelling

Het doel van het Masterplan Licht is het verlagen van het energiegebruik op glastuinbouwbedrijven door een intelligente aansturing van de assimilatiebelichting, waardoor anders, minder en slimmer belicht kan worden. Dit project streeft naar een verlaging van het elektriciteitsgebruik voor belichting met 65% ten opzichte van SON-T. Dit kan onder andere gerealiseerd worden door gebruik te maken van nieuwe belichtingstechnologieën, waarbij LED-belichting de SON-T lampen vervangt en door gebruik te maken van fysiologische kennis over hoe en wanneer een gewas het licht het meest effectief kan benutten.

Op moment van schrijven van het rapport (2024), is LED-belichting ruim 50% efficiënter dan SON-T, met een efficiëntie van respectievelijk rond de $3.7 \mu\text{mol J}^{-1}$ ten opzichte van $1.8 \mu\text{mol J}^{-1}$. De grootste besparing kan dus worden gerealiseerd door knelpunten in de implementatie van LED-belichting weg te nemen. Extra besparing kan mogelijk worden gerealiseerd door intelligentere energiebesparende belichtingsstrategieën.

De doelstelling van deze literatuurstudie is driedig:

- Inventarisatie van reeds bestaande kennis rondom licht, fluctuerende lichtomstandigheden, lichtintegratie en de plantprocessen die hierdoor worden beïnvloed.
- Opsporing van kennishiaten met betrekking tot dynamisch belichten.
- Verkenning van kansrijke energiebesparende belichtingsstrategieën die in proeven en/of direct in de praktijk kunnen worden toegepast.

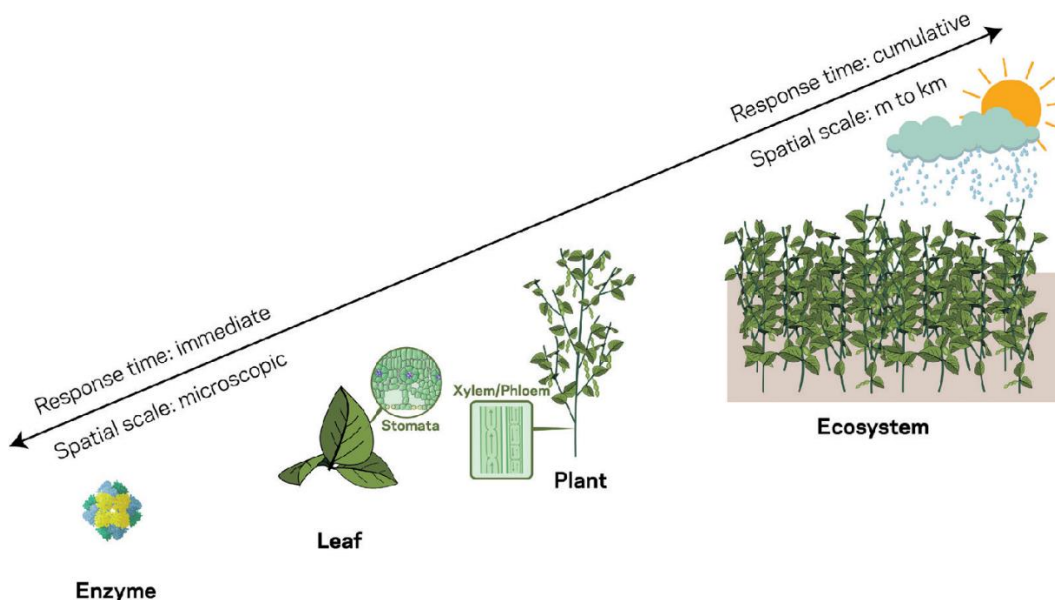
1.3 Leeswijzer

Het rapport is als volgt opgebouwd:

- In hoofdstuk 2 worden de belangrijkste concepten uitgelegd, en de statische effecten van lichtsom op de fysiologie en de morfologie weergegeven.
- In hoofdstukken 3 en 4 worden effecten van lichtintegratie binnen een dag (Hoofdstuk 3) en over een langere termijn van dagen tot weken (Hoofdstuk 4) besproken.
- Hoofdstuk 5 gaat in op lichtintegratie op spectraal niveau waarbij spectrale effecten op het niveau van het fotosynthese-apparaat tot de morfologische effecten worden besproken.
- Hoofdstuk 6 geeft een overzicht van de belangrijkste ervaringen uit de praktijk.
- In hoofdstuk 7 worden de kennishiaten geïnventariseerd en worden er energiebesparende belichtingsstrategieën weergegeven.

2 Statistische effecten van lichtsom op plantfysiologie en morfologie

Licht is een van de belangrijkste en meest veranderlijke klimaatfactoren in de groei en ontwikkeling van planten. De mate waarin een plant in staat is om licht om te zetten in assimilaten voor biomassa is bepalend voor de groei. Dit hangt natuurlijk nauw samen met hoeveel licht dat een plant weet te onderscheppen. In een natuurlijke omgeving is een plant afhankelijk van zonlicht. De totale hoeveelheid beschikbaar licht fluctueert dan vooral door het weertype en het seizoen, en dit is in grote lijnen terug te zien in de manier waarop een plant groeit en ontwikkelt. Planten die hun herkomst vinden in gebieden met zeer veel licht (woestijngebied), hebben aanpassingen ontwikkeld om met deze hoeveelheid licht om te gaan. Denk hierbij aan bladharen of dikke, wasachtige bladeren om het opvallende licht te reflecteren en daarmee de hoeveelheid geabsorbeerd licht te beperken (Ehleringer *et al.*, 1977). Planten uit schaduwrijke gebieden of gebieden waar licht beperkt is, zijn meer gestrekt en hebben dunnere bladeren met een grotere oppervlakte. De invloed van licht op een plant is allesomvattend. De impact is daarom complex om te beschrijven, want reacties vinden plaats binnen seconden op microschaal (bijvoorbeeld het op- en afschakelen van fotosystemen), tot en met impact zichtbaar over een hele teelt (hoeveelheid biomassa van het hele gewas), en alles daar tussenin (Figuur 1).



Figuur 1 De effecten op fysiologische processen als gevolg van een verandering in licht spelen zich af op verschillende tijdsschalen en integratieniveaus. De reactie kan plaatsvinden op kleiner dan celniveau tot effect op een heel gewas, en kan variëren van een direct effect binnen seconden, tot en met een hele teelt. Bron: Moore *et al.* (2021).

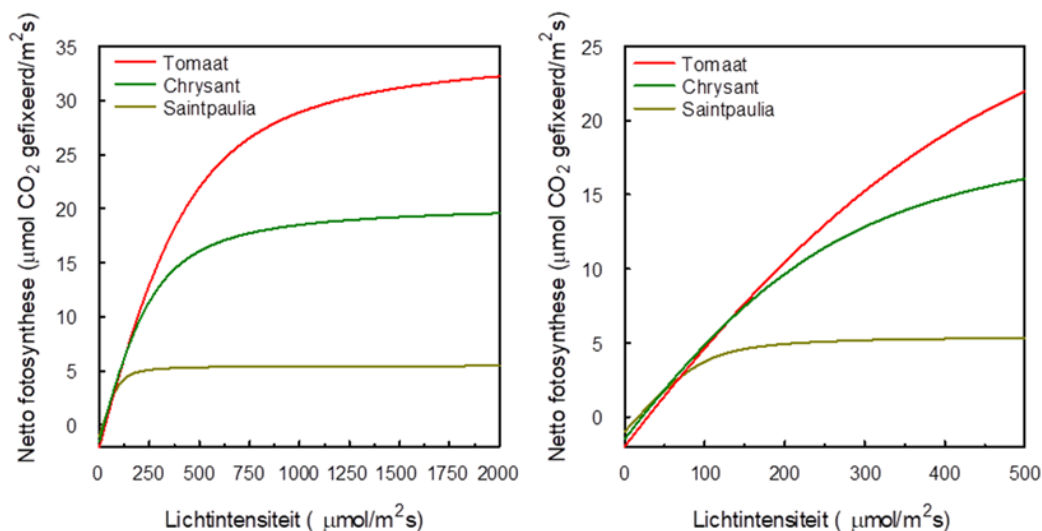
In een kas kunnen we de hoeveelheid beschikbaar licht sturen door gebruik van assimilatiebelichting. In het algemeen geldt dat de totale biomassa en de productie van een gewas toeneemt, naarmate er gedurende de dag meer licht beschikbaar is. 'Meer licht' is op twee manieren te realiseren: enerzijds door een verandering in intensiteit, anderzijds door een verandering in fotoperiode (daglengte).

2.1 Daglengte

Daglengte beïnvloedt een verscheidenheid aan aspecten van plantontwikkeling, waaronder timing van de bloei. Dit is echter soort-afhankelijk. Zo bloeien kortedagplanten (daglengte < 12 uur) wanneer de nachtlengte langer is dan een bepaalde drempel (bijvoorbeeld kalanchoë, chrysant), terwijl andere planten, bekend als langedagplanten (daglengte tenminste 13 uur, bijvoorbeeld lelie, sla) pas bloeien wanneer de daglengte een bepaalde drempel overschrijdt. Voor literatuur over korte- en langedagplanten, zie bijvoorbeeld het rapport *Stuurlicht in de glastuinbouw* (Dueck *et al.*, 2015).

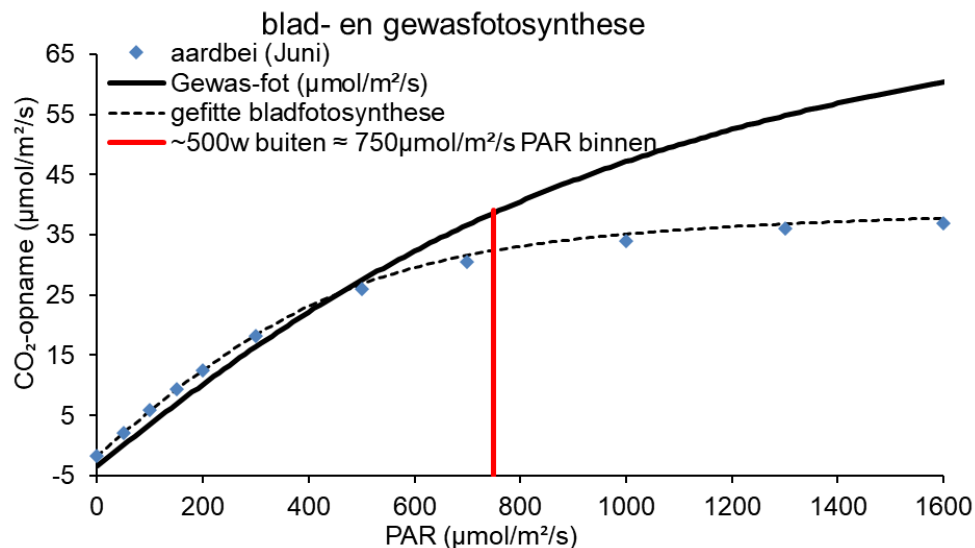
2.2 Lichtintensiteit

Tot het punt van verzadiging, leidt een hogere intensiteit tot een hogere fotosynthesesnelheid (1% meer licht is gelijk aan 1% meer fotosynthese). De relatie tussen licht en fotosynthese is op dat moment lineair (Dieleman *et al.*, 2020). Op een gegeven moment raakt deze relatie echter verzadigd, waarna 1% meer licht < 1% meer fotosynthese. De lichtintensiteit waarbij dit gebeurt, hangt af van de herkomst van de soort, de klimaatomstandigheden waarbij het gewas tot dat moment geteeld is, én de omstandigheden waarbij op dat moment gemeten wordt. Overigens is zelfs binnen een enkel blad is variatie in respons op de hoeveelheid licht zichtbaar (we spreken dan over microklimaat). Cellen aan de bovenzijde van een blad, waar het meeste licht opvalt, hebben de kenmerken van bladeren die bij vol zonlicht zijn geteeld, terwijl de cellen aan de onderzijde van het blad eigenschappen vertonen die overeenkomen met bladeren van planten geteeld in een schaduwrijke omgeving (Terashima *et al.*, 2006).



Figuur 2 Lichtresponscurves van tomaat, chrysant en saintpaulia. Deze soorten verschillen fors in fotosynthese-capaciteit (links). Onder lage lichtomstandigheden tot 100-200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ stijgt de fotosynthese lineair met de lichtintensiteit: 1% meer licht is gelijk aan 1% meer fotosynthese (rechts).

Wanneer op bladniveau nog meer licht gegeven wordt dan de verzadigende intensiteit, kan er lichtstress optreden. Wanneer er lichtstress optreedt, zal de plant kostbare energie moeten spenderen aan fotoprotectie om dit effect onder controle te houden. De lichtbenuttingsefficiëntie gaat dan omlaag, want fotoprotectie concurreert met fotosynthese (Croce *et al.*, 2024). Relaties zoals in Figuur 2 weergegeven, worden over het algemeen bepaald en weergegeven op bladniveau. Voor een gewas geldt dat het licht dat niet door de bovenste bladlagen geabsorbeerd wordt, geabsorbeerd kan worden in de lager gelegen bladlagen. Daardoor zal—wanneer fotosynthese uitgedrukt is op gewasniveau—pas bij veel hogere lichtniveaus verzadiging plaatsvinden (Figuur 3).



Figuur 3 Lichtresponscurve van aardbei, op (gemeten) blad- en op (berekend) gewasniveau.

2.3 Dagelijkse lichtsom

Groei wordt, mits er geen andere limiterende factoren zijn, bepaald door de hoeveelheid licht die een plant geïntegreerd over de dag ontvangt. De hoeveelheid licht binnen een dag hangt af van daglengte én van lichtintensiteit. Wanneer 12 uur lang $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gegeven wordt, zal dit een ander effect op het gewas hebben dan $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gegeven voor 16 uur, net zoals $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gegeven voor 12 uur weer tot andere resultaten zal leiden. Het helpt daarom om de hoeveelheid licht per dag uit te drukken in dagelijkse lichtsom (Engels: daily light integral, **DLI**). Dit is een combinatie van de waardes voor lichtintensiteit en daglengte. DLI wordt uitgedrukt in $\text{mol m}^{-2} \text{dag}^{-1}$. Het is de meest bekende versie van lichtintegratie, en komt al voor in literatuur sinds de jaren tachtig.

Binnen een gewas is er ook sprake van een gradiënt in lichtintensiteit. Bladeren onderin een gewas onderscheppen soms maar 1-5% van de DLI gemeten boven de plant (Chazdon & Fetcher, 1984; Poorter *et al.*, 2019). Ondanks deze variatie binnen een gewas zijn veranderingen in fysiologie en morfologie als gevolg van verschillen in licht het beste te verklaren wanneer beschreven in relatie tot lichtsom; beter dan wanneer beschreven aan de hand van een enkele, momentane waarde voor lichtintensiteit op een specifiek moment van de dag (Poorter *et al.*, 2019).

De effecten op fysiologische processen als gevolg van een verandering in licht spelen zich af op verschillende tijdschalen, van seconden tot een heel seizoen, en van celniveau tot de plant, en zelfs het gewas als geheel. Uiteraard zijn processen niet onafhankelijk van elkaar; zo kan meer licht leiden tot een toename van de hoeveelheid Rubisco, waardoor meer fotosynthese kan plaatsvinden, wat kan leiden tot meer groei en daardoor een toename van het bladoppervlak, wat weer kan leiden tot een hogere lichtonderschepping en dus meer fotosynthese, enzovoort.

2.3.1 Fysiologie & fotosynthese

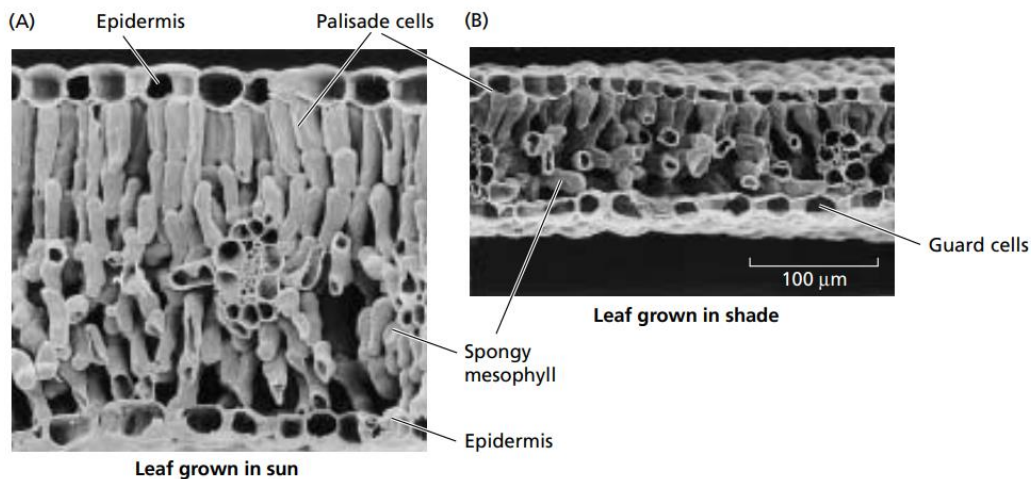
Fotosynthese-parameters J_{max} (maximale snelheid van electronentransport, gekoppeld aan de capaciteit om RuBP te regenereren) en V_{cmax} (afhankelijk van de maximale Rubisco carboxylase activiteit en -hoeveelheid) nemen toe met DLI. De fotosynthesesnelheid per eenheid bladoppervlak neemt daarom toe, en ook de fotosynthesecapaciteit is sterk positief gecorreleerd met DLI (Faust & Logan, 2018).

De respiratie op plant-niveau (per eenheid plantgewicht) neemt ook toe bij hogere DLI (Gavhane *et al.*, 2023). Dit komt voornamelijk doordat planten sneller groeien, want de relatieve groeisnelheid (RGR, per dag^{-1}), oftewel de hoeveelheid nieuw aangemaakte biomassa per eenheid bestaande biomassa, neemt toe. Hierdoor is ook meer groeiademhaling nodig. De verhouding tussen fotosynthese en respiratie verandert eveneens, maar dit speelt met name een rol bij zeer lage DLI. Hier daalt de respiratie aanzienlijk, zodat planten kunnen overleven in lichtgelimiteerde omgevingen.

Huidmondjesgeleidbaarheid neemt toe bij een hogere DLI. Dit komt onder andere door een toename in het aantal huidmondjes per eenheid bladoppervlak. Een hogere DLI resulteert in een toename in transpiratie, niet alleen door de toename van huidmondjesgeleidbaarheid maar ook doordat de plant groter is. Dit leidt tot een toename in watervraag (Lawson & Violet-Chabrand, 2019; Trouwborst *et al.*, 2010)

2.3.2 Morfologie

In het algemeen neemt de totale biomassa van een plant sterk toe, naarmate de DLI toeneemt. In deze relatie treedt verzadiging op boven ongeveer $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Hoewel er een lokaal maximum is voor strekking van internodiën, ligt dit punt bij een dusdanig lage DLI ($<5 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) dat in praktijksituaties gezegd kan worden dat planten iets korter blijven bij een toename in DLI (Huber *et al.*, 2021; Poorter *et al.*, 2019).



Figuur 4 SEM-scan van bladeren van planten (*Thermopsis montana*) gegroeid in zon- (A) of schaduwomgeving (B). De bladeren van zon-planten zijn dikker en hebben een hogere dichtheid dan bladeren van schaduw-planten. Bron: Taiz & Zeiger (2002).

Bladgewicht per eenheid oppervlakte (Engels: leaf mass per area, LMA, uitgedrukt in g m^{-2} bladoppervlakte) neemt toe bij een hogere DLI. Dit komt enerzijds doordat bladeren daadwerkelijk dikker zijn (Gavhane *et al.*, 2023), anderzijds doordat de dichtheid van het blad toeneemt (Figuur 4). De absorptie van licht door het blad blijft gelijk bij toenemende DLI.

Planten die zijn opgekweekt bij een lage lichtintensiteit gedijen niet wanneer zij ineens bij een hoge lichtintensiteit geplaatst worden (en vice versa). Los van hoe zich dit verhoudt tot het optimale klimaat voor productie, zijn sommige soorten beter dan anderen in staat zich aan te passen (meer plastisch) naar de omgeving waarbij zij geteeld worden.

Hoewel er beduidend minder bekend is over de relatie tussen DLI en ondergrondse plantdelen (wortels), blijkt wel dat er relatief meer biomassa naar wortels gealloceerd wordt bij toenemende DLI. De scheut-wortel verhouding neemt daarmee af. Het percentage drogestof van de wortels blijft gelijk, maar gewicht per lengte neemt toe (Engels: specific root length; **SLR**. Uitgedrukt in g m^{-2}) – oftewel, wortels zijn dikker (Poorter *et al.*, 2019).

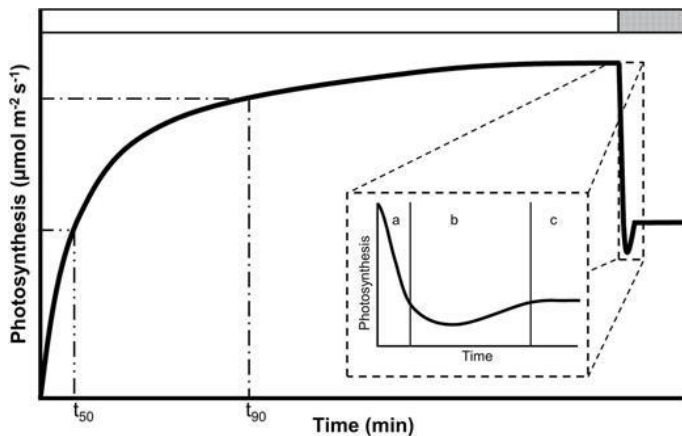
Tot nu toe was DLI, de combinatie van lichtintensiteit en fotoperiode per dag, de meest gangbare manier om te sturen op 'de juiste hoeveelheid licht', waarbij daglicht, met name in de winter, wordt aangevuld met assimilatiebelichting tot een vaste lichtsom per dag. Planten hebben echter elasticiteit voor fluctuaties in licht binnen verschillende tijdsschalen. De vraag blijft hoe deze kennis over planten in een natuurlijke omgeving zich laat vertalen naar een situatie waarin de belichtingsstrategie wordt geïntegreerd in een tijdsschalen van minuten, over de dag, of over een periode van enkele dagen.

3 Dynamische effecten van fluctuerend licht op tijdschalen van minuten en uren

In de praktijk wordt over het algemeen een belichtingsstrategie aangehouden waarbij de lampen afgeschakeld of gedimd worden op basis van de globale straling, waarbij ook rekening wordt gehouden met de stroomprijzen. Vraag en aanbod van elektriciteit zijn variabel, door een steeds grotere afhankelijkheid van natuurlijk bronnen (zon en wind) en wisselende vraag van huishoudens en bedrijfsleven. Dat maakt dat de energieprijzen gedurende de dag behoorlijk kunnen variëren, waardoor het economisch interessant kan zijn om een fluctuerende belichtingsstrategie toe te passen.

