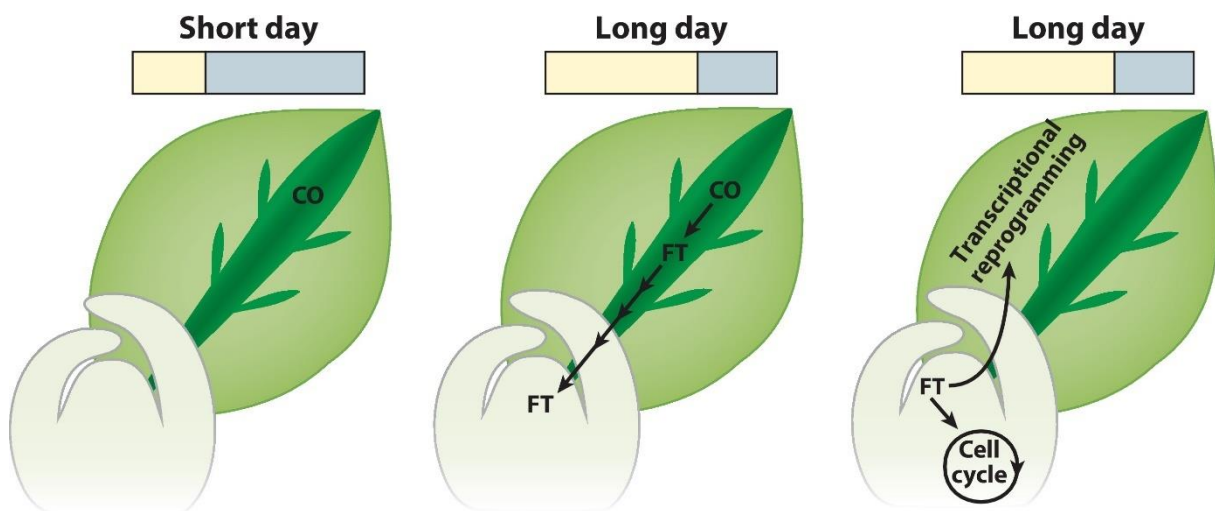


Literatuurstudie: effecten van fotoperiode en lichtspectrum op kwantitatieve lange-dag planten

Deelrapport I in project “Kennisonwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een energie-efficiëntere teelt”



AR Gendron JM, Staiger D. 2023
Annu. Rev. Plant Biol. 74:481–509

Maart 2024

A. Boonman en S.W. Hogewoning

Literatuurstudie: effecten van fotoperiode en lichtspectrum op kwantitatieve lange-dag planten

Deelrapport I in project “Kennisontwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een
energie-efficiëntere teelt”

Maart 2024

A. Boonman en S.W. Hogewoning

Plant Lighting B.V.

Doordraai 1

3981 PE Bunnik

info@plantlighting.nl

www.plantlighting.nl

REFERENTIE

A. Boonman en S.W. Hogewoning. 2024. Literatuurstudie: effecten van fotoperiode en lichtspectrum op kwantitatieve lange-dag planten. Deelrapport I in project “Kennisontwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een energie-efficiëntere teelt”. Plant Lighting B.V., Bunnik. 29p.

Projectnummer: E22009



Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit



Stichting
Kennis in je Kas



© 2024 Plant Lighting B.V.

Dit rapport is tot stand gekomen in samenwerking met het ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit en Glastuinbouw Nederland in het kader van het programma Kas als Energiebron, ter stimulering van energiebesparende maatregelen in de tuinbouw. Het onderzoek is mede te danken aan de Stichting Kennis in je Kas. De resultaten mogen vrij gebruikt worden, mits de bronnen worden vermeld.

Plant Lighting B.V. is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen als gevolg van gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Inhoudsopgave

SAMENVATTING	5
DANKWOORD	6
1 INTRODUCTIE	7
2 BLOEISTURING IN KWANTITATIEVE LANGE-DAG PLANTEN	9
2.1 Waarneming daglengte en de interne klok	10
2.2 Overige signalen voor bloeisturing	19
3 CONCLUSIE EN AANBEVELINGEN	23
BIJLAGE	24
REFERENTIES	27

Samenvatting

Deze beknopte literatuurstudie beschrijft recente inzichten in de bloeisturing van kwantitatieve lange-dag planten. Hierbij ligt de focus op bloeisturing door middel van het beïnvloeden van de fotoperiode en de interne klok en hoe belichting, in het specifiek verrood, hiervoor efficiënt kan worden ingezet. Daarnaast wordt er kort beschreven welke andere signalen een rol spelen in bloeisturing en welke kansen hier nog liggen.

Verrood bijbelichting is belangrijk om teeltvertraging te voorkomen bij kwantitatieve lange-dag planten. Recente inzichten in de modelplant *Arabidopsis thaliana* duiden erop dat er mogelijk wel bespaard kan worden op de inzet van verrood, zowel in uren per dag als in dagen per teelt. Verrood bijbelichting was minimaal nodig gedurende 4 uur in de middag en aansluitend 4 uur 's ochtends direct vanaf het moment dat het licht aan gaat. Het zal onderzocht moeten worden of dit in siergewassen ook zo geldt. Uit onderzoek aan lelie en lisianthus in het kader van hetzelfde project is inmiddels bekend dat verrood bijbelichting niet de hele teelt nodig is; de eerste teeltweken zijn voldoende om bloeivertraging te voorkomen bij deze gewassen.

Terwijl lisianthus een hoge temperatuurbehoefte heeft, zijn er andere siergewassen die juist een veel lagere temperatuurbehoefte hebben, zoals *Campanula* en *Matthiola*. Met de juiste belichting passen zulke gewassen wellicht goed in een energiezuinige sierteelt van de toekomst.

Dankwoord

Dit rapport geeft de bevindingen van de literatuurstudie naar de respons van bloei en groei van kwantitatieve