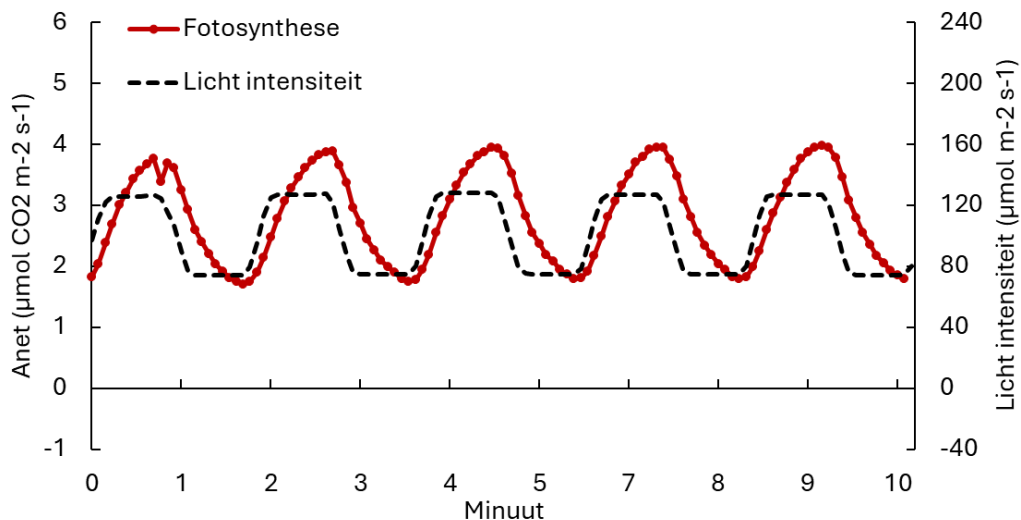
3.1 Fotosynthese

Onder fluctuerende lichtomstandigheden heeft het fotosyntheseproces tijd nodig om zich aan te passen. Dit heeft tot gevolg dat een lagere fotosynthese behaald wordt dan bij constante lichtcondities (Kaiser *et al.*, 2015). Het effect op de fotosynthesesnelheid onder dynamisch belichten kan verdeeld worden in drie hoofdprocessen (Figuur 5):

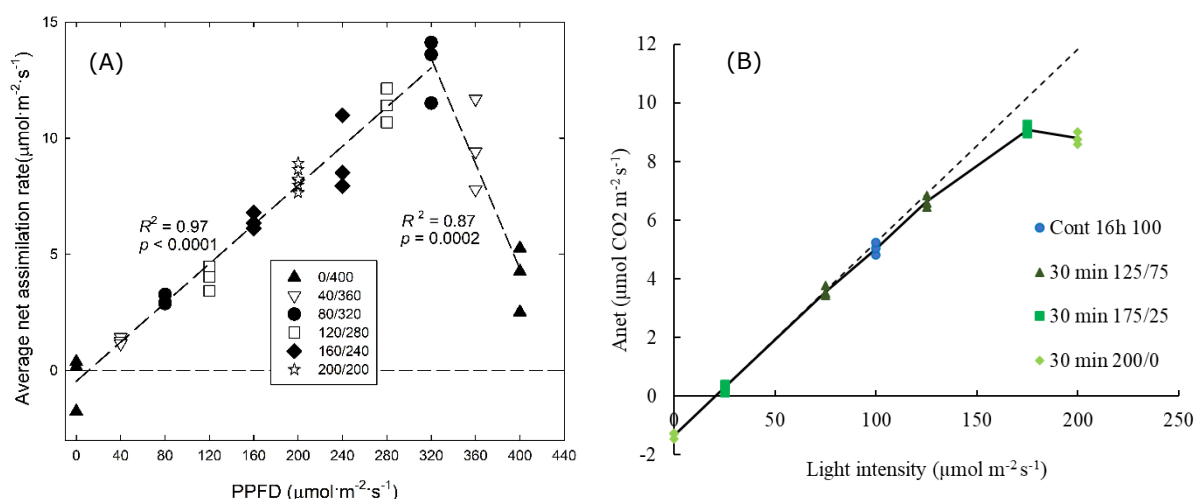


Figuur 5 Schematische weergave van veranderingen in fotosynthesesnelheden, als gevolg van een plotselinge wisseling van lichtintensiteit. Zichtbaar zijn a) inductie van fotosynthese; b) korte burst in CO_2 -opname en c) stabilisatie van fotosynthese (steady-state). Bron: Kaiser (2016).

Wanneer de lichtintensiteit daalt, ontstaat niet direct een nieuwe stabiele fotosynthese. Dit komt doordat het fotosynthese proces iets is vertraagd en er nog reserves beschikbaar zijn in de Calvin cyclus waar CO_2 wordt omgezet in glucose. Nadat de lichtintensiteit is gedaald en daarmee de fotosynthese, is eerst een dip te zien in de fotosynthesesnelheid. De dip wordt veroorzaakt door een tijdelijke toename in de binding van O_2 -aan het enzym RuBP in plaats van CO_2 . Meestal wordt binnen 5 tot 10 minuten een nieuwe stabiele fotosynthese bereikt nadat de lichtintensiteit wisselt (Kalaji *et al.*, 2014). Wanneer de lichtintensiteit vervolgens weer toeneemt zal de fotosynthese geleidelijk weer toenemen tot ook hier een nieuw evenwicht wordt bereikt (Figuur 5). Bij een onderzoek met jonge tomatenplanten waar lichtwisselingen per minuut zijn toegepast, zijn de fases zoals hierboven beschreven duidelijk te zien (Figuur 6). Wanneer de intensiteit omlaaggaat is een geleidelijke daling te zien in fotosynthese. Doordat de lichtwisseling per minuut wordt gegeven, heeft de plant geen tijd om een stabiele fotosynthese te bereiken. Lichtwisselingen per 15 min tussen 360/40 en 400/0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bereikten ook bij sla geen stabiele fotosynthese binnen de lichtwisselingsperiodes (Bhuiyan & van Iersel, 2021).



Figuur 6 Netto fotosynthesesnelheid (A_{net}) en lichtintensiteit gemeten in jonge tomatenplanten bij kortdurende fluctuerende lichtomstandigheden, iedere minuut wisselend tussen 125 en 75 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bron: Dieleman, Van Steekelenburg, et al. (2024).



Figuur 7 Fotosynthesesnelheid van sla (A) en tomaat (B) blootgesteld aan constant licht, of wisselende lichtintensiteiten. Lichtintensiteit was continu, of wisselde iedere 15 minuten (A) of 30 minuten (B). Meetpunten zijn weergegeven bij de gemeten lichtintensiteit van de behandeling. Bron: A: Bhuiyan & van Iersel (2021); B: Dieleman, van Steekelenburg, Weerheim, et al. (2024).

Als het lichtniveau fluctueert tussen binnen de grenzen van niet-verzadigende lichtintensiteiten terwijl de DLI gelijk blijft, is er geen negatief effect zichtbaar op fotosynthese (Bhuiyan & van Iersel, 2021; Dieleman, van Steekelenburg, Carpineti, et al., 2024). Echter wanneer de lichtwisselingen sterker zijn dan het lineaire traject van de fotosynthese is er wel een negatief effect op de fotosynthese en gewasgroei te verwachten. In een onderzoek met sla bleek dat de gemiddelde fotosynthese tussen lichtwisselingen lineair toenam tot een lichtniveau van 320 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Wanneer planten blootgesteld waren aan lichtwisselingen tussen 360 en 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ daalde de gemiddelde fotosynthese (Figuur 7A). Vergelijkbare resultaten zijn gevonden in onderzoek met jonge tomatenplanten waar iedere 30 minuten het licht werd gewisseld tussen 125/75, 175/25 en 200/0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figuur 7B).

Wanneer in de dagperiode lichtwisselingen per minuut tussen 200/0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ werden toegepast bij tomaat, raakte het fotosyntheseproces volledig verstoord en werden gedurende zowel de licht- als donkerperiodes er een negatieve fotosynthese gemeten, ofwel alleen respiratie.

3.2 Fluorescentie

In hoofdstuk 3.1 staat het effect van fluctuerend licht op de snelheid van het vastleggen van CO₂ beschreven. De efficiëntie van fotosynthese hangt daarnaast ook deels af van de reactiecentra van fotosysteem 2 (PSII) waar lichtenergie elektronen aanslaat en naar een hoger energieniveau brengt. De efficiency van PSII, ook wel Φ PSII, kan gemeten worden door chlorofylfluorescentie (Baker, 2008). In een onderzoek met jonge tomatenplanten waar lichtfluctuaties zijn toegepast per uur, 30 minuten en per minuut zijn de Fv/Fm (ook wel de maximale efficiëntie van PSII), Φ PSII en de ETR (electron transport rate) gemeten (Tabel 1). De maximale PSII-efficiency werd alleen beïnvloed bij lichtfluctuaties per minuut tussen 200 en 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bij de andere behandelingen was er geen effect zichtbaar. Dit betekent dat er bij die behandeling permanente schade was aan het fotosynthesesysteem (Dieleman, Van Steekelenburg, *et al.*, 2024). Gedurende de lichtperiode valt op dat de Φ PSII voor de behandelingen met lichtfluctuaties van en naar 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Uren 200/0, 30 min 200/0 en 1 min 200/0) een lagere efficiëntie hebben dan de andere behandelingen. Dit resulteert uiteindelijk in een gemiddelde elektronen transport (ETR) die voor deze behandelingen significant lager is dan voor de behandelingen waar een minimale licht intensiteit wordt aangehouden, en een lagere fotosynthesesnelheid.

Tabel 1 Fluorescentieparameters en fotosynthese van jonge tomatenplanten bij behandelingen met continu licht of waar licht fluctueerde met blokken van uren, 30 minuten of per 1 minuut.

Behandeling	Fv/Fm	Φ PSII	ETR _N	A _{net}
Cont. 16h 100	0.80 (a)	0.70 (a)	31.7 (a)	5.03 (ab)
Uren 200/0	0.80 (a)	0.64 (b)	27.4 (c)	-
30 min 125/75	0.80 (a)	0.70 (a)	30.9 (a)	5.10 (a)
30 min 175/25	0.80 (a)	0.66 (b)	29.1 (b)	4.69 (b)
30 min 200/0	0.81 (a)	0.60 (c)	24.5 (d)	3.73 (c)
1 min 200/0	0.38 (b)	0.18 (d)	6.8 (e)	

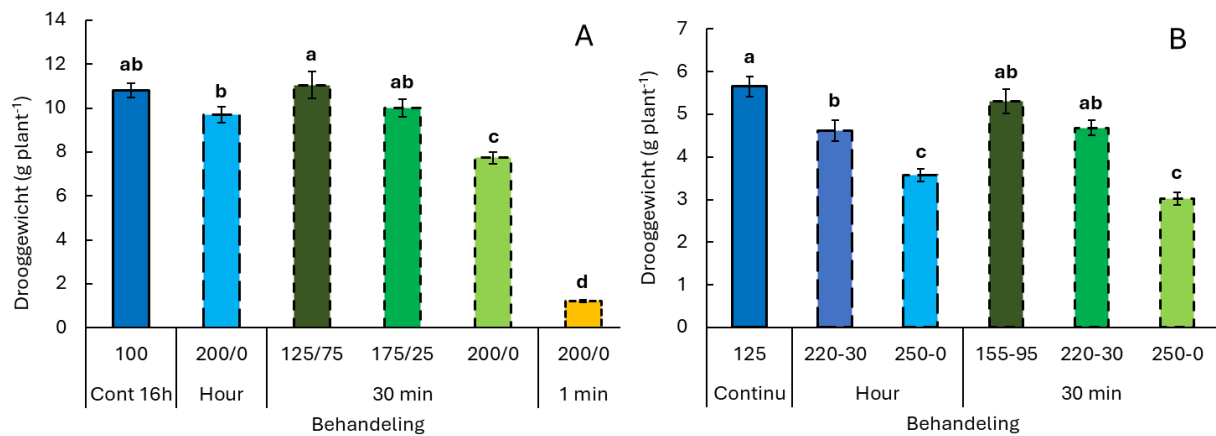
3.3 Chlorofyl en lichtabsorptie

Voordat licht in de fotosynthese kan worden gebruikt, moet het geabsorbeerd worden door het blad. In verschillende onderzoeken is aangetoond dat het chlorofylgehalte in het blad wordt beïnvloed door dynamisch licht (Bhuiyan & van Iersel, 2021; Dieleman, Van Steekelenburg, *et al.*, 2024). Wanneer lichtwisselingen tussen 400 en 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ per 15 minuten werden toegepast, was het chlorofylgehalte lager dan bij constant licht (Bhuiyan & van Iersel, 2021). Wanneer de lichtfluctuaties beperkt waren (minder dan tussen 360 en 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was er geen effect op chlorofylgehalte. Ook onderzoeken met jonge tomaten- en komkommerplanten laten zien dat alleen extreme lichtwisselingen leiden tot een lager chlorofylgehalte, zichtbaar als vergeling van het blad (Dieleman, Van Steekelenburg, *et al.*, 2024). Een lager chlorofylgehalte leidt tot een afname van de lichtabsorptie en dus ook tot een afname van de fotosynthese.

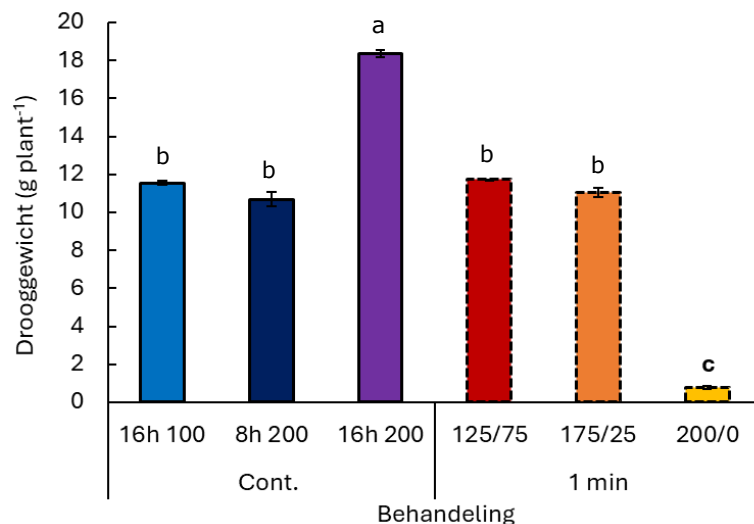
3.4 Morfologie en biomassa

Fluctuerende lichtomstandigheden hebben ook effect op de morfologie en de biomassa van de plant. In het algemeen blijkt dat bladoppervlakte en bladdikte afnemen bij extreme lichtwisselingen, buiten de grenzen van niet-verzadigende lichtintensiteiten. In sla bleek dat het aantal bladeren, bladoppervlakte en de bladdikte afnamen bij lichtwisselingen tussen 400 en 0, en 360 en 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bij minder extreme lichtwisselingen was er geen effect op deze kenmerken (Bhuiyan & van Iersel, 2021). Ook in experimenten met tomaat, waarin "light flecks" van 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gedurende 20 seconden per 5 minuten werden gegeven op een basisintensiteit van 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bleek dat de planten een lager bladoppervlak en dunnere bladeren hadden in vergelijking met constant licht (Kaiser, 2016). Vergelijkbare resultaten werden gevonden bij jonge tomaten- en komkommerplanten, met name wanneer er gewisseld wordt met 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figuur 8). Naarmate de lichtwisselingen meer frequent waren, warende effecten groter (Dieleman, van Steekelenburg, & Paul, 2024; Dieleman, van Steekelenburg, Weerheim, *et al.*, 2024).

De uiteindelijke biomassa vat alle effecten, beschreven in de vorige hoofdstukken, samen. Hierin wordt duidelijk dat een lagere fotosynthese, elektronen transport en chlorofylgehalte resulteren in een lager drooggewicht. Dit is met name duidelijk, zoals al eerder aangegeven, wanneer volledige donkerperiodes zich afwisselen met lichtperiodes. Opvallend is dat zelfs wanneer licht wordt gewisseld per minuut waarbij een minimale lichtintensiteit aangehouden wordt erbij tomaat geen effecten zijn op biomassa (Figuur 9).



Figuur 8 Gemiddeld drooggewicht van de hele plant bij tomaat (A) en komkommer (B) wanneer continu licht of licht fluctuaties per uren (Hour), 30 minuten of per 1 minuut zijn toegepast. Bron: A: Dieleman, van Steekelenburg, Carpineti, et al. (2024); B: Dieleman, van Steekelenburg, & Paul (2024).



Figuur 9 Gemiddeld drooggewicht van de hele plant bij tomaat wanneer continu licht, voor 8 of 16 uur bij 100 of 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, of licht fluctuaties per 1 minuut zijn toegepast. Bron: Dieleman, Van Steekelenburg, et al. (2024).

3.5 Circadiaanse klok

Samenvattend zijn effecten van lichtwisselingen op korte termijn met name zichtbaar wanneer er donkerperiodes worden afgewisseld met lichtperiodes gedurende de dag. Een mogelijke verklaring voor deze effecten is een verstoring in de interne (circadiaanse) klok. De circadiaanse klok zorgt ervoor dat plant processen op het juiste moment plaats vindt, gedurende de dag of de nacht, en heeft effect op genexpressie (Thomas & Vince-Prue, 1997; Yanovsky & Kay, 2001). De fluctuaties die zijn toegepast in de onderzoeken beschreven in de paragrafen hier voorafgaand kunnen ook gezien worden als onderbrekingen van de circadiaanse klok.

In verschillende studies is aangetoond dat wanneer planten onder condities groeien in lijn met de circadiaanse klok, onder andere chlorofylgehalte en fotosynthese toenemen, in vergelijking met planten waar deze condities niet gelijk lopen met elkaar (Dodd *et al.*, 2005).

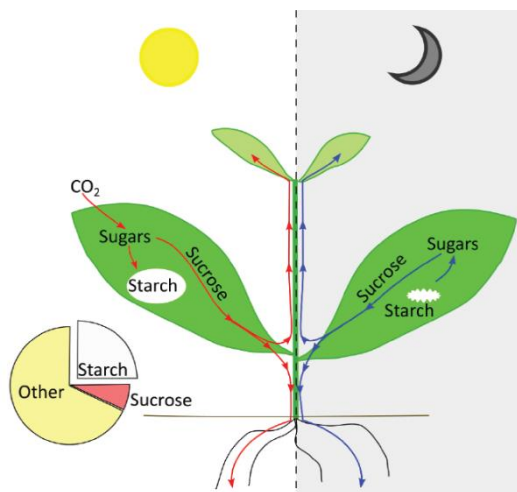
Naast de verstoring in de circadiaanse klok kan ook gen-expressie een rol spelen. Een mogelijke verklaring kan liggen bij transcriptie factor HY5, die zorgt voor activatie van een aantal genen zoals chlorofylsynthese en celstrekking (Andronis *et al.*, 2008; Jing *et al.*, 2013). Daarnaast heeft deze transcriptiefactor ook invloed op de circadiaanse klok (Andronis *et al.*, 2008). Gedurende de lichtperiodes kan HY5 zich stabiliseren en is het in staat zich te binden aan genen die betrokken zijn bij bovengenoemde processen om deze te activeren. In donkerperiodes is dit niet mogelijk en valt het eiwit HY5 uit elkaar. De tijd die deze processen nodig hebben om te stabiliseren is tot zover onduidelijk. Echter in de geziene resultaten lijkt dit een verklaring voor een lager chlorofylgehalte en fotosynthese en daardoor een reductie in biomassa bij de behandelingen waar het licht wisselt tussen aan en uit (Chattopadhyay *et al.*, 1998; Gangappa & Botto, 2016).

4 Effect van lichtintegratie over meerdere dagen

Wanneer de hoeveelheid zonlicht tot een vaste waarde aangevuld met lamplicht om te sturen op een koers met een zekere DLI (dagsom PAR), resulteert iedere mol extra zonlicht in een mol extra besparing aan lamplicht. Dit kan sterk besparend werken aan de randen van het belichtingsseizoen, waar relatief veel variatie voorkomt in de hoeveelheid beschikbaar zonlicht. Lichtintegratie over meerdere dagen houdt in dat er niet binnen de dag zelf wordt gecompenseerd, maar op de dag(en) erna. Hoe meer vrijheid er is om te sturen naar een bepaalde gemiddelde lichtsom over een periode van dagen, hoe meer er bespaard kan worden. Dit kan op drie manieren: (1) Compensatie bij een gelijke fotoperiode (een hogere of lagere lichtintensiteit); (2) Compensatie door de fotoperiode te verkorten door de lampen eerder uit te zetten; of (3) door de lampen de volgende dag later aan te zetten. De 2^e en 3^e optie leveren een variabele fotoperiode op. In onderstaande paragrafen wordt nagegaan wat de effecten kunnen zijn van een wisselende fotoperiode, van een tijdelijk overschot en van een tijdelijk tekort aan assimilaten, als gevolg van lichtintegratie over meerdere dagen.

Assimilaten vastgelegd door fotosynthese worden omgezet in suikers en zetmeel. Gegeven een bepaalde DLI en verloop van de lichtintensiteit zal er een bepaalde assimilatenom zijn geproduceerd. Deze assimilatenom wordt besteed aan de volgende posten:

- Suikers voor onderhoudsademhaling
- Suikers voor groei (vegetatief en generatief)
- Suikeropslag voor de korte termijn (nacht) en lange termijn (seizoensopslag in bijvoorbeeld bomen), meestal zetmeel
- Suikeropslag als assimilatenoverschot, meestal zetmeel

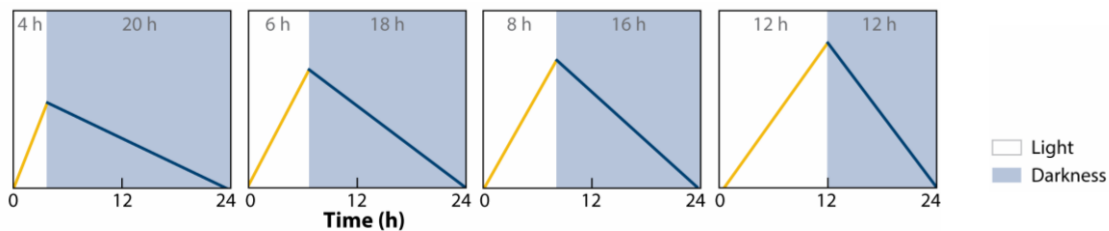


Figuur 10 Schematische weergave van het vastleggen van assimilaten als suiker en zetmeel gedurende de dag, en verbruik gedurende de nacht. Bron: MacNeill et al. (2017).

Afhankelijk van hun bestemming, worden ze dus direct uit het blad geëxporteerd, of opgeslagen. In de literatuur wordt onderscheid gemaakt tussen lange termijn-zetmeelopslag ('storage' starch) en kortetermijn-zetmeelopslag ('transitory' starch) (Figuur 10). De 'transitory' starch wordt gedurende de dag gemaakt en bewaard in de chloroplast en 's nachts afgebroken voor export om aan de nachtelijke suikervraag voor groeiademhaling te voldoen (Graf & Smith, 2011).

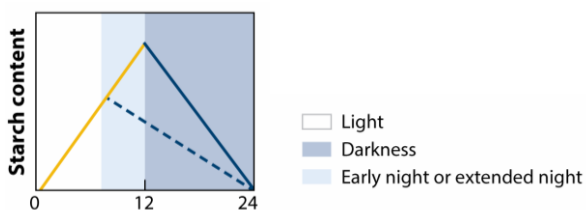
4.1 Effecten op korte termijn

Een tekort aan suikers (in de nacht) wordt aangeduid met de woorden 'sugar starvation'. Sugar starvation kan voor groeivertraging zorgen. Mutanten van *Arabidopsis* die niet in staat zijn zetmeel op te slaan hebben fors lagere groeisnelheden onder korte dagen terwijl dat niet het geval is onder heel lange dagen (Gibon *et al.*, 2009; Graf *et al.*, 2010). Het reguleren van de beschikbare hoeveelheid zetmeel in de nacht is dus een belangrijk proces. De relatieve hoeveelheid zetmeel opgeslagen ten behoeve van nachtelijke suikervraag voor onder andere onderhoud en groei (toename in structurele biomassa), hangt sterk samen met fotoperiode, maar niet met lichtintensiteit (Graf & Smith, 2011). De plant reguleert de opbouw van zetmeel overdag en afbraaksnelheid gedurende de nacht dus nauwkeurig op basis van de te verwachten nachtlengte. Dit proces is afgestemd op basis van de circadiaanse klok (Figuur 11; Smith & Zeeman, 2020) laten dit zien in. Er werd in dit geval meer zetmeel opgebouwd naarmate de dag langer werd en dit werd in de nacht ook weer opgeemaakt. Deze nachtelijke afbraak verloopt grotendeels lineair.



Figuur 11 Effect van dag- en nachtlengte op de tijdelijke zetmeelvoorraad in de plant. De nachtelijke afbraak van zetmeel verloopt grotendeels lineair. Bron: Smith & Zeeman (2020).

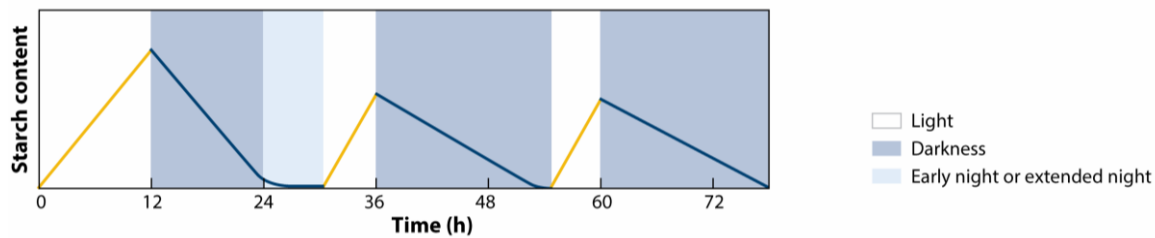
Figuur 11 wekt ook de suggestie dat aan het einde van de nacht de zetmeelvoorraad volledig op is, maar dit is niet het hele verhaal. Er blijft een kleine hoeveelheid zetmeel over. Tevens lijkt het logisch aan te nemen dat de hoeveelheid opbouw van zetmeel bepalend is voor groei: meer groei bij meer zetmeelopbouw. Een eerdere studie van Cross *et al.* (2006) suggereert echter dat naast zetmeelopbouw het ook gaat om efficiënte benutting van zetmeel: de snelst groeiende planten zijn diegene die aan het einde van de nacht het minste zetmeel overhouden.



Figuur 12 Effect daglengteverkorting op de zetmeelconcentratie. De plant past direct de nachtelijke afbraaksnelheid van zetmeel aan als de fotoperiode korter wordt gemaakt. Bron: Smith & Zeeman (2020).

Door een plotselinge verkorting van de dag (Figuur 12) wordt er minder zetmeel opgebouwd, maar de snelheid van verwerking gaat ook naar beneden zodat aan het einde van de nacht het zetmeel alsnog 'op' is en er geen tekort is. Dit lijkt een minder groot probleem te zijn dan plotselinge nachtverlenging. Op grond van het circadiaans ritme van de plant wordt 24 uur na start van de dag weer een nieuwe dag verwacht. Als deze niet komt, resulteert dit in sugar starvation (Figuur 13). Opvallend is dat dit 2-3 dagen na het verlengen van de nacht al niet meer het geval is (Figuur 13, (Gibon *et al.*, 2004; Smith & Zeeman, 2020). De plant past zich dus snel aan. Er is dus tijdelijke groeireductie, hoewel onduidelijk is of dit later nog ingehaald kan worden. Graf *et al.* (2010) laten zien dat *Arabidopsis* onder een dagelijkse sugar starvation—door dagelijks de dag met 4 uur te verlengen naar 28 uur—in vier weken tijd 37% minder versgewicht hebben.

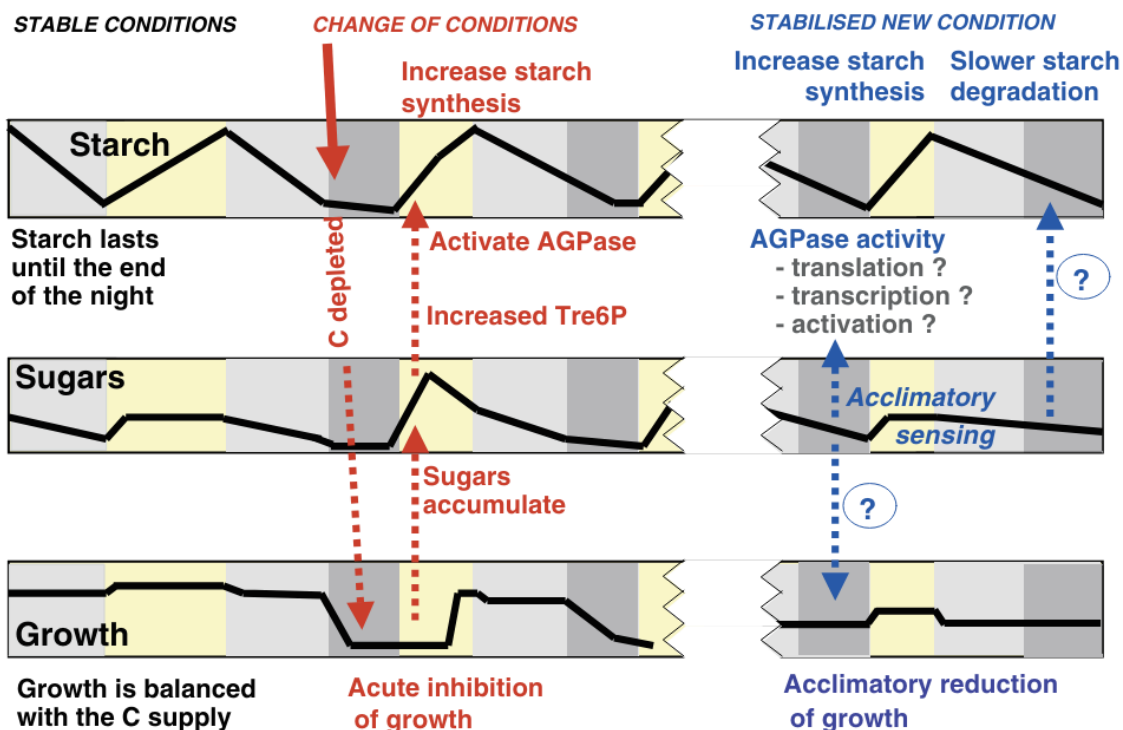
Plotselinge nachtverlenging komt in de natuur niet voor. In de belichte tuinbouw is het in het vroege voorjaar gangbare praktijk om de lampen in de belichte nacht steeds later aan te zetten naarmate er meer met natuurlijk daglicht kan worden geteeld. Hierdoor is enige sugar starvation en tijdelijke groeibeperking niet ondenkbeeldig, hoewel het exacte effect ervan nooit onderzocht is.



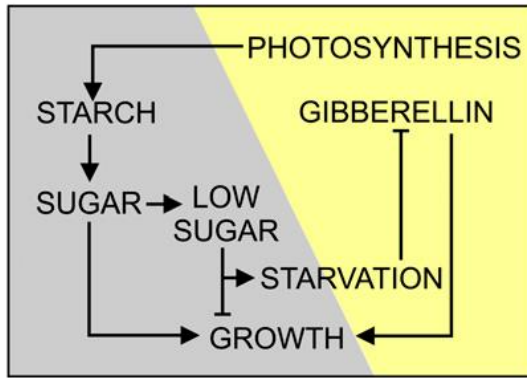
Figuur 13 Effect van nachtverlenging op de tijdelijke zetmeelvoorraad. De eerste nacht geeft een groot tekort aan zetmeel. 2-3 dagen later is dit tekort verholpen. Bron: Smith & Zeeman (2020).

Stitt *et al.* (2007) benadrukken dat het effect van starvation groter is dan op grond van het werkelijke tekort kan worden toegeschreven. De groeireductie die door de sugar starvation wordt geactiveerd zet zich namelijk enige uren door in de lichtperiode (Figuur 14).

Het tekort aan suikers in of aan het einde van de nacht leidt tot een toename van 'starvation'-genes (Graf & Smith, 2011). Deze zorgen (uiteindelijk) voor de groei-reductie. (Paparelli *et al.*, 2013) verbinden dit starvation-sigitaal ook met een verminderde aanmaak van het hormoon gibberelline (Figuur 15 15). Ook wordt het in verbinding gebracht met de signaalstof trehalose-6-phosphate (Tre6P; een dubbel glucosemolecuul). Een overvloed aan Tre6P stimuleert groei en vertakking. Een tekort remt nachtelijke zetmeelafbraak en zorgt in interactie met een andere signaalstof voor groei-beperking en vertraagde ontwikkeling (o.a. bloeivertraging; Wingler & Henriques, 2022).



Figuur 14 Model voor effect van sugar starvation op groei. Onder normale omstandigheden is de groeisnelheid in de nacht iets lager dan overdag. Door nachtverlenging (donkergrijze balk) ontstaat er een suikertekort en vindt er groeiremming plaats. Dit is de eerste uren van de dag ook nog het geval. 2-3 dagen na de nachtverlenging is er een nieuwe balans in de plant. Bron: Stitt *et al.* (2007).



Figuur 15 Model voor de relatie tussen suikervoorraad, sugar starvation, gibberellinevorming en groei. Dit model suggereert ook dat een lagere afbraaksnelheid van zetmeel door een verlaagde opbouw van zetmeel overdag een negatief signaal geeft op de gibberelline-aanmaak. Bron: Paparelli et al. (2013).

4.2 Effecten op lange termijn

4.2.1 Tekort aan assimilaten

Een (klein) tekort aan suikers kan grote gevolgen hebben op de lange termijn. Smith & Stitt (2007) noemen als voorbeeld het gevolg van een tekort op reproductieve groei: vorming van gameten en zaadontwikkeling. Bij mais en boon is zaadabortie in respons op een plotselinge droogte of warmtestress meer een gevolg van carbon starvation dan van een direct effect van deze stress op de zaadgroei, zie ook Figuur 16.

Li et al. (2022) hebben het effect van een tekort aan licht en assimilaten (70% minder licht ten opzichte van controlebehandeling) voor bloemontwikkeling bij tomaat laten zien. Interessant genoeg ging dit tekort de eerste dagen gepaard met afbraak van eerder opgeslagen zetmeel, waardoor de hoeveelheid beschikbare suikers gelijk bleef. Dit suggereert dat planten wellicht een klein tekort aan assimilaten zouden kunnen opvangen door suikers vrij te maken uit opgeslagen zetmeel. In dit meerdaagse experiment leidde de behandeling met minder licht echter alsnog tot abortie van bloemen.

Een tekort aan beschikbare assimilaten kan tevens een negatieve impact hebben op plantweerbaarheid. De plant blijft energie steken in cruciale processen zoals de onderhoudsademhaling, maar wordt daardoor gevoeliger voor bijvoorbeeld schimmelinfecties (bijvoorbeeld Morkunas et al. (2012).

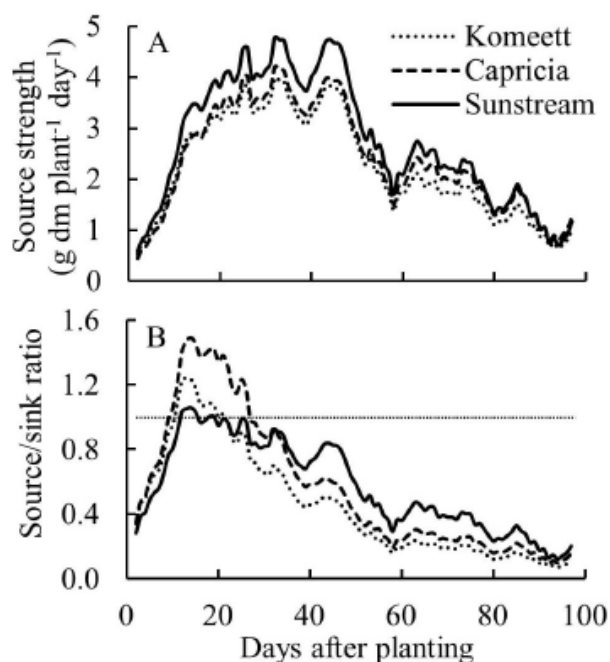


Figuur 16 Een etmaal geen licht heeft geleid tot sugar starvation, waardoor bloemen en vruchten over een deel van de bloeiwijze van *arabidopsis* zijn geaborteerd. De oudere doosvruchten hebben het overleefd en zijn doorgegroeid. Doordat het groeipunt het overleefd heeft, zijn er boven het kale stukje weer bloemen en doosvruchten aanwezig. De foto is twee weken na de 36-uursnacht genomen. Ervan uitgaande dat het plantje op de foto 5-6 weken oud is, zou er maar 3% aan assimilatie zijn misgelopen, terwijl het effect op de vruchtvorming vele malen groter is. Bron: Smith & Stitt (2007).

4.2.2 Overschot aan assimilaten

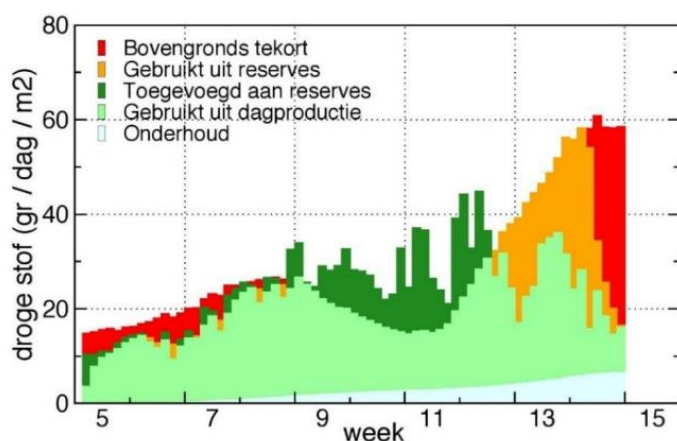
Een opbouw of overschot aan zetmeel gedurende een langere periode kan leiden tot de aanmaak van secundaire metabolieten, zoals antocyanen en flavonoïden. De aanmaak van deze secundaire metabolieten kost veel energie, en is voor de plant daarom een goede manier om zijn overschot aan energie in te zetten (Hernández & Van Breusegem, 2010). Dit is terug te zien in de praktijk: paarsverkleuring – door de aanmaak van anthocyanen – van de kop in de tomatenteelt een signaal voor assimilatenoverschot, hoewel het ook kan betekenen dat er een tekort aan stikstof is (Jezek *et al.*, 2023).

Lange tijd werd gedacht dat alleen wanneer de beschikbaarheid van assimilaten (source) groter is dan het verbruik (sink, er is dan sprake van sinklimitatie), er sprake zou zijn van (lange termijn)opslag van assimilaten (ook wel storage starch). Inmiddels is duidelijk geworden dat zetmeelopslag meer is dan een passief overloopp proces dat alleen ingeschakeld wordt bij een teveel aan beschikbare assimilaten (zie bijvoorbeeld Dietze *et al.* (2014)). Het opslaan van deze assimilaten is een actieve sink, die direct concurreert met de assimilaten die beschikbaar zijn voor groei (Gessler & Grossiord, 2019). Dat is potentieel inefficiënt, want het teveel aan zetmeel dat is opgeslagen als buffer, wordt niet (direct) gebruikt voor groei. Onder andere de source-sink balans zorgt voor verdeling van assimilaten over de verschillende processen en, wanneer beschikbaar voor groei, over verschillende plantorganen. Een plant is in staat te prioriteren in deze processen: zo is het proces 'groei' ondergeschikt aan de onderhoudsademhaling, en dat klinkt logisch. Het is echter nog niet duidelijk op basis waarvan bepaald wordt om assimilaten op te slaan in plaats van te direct te gebruiken voor groei, zelfs wanneer potentiële groei nog niet is bereikt (Gessler & Grossiord, 2019). Een opbouw van zetmeel (assimilaten in het algemeen) kan verder leiden tot remming van de fotosynthese, door een tekort aan Pi en een te hoge concentratie triose-fosfaat, met als gevolg afname van RuBP-carboxylase activiteit (zie verder bijvoorbeeld Paul & Foyer (2001)). De verhouding tussen omzetting naar suikers of zetmeel hangt af van de circadianse klok. Kölling *et al.* (2015) laten zien dat, in sourcebladeren van *Arabidopsis*, aan het begin van de dag slechts 20% van assimilaten vastgelegd werd in zetmeel, terwijl na 6 uur maar liefst 40% werd vastgelegd in zetmeel. In sink-bladeren was dit verschil veel minder groot. Hoewel we dus niet precies begrijpen waarom er gekozen wordt voor langetermijn-opslag in plaats van groei, valt toch het één en ander te beredeneren. In een natuurlijke omgeving is de toename van de 'storage' starch over tijd niet per definitie negatief. De dynamiek van zetmeelopslag en -afbraak geeft planten een flexibele buffer die inzetbaar is bij seizoensgebonden wisselingen in klimaat (Fatichi *et al.*, 2019), maar ook wanneer bijvoorbeeld een plotselinge warme dag plaatsvindt (en er dus onverwacht meer assimilaten nodig zijn). In een gecontroleerde omgeving zoals het geval is in de glastuinbouw is dit minder van toepassing. Toch zijn ook hier mogelijke voordelen aan het creëren van een langetermijnbuffer.



Figuur 17 Gesimuleerde aanmaak van assimilaten (source) en source/sink ratio voor drie verschillende cultivars van tomaat. Waardes zijn voortschrijdende gemiddeldes over vijf dagen. Bron: Li *et al.* (2015).

Bij jonge tomatenplanten die nog niet vruchtdragend zijn, kan er wel degelijk een assimilatenoverschot zijn (Figuur 17): source/sinkratio boven de 1. Dit zal resulteren in (tijdelijke) suikeropslag: Er zijn meer assimilaten beschikbaar dan de plant potentieel kan gebruiken/groeien. Zepeda Cabrera (2023) heeft verschillende testen uitgevoerd in hoeverre jonge tomatenplanten licht kunnen integreren als ze blootgesteld worden aan een wisselend lichtregime. Hierbij kan een tijdelijk overschot aan assimilaten later ingezet worden in tijden van een tekort. Bij een integratieperiode van 2 of zelfs 20 dagen en afwisselend 200 en 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en temperatuurfluctuaties met amplitudes van 3° en 10°C rond 22°C in fase en antifase met de hoge en lage lichtintensiteit, waren verschillen in structureel drooggewicht klein. Zepeda Cabrera (2023) gebruikt hiervoor het beeld van een batterij vol reserves (zetmeel) die in tijd van schaarste kan worden ingezet. Wat hiervan de effecten zouden zijn op vruchtzetting en -uitgroei zijn nog onbekend. Ook van den Boogaart *et al.* (2019) suggereren in een simulatiestudie voor chrysant dat assimilaten die eerder in de teelt vastgelegd zijn in een buffer mogelijk later weer gebruikt kunnen worden voor structurele groei (Figuur 18). Of dit in de praktijk ook toepasbaar zou zijn, moet nog onderzocht worden.



Figuur 18 Gesimuleerd gebruik van assimilaten in chrysant van dag tot dag. Bron: van den Boogaart *et al.* (2019).

De verhouding tussen aanbod (source) en vraag (sink) kan de morfologie van de plant beïnvloeden. Zo kan een hoger aanbod dan vraag sturend zijn op zijnscheutvorming. Bij tomaat en komkommer worden deze eenvoudig weggebroken. Bij aardbei is dit niet mogelijk en kan een tijdelijk overschot aan suikers de stengeldichtheid beïnvloeden. Deze zijstengels (zijneuzen of zijkronen) zorgen voor een gelijktijdigheid in bloei, een piek in plantbelasting en zo voor een fluctuerende oogst. Dit wekt de suggestie dat bij aardbei een tijdelijk overschot aan assimilaten dat kan ontstaan door meerdaagse lichtintegratie vermeden moet worden. Bij een producerend tomatengewas ligt de source-sinkratio dermate laag dat er niet zomaar een overschot aan suikers is (Figuur 17). Een tijdelijke verhoging van het assimilatenaanbod resulteert dan in een tijdelijk hogere groeisnelheid en andersom. Dit biedt juist mogelijkheden voor meerdaagse lichtintegratie. Hierbij zal meer de ondergrens van de DLI in de gaten gehouden moeten worden omdat bij een te laag assimilatenaanbod er slechte zetting of zelfs bloem- of vruchtabortie zou kunnen optreden.

4.3 Conclusies suikertekort en overschot

Suikertekort:

- Verlenging van de nacht lijkt een veel negatiever effect op groei te hebben dan een dagverkorting. Dit wordt verklaard door toename (upregulation) van sugar starvation genes die de (korte termijn) groei remmen.
- Een tijdelijk suikertekort kan grote gevolgen hebben op zwakke sinks zoals bloemen en kleine vruchten waardoor er een groter lange termijn effect ontstaat.

Suikeroverschot:

- Een (tijdelijk) suikeroverschot kan leiden tot meer zetmeelopslag dat later (deels) weer vrij kan komen, maar kan ook leiden tot remming van de fotosynthese en meer vertakking (lange termijn effect).

5 Effecten van lichtintegratie op spectraal niveau

De gemiddelde energie-efficiëntie van ledlampen neemt nog steeds toe, maar dat neemt niet weg dat rode LEDs het hoogste aantal $\mu\text{mol J}^{-1}$ licht geven. Daarnaast wordt rood licht effectief geabsorbeerd door chlorofyl, waardoor de hoeveelheid vastgelegde CO_2 per lichteenheid relatief hoog is. Door het weglaten van verrood, groen (witte LED) en blauw licht op momenten dat dit voor het gewas veilig kan, kan er dus energie bespaard worden op de assimilatiebelichting.

5.1 Effecten op het fotosynthese-apparaat

Het spectrum van het assimilatielicht verschilt fors met dat van het daglicht, onder andere in het aandeel verrood. Wanneer belichting wordt uitgeschakeld op dure uren of wanneer er een maximale grenswaarde van lichtintensiteit wordt bereikt, en vervolgens weer wordt ingeschakeld, zal het spectrum van het aangeboden licht dus variëren. Het fotosynthese-apparaat is spectraal gevoelig. Wisselingen van spectrum hebben invloed op de (chemische) samenstelling van het fotosynthese-apparaat, en momentane wisselingen tussen daglicht en assimilatielicht hebben gevolgen voor het functioneren van de fotosynthese.

In dit hoofdstuk worden twee effecten van spectrumwisselingen (met name in het aandeel verrood) besproken die in elkaars verlengde liggen, maar een andere tijdsschaal hebben. State-transitions (paragraaf 5.1.2) spelen zich af op minuten tot urenschaal en veranderingen in de balans tussen de twee fotosystemen (PSI/PSII-balans; paragraaf 0) spelen zich af op het niveau van uren tot dagen.

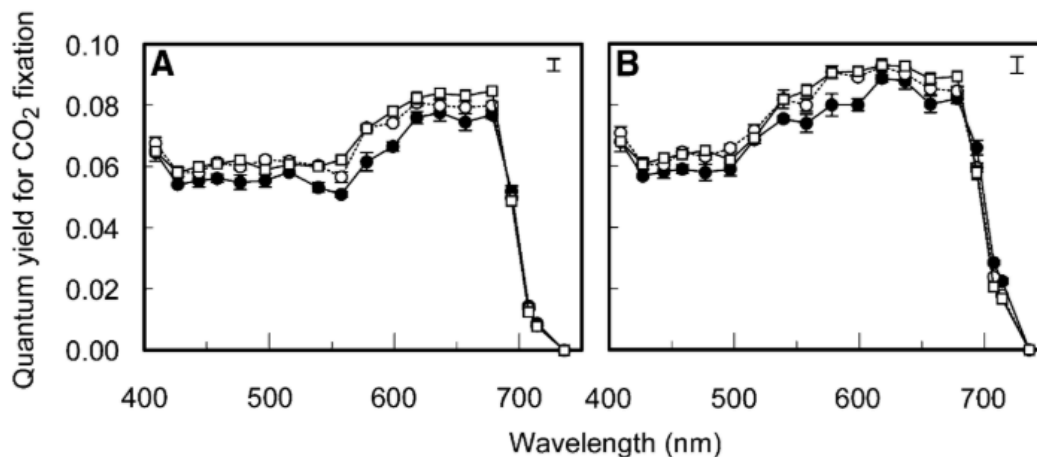
5.1.1 Spectrale gevoeligheid van het fotosynthese-apparaat

Het fotosynthese-systeem is spectraal gevoelig: het effect van verschillende lichtkleuren op de kwantumopbrengst (hoeveelheid vastgelegde CO_2 per hoeveelheid fotonen; Engels: quantum yield) van de fotosynthese is niet gelijk. Het fotosynthetisch actieve golflengtegebied (PAR) is gedefinieerd van 400 tot 700 nm. Daarbuiten is de fotosynthese niet nul, maar neemt de kwantumopbrengst wel rap af naarmate golflengten korter zijn dan 400 nm (ultraviolet) of langer zijn dan 700 nm (verrood). Ook binnen het PAR-gebied verschilt de kwantumopbrengst tussen verschillende golflengten.

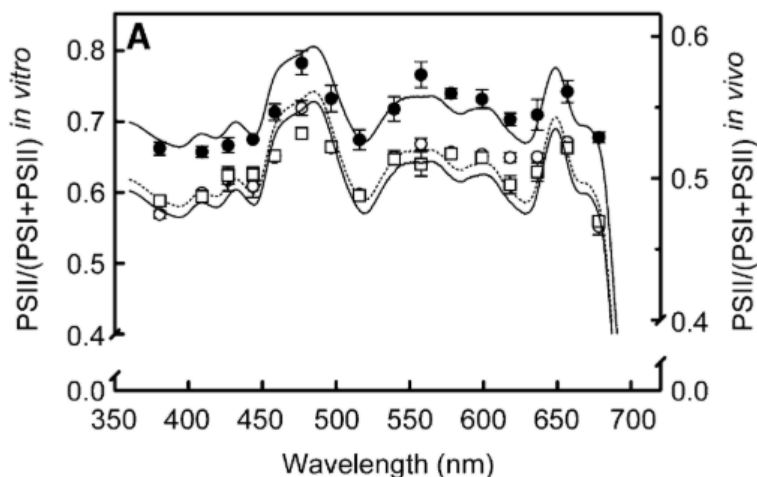
De spectrale gevoeligheid van het fotosysteem wordt op bladniveau gevisualiseerd door het zogeheten actiespectrum dat de kwantumopbrengst weergeeft gemeten voor enkele lichtkleuren ieder binnen een smal golflengtegebied van bijvoorbeeld 10 tot 25 nm breed in de zogeheten McCree-curve (Figuur 19A; (Hogewoning *et al.*, 2012)). Dit is een geactualiseerde versie van het werk van McCree (1972) en Inada (1976). Hierin is te zien dat bij een relatief lage lichtintensiteit, de kwantumopbrengst het hoogst is in golflengtes horend bij rood licht, en beduidend lager is in het blauwgroene gedeelte van het spectrum (<550 nm). Deze golflengte-afhankelijkheid heeft verschillende onderliggende oorzaken:

- Verminderde lichtabsorptie in het groene deel van het spectrum. Bladgroen (chlorofyl) absorbeert groen licht minder goed dan blauw en rood licht. Daarom zien planten er ook groen uit. De efficiëntie in het groene deel van het spectrum stijgt als deze wordt uitgedrukt op basis van geabsorbeerd licht (Figuur 19B). In tegenstelling tot wat vaak aangenomen wordt, wordt groen licht dus grotendeels benut voor fotosynthese. Bij hoge lichtintensiteiten, waarbij fotosystemen in de bovenste bladlagen al verzadigd zijn, kan groen licht wat efficiënter zijn doordat het doordringt tot diepere cel- en bladlagen (Terashima *et al.*, 2006).
- Lichtabsorptie door pigmenten die niet fotosynthetisch actief zijn: bijvoorbeeld flavonoïden die vooral in het blauw/groene deel van het spectrum licht absorberen.
- Lichtabsorptie door fotosynthetisch actieve pigmenten die een lagere efficiëntie hebben. Energie-overdracht van carotenoïden naar chlorofyl vindt plaats bij een efficiëntie van zo'n 70% (Croce *et al.*, 2001). Ook de carotenoïden absorberen het licht grotendeels in het blauw/groene deel van het spectrum.

- Balans tussen fotosysteem I en II bij een enkele lichtkleur. De lichtreactie van de fotosynthese bestaat uit twee in serie geschakelde fotosystemen. Het lineaire elektronentransport dat dit proces oplevert, levert uiteindelijk de energie (ATP en NADPH) om in de donkerreactie van de fotosynthese CO₂ te assimileren tot suikers. Het is belangrijk dat een gelijke hoeveelheid fotonen de reactiecentra van beide fotosystemen bereikt. Een onbalans in de hoeveelheid fotonen die de reactiecentra van beide fotosystemen bereikt, geeft verminderd lineair transport, een lagere ATP-productie en dus ook een lagere fotosynthese. Beide fotosystemen hebben eigen antenne-pigmenten met een eigen spectrale gevoeligheid die de energie van de fotonen doorgeven naar hun respectievelijke reactiecentra geleiden. In levende bladeren absorbeert fotosysteem II + bijbehorende antenne in verhouding tot fotosysteem I het beste bij golflengten korter dan 680 nm, terwijl golflengten langer dan 680 nm juist relatief veel stekker door fotosysteem I worden geabsorbeerd.
- Balans tussen fotosysteem I en II bij een combinatie van lichtkleuren. Bij een combinatie van lichtkleuren geeft het actiespectrum (Figuur 19) een vertekend beeld van de interpretatie van de bijdrage aan kwantumopbrengst door een specifieke lichtkleur. Het is dan een eendimensionale weergave van een tweedimensionaal systeem. Een combinatie van lichtkleuren kan een veel hogere kwantumopbrengst opleveren dan de kleuren afzonderlijk. Dit staat bekend als het 'Emerson enhancement-effect'. De kwantumopbrengst is boven de 700nm (verrood) erg laag omdat de onbalans in de energieverdeling tussen PSI en PSII daar het grootst is (Figuur 20). Als hier een andere lichtkleur bijgevoegd wordt waarbij de onbalans wordt weggenomen, vindt er een groot enhancement-effect plaats. Een combinatie van golflengtes beneden en boven de 680 nm zal het beste resultaat opleveren.



Figuur 19 Actiespectrum voor verschillende golflengten op basis van aangeboden (A) en geabsorbeerd (B) licht. Bron: Hogewoning et al. (2012).



Figuur 20 PSI/PSII-excitatiebalans in vivo (doorgetrokken lijnen) en in vitro (open rond=zonlicht, zwart rond = schaduwlicht, vierkant=blauw licht). Hoe meer de punten afwijken van de 0.5 hoe meer onbalans en hoe meer kans op enhancementeffecten bij een combinatie van lichtkleuren. Het grootste enhancementeffect ligt boven de 700 nm. Bron: Hogewoning et al. (2012).

Tabel 2 geeft de kwantumopbrengst weer van komkommer- en tomatenbladeren gemeten bij een zonlicht- en schaduwlicht-spectrum, en ook de berekende waarden als som van de kwantumopbrengst naar rato van de afzonderlijke golflengten waaruit het zon- en schaduwlicht uit is samengesteld. Hierbij blijkt dat er tot 23% enhancement van de fotosynthese bestaat van de combinatie van kleuren ten opzichte van de optelsom van afzonderlijke kleuren. Apart gemeten golflengtes kunnen dus zorgen voor een forse onbalans in energieverdeling tussen fotosysteem I (PSI) en fotosysteem II (PSII), terwijl de combinatie van lichtkleuren deze energieverdeling verbetert, wat resulteert in een hogere CO₂-opname. Als de plant langdurig aan een onbalans in energieverdeling tussen PSI en PSII wordt blootgesteld, is de plant in staat deze onbalans op korte termijn gedeeltelijk te herstellen via state transitions en op langere termijn effectiever door een aanpassing in de verhouding van fotosysteem I en II. De bandbreedte van de enhancement tot wel 23% geeft wel een indruk van het potentiële verlies aan fotosynthese als bladeren blootgesteld worden aan smalbandig assimilatielicht (LED).

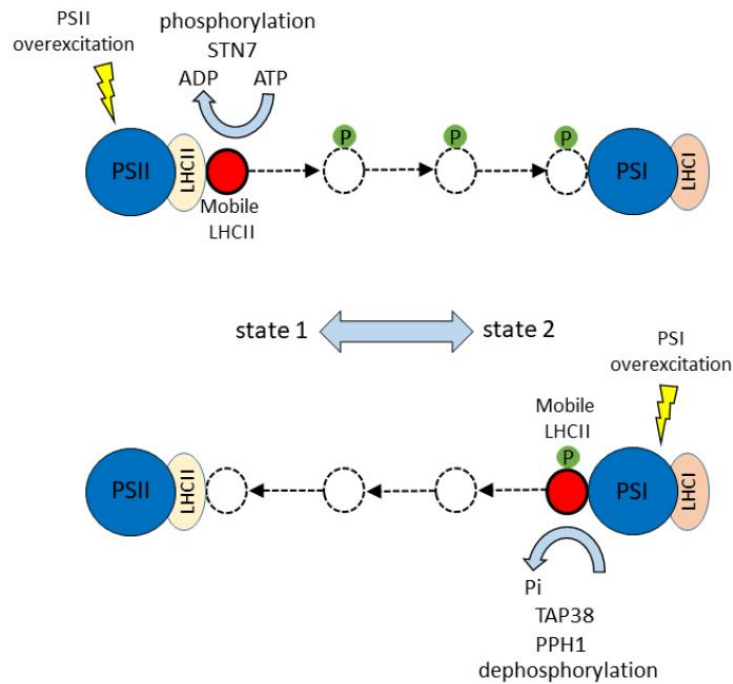
Tabel 2 *Kwantumopbrengst (aantal CO₂-moleculen geassimileerd per foton licht) en bijbehorend enhancement-effect bij komkommer- en tomatenbladeren: een combinatie van kleuren geeft een hogere fotosynthese dan op grond van de afzonderlijke kleuren berekend wordt. Vooral bij schaduwbladeren is het enhancementeffect groot. Bron: Hogewoning et al. 2012 (komkommer) & Taylor 2022 (tomaat).*

	Gemeten	Berekend	Enhancement
Komkommer			
Schaduwlichtspectrum	0.085	0.07	21%
Zonlichtspectrum	0.084	0.076	10%
Tomaat			
Schaduwlichtspectrum	0.075	0.061	23%
Zonlichtspectrum	0.069	0.073	-6% (niet significant)

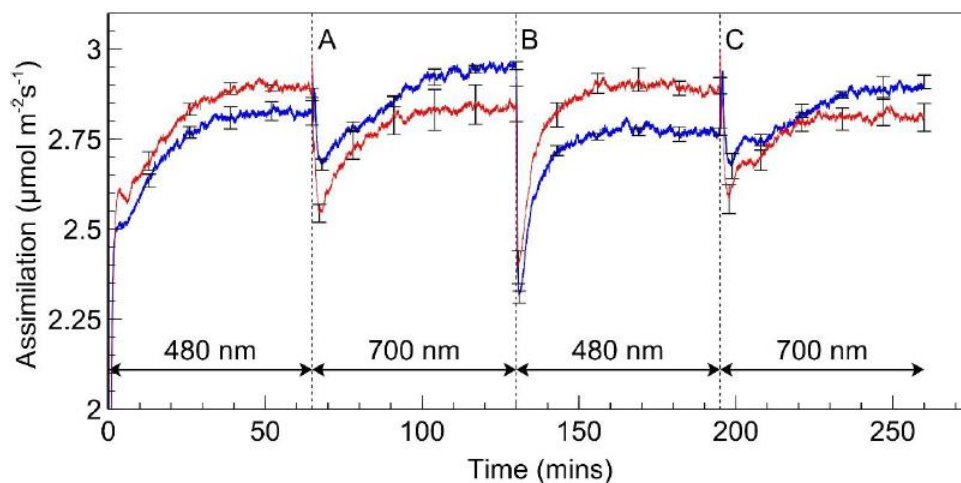
Zoals benoemd zal vanwege de spectrale gevoeligheid van PSII en PSI een combinatie van golflengtes beneden en boven de 680 nm het beste resultaat opleveren. Echter, de huidige verrode LED met een piekgolflengte tussen de 730-740nm is energetisch veel minder efficiënt dan een rode LED (respectievelijk ~3 en ~4 µmol J⁻¹) en wordt tevens veel slechter geabsorbeerd (Croce et al., 2024). Wel zitten de nu gebruikte rode en verrode LEDs op de twee piekgolflengtes van fytochroom B (660 en 735nm). Onder voorwaarde dat de efficiëntie van bijvoorbeeld een 720nm LED net zo hoog is of hoger dan de huidige verrode LED is hier mogelijk (enige) winst te behalen.

5.1.2 Effect wisselend spectrum op het fotosynthese-apparaat op korte termijn

Zoals hierboven uitgelegd, geeft een gebalanceerde energieverdeling tussen PSI en PSII de hoogste fotosynthese. Een onbalans in de energieverdeling kan hersteld worden met een 'state transition' (Figuur 21). Taylor (2022) laat zien dat bij tomatenbladeren een wisseling van PSII-licht (licht dat voornamelijk PSII exciteert, arm aan verrood) naar PSI-licht (licht dat voornamelijk PSI exciteert, rijk aan verrood) een scherpe daling geeft in CO₂-opname van enkele minuten (Figuur 22). Na een half uur zijn verschillen in fotosynthese nagenoeg verdwenen (< 5% verschil). Een wisseling in spectrum die een onbalans veroorzaakt, kan dus enig verlies aan assimilatie geven. In dit geval gaat het om een daling van de assimilatie van ongeveer 2.8 naar 2.3 µmol CO₂-fixatie m⁻² blad⁻¹ s⁻¹ die in 20-30 minuten hersteld wordt (~9% verlies in de eerste 10 minuten). Bij hogere lichtniveaus (het niet-lineaire gedeelte van de lichtresponscurve) speelt efficiency-verlies minder een rol omdat er al meer over-excitatie van PSI en PSII is waardoor er sowieso efficiëntieverlies optreedt (verminderende meeropbrengst).



Figuur 21 Wat is een state transition? Vereenvoudigde illustratie van een state transition. In state 1 is een potentieel mobiel deel van de antenne van het PSII (light harvesting complex 2; LHCII) gekoppeld aan PSII. Over-excitatie van PSII triggert fosforylering door STN7kinase waardoor het mogelijk is dat het mobiele deel van LHCII koppelt aan LHCI: State 2. Een terugkeer van state 2 naar state 1 wordt veroorzaakt door een overexcitatie van PSI. Een state transition heeft als functie om de energiebalans tussen PSI en PSII te optimaliseren. Bron: Taylor (2022).



Figuur 22 Effect van state transitions op de CO_2 -opname voor zonbladeren (rood) en schaduwbladeren (blauw) van tomaat gedurende om de 65 minuten wisselende belichting tussen blauw 480 nm (sterkere PSII-excitatie) en dieprood/verrood 700 nm (sterkere PSI-excitatie). Het geabsorbeerde lichtniveau was $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. De zonnebladeren benutten het PSII-licht beter en de schaduwbladeren juist het PSI-licht. De scherpe dip na wisseling in lichtspectrum herstelt gedeeltelijk tijdens de 30 minuten na wisseling. Bron: Taylor (2022).

5.1.3 Effect wisselend spectrum op het fotosynthese-apparaat op langere termijn

Op de langere termijn stemmen bladeren het fotosynthese-apparaat af op het lichtspectrum waaronder ze groeien. Tabel 3 geeft hiervan een voorbeeld. De verhouding PSII/(PSI/PSII) is in schaduwbladeren fors verschoven ten gunste van PSII. Ook in de natuur komen deze aanpassingen voor; bij schaduwplanten komen verhoudingen tussen PSII en PSI van 3:1 voor, in vergelijking met een 2:1 ratio bij zonplanten (Anderson, 1986). Dit komt omdat natuurlijk schaduwlicht verrijkt is aan verrood dat PSI meer exciteert. Om dit in balans te krijgen is er in verhouding meer PSII nodig.

Tabel 3 Effect van groeilicht spectrum op de samenstelling van het fotosynthese-apparaat. Bron: Hogewoning et al. (2012).

Table 1. Effect of Growth-Light Spectrum on Photosystem Composition			
Growth Light	Sun	Shade	Blue
Chlorophyll a:b	2.98 ^b	2.67 ^c	3.10 ^a
LHCII per PSII core	3.61 ^{ab}	3.72 ^a	3.29 ^b
RC ratio PSI/PSII	0.90 ^a	0.64 ^b	0.90 ^a
RC ratio PSII/(PSII+PSI)	0.53 ^b	0.61 ^a	0.53 ^b

Chlorophyll a:b ratio, number of LHCII trimers per PSII core, and reaction center ratio of the two photosystems (expressed in two different ways) of cucumber leaves grown under the sunlight spectrum (Sun), the shade light spectrum (Shade), and blue irradiance (Blue). Different letters indicate significant differences between means ($P \leq 0.05$; $n = 3$).

Een verandering van lichtspectrum wordt dus in eerste instantie gebalanceerd door state transitions en op termijn van dagen wordt een onbalans in de energieverdeling tussen fotosysteem I en II hersteld doordat de PSI/PSII-balans wijzigt zodat er weer een balans ontstaat die het hoogste lineaire elektrontransport oplevert. Voor een vrij extreme spectrale wisseling van een PSII:PSI ratio van 2.5:1 hebben Kim et al. (1993) uitgezocht dat de halfwaardetijd 20 uur kost, dat is ~90% van de verandering in 2.5 dag. De gehele respons van verandering in PSII:PSI-ratio was volledig reversibel.

5.1.4 Potentiële verliezen door wisselingen in spectrum

We hebben gezien dat er bij een lichtspectrumswisseling die een state transition bewerkstelligt een kortdurend verlies van zo'n 9% op bladniveau kan optreden. Een onbalans in energie tussen de fotosystemen kan echter een groter verlies opleveren. Op de korte termijn kost een spectrale verandering van licht die de excitatiebalans tussen PSI en PSII fors verandert zelfs tot 26% efficiency volgens Chow et al. 1990 (Tabel 4). Dit effect komt in de buurt van het maximale enhancement-effect dat Hogewoning et al. (2012) en Taylor (2022) hebben gemeten (Tabel 2).

Tabel 4 Kwantumopbrengst (aantal CO₂-moleculen geassimileerd per foton licht) van boon-bladeren die zijn ontwikkeld onder licht dat voornamelijk PSII of PSI exciteert en vervolgens worden belicht met PSI- of PSII-licht. Bron: Chow et al. 1990.

	PSI-straling	PSII-straling	Verlies
PSI geacclimatiseerd blad	0.108 (100%)	0.080	26%
PSII geacclimatiseerd blad	0.091	0.097 (100%)	6%

In een kassituatie is er in de winter een daglichtachtergrond en daarbovenop assimilatielicht met een zeker spectrum (LED). Dit spectrum is meestal arm aan verrood en rijk aan rood (660 nm) en dus vooral PSII-licht. Afhankelijk van het seizoen zijn bladeren meer aangepast aan daglicht of aan LED-licht. Een verandering in spectrum door het aan- of uitzetten van lampen kan dan een verlies aan kwantumopbrengst voor de fotosynthese geven. We hebben berekend dat de lichtbenutting van rood (660 nm) LED-licht 12.5% tot 19% lager kan zijn voor bladeren die volledig aangepast zijn aan respectievelijk zonlicht bovenin het gewas en schaduwlicht dieper in het gewas (berekend op basis van data uit Hogewoning et al. 2012 en ongepubliceerde data). Berekeningen van Taylor laten eenzelfde orde van grootte zien voor schaduw-geacclimatiseerd blad belicht met rood/blauw licht (Figuur 23).

Het is interessant om te onderzoeken in hoeverre wisselingen in spectrum zoals die in een belichte teelt voorkomen de fotosynthese en groei beïnvloeden, en hoe verliezen door een onbalans in excitatie van de twee fotosystemen kan worden voorkomen.

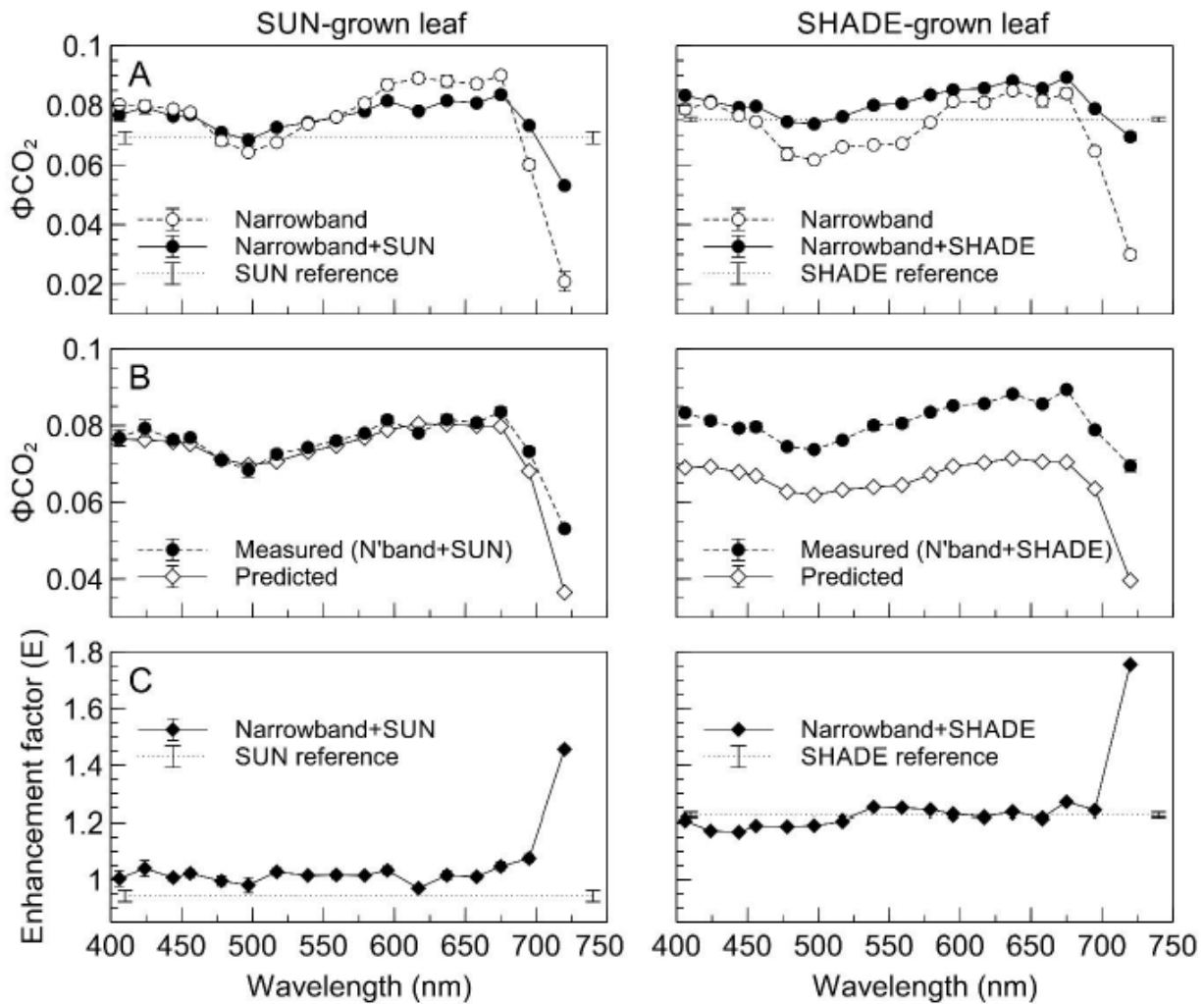


Figure 5: (Row A) Φ_{CO_2} obtained when narrowband irradiances were applied with SUN (left panes) or SHADE (right panes) as background irradiance in a 1:1 ratio on an absorbed light basis (closed circles). Wavelength dependence data from Fig. 3 are shown for comparison (open circles, dashed lines). Dotted lines represent mean Φ_{CO_2} when the background irradiance (SUN or SHADE) was applied alone. Row B: Predicted Φ_{CO_2} for each narrowband irradiance with SUN or SHADE as background irradiance, assuming no enhancement (open circles). Estimations were made according to the method of McCree (1972b) by summing the product of interpolated narrowband Φ_{CO_2} data and the relative spectral distribution of each spectrum. Measured values from Row A are shown again for comparison (closed circles, dashed lines). Row C: Enhancement factor (E) calculated as the ratio of measured:predicted Φ_{CO_2} using data shown in Row B. Error bars are $\pm$ SE of the mean and are shown where the bars are larger than the data points ($n=3$).

Figuur 23 Kwantumopbrengst en enhancement-effect gemeten en berekend bij een achtergrond van zonlicht (links) en schaduwlicht (rechts). De verhouding tussen achtergrondlicht en het smalbandige licht was 1:1. De gestippelde lijnen geven de kwantumopbrengst bij respectievelijk zon- of schaduwlicht. Bron: Taylor (2022).

5.1.5 Conclusies PS1/PS2-balans

- Het fotosynthese-systeem is spectrumgevoelig. Veranderingen van lichtspectrum kunnen een tijdelijk verlaagde efficiëntie van de fotosynthese veroorzaken. De plant heeft twee manieren om dit verlies ongedaan te maken: state transitions en PSI/PSII-balans. Echter, als de plant continu wordt blootgesteld aan wisselende spectra blijft deze energie steken in het aanpassen, Dit kan leiden tot permanent verminderde fotosynthese-efficiëntie op de lange termijn, en daarmee tot groei-reductie.
- De grootste effecten zijn te verwachten bij bladeren die al aangepast zijn aan het schaduw spectrum (verrijkt aan verrood licht). Bij zon-aangepaste bladeren lijkt het effect kleiner te zijn.

Gerichte proeven naar dit fenomeen moeten antwoord geven of de verliezen in fotosynthese-efficiency acceptabel zijn of dat het nuttig is om assimilatielicht met een breder spectrum (inclusief verrood) te geven.

5.2 Effecten op groei en morfologie

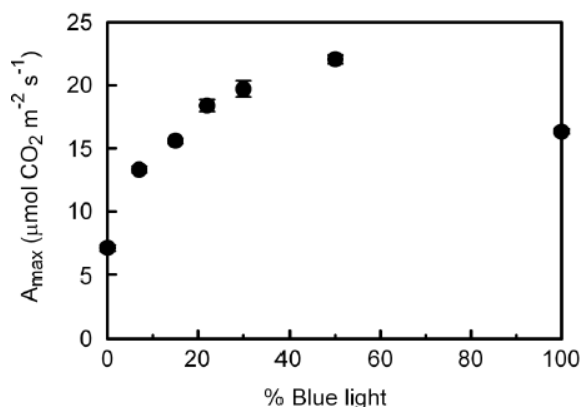
Een plant is in staat zich aan te passen aan veranderingen van lichtspectrum. Daardoor draait fotosynthese prima op puur rood licht mits de huidmondjes voldoende open zijn, ondanks dat de wisseling tussen daglicht en belichting de lichtbenuttingsefficiëntie wel kunnen verlagen (zie 5.1). Belichten met alleen rood licht is dus goed mogelijk, zeker op de korte termijn. Op de langere termijn ontstaan er echter verschillende problemen als een deel van de kleuren wordt weggelaten, onder andere:

- Bloeivertraging bij lange en korte dag planten
- Rood licht syndroom
- Bladkrulling komkommer
- Rozensyndroom

Het ontbreken van verrood kan voor forse bloeivertraging zorgen bij lange- en korte dagplanten (Boonman *et al.*, 2022; Hogewoning *et al.*, 2014; van den Boogaart *et al.*, 2022). Dit heeft te maken met het stuurlichtaspect van assimilatielicht en wordt in dit rapport niet besproken. De andere zaken worden in onderstaande paragrafen besproken.

5.2.1 Rood licht syndroom en percentage blauw licht

Rood LED-licht is binnen het PAR-gebied energetisch het meest efficiënt te maken uit elektriciteit. Ook is de kwantumopbrengst van de fotosynthese voor rood licht het hoogst (Hogewoning *et al.* 2012). Dit maakt rood assimilatielicht tot een gewenste kleur voor bijbelichting. Echter, de groei en ontwikkeling van planten onder puur rood licht vertoont problemen. Dit wordt aangeduid met het 'red light syndrome' (Hogewoning *et al.*, 2010). Het rood licht syndroom wordt gekenmerkt door de volgende zaken: een verlaagde F_v/F_m (foto-inhibitie), een verlaagde kwantumopbrengst, een zeer lage fotosynthese-capaciteit, disfunctionele huidmondjes en een lage LMA (bladmassa per oppervlak). Dit is een kwalitatieve respons. Verhoging van het percentage blauw licht geeft ook een verzadigingsrespons op de fotosynthese-capaciteit (Hogewoning *et al.*, 2010). Dit is een kwantitatieve respons (Figuur 24). Deze respons hangt samen met een verhoogde chlorofyl-concentratie, stikstof en LMA.

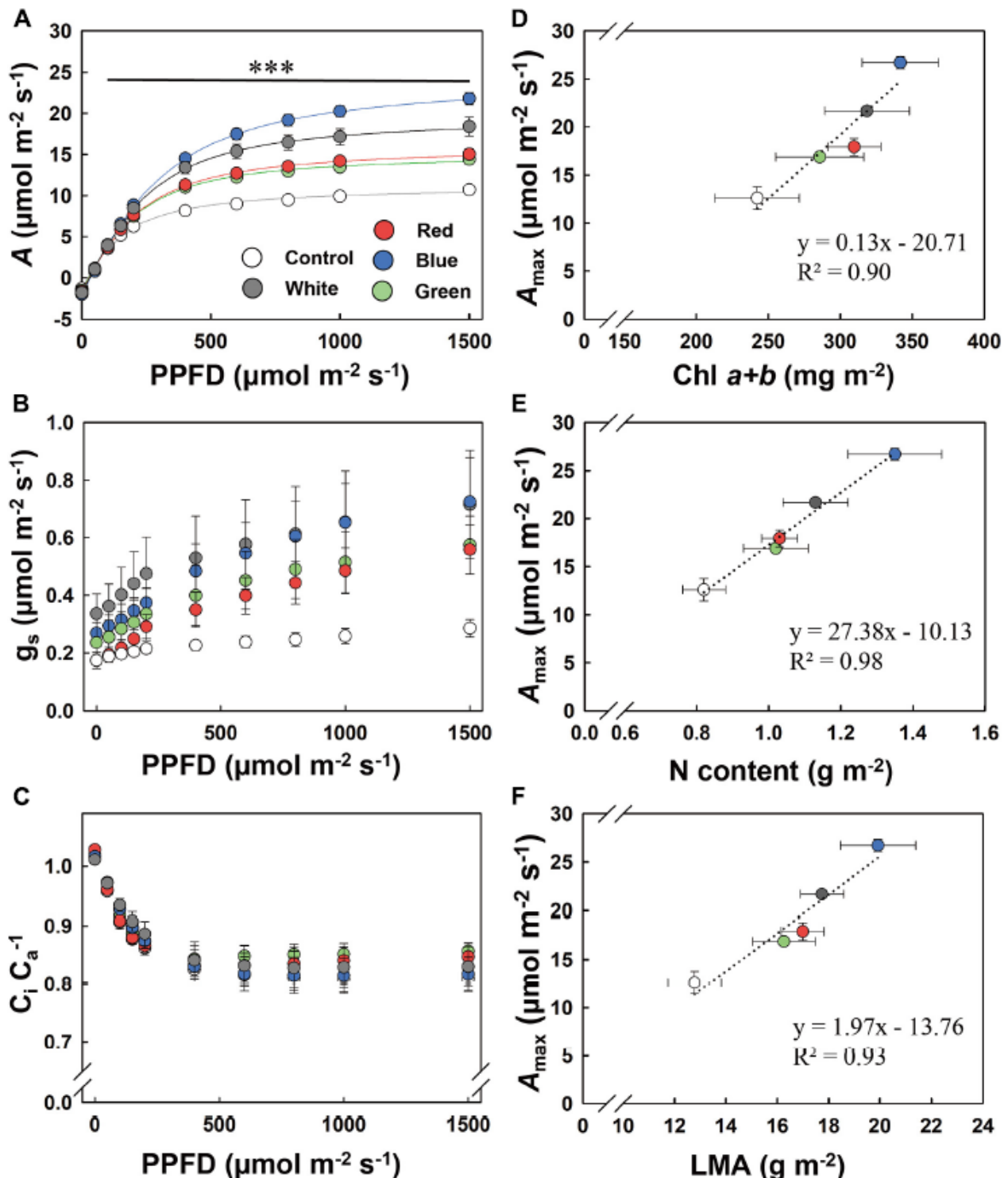


Figuur 24 Effect van percentage blauw licht op de fotosynthese-capaciteit van komkommerbladeren opgegroeid onder 100 μmol LED-licht in verschillende rood/blauw-verhoudingen. Bron: Hogewoning *et al.* (2010).

Het rood licht syndroom is niet alleen maar fotosynthese gerelateerd maar heeft ook een morfologische component. Het rood licht syndroom verdween grotendeels in 4 dagen tijd als er gewisseld werd van puur rood naar rood/blauw licht. Echter de fotosynthese-capaciteit kwam niet meer op het niveau van RB-bladeren. De LMA bleef ook lager, wat suggereert dat de celstructuur een volledige plasticiteit in de weg staat. Een blad dat is ontwikkeld onder rood licht heeft een lagere huidmondjesdichtheid dan een blad ontwikkeld onder rood/blauw licht (Trouwborst *et al.* 2016). Van rood/blauw naar puur rood licht is er na twee dagen een verlaging in fotosynthese-capaciteit waar te nemen, dat wordt later gevolgd door een verlaagde F_v/F_m . Om het rood licht syndroom te voorkomen wordt doorgaans 5-6% blauw toegevoegd aan LED-assimilatielicht. Overigens zijn de effecten van puur rood licht soort-afhankelijk. Zo is komkommer gevoeliger dan tomaat (Liang *et al.*, 2021).

In kassituaties is er altijd daglicht aanwezig, hoewel dat midden in de winter kan dalen tot zo'n 0.5-1.5 mol PAR per m² per dag. Bij de toenemende belichtingsniveaus tot ruim 300 μmol m⁻² s⁻¹ in Nederland is de procentuele bijdrage van daglicht hartje winter nog maar zo'n 5% (1 mol PAR daglicht en 19 mol PAR assimilatielicht). Kaiser *et al.* (2019) hebben het effect van verschillende percentages blauw licht in bijbelichting onderzocht in een kassituatie voor het gewas tomaat. In een relatief kort experiment van 111 dagen en een ruime 40% bijbelichting ten opzichte van de totale lichtsom concludeerden ze dat 0% en 24% blauw suboptimaal waren. Planten in de behandeling met 0% blauw hadden een lagere fotosynthetische lichtbenuttingsefficiëntie (Engels: light use efficiency, LUE in gram assimilaten per mol PAR) en bij 24% blauw had het gewas een lagere lichtinterceptie ten opzichte van 6 en 12% blauw licht. Vanwege de relatief grote hoeveelheid natuurlijk licht had de 0% blauw licht behandeling alsnog 8% blauw licht, afkomstig uit natuurlijk daglicht. Dit verklaart mogelijk waarom het rood licht syndroom niet voorkwam. In zo'n geval zal uiteindelijk de productie per kWh de doorslag geven in de keuze voor het spectrum. Dit biedt kansen om bij tomaat delen van de dag de energetisch minder efficiënte golflengtes niet te gebruiken. Daarnaast vonden Lanoue *et al.* (2021) dat met rood licht wel langer dan 17 uur kon worden doorbelicht bij tomaat zonder productieverlies, terwijl dit met een gemengd spectrum van rood, groen en blauw juist productieverlies gaf. Overigens is zolang er medewerkers in de kas rondlopen een laag percentage groen licht, hetzij uit daglicht of uit lamplicht, wel gewenst.

Het percentage blauw licht heeft zoals eerder gezegd een sterk effect op fotosynthesecapaciteit (Hogewoning *et al.*, 2010). Dit kan ook invloed hebben op hoe een plant met een verandering in licht om kan gaan. Met een hoger percentage blauw licht kan een plant 'voorbereid' worden op toekomstige hogere lichtintensiteiten zoals bijvoorbeeld bij de overgang van de winter naar de lente. Dit wordt getoond door Kang *et al.* (2021) met komkommer. Zij laten zien dat na een opkweek met een lage DLI van rond de 7 mol PAR, waarvan ruim 4 mol assimilatielicht van verschillende kleuren per behandeling, de behandeling met blauw licht de hoogste fotosynthese-capaciteit heeft. Dit hangt samen met chlorofylgehalte, LMA en stikstofgehalte (Figuur 25). Deze blauw licht behandeling kan veel beter met wisselende lichtniveaus van 50 naar 1000 μmol m⁻² s⁻¹ omgaan dan de andere kleuren. Gezien de ontwikkelingssnelheid van komkommer, 6-8 nieuwe bladeren per week, zal dit echter in de praktijk wel maar vrij kort een voordeel opleveren omdat nieuwe bladeren zich aanpassen aan de nieuwe omstandigheden.



Figuur 25 Effect op komkommer van lichtkleur van het assimilatielicht (ruim 4 mol PAR en een daglichtachtergrond van 2-3 mol PAR) op de lichtrespons van de fotosynthese (A); huidmondjesopening (B); interne CO₂-concentratie (C). De relatie tussen fotosynthese-capaciteit en chlorofylgehalte, stikstofgehalte en LMA is lineair (D, E en F). Bron: Kang et al. (2021).

5.2.2 Conclusies vermijden rood licht syndroom en percentage blauw licht

- Bij een daglichtachtergrond lijkt het rood licht syndroom veel minder een rol te spelen. De precieze grens is nog niet duidelijk. Mogelijk wordt de gevarenszone bereikt als er gemiddeld over de hele dag minder dan 5-6% blauw licht aanwezig is (mogelijk bij minder dan 4 mol daglicht), maar dit vraagt nog nader onderzoek.
- Een verlaging van het percentage blauw geeft ook een lagere fotosynthese-capaciteit en aanverwante zaken zoals stikstofgehalte, chlorofyl en LMA. Deze bladeren kunnen minder efficiënt met vrij plotseling toenemende lichtintensiteiten omgaan.

5.3 Bladkrulling komkommer



Figuur 26 Effect van LED rood/blauw en LED rood/blauw/verrood op de bladstand bij komkommer. Bron: Hogewoning *et al.* (2010).

Onder rood/blauw LED assimilatielicht kan er bij komkommer extreme bladkrulling ontstaan waardoor de lichtonderschepping van het gewas significant daalt (Trouwborst *et al.* 2010). Om dit op te lossen is verrood nodig (Hogewoning *et al.* 2012; Figuur 26). De bladkrulling lijkt te worden veroorzaakt doordat de celstrekking niet gelijkmatig plaats vindt: meer strekking aan de bovenkant ten opzichte van de onderkant van het blad. Celstrekking wordt voor een groot deel gereguleerd door fytochroom B en fototropinen.

Fytochroom B wordt aangestuurd door de momentane verhouding van rood/verrood licht en fototropine door blauw licht. Proefondervindelijk is aangetoond dat 10% verrood ten opzichte van PAR voldoende is om bladkrulling te voorkomen (Dieleman *et al.*, 2022). In de winter van '23/'24 bleek in een kasproef met LED-belichting waar standaard met 10% verrood werd belicht dat tijdelijk met 5% verrood belichten te weinig is om bladkrulling te voorkomen (Huijs *et al.*, 2024). In zonlicht zit rond de 30% verrood tussen de 700-800nm, dus de aanwezigheid van verrood is vooral tijdens de daglichtloze uren van belang. Aangezien verrood relatief slecht wordt geabsorbeerd en (daardoor) slechter benut wordt voor de fotosynthese dan PAR-licht, is het zaak om zoveel mogelijk te bezuinigen op de inzet van verrood. Omdat verrood LED-licht op dit moment (nog) energetisch minder efficiënt te maken is uit elektriciteit dan rood LED-licht heeft een bezuiniging op verrood ook een stijging van de lampefficiëntie tot gevolg.

In het komkommeronderzoek in een kas bij Botany (Huijs *et al.*, 2023) kon tot en met week 44, 2022 het verrood uitblijven zonder dat dit visueel problemen met bladkrulling gaf. De bijdrage van het assimilatielicht ten opzichte van de totale dagsom PAR was toen ongeveer 50%. Met behulp van een fytochroomstatus (PSS)-model (Sager *et al.*, 1988) werd berekend bij welke grens het verrood overdag uit kon gaan om minimaal dezelfde fytochroomstatus aan te houden tijdens de daglichtloze uren (Tabel 5). Dit bleek bij rond de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR instraling van natuurlijk daglicht te zijn. Daarom zal bij meer dan $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR afkomstig van daglicht het verrood uit lamplicht afgeschakeld kunnen worden. Het afschakelen van verrood heeft in het seizoen '22/'23 3% elektriciteit bespaard met de verwachting dat dit mogelijk kan verdubbelen als wit ook kan worden uitgeschakeld. In de winter van '23/'24 is zo'n 5% elektriciteit bespaard door de combinatie van uitschakelen verrood, wit en gedimd belichten (Huijs *et al.*, 2024).

Tabel 5 *Effect van verrood (FR) inschakeling op de berekende fytochroomstatus (PSS) en op de intensiteit van verrood in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PFD onder verschillende intensiteiten zonlicht (0, 50, 100, 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR). Er is gerekend met 180 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR en 18 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PFD verrood (LED R76% G9% B6% FR9%) aan lamplicht.*

	PSS		FR $\mu\text{mol PFD}$	
	FR aan	FR uit	FR aan	FR uit
Daglichtloos	0.858	0.883	18	1
Daglicht 100 μmol^*	0.713	0.713	35.2	35.2
Gemengd spectrum met 50 μmol zonlicht	0.842	0.863	35.5	18.6
Gemengd spectrum met 100 μmol zonlicht	0.829	0.847	53.1	36.2
Gemengd spectrum met 200 μmol zonlicht	0.809	0.824	88.4	71.5

* NB Bij 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR van zonlicht is er eenzelfde hoeveelheid verrood in de kas als van het lamplicht en wordt er min of meer eenzelfde fytochroomstatus bereikt. Daarom zal er bij meer dan 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR van zonlicht het verrood afgeschakeld kunnen worden. In het daglicht is het verrood als 700-800 nm gerekend terwijl 750-800 nm minder effectief door een blad worden geabsorbeerd. Deze tabel geeft dus een denkrichting aan maar zal per gewas moeten worden getest. Bron: Huijs *et al.* (2023).

5.3.1 Conclusie komkommer

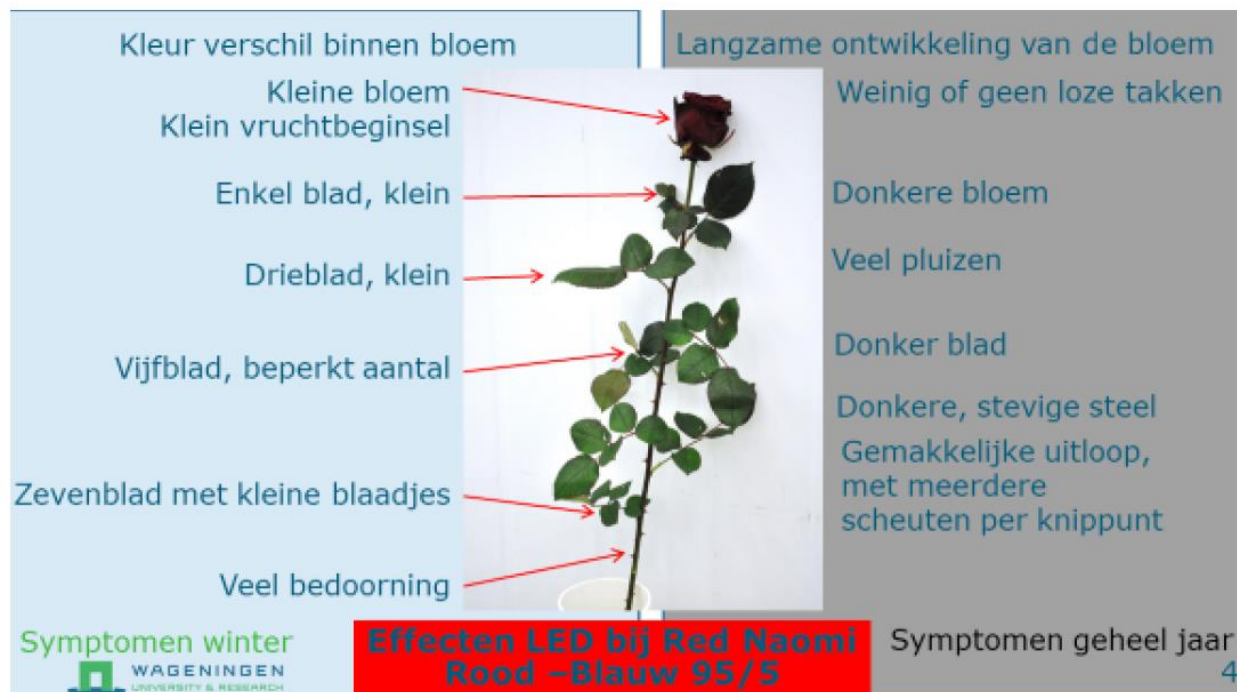
Om bladkrulling bij komkommer te vermijden is verrood dus essentieel. Bij een bepaalde lichtdrempel van het daglicht kan verrood tijdens de dag worden afgeschakeld. Bij voldoende bijdrage van daglicht aan de totale lichtsom kan ook in de belichte nacht het verrood worden uitgeschakeld. Hiermee kan elektriciteit worden bespaard in de orde van 3-5%.

5.4 Rozensyndroom

Waar bladkrulling bij komkommer een negatief effect kan hebben op de productie, gaat het bij het rozensyndroom meer om een kwaliteitskenmerk van het product. Tussen 2013-2021 heeft het project “Perfecte Roos” gelopen (de Gelder *et al.*, 2022). Eerst is LED-belichting met een rood/blauw spectrum gebruikt. Dit leverde een zeer ongewenste morfologie op, die benoemd werd als rozensyndroom. Dit kenmerkte zich door forse bedoorning, het snel opvolgen in de wisseling van 7- naar 5- naar 3-blad, kleinere bladeren, een kleinere knop en te veel scheutuitloop (Figuur 27). Een aangepast spectrum met groen en verrood gaf verbetering. Dit wordt ook wel het ‘rozenspectrum’ genoemd. Verrood blijkt essentieel te zijn in het voorkomen van de (meeste) symptomen (Boonman & Hogewoning, 2024). Ook bij chrysant is hier onderzoek aan gedaan, en is aangetoond dat een spectrum waarbij overdag met alleen rood licht belicht wordt goede resultaten oplevert (van Genuchten, 2024). Net als voor de bladkrulling bij komkommer zal hier gelden dat er bespaard kan worden door de energetisch minder efficiënte kleuren van het belichtingsspectrum uit te schakelen of minder in te zetten (minder verrood, groen en blauw) als er voldoende intensiteit zonlicht de kas in komt. Dit is vooral aan de randen van het belichtingsseizoen. Mogelijk wordt op die momenten ook het aandeel verrood in de daglichtloze uren minder relevant en kan het eventueel uit als de daglichtsom PAR ten opzichte van de totale som voldoende hoog is. De grenzen waarbij dit mogelijk is, zijn nog onbekend.

5.4.1 Conclusie rozensyndroom

Verrood is dus essentieel om het rozensyndroom te vermijden. Bij voldoende daglicht ligt er een kans om te besparen op verrood.



Figuur 27 Rozensyndroom onder rood/blauw LED-licht. Bron: de Gelder et al. (2022).

6 Kennisinventarisatie praktijk

Als onderdeel van de kennisinventarisatie zijn de ervaringen van de praktijk waardevol. Ondanks dat de toepassing van full-LED in de praktijk vrij recent is, kunnen de eerste ervaringen al beschreven worden. Deze kennis, naast de toekomstvisie en wensen van telers en andere ketenpartners, is van grote waarde in de opzet van experimenten. Voor de kennisinventarisatie uit de praktijk zijn meer dan twintig personen geïnterviewd; waaronder telers, adviseurs, onderzoekers, leveranciers, veredelaars en klimaatsoftware ontwikkelaars. In de interviews werd gefocust op besparing van elektra met LED en daarbij horende vragen, wensen, en kennishiaten.

Uit de interviews bleek dat de ontwikkelingen in belichting en de kennisvragen die leven, waaronder over lichtintensiteit, spectrum en belichtingsstrategie, sterk afhankelijk zijn van het teelt doel, het gewas, en soms zelfs het ras. Toch zijn een aantal zaken te zien als algemeen, en kwamen deze zaken terug in meerdere interviews:

- De geïnstalleerde capaciteit van de belichting is vaak gebaseerd op het elektrisch vermogen dat maximaal geïnstalleerd kan worden en nog medegefinancierd kan worden met subsidie. Deze lichtintensiteiten zijn vaak (veel) hoger dan de lichtintensiteit die werd behaald met Son-T of een combinatie van Son-T en LED. Dat komt door de hogere efficiëntie van de LEDs, die de afgelopen jaren sterk is toegenomen.
- Het dimmen van de lampen is vrijwel standaard in alle nieuwe armaturen.
- Rood is de basiskleur in vrijwel alle spectra dankzij de efficiënte benutting van rood licht voor de fotosynthese en de hoge efficiëntie (in $\mu\text{mol J}^{-1}$) en is goed voor 88-90% van de totale Photosynthetically Active Radiation (PAR) van de lampen. Een klein deel blauw ($\sim 5\%$ van PAR) is nodig voor de opening van de stomata en bladstrekking, en een klein deel groen (5-7% van PAR) is toegevoegd zodat mensen het gewas goed kunnen beoordelen, kunnen scouten en om te voldoen aan de subsidievoorwaarden. Het toevoegen en gebruiken van verrood (FR) wordt gedaan om plantfysiologische afwijkingen te voorkomen, zoals lichtvermijdend blad in de komkommer, of om gewenste plantprocessen te kunnen sturen (strekking in chrysant en lisianthus, voorkomen van bloeivertraging in lelie). Sommige van deze processen kunnen vaak worden beïnvloed met een einde-dag behandeling van FR waardoor deze toepassing vaak apart schakelbaar is en zich beperkt tot maximaal 10% van de totale PAR-intensiteit ($10\text{-}30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

6.1 Besparen met lichtintegratie op korte termijn

De intensiteit van de LED-belichting kan traploos worden gedimd. Dit kan bijvoorbeeld worden gedaan wanneer er veel zonlicht is. Dan wordt het LED-licht minder efficiënt gebruikt door de afnemende fotosynthese-efficiëntie, maar ook indirect als gevolg van de warmte van de lampen, wat kan leiden tot een warmteoverschot waardoor warmte en CO_2 moeten worden afgelucht. Het terugdimmen van de belichting in de praktijk wordt vaak bepaald door economische prikkels. Het gebruik van elektra voor belichting wordt zo veel mogelijk beperkt als de stroom duur is (bij gebruik van een WKK wordt stroom teruggeleverd aan het net), en op momenten dat de stroom goedkoop is (of zelfs een negatieve prijs heeft) wordt gekozen om meer te belichten. Dimbare LED-lampen lenen zich uitstekend om dit soort variaties op te vangen. In het geval van 'dure' momenten wordt de belichting teruggedimd om de afname van elektra van het net te beperken, of om meer zelf opgewekte stroom terug te kunnen leveren aan het net. Tijdens 'goedkope' momenten worden de lampen volledig aangezet.

De strategie van het dimmen op elektraprijs is sterk afhankelijk van de tijd van het jaar, bedrijfsvoering en teeltstrategie. Vaak vallen deze perioden vroeg in de ochtend en in de namiddag (omdat de elektraprijs dan vaak hoger is), en wordt er gedimd gedurende een periode van een kwartier tot drie uur. De minimale intensiteit die daarbij wordt aangehouden, is vaak tussen de 50 en 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\sim 15\text{-}30\%$ van het geïnstalleerd vermogen. Er wordt meer gedimd in de 'schoudermaanden' (oktober, november, februari en maart) dan in de winterperiode (december, januari).

Bij het dimmen van de lampen neemt de kasluchttemperatuur af, wat wordt opgevangen met meer buisgebruik. Dit heeft ook effect op het verticale temperatuur- en vochtprofiel van de kas, en daarmee op de verdamping en ontwikkeling van de planten. Bij dynamisch belichten kan dus ook het totale gasgebruik hoger liggen dan bij een vaste belichtingsstrategie. Een terugkomende opmerking uit de interviews is dat er veel vragen zijn omtrent de klimaatstrategie bij telen met full-LED, en dat het dimmen (en het omgaan met de lagere intensiteit) deze strategie ingewikkelder maakt dan dat die al was.

6.1.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op korte termijn

De meeste bedrijven met dimbare LED-belichting dimmen hun belichting terug op basis van elektraprijs. Er is een kennisbehoefte naar hoe laag de belichtingsintensiteit mag gaan, en hoe daarbij de klimaatstrategie aangepast moet worden om onnodig extra energiegebruik en problemen met plantontwikkeling en vruchtkwaliteit te voorkomen. Aan de andere kant wordt de vraag gesteld bij welke lichtintensiteit het geen zin heeft (of schadelijk is) om de planten te blijven belichten.

6.2 Besparing met lichtintegratie op middellange termijn

In de praktijk wordt voor een teelt een strategie gemaakt met een gewenste gemiddelde lichtsom per dag die passend is bij het teeltplan (stengeldichtheid, aantal vruchten per stengel, temperatuur). Idealiter wordt hiervoor molen PAR m^{-2} gebruikt, maar sommige telers werken met Joules cm^{-2} , wat een eenheid is die gebruikelijk is voor de instraling aan daglicht. Telers met belichting die daarmee rekenen, berekenen deze straling op basis van de daglichtinstraling plus een omrekening van PAR uit de belichting naar Joules. Het is belangrijk om te realiseren dat de omrekening van PAR naar Joules afhankelijk is van het spectrum van het licht, en dus afhankelijk is voor de lichtbron. Het mag duidelijk zijn, zeker bij het toepassen van dimbare belichting, dat het meten van PAR op het gewasniveau het meeste inzicht geeft in de lichtsom die de plant daadwerkelijk ontvangt. Waarbij opgemerkt dat een betrouwbare PAR-meting die representatief is voor de gehele teeltoppervlakte wel aandacht vergt, zeker in een kas met een relatief korte afstand tussen het gewas en de belichtings-armaturen. De gemiddelde gewenste lichtsom is gebaseerd op de gewasvraag en is veelal gebaseerd op eerdere ervaringen en teeltmodellen. Afwijkingen van de gemiddelde gewenste lichtsom gebeuren bij bijvoorbeeld donkerder of lichter weer dan vooraf gepland. In het geval van komkommer en tomaat wordt deze afwijking beperkt gehouden tot kleine veranderingen (2 tot 3 mol meer of minder per m^2 per dag), en wordt in de gaten gehouden of de lichtsom per week wel behaald wordt. Bij grotere afwijkingen ($>5 \text{ mol m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$) wordt vermoed dat dit sneller (binnen 3-5 dagen) gecompenseerd moet worden, al zijn hier op moment van schrijven geen praktijkervaringen mee. Er wordt veel risico gezien bij grotere wisselingen op bijvoorbeeld bloei, vruchtzetting en vruchtabortie, en er mogen geen concessies worden gedaan aan de plantontwikkeling, productie en kwaliteit vanwege de afspraken en relatie met de afnemer van de producten.

6.2.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op middellange termijn

Er wordt in de praktijk van uit gegaan dat de plant fluctuaties in dagelijkse lichtsom binnen een periode van 5 dagen kan verwerken. Er is weinig wetenschappelijk bewijs voor dit uitgangspunt en wellicht liggen er kansen om te kunnen besparen door een langere periode van lichtintegratie toe te passen. Op dit moment is niet bekend waar de bandbreedtes (hoe laag/hoog de dagelijkse lichtsom mag zijn) liggen. Hoewel hier veel potentie tot besparing is, zijn telers hier ook het meest terughoudend, omdat er een teeltplan is opgesteld met een gemiddelde lichtsom. De benodigde lichtsom (de berekende productie) is dus afhankelijk van het teeltplan en de afspraken tussen een teler en de handel.

Daarnaast wordt ook opgemerkt dat er nog weinig bekend is over de plantontwikkeling, productie en kwaliteit bij het toepassen van lichtintegratie, en dat het bij de huidige klimaatcomputers niet mogelijk is om op een weksom licht te sturen. Afwijkingen van een standaard teeltstrategie vereisen dan extra arbeid, omdat naast licht ook de temperatuur, irrigatie, CO_2 -dosering, schermen, etc. afgestemd dienen te worden. Dit biedt wel kansen voor de toekomst waarin met slimme algoritmen een kas autonoom gestuurd kan worden. Op het gebied van plantontwikkeling wordt met name gesproken over het risico op de stapeling (ongelijke of langzame afrijping) van vruchten en onregelmatigheid van bloei en zetting.

Een voorbeeld is een trostomaat, waar zes vruchten per tros worden aangehouden en de bloei en zetting van de eerste twee bloemen sneller gaat dan de laatste twee. Dat resulteert in ongelijkmatigere trossen en daardoor een mindere kwaliteit. Voor siergewassen is de bloeisnelheid en houdbaarheid van het product cruciaal. De lichtintegratie mag hier geen negatieve invloed op hebben.

6.3 Besparing met lichtintegratie op lange termijn

Bij vruchtgroenten met een ongedetermineerde groei moet wekelijks een voorspelbare hoeveelheid goed product geoogst kunnen worden en wordt gestuurd naar een lichtsom per m^2 per week. Lichtintegratie over een langere termijn wordt niet toegepast. Bij gewassen met een gedetermineerde groei, zoals sla, chrysant en lisianthus, wordt de hele plant in één keer geoogst en geldt dat de eindkwaliteit telt. Bij dit soort gewassen liggen er wellicht wel kansen voor lichtintegratie over een langere periode.

In het geval van snijbloemen als chrysant, die ook 's winters worden geplant, zijn meer ervaringen met lichtintegratie op langere termijn. Daar wordt rekening gehouden met de plantdatum, waarbij in bijv. januari later in de teelt het toenemende buitenlicht wordt benut. Hier wordt mee rekening gehouden in het plantschema door met een hogere plantdichtheid te anticiperen op de te verwachten hoeveelheid licht.

6.3.1 Conclusie en kennishiaten bij lichtintegratie op middellange termijn

Lichtintegratie op lange termijn wordt in vruchtgroentegewassen niet toegepast omdat daar wordt gestuurd op een minimale lichtsom per m^2 per week die nodig is voor een constant verloop van de ontwikkeling en productie. Bij snijbloemgewassen wordt het wel toegepast en wordt rekening gehouden met het toenemende licht in het voorjaar om een lager lichtniveau in de winter te compenseren.

6.4 Algemene conclusie stand van zaken in de praktijk

Er wordt erkend dat er bij alle vormen van lichtintegratie kansen zijn om belichting efficiënter in te zetten. De ervaringen zijn echter nog beperkt en door de risico's zijn er nog veel vragen over hoe lichtintegratie toegepast moet worden, met name over de optimale bandbreedten van lichtintegratie. Dit gaat over de korte termijn (in lichtintensiteit in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en langere termijn (DLI in $\text{mol m}^{-2} \text{dag}^{-1}$).

Het is belangrijk te beseffen dat de risico's van lichtintegratie niet altijd verbonden zijn aan alleen de fluctuaties in het (LED-)licht, maar ook de daaruit voortvloeiende fluctuaties in assimilatie. Direct en indirect is de belichtingsstrategie namelijk verbonden aan andere klimaatfactoren zoals temperatuur, CO_2 en vochtigheid, die weer een invloed hebben op de regelingen van bijvoorbeeld het verwarmen, koelen en schermen van de kas. Deze factoren hebben ook een bepalende invloed op de ontwikkeling en groei van het gewas. Om licht optimaal in te zetten moet er een totale integratie zijn van de verschillende technieken en strategieën.

7 Conclusies, hiaten, onderzoeksvragen

Het doel van het Masterplan Licht is het verlagen van het energiegebruik op glastuinbouwbedrijven door een intelligente aansturing van de assimilatiebelichting. Er wordt onderzocht hoe en in welke mate er anders, minder en slimmer belicht kan worden. Dit project streeft naar een verlaging van het elektriciteitsgebruik voor belichting met 65% ten opzichte van SON-T. Een eerste stap om dit te realiseren is door gebruik te maken van nieuwe belichtingstechnologieën waarbij LED-belichting de SON-T lampen vervangt, wat leidt tot een energiebesparing van ca. 50%. De tweede, meer uitdagende stap, is het gebruik maken van fysiologische kennis over hoe en wanneer een gewas het LED-licht het meest effectief kan benutten om met minder elektriciteit eenzelfde productie te halen.

De doelstelling van deze literatuurstudie was driedelig:

- Inventarisatie van reeds bestaande kennis rondom licht, fluctuerende lichtomstandigheden, lichtintegratie en de plantprocessen die hierdoor worden beïnvloed (hoofdstuk 2-5).
- Definieren van kennishiaten met betrekking tot dynamisch belichten – uit literatuur en praktijk (hoofdstuk 7.1).
- Verkenning van kansrijke energiebesparende belichtingsstrategieën die in proeven en/of direct in de praktijk kunnen worden toegepast (hoofdstuk 7.2).

In dit hoofdstuk worden de conclusies uit de literatuurstudie en de geconstateerde hiaten in kennis over het toepassen van fluctuerende lichtomstandigheden samengevat, en onderzoeksvragen geformuleerd.

Vervolgens worden voor verschillende besparende strategieën mogelijke effecten op het gewas besproken, uitgesplitst in korte- en langetermijneffecten.

7.1 Conclusies en hiaten

De mogelijkheden en beperkingen van een energiezuinige belichtingsstrategie worden vooral bepaald door fysiologische gewaseigenschappen zoals fotosynthese, source-sink balans en buffercapaciteit, en morfologische eigenschappen van het gewas, zoals bladgrootte, strekking en lichtonderschepping. Deze overwegingen bepalen mede de "integratieperiode", dus de duur van lichtwisselingen waar het gewas mee om kan gaan.

7.1.1 Effect van lichtintegratie binnen een dag

Variërende lichtintensiteiten bij een gelijke DLI kunnen op meerdere manieren voor een lagere productie zorgen:

- De inductie van de fotosynthese heeft tijd nodig na een toename in lichtintensiteit. Dus door wisselende intensiteiten vindt er altijd enig verlies aan fotosynthese plaats, dat mogelijk leidt tot productieverlies.
- Hogere lichtniveaus zijn minder efficiënt dan lagere lichtniveaus vanwege de non-lineaire respons van de fotosynthese op licht.
- Als lichtwisselingen naar volledige donker gaan, zijn er aanzienlijke effecten op bladgrootte, lichtabsorptie en fotosynthese en is er kans op ontregeling van de interne klok.

De grootte van het verschil in intensiteit van licht (amplitude) lijkt bepalender voor het effect op planten dan de snelheid waarmee tussen lichtintensiteiten wordt gewisseld (frequentie). Het blijkt dat wanneer deze lichtwisselingen plaatsvinden bij intensiteiten waarbij de fotosynthese nog niet verzadigd is (lichtintensiteiten waarbij 1% meer licht resulteert in 1% meer fotosynthese), er geen afname van de totale fotosynthesesnelheid is. Dat is gunstig, want het gewas wordt niet of zelden blootgesteld aan verzadigende lichtintensiteiten gedurende het belichtingsseizoen.

Wanneer fluctuaties in licht plaatsvinden waarbij lampen helemaal worden uitgeschakeld – waarbij het volledig donker wordt – kan de impact op fotosynthese en plantgroei aanzienlijk zijn als deze wisselingen vaak plaatsvinden.

Een lagere fotosynthese en minder chlorofyl in het blad kan leiden tot planten met een lagere biomassa. Opvallend is echter dat, zelfs wanneer licht wordt gewisseld per minuut, met een minimale lichtintensiteit in plaats van geen licht, er voor jonge tomatenplanten geen effect is op biomassa. Hoewel fluctuaties met een frequentie van een minuut niet waarschijnlijk zijn in de praktijk, geeft dit aan dat het gewas een grote integratiecapaciteit heeft voor lichtwisselingen. Dit biedt potentie als basis voor een strategie voor het uitschakelen of dimmen van lampen op momenten dat de stroomprijzen hoog zijn. Bij het toepassen van dynamische belichting is het belangrijk om te onderzoeken wat de grenzen zijn waarbinnen minimaal of juist maximaal belicht kan worden om schade te voorkomen. Zo lijkt op basis van verkennende studies de ondergrens in ieder geval hoger te liggen voor sla ($80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) dan voor jonge tomatenplanten ($25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), maar over bovengrenzen is weinig bekend. De grens hiervan zal eerder bepaald worden door de belichtingsinstallatie dan door fysiologische grenzen aangezien belichtingsinstallaties aanzienlijk lagere intensiteiten geven in vergelijking met het zonlicht in voorjaar, zomer en najaar. Wanneer in etmaal een extra donkerperiode plaatsvindt, naast de al aanwezige nachtperiode, heeft dit geen effect op groei en productie (Dieleman, Paul, *et al.*, 2024). Dat is veelbelovend, maar het is niet volledig duidelijk wat het onderliggende mechanisme is, en of het moment waarop de donkerperiode plaatsvindt, een bepalende factor is. Ook is onduidelijk wat de impact is van zulke wisselingen wanneer er wel, of juist niet, rekening gehouden wordt met de circadianse klok.

7.1.2 Effect van lichtintegratie over meerdere dagen

Lichtintegratie over meerdere dagen houdt in dat er niet binnen de dag zelf wordt gestuurd op een zekere DLI, maar op een DLI gemiddeld over meerdere dagen. Een (periode van) donkerdere of lichtere dagen wordt dan later gecompenseerd met respectievelijk meer of minder licht. Deze compensatie kan op verschillende manieren plaatsvinden: via lichtintensiteiten, via de daglengte, of een combinatie van beiden. Als er gewerkt wordt via aanpassingen in lichtintensiteit gelden dezelfde punten zoals besproken in 7.1.1. Als er gewerkt wordt met aanpassingen van de lichtperiode, kan de lichtperiode de ene dag langer duren, en een andere dag korter. Een langere donkerperiode kan op twee manieren worden bereikt:

1. De 'nacht' eerder laten beginnen (lampen eerder uit). Het valt te bezien of deze vorm niet hoort onder lichtintegratie binnen een dag. Echter, het uitgangspunt hier is sturen op een gemiddelde DLI over een langere periode, en daarom hier relevant. Hoewel er bij een verkorte daglengte overdag minder zetmeel wordt opgebouwd, gaat de afbraaksnelheid gedurende de donkerperiode ook naar beneden, zodat het zetmeel alsnog pas aan het einde van de nacht op is en er geen tekort is. Zolang de dagperiode (het moment waarop belichting wordt ingeschakeld) hetzelfde blijft en er dus aan het circadiaanse ritme vastgehouden wordt, wordt op grond van de literatuur geen impact op groei verwacht.
2. De 'nacht' langer laten duren (lampen later aan op de volgende dag). Wanneer de nacht onverwacht langer duurt dan de plant op heeft geanticipeerd, kan er 'sugar starvation optreden'. Dat is een tekort aan suikers aan het einde van de nacht en geeft een signaal af voor het inschakelen van bepaalde genen. Dit signaal remt nachtelijke zetmeelafbraak en zorgt in interactie met een andere signaalstof voor groei-reductie en vertraagde ontwikkeling (o.a. bloeivertraging; (Wingler & Henriques, 2022)). Sugar starvation kan dus voor groeivertraging zorgen, niet alleen gedurende de verlengde nacht wanneer de zetmeelvoorraad op is, maar ook gedurende enkele uren in de lichtperiode. Een (tijdelijk) suikertekort zorgt echter niet alleen voor vertraging van groei, maar kan ook er toe leiden dat bloei-inductie misgaat (aardbei), of dat abortie (paprika) of slechte zetting (tomaat) plaatsvindt. Dit kan uiteindelijk grote gevolgen hebben voor de productie.

Het meeste onderzoek naar effecten van een wisselende nachtlengte is in een laboratoriumomgeving aan onderzoeksplant *Arabidopsis* gedaan. Het effect van wisselingen in nachtlengte zal binnen het Masterplan Licht worden onderzocht aan het productiegewas tomaat.

Lichtintegratie over dagen kan periodiek ook leiden tot een situatie waarbij er zetmeel wordt opgeslagen. Een teveel aan zetmeel kan mogelijk leiden tot verlaging van fotosynthesesnelheden, of tot de aanmaak van secundaire metabolieten. Secundaire metabolieten zoals anthocyanen dragen bij aan fotoprotectie. De aanmaak ervan kost relatief veel energie, en is voor de plant daarom ook een goede manier om zijn overschot aan energie/ zetmeel in te zetten. In siergewassen kan een te hoge anthocyaanproductie ook negatieve gevolgen hebben voor de visuele kwaliteit van het product ("roodverkleuring").

Echter, als er dus op korte termijn een (te) lage lichtintensiteit is om te voldoen aan de assimilatenvraag (doordat licht tijdelijk wordt uitgeschakeld of gedimd), kan mogelijk wel geput worden uit een eerder opgebouwde buffer (plant als batterij), zonder dat dit ten koste zal gaan van de groeisnelheid of dat dit abortie tot gevolg heeft. Bij jonge tomatenplanten is al aangetoond dat met lichtintegratie over twintig dagen er geen negatieve gevolgen voor groei zijn (Zepeda Cabrera 2023). Over de effecten bij een vruchtdragend gewas is veel minder bekend. Er valt nog veel winst te behalen in het verkrijgen van inzicht in de relaties tussen de lichtbenuttingsefficiëntie voor fotosynthese, opslag en remobilisatie van assimilaten, en groei en gewasontwikkeling op korte en lange termijn bij een vruchtdragend gewas.

Naast het verlengen van de nacht, zou de nacht ook juist periodiek korter kunnen duren, en kan hier op een later moment voor worden gecompenseerd. Zo zijn energieprijzen gedurende het weekend vaak lager, en is het wellicht voordelig om deze dagen langer of meer te belichten, afgewisseld met kortere dagen of lagere intensiteiten doordeweeks. Dit lijkt potentie te hebben – maar ook hier, mits een 24-uursritme wordt aangehouden, dus wanneer de start van een nieuwe dag 24 uur na aanvang van de vorige dag plaatsvindt. Maar ook hier rijzen dezelfde vragen als eerder; waar liggen de grenzen met betrekking tot het aantal dagen waarbinnen gecompenseerd kan worden, en hoe lang of kort mag een dag duren – zonder dat het schadelijke effect zoals beschreven voor fluctuerende lichtintensiteiten binnen een dag optreedt?

Uit onderzoek zal dus nog moeten blijken wat het effect van wisselingen in lichtintensiteit, in combinatie met wisselingen in daglengte is op lichtbenuttingsefficiëntie en groei. Verder zal duidelijk moeten worden in hoeverre gevarieerd kan worden in fotoperiode zonder dat schade of verstoring van de groei optreedt. Deze kennis is een belangrijke randvoorwaarde om energiezuinige belichtings-strategieën verder te kunnen ontwikkelen.

7.1.3 Effect van lichtintegratie op spectraal niveau

Het fotosynthese-systeem is spectrumgevoelig. Veranderingen van lichtspectrum kunnen een tijdelijk verlaagde efficiëntie van de fotosynthese veroorzaken. De plant heeft twee manieren om dit verlies op te vangen: state transitions (tijdsschaal van minuten tot een uur) en veranderingen in de PSI/PSII-balans (tijdsschaal van uren tot dagen). In de kas wisselt het lichtspectrum in de winter regelmatig. In de belichte nacht wordt er voornamelijk met een hoog aandeel rood LED-licht belicht, terwijl er overdag natuurlijk daglicht aanwezig is, met een hoger aandeel blauw, groen en verrood licht. Daarnaast kunnen wisselingen in spectrum gedurende de dag of over meerdere dagen plaatsvinden, bijvoorbeeld als er momentaan voldoende lichtintensiteit door zonlicht beschikbaar is, of omdat energieprijzen op dat moment hoog zijn. Als dit een onbalans in energieverdeling tussen de fotosystemen oplevert, kunnen op basis van een theoretische benadering de (tijdelijke) verliezen in fotosynthese op bladniveau oplopen tot wel 19% bij rode LED-belichting. Het is nog niet geheel duidelijk of dit effect ook meetbaar is in groei en zal daarom in het kader van Masterplan Licht worden onderzocht.

Rood LED-licht is binnen het PAR-gebied energetisch het meest efficiënt te maken uit elektriciteit. Ook is de kwantumopbrengst van de fotosynthese voor enkel rood licht het hoogst (Hogewoning *et al.* 2012). Dit maakt rood assimilatielicht vanuit energiebesparingsperspectief tot een logische keuze. Er is echter gebleken dat wanneer planten worden blootgesteld aan enkel rood licht, er een negatieve invloed is op ontwikkeling van een gewas; beter bekend als het 'red light syndrome'. Effecten hiervan vinden plaats op alle schaalniveaus, van fotosynthese tot morfologie.

Bij een daglichtachtergrond komen de symptomen niet of veel minder voor, waarschijnlijk doordat er dan (voldoende) blauw licht in het spectrum zit. Wanneer rood assimilatielicht dus wordt aangevuld met blauw (alleen blauwe LED of via witte LED), worden de symptomen van het 'red light syndrome' ook voorkomen. Sterker nog; met een hoger percentage blauw licht lijkt een plant juist 'voorbereid' te worden op toekomstige hogere lichtintensiteiten.

Wanneer er onvoldoende verrood licht beschikbaar is, kunnen er ook andere problemen optreden, zoals het rozensyndroom of bladkrulling bij komkommer. Uit literatuur zijn indicaties voor minimale percentages voor bijvoorbeeld blauw en/of verrood licht te herleiden. Op basis van deze getallen en kennis over de spectrale samenstelling van zonlicht, zou theoretisch berekend kunnen worden wat de samenstelling van assimilatiebelichting zou kunnen zijn, zodat er zuinig belicht wordt maar geen schade ontstaat door ontbreken of tekorten van bepaalde delen van het spectrum. Dit moet uiteraard vervolgens proefondervindelijk gevalideerd worden.

7.1.4 Praktijkinterviews

Vanuit de praktijk (Hoofdstuk 6) zijn tevens de volgende aandachtspunten naar voren gekomen:

- Het traploos dimmen van de belichting is standaard geworden. Hiernaast kan er ook steeds vaker spectraal gedimd worden door bijvoorbeeld tijdelijk verrood of blauw en wit uit te schakelen.
- Er leven nog veel vragen over de bandbreedte van de mogelijkheden van lichtintegratie op de korte termijn (bandbreedte lichtintensiteit in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en op de langere termijn (bandbreedte DLI in $\text{mol PAR m}^{-2} \text{dag}^{-1}$)
 - Korte termijn lichtintegratie: het afnemen van elektriciteit op dure momenten wordt zoveel mogelijk beperkt. De vraag leeft tot hoever en hoe lang de lichtintensiteit tijdens de dure uren kan worden teruggedimd en hoe met het effect op het klimaat kan worden omgegaan.
 - Middellange termijn lichtintegratie: Er wordt van uit gegaan dat de plant fluctuaties in dagelijkse lichtsom binnen een periode van 5 dagen kan verwerken. Op dit moment is echter niet bekend waar de bandbreedtes (hoe laag/hog de dagelijkse lichtsom mag zijn) liggen. Tevens moet het met de klimaatcomputers mogelijk worden om op een weeksom licht te sturen. Afwijkingen van een standaard belichtingsstrategie vereisen nu nog extra arbeid omdat ook de strategie voor sturing van temperatuur, irrigatie, CO₂-dosering, schermen, etc. afgestemd dient te worden op de wijzigingen in belichting.
 - Lange termijn lichtintegratie: Bij chrysant wordt rekening gehouden wordt met de plantdatum in bijvoorbeeld januari waarbij later in de teelt het toenemende buitenlicht wordt benut. Hier wordt geanticipeerd op een verwachte hogere DLI door met een hogere plantdichtheid te starten. Gedetailleerde kennis over de effecten van sterke verschillen in de gemiddelde DLI gedurende verschillende teeltfasen op de gewasrespons ontbreekt nog. Dit wordt onderzocht in Masterplan licht.

7.1.5 Kennishiaten

- Wat zijn de grenzen aan fluctuerende lichtomstandigheden (in het bijzonder minimum en maximum van lichtintensiteit) binnen een dag. Het effect van fluctuerend licht op de fotosynthese kan goed berekend worden, echter kans op schade wordt daarin niet meegenomen.
- Wat is de impact van een onderbroken fotoperiode: belichten gedurende de nacht gevolgd door een donkerperiode voordat de natuurlijke dag begint (licht uit op dure uren in de (vroeg) ochtend)?
- Wat zijn de grenzen voor lichtintegratie in over de dagen heen in periode (dagen) en amplitude (bandbreedte van de DLI) voor bloeiende en vruchtdragende gewassen? Hierbij moet ook de impact op gelijkheid/kwaliteit en uniformiteit van de productie worden meegenomen.
- Heeft variëren van de (lengte) van de nachtperiode nog een invloed op de plantproductie?
- Wat is de impact van het moment van 'verlengen van de nacht' (lampen eerder uit versus lampen later aan)?
- Is de lichtbehoefte van de plant afhankelijk van de teeltfase en is hiermee energie te besparen als het lichtregime hierop wordt aangepast?
- Hebben grote spectrale wisselingen impact op de fotosynthese (PSI/PSII balans) en groei? In theorie kunnen spectrale wisselingen veel fotosynthese-efficiency kosten in vooral de schoudermaanden van de belichting. Hoe is dit oplosbaar?
- Wat zijn de minimale percentages rood/blauw/verrood en kan hiermee geïntegreerd worden?
- Wat is het effect van een dimstrategie op het klimaat?

7.2 Verkenning van energiezuinige belichtingsstrategieën

Bij de keuze voor een energiezuinige en intelligente belichtingsstrategie, kan vanuit de techniek, of vanuit de plant geredeneerd worden. Besparingen laten zich daarom als volgt indelen:

- Energiebesparing door verhoging van de lampefficiënties:
 - Dimmen
 - Weglaten van delen van het lightspectrum
- Belichten naar plantbehoefte
 - Gebruik maken van wisselende lichtbehoefte per teeltfase
 - Benutten van 'batterij-functie' van de plant: lichtintegratie korte tot lange termijn

In onderstaande paragrafen worden deze belichtingsstrategieën besproken. De belichtingsstrategie is, direct en indirect, verbonden aan andere klimaatfactoren zoals temperatuur en luchtvochtigheid, die weer een invloed hebben op de regelingen van bijvoorbeeld het verwarmen, koelen en schermen van de kas. Deze factoren hebben ook een bepalende invloed op de ontwikkeling en groei van het gewas.

Tevens biedt dynamisch belichten de mogelijkheid om kostenbesparend te werk te gaan; het benutten van momenten met lagere stroomprijzen kan immers een financieel voordeel opleveren. Bovendien is elektriciteit met een lage prijs veelal fossielvrij, omdat de stroomprijzen laag zijn op momenten dat er veel wind- en/of zonne-energie is. De laatste paragraaf besteedt hier aandacht aan.

7.2.1 Dimmen van belichting

Met name in het voor- en najaar is het een interessante optie om via gedimd belichten energie te besparen. Hierbij zal er zoveel mogelijk naar een bepaalde DLI moeten worden gestuurd, waarbij alleen het tekort aan DLI ten opzichte van de DLI van zonlicht wordt bijbelicht. Bijvoorbeeld bij een doel van $16 \text{ mol m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ PAR en een daglichtsom van $6 \text{ mol m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ PAR is het doel van de bijbelichting $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ PAR. Door de LED-armaturen dan niet voluit aan te zetten, wordt de energetische efficiëntie verhoogd. Bij 50% dimmen kan dit oplopen tot een 10% verhoogde efficiëntie vanwege betere prestatie van de drivers bij een lager vermogen (pers. med. Erik Stappers, Signify).

7.2.2 Weglaten van lichtkleuren

LED-armaturen voor belichting in kassen zijn veelal samengesteld uit een groot aandeel rode LED's, een klein aandeel witte en/of blauwe LED's en soms ook een aandeel verrode LED's. Er kan gekozen worden voor armaturen waarvan de verschillende kleuren los van elkaar aangestuurd kunnen worden. Om dezelfde reden als door dimmen bespaart het weglaten van lichtkleuren energie. Immers, bij een lager elektrisch vermogen zijn de drivers en de LED's efficiënter. De blauwe, witte en verrode LEDs zijn energetisch minder efficiënt dan rood licht. Door die kleuren uit te zetten stijgt de totale performance van de armatuur in $\mu\text{mol J}^{-1}$. Puur rood LED-licht kan met een efficiëntie van rond de $4 \mu\text{mol J}^{-1}$ worden ingezet (anno 2024), terwijl de efficiëntie van SON-T rond $1.85 \mu\text{mol J}^{-1}$ ligt. De efficiëntie van blauwe en witte LEDs ligt rond de $2.5 \mu\text{mol J}^{-1}$. Bij een belichte komkommerproef in het seizoen '23/'24 is met dimmen en weglaten van delen van het LED-spectrum rond de 5% energie bespaard (Huijs *et al.*, 2024). Als er bij tomaat of andere gewassen meer met puur rood kan worden belicht, zal dit percentage stijgen. Om maximaal te kunnen besparen op elektriciteit door de energetisch minder efficiënte kleuren weg te dimmen, zullen de grenzen moeten worden opgezocht van wat acceptabel is voor het gewas. Een belangrijke vraag daarbij is wanneer en in welke mate het rood licht syndroom optreedt (zie 5.2.1).

7.2.3 Belichten naar behoefte

In de eerste fase van een teelt kan de lichtbehoefte groter zijn dan verwacht, omdat de lichtonderschepping dan vaak nog laag is. Hieronder volgen enkele voorbeelden waarbij belichten naar behoefte besparend kan werken. Deze zijn al snel gewasspecifiek:

- Aangezien jonge vrijstaande planten een exponentiële groeifase kennen zal de toename in DLI hierop moeten worden aangepast. Ook speelt bij jonge planten de vraag naar wat nuttig is. Zo kunnen jonge planten bij twee keer zoveel licht wel bijna twee keer zo zwaar zijn, maar zijn ze nauwelijks groter waardoor er qua lichtonderschepping maar een zeer beperkt voordeel is.
- Tijdens de startfase van vruchtgroenteteelten is er voornamelijk vegetatieve groei en nog nauwelijks plantbelasting. In dit stadium lijkt de lichtbehoefte beperkt te zijn en worden er rekenkundig source-sinkratio's van boven de 1 berekend (T. Li *et al.*, 2015). De lichtbehoefte ligt dan aanmerkelijk minder hoog dan tijdens de vruchtdracht. Hiermee kan in het lichtplan rekening worden gehouden. Ditzelfde zou kunnen spelen bij de startfase van sierteeltgewassen zoals lisianthus en chrysant.
- Bij gewassen als chrysant, lisianthus en lelie (gedetermineerde groei) wordt er een snelle ontwikkeling van de LAI waargenomen. Vervolgens staat het gewas visueel bijna stil en vindt bloemontwikkeling plaats. Tijdens die periode wordt er een uitzwaring van de takken waargenomen en een opbouw van reserves berekend (van den Boogaart *et al.*, 2019). Mogelijk ligt in die fase tijdelijk de lichtbehoefte lager of worden er reserves gevormd die in een later stadium worden gebruikt. Zie ook de volgende paragraaf.
- Benutten van 'batterij-functie' van de plant: toepassen van lichtintegratie.

In dit rapport zijn al een aantal keren de drie tijdsschalen van lichtintegratie benoemd. In deze paragraaf gaat het om de middellange en lange termijn lichtintegratie. Hier lijken ook nog de meeste vragen te liggen. In bovenstaande paragraaf is al benoemd dat bij gewassen die een gedetermineerde groei kennen (zoals chrysant) en eerst vegetatief en dan generatief ontwikkelen er tussen deze twee fases er mogelijk reserves worden opgebouwd die op een ander moment door het gewas kunnen worden ingezet. Dit biedt mogelijkheden om deze reserves actief te benutten in een latere fase en hierop te sturen met een bepaalde DLI. De lichtbehoefte per tak en de reserve-opbouw zal dan goed in kaart moeten worden gebracht. Als dit bekend is dan kan er ook goed geanticipeerd worden met belichting en plantdichtheid op de periodes in het voor- en najaar waarin de gemiddelde lichtintensiteit sterk wisselt gedurende een teelt. Mogelijk kent dit type gewassen aan het begin van de generatieve fase ook een kwetsbare periode waarin een suikertekort bloem- en vruchtaanleg zodanig kan verstoren dat de takkwaliteit afneemt door bijvoorbeeld minder bloemen per tak (zie ook Figuur 16).

Bij gewassen met ongedetermineerde groei zoals de meest vruchtgroenten, vindt er tijdens de productiefase continu tros- of vruchtinductie plaats. Een tijdelijk tekort aan assimilaten kan dan mogelijk een onevenredig groot effect hebben op de vrucht- of trosaanleg met abortie of ontwikkeling van ongelijke trossen als gevolg. Vruchtabortie bewerkstelligt cyclische productiepatronen zoals dat voorkomt bij paprika en aardbei. Dit is ongewenst en legt waarschijnlijk de grens tot waar voorbij lichtintegratie niet verder mogelijk is.

Binnen de overwegingen van de batterijfunctie van de plant moet het volgende aandachtspunt nog worden meegenomen: planten groeien met een bepaald tempo afhankelijk van licht en temperatuur. Bij een plotselinge verhoging van de lichtintensiteit hoeft het nog niet te zeggen dat direct de 'batterij' gevuld gaat worden. In eerste instantie zal waarschijnlijk de actuele groei dicht bij de potentiële groei komen. Zo ligt de source-sink ratio van vruchtdragende tomatengewassen (Figuur 17) dicht bij de 0.5 dan bij de 1 (T. Li *et al.*, 2015). Een tijdelijke verdubbeling van de lichtintensiteit laat in dat geval de tomaten tijdelijk harder groeien. Minder licht is dan alleen een probleem als er bloem of- vruchtabortie optreedt, of als er andere kwaliteitsproblemen ontstaan.

7.2.4 Impact van lichtintegratie op het kasklimaat

In dit rapport is gefocust op de bestaande literatuur rondom lichtintegratie. Echter, om licht optimaal in te zetten moet er een integratie zijn van de verschillende technieken en strategieën met het totale kasklimaat. Als licht geïntegreerd wordt over een langere periode, met kortere of juist langere dagen, lijkt het logisch dat de temperatuurstrategie hierop wordt aangepast. Hierbij kan het RTR-concept (telen met een vaste ratio tussen temperatuur en straling) helpend zijn. Ook bij lichtwisselingen in periodes van uren is dit relevant. Daarnaast moet ook de watergift op de veranderende instraling en temperatuur, en dus verdamping worden afgestemd. Hoe flexibeler het gewas om kan gaan met fluctuaties in licht en temperatuur als gevolg van energiebesparende belichtingsstrategieën, hoe groter de potentiële energiebesparing voor de praktijk. Het uitzetten of dimmen van de lampen verlaagt tijdelijk de energie-input in de kas. In de winter zal dit resulteren in een temperatuurverlaging. Indien dit ongewenst is, zal er bijgestookt moeten worden, wat in potentie het gasverbruik kan verhogen. Verdamping is de grootste energiepost van de energiebalans van een moderne en goed geïsoleerde de kas. Een krachtig middel tot energiebesparing is dus tevens het beperken van de verdamping. Een nuttig middel hierbij is het kijken naar de relatieve verdamping in ml per mol PAR (dagsom verdamping gedeeld door de dagsom PAR). In het geval dat de energie van de relatieve verdamping per mol PAR hoger is dan de totale energie van een mol PAR, draagt extra belichting niet bij aan het verlagen van de warmtevraag. Andersom echter wel. Een getallenvoorbeeld maakt dit duidelijk: bij een lampefficiëntie van $3.4 \mu\text{mol J}^{-1}$ brengt 1 mol LED-licht energie in de kas gelijk aan de energievraag voor 120 ml verdamping. Indien de relatieve verdamping lager is dan $120 \text{ ml mol}^{-1} \text{ PAR}$, dan draagt een extra mol belichting netto bij aan de kasverwarming en hoeft er minder verwarmd te worden. Meer belichten draagt in dat geval significant bij aan verlaging van de warmtebehoefte en de totale energie-input per kilogram product. Deze strategie is succesvol toegepast bij komkommer (Huijs *et al.*, 2024).

Aangezien verdamping grotendeels stralingsgedreven is—een vuistregel is een verhouding van 70/30 voor stralings- en convectieverdamping—zal bij het dimmen van de lampen ook de verdamping afnemen. Dat verkleint het potentiële vochtprobleem dat kan ontstaan. Dit punt vereist nader onderzoek.

7.2.5 Benutten lagere stroomprijzen en duurzame elektriciteit

Rond de spijtijden (6:00-9:00 en 17:00-20:00) zijn in de winter de stroomprijzen het hoogst. Voor een tuinder is het dus kostentechnisch interessant om in die periodes de lampen af te schakelen of te dimmen. In de avond- (exacte uren afhankelijk van tijd van het jaar) en nachtperiode (24:00-02:00) is vanuit de lichthinderregels vaak al verplicht om afgeschakeld te zijn of 98% af te schermen. Kostentechnisch draait het dus vooral om de ochtendperiode. Omdat het in de winter pas laat licht wordt, resulteert het uitzetten van de lampen gedurende 6:00-9:00 in een tweede nacht. De vraag is of dit mogelijk is. Indien niet mogelijk is dimmen ook een optie. Beide opties resulteren in een tijdelijk verlaagde energie-input in de kas met gevolgen voor het klimaat.

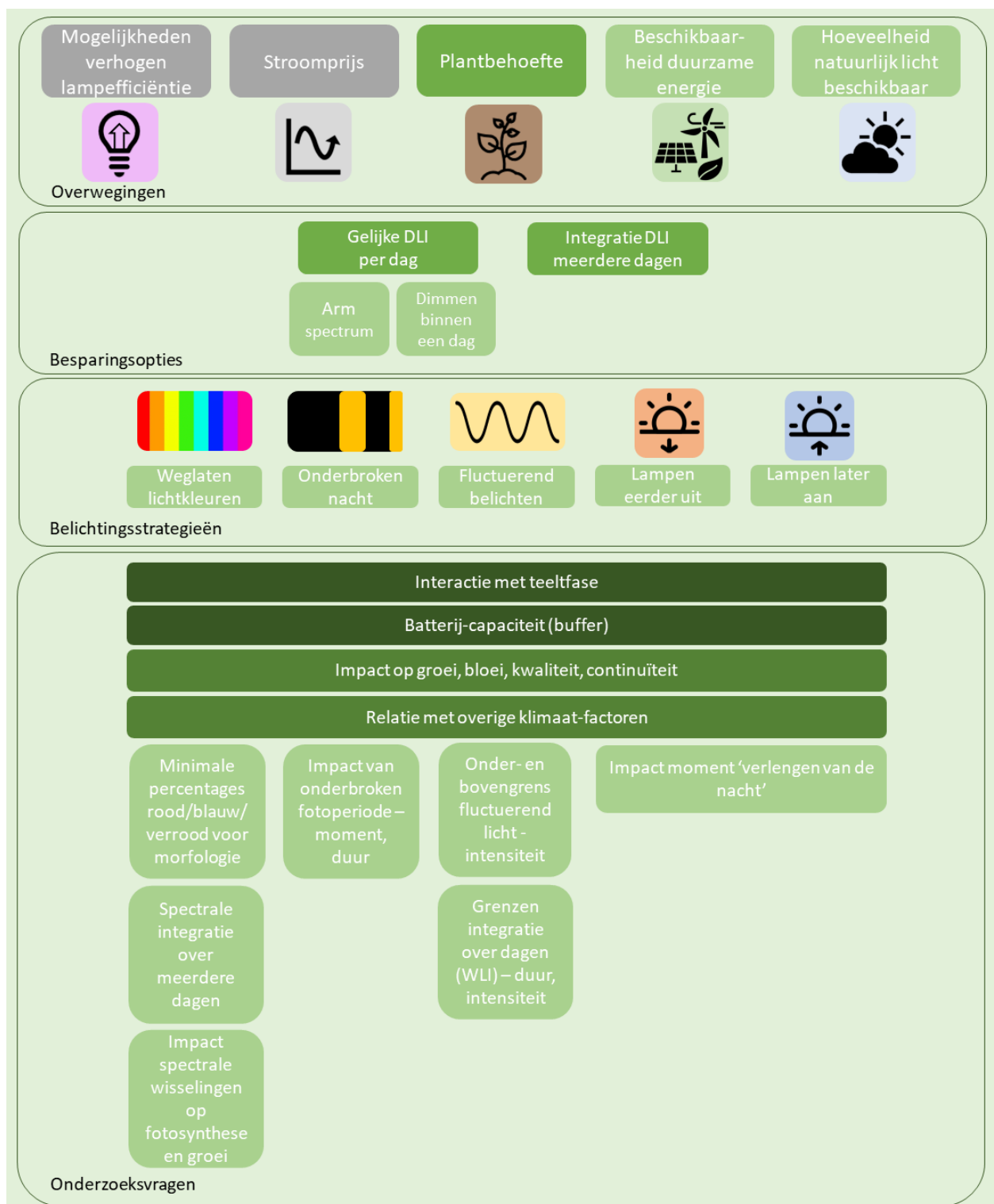
Ook in de winter kan er nog een significante stroomproductie zijn door windmolens en op heldere dagen door zonnepanelen waardoor midden op de dag de stroomprijzen kunnen dalen. Het is kostentechnisch interessant om op die momenten toch vol te belichten ondanks dat er dan een redelijke lichtintensiteit daglicht aanwezig is. Het fotosynthese-rendement van deze belichting ligt lager. Mogelijk moet hiermee rekening gehouden worden als er gestuurd wordt op een gemiddelde PAR som.

7.2.6 Kansrijke energiebesparende strategieën voor praktijk en onderzoek

- Het verhogen van de efficacy van de lampen door dimming is een kans waarmee de praktijk direct aan de slag kan, dat geldt ook voor het weglaten van delen van het spectrum overdag boven ruwweg 100W/m² instraling. Dit levert een directe besparing op van rond de 5%. Verdere grenzen kunnen in onderzoek opgespoord worden.
- Duurzame stroom benutten en terugdimmen op dure uren maar de lampen niet uitzetten. In het onderzoek kan worden nagegaan of de lampen daadwerkelijk uitkunnen.
- Blijven bij een vaste koers aan DLI. Alle extra zonlicht wordt in mindering gebracht op het assimilatielicht zodat de dagelijkse lichtsom gelijk blijft. Dit kost (meestal) productie, maar bespaart elektriciteit.
- Aansluitend op bovenstaande punt kan in onderzoek worden nagegaan of er in plaats van op een vaste DLI gestuurd kan worden op een gemiddelde DLI door meerdaagse lichtintegratie (bijvoorbeeld WLI; weekly light integral) met aandacht voor impact op bloei, productie en productkwaliteit. Wat is dan de maximale integratieperiode en de bandbreedte waartussen de DLI mag variëren zonder impact op bloei, groei en kwaliteit?

7.3 Visuele samenvatting

De volgende pagina bevat een beknopt overzicht van overwegingen bij de keuze voor kansrijke energiebesparende strategieën, en de daarbij behorende onderzoeksvragen die nog beantwoord moeten worden (Figuur 28).



Figuur 28 Visuele samenvatting van overwegingen en mogelijke besparingsopties bij de keuze voor een energiezuinige en intelligente belichtingsstrategie, en de in dit rapport vastgestelde kennishiaten.
 DLI = Daily light integral; WLI = Weekly light integral.

Literatuur

- Anderson, J. M. (1986). Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 37, 93–136.
- Andronis, C., Barak, S., Knowles, S. M., Sugano, S., & Tobin, E. M. (2008). The clock protein CCA1 and the bZIP transcription factor HY5 physically interact to regulate gene expression in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 1(1), 58–67. <https://doi.org/10.1093/mp/ssm005>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Bhuiyan, R., & van Iersel, M. W. (2021). Only Extreme Fluctuations in Light Levels Reduce Lettuce Growth Under Sole Source Lighting. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.619973>
- Boonman, A., Bongers, M. W., Trouwborst, G., & Hogewoning, S. W. (2022). *Energiezuinige belichting bloeiende potplanten zonder inzet van remmiddelen*. www.plantlighting.nl
- Boonman, A., & Hogewoning, S. W. (2024). *Literatuurstudie: effecten van fotoperiode en lichtspectrum op kwantitatieve lange-dag planten*.
- Chattopadhyay, S., Ang, L.-H., Puente, P., Deng, X.-W., & Wei, N. (1998). Arabidopsis bZIP Protein HY5 Directly Interacts with Light-Responsive Promoters in Mediating Light Control of Gene Expression. In *The Plant Cell* (Vol. 10). www.plantcell.org
- Chazdon, R. L., & Fetcher, N. (1984). Light environments of tropical forests. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics: Proceedings of an International Symposium Held in Oxatepec and Los Tuxtlas, Mexico, June 29 to July 6, 1983*, 27–36.
- Croce, R., Carmo-Silva, E., Cho, Y. B., Ermakova, M., Harbinson, J., Lawson, T., McCormick, A. J., Niyogi, K. K., Ort, D. R., Patel-Tupper, D., Pesaresi, P., Raines, C., Weber, A. P. M., & Zhu, X.-G. (2024). Perspectives on improving photosynthesis to increase crop yield. *The Plant Cell*. <https://doi.org/10.1093/plcell/koae132>
- Croce, R., Müller, M. G., Bassi, R., & Holzwarth, A. R. (2001). Carotenoid-to-chlorophyll energy transfer in recombinant major light-harvesting complex (LHCII) of higher plants. I. Femtosecond transient absorption measurements. *Biophysical Journal*, 80(2), 901–915.
- Cross, J. M., Von Korff, M., Altmann, T., Bartzetko, L., Sulpice, R., Gibon, Y., Palacios, N., & Stitt, M. (2006). Variation of enzyme activities and metabolite levels in 24 arabidopsis accessions growing in carbon-limited conditions. *Plant Physiology*, 142(4), 1574–1588. <https://doi.org/10.1104/pp.106.086629>
- de Gelder, A., Warmenhoven, M., van der Stoep, R., & Hartog, B. (2022). *Een perfecte roos is duurzaam geteeld : onderzoek perfecte roos 2020-2021*. <https://doi.org/10.18174/569124>
- Dieleman, J. A., Carpineti, C., Kruidhof, M., & Weerheim, K. (2022). *Sturen met lichtspectrum: gewasgroei en plantweerbaarheid bij komkommer en tomaat : Deelrapport II van het project "LED licht bij zonlicht."* <https://doi.org/10.18174/629685>
- Dieleman, J. A., de Gelder, A., Weerheim, K., Kruidhof, M., Verkerke, W., Garcia, N., Kromwijk, A., Elings, A., de Visser, P., & Janse, J. (2020). *Denkkader licht : Naar een effectief gebruik van LED belichting in de glastuinbouw*. <https://doi.org/10.18174/526138>
- Dieleman, J. A., Paul, J., & De Graaf, E. (2024). *Dynamisch belichten van dwergtomaten: grenzen en mogelijkheden. Deelrapport V van het project LED met de zon mee*. Rapport WPR-1359
- Dieleman, J. A., van Steekelenburg, G., Carpineti, C., Weerheim, K., Noordam, M., & Leiss, K. (2024). *Dynamisch belichten in jonge tomatenplanten: grenzen en mogelijkheden*. Rapport WPR-1187
- Dieleman, J. A., van Steekelenburg, G., & Paul, J. (2024). *Dynamisch belichten in komkommer. Deelrapport VII van het project LED met de zon mee*.
- Dieleman, J. A., van Steekelenburg, G., Weerheim, K., Kaiser, E., Meinen, E., & van Hoogdalem, M. (2024). Amplitude of Light Fluctuations has a stronger Effect on Tomato Morphology and Physiology than Frequency. *Frontiers in Plant Science*.
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2014). Nonstructural carbon in woody plants. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 65, pp. 667–687). Annual Reviews Inc. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

- Dodd, A. N., Salathia, N., Hall, A., Kévei, E., Tóth, R., Nagy, F., Hibberd, J. M., Millar, A. J., & Webb, A. A. R. (2005). Plant Circadian Clocks Increase Photosynthesis, Growth, Survival, and Competitive Advantage. *Science*, 309(5734), 630–633. <https://doi.org/10.1126/science.1115581>
- Dueck, T., Hogewoning, S., Pot, S., Meinen, E., Trouwborst, G., & Kempkes, F. (2015). *Stuurlicht in de Glastuinbouw*. www.wageningenUR.nl/glastuinbouw.
- Ehleringer, J., Björkman, O., & Björkman, O. (1977). Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. *Plant Physiology*, 59(577), 86–90. <https://doi.org/10.1104/pp.59.1.86>
- Elings, A., Kromwijk, A., Plantenga, F., & Vilfan, N. (2021). *Temperatuurintegratie: verleden, heden en toekomst*. <https://doi.org/10.18174/538466>
- Fatichi, S., Pappas, C., Zscheischler, J., & Leuzinger, S. (2019). Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation. *New Phytologist*, 221(2), 652–668. <https://doi.org/10.1111/nph.15451>
- Faust, J. E., & Logan, J. (2018). Daily light integral: A research review and high-resolution maps of the United States. *HortScience*, 53(9), 1250–1257. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13144-18>
- Gangappa, S. N., & Botto, J. F. (2016). The Multifaceted Roles of HY5 in Plant Growth and Development. *Molecular Plant*, 9(10), 1353–1365. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.07.002>
- Gavhane, K. P., Hasan, M., Singh, D. K., Kumar, S. N., Sahoo, R. N., & Alam, W. (2023). Determination of optimal daily light integral (DLI) for indoor cultivation of iceberg lettuce in an indigenous vertical hydroponic system. *Scientific Reports*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36997-2>
- Gessler, A., & Grossiord, C. (2019). Coordinating supply and demand: plant carbon allocation strategy ensuring survival in the long run. In *New Phytologist* (Vol. 222, Issue 1, pp. 5–7). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15583>
- Gibon, Y., Bläsing, O. E., Palacios-Rojas, N., Pankovic, D., Hendriks, J. H. M., Fisahn, J., Höhne, M., Günther, M., & Stitt, M. (2004). Adjustment of diurnal starch turnover to short days: Depletion of sugar during the night leads to a temporary inhibition of carbohydrate utilization, accumulation of sugars and post-translational activation of ADP-glucose pyrophosphorylase in the following light period. *Plant Journal*, 39(6), 847–862. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02173.x>
- Gibon, Y., Pyl, E.-T., Sulpice, R., Lunn, J. E., Höhne, M., Günther, M., & Stitt, M. (2009). Adjustment of growth, starch turnover, protein content and central metabolism to a decrease of the carbon supply when Arabidopsis is grown in very short photoperiods. *Plant, Cell & Environment*, 32(7), 859–874. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01965.x>
- Graf, A., Schlereth, A., Stitt, M., & Smith, A. M. (2010). Circadian control of carbohydrate availability for growth in Arabidopsis plants at night. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), 9458–9463. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914299107>
- Graf, A., & Smith, A. M. (2011). Starch and the clock: The dark side of plant productivity. *Trends in Plant Science*, 16(3), 169–175. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.12.003>
- Hernández, I., & Van Breusegem, F. (2010). Opinion on the possible role of flavonoids as energy escape valves: Novel tools for nature's Swiss army knife? In *Plant Science* (Vol. 179, Issue 4, pp. 297–301). <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.06.001>
- 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. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq132>
- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Slootweg, G., van Aanholt, J. T. M., Pot, C. S., & Kok, B. J. (2014). *Belichting, CO₂ en stuurlicht in de lelieteelt*.
- 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. *Plant Cell*, 24(5), 1921–1935. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.097972>
- Huber, B. M., Louws, F. J., & Hernández, R. (2021). Impact of Different Daily Light Integrals and Carbon Dioxide Concentrations on the Growth, Morphology, and Production Efficiency of Tomato Seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.615853>
- Huijs, F., Vliex, M., Vervoort, C., Trouwborst, G., Boonman, A., & Hogewoning, S. (2023). *Komkommer jaarrond in balans met minimaal energieverbruik*. https://www.kasalsenergiebron.nl/content/user_upload/Eindsymposium_komkommer_Botany_komkommer_jaarrond_in_balans.pdf
- Huijs, F., Vliex, M., Vervoort, C., Wiekens, M., Trouwborst, G., & Meterik, H.-. (2024). *Komkommer jaarrond in balans met minimaal energieverbruik II*.

- Inada, K. (1976). Action spectrum for photosynthesis in higher plants. *Plant & Cell Physiology*, 17.
- Jezek, M., Allan, A. C., Jones, J. J., & Geilfus, C. M. (2023). Why do plants blush when they are hungry? In *New Phytologist* (Vol. 239, Issue 2, pp. 494–505). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/nph.18833>
- Jing, Y., Zhang, D., Wang, X., Tang, W., Wang, W., Huai, J., Xu, G., Chen, D., Li, Y., & Lin, R. (2013). Arabidopsis chromatin remodeling factor PICKLE interacts with transcription factor HY5 to regulate hypocotyl cell elongation. *Plant Cell*, 25(1), 242–256. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.105742>
- Kaiser, E. (2016). *Environmental and physiological control of dynamic photosynthesis* [Wageningen University]. <https://edepot.wur.nl/370233>
- Kaiser, E., Ouzounis, T., Giday, H., Schipper, R., Heuvelink, E., & Marcelis, L. F. M. (2019). Adding blue to red supplemental light increases biomass and yield of greenhouse-grown tomatoes, but only to an optimum. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.02002>
- Kang, C., Zhang, Y., Cheng, R., Kaiser, E., Yang, Q., & Li, T. (2021). Acclimating Cucumber Plants to Blue Supplemental Light Promotes Growth in Full Sunlight. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.782465>
- Kim, J. H., Click, R. E., & Melis, A. (1993). Dynamics of Photosystem Stoichiometry Adjustment by Light Quality in Chloroplasts'. In *Plant Physiol* (Vol. 102).
- Kölling, K., Thalmann, M., Müller, A., Jenny, C., & Zeeman, S. C. (2015). Carbon partitioning in Arabidopsis thaliana is a dynamic process controlled by the plants metabolic status and its circadian clock. *Plant, Cell & Environment*, 38(10), 1965–1979. <https://doi.org/10.1111/pce.12512>
- Lanoue, J., Zheng, J., Little, C., Grodzinski, B., & Hao, X. (2021). Continuous light does not compromise growth and yield in mini-cucumber greenhouse production with supplemental led light. *Plants*, 10(2), 1–18. <https://doi.org/10.3390/plants10020378>
- Lawson, T., & Viallet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. In *New Phytologist* (Vol. 221, Issue 1, pp. 93–98). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>
- Li, Q., Chai, L., Tong, N., Yu, H., & Jiang, W. (2022). Potential Carbohydrate Regulation Mechanism Underlying Starvation-Induced Abscission of Tomato Flower. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(4). <https://doi.org/10.3390/ijms23041952>
- Li, T., Heuvelink, E., & Marcelis, L. F. M. (2015). Quantifying the source-sink balance and carbohydrate content in three tomato cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 6(June). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00416>
- Liang, Y., Kang, C., Kaiser, E., Kuang, Y., Yang, Q., & Li, T. (2021). Red/blue light ratios induce morphology and physiology alterations differently in cucumber and tomato. *Scientia Horticulturae*, 281. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109995>
- McCree, K. J. (1972). The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology*, 9, 191–216.
- Moore, C. E., Meacham-Hensold, K., Lemonnier, P., Slattery, R. A., Benjamin, C., Bernacchi, C. J., Lawson, T., & Cavanagh, A. P. (2021). The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: From enzymes to ecosystems. *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 2822–2844. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab090>
- Morkunas, I., Borek, S., Formela, M., & Ratajczak, L. (2012). Plant Responses to Sugar Starvation. In C.-F. Chang (Ed.), *Carbohydrates* (p. Ch. 19). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/51569>
- Paparelli, E., Parlanti, S., Gonzali, S., Novi, G., Mariotti, L., Ceccarelli, N., van Dongen, J. T., Kölling, K., Zeeman, S. C., & Perata, P. (2013). Nighttime sugar starvation orchestrates gibberellin biosynthesis and plant growth in Arabidopsis. *Plant Cell*, 25(10), 3760–3769. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.115519>
- Paul, M. J., & Foyer, C. H. (2001). Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 52(360), 1382–1400. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.360.1383>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., & Pons, T. L. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. In *New Phytologist* (Vol. 223, Issue 3, pp. 1073–1105). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
- Sager, J. C., Smith, W. O., Edwards, J. L., & Cyr, K. L. (1988). Photosynthetic Efficiency and Phytochrome Photoequilibria Determination Using Spectral Data. *Transactions of the ASAE*, 31, 1882–1889. <https://doi.org/https://doi.org/10.13031/2013.30952>

-
- Smith, A. M., & Stitt, M. (2007). Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1126–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x>
- Smith, A. M., & Zeeman, S. C. (2020). *Starch: A Flexible, Adaptable Carbon Store Coupled to Plant Growth*. 57, 39. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718>
- Stitt, M., Gibon, Y., Lunn, J. E., & Piques, M. (2007). Multilevel genomics analysis of carbon signalling during low carbon availability: Coordinating the supply and utilisation of carbon in a fluctuating environment. *Functional Plant Biology*, 34, 526–549. <https://doi.org/10.1071/FP06249>
- Taylor, C. (2022). *LED lighting in greenhouse horticulture*.
- Terashima, I., Hanba, Y. T., Tazoe, Y., Vyas, P., & Yano, S. (2006). Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany*, 57(2), 343–354. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj014>
- Thomas, B., & Vince-Prue, D. (1997). *Photoperiodism in Plants*. Elsevier Science. <https://books.google.nl/books?id=04jwAAAAAMAAJ>
- Trouwborst, G., Pot, C. S., Schapendonk, A. H. C. M., & Fanourakis, D. (2010). *Huidmondjes in Ontwikkeling*. van den Boogaart, S. A. J., Hogewoning, S. W., Muilwijk, R., Trouwborst, G., Rappoldt, C., & Schapendonk, A. (2019). *Chrysant in balans*.
- van den Boogaart, S. A. J., Hogewoning, S. W., & Trouwborst, G. (2022). *Lisianthus: effecten van lichtspectrum en straling*.
- van Genuchten, L., & van Staalduinen, J. (2024). *Zelfs met alleen rood licht mooie chrysanten in proef IDC-LED*. Onder Glas. <https://www.onderglas.nl/zelfs-met-alleen-rood-licht-mooie-chrysanten-in-proef-idc-led/>
- Wingler, A., & Henriques, R. (2022). Sugars and the speed of life - Metabolic signals that determine plant growth, development and death. *Physiologia Plantarum*, 174(2). <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ppl.13656>
- Yanovsky, M. J., & Kay, S. A. (2001). Signaling networks in the plant circadian system. *Current Opinion in Plant Biology*, 4, 429–435.
- Zepeda Cabrera, A. C. (2023). *Plants as a Battery*. <https://edepot.wur.nl/629897>

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



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

Rapport WPR-1375



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, 7.700 medewerkers (7.000 fte), 2.500 PhD- en EngD-kandidaten, 13.100 studenten en ruim 150.000 Leven Lang Leren-deelnemers 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.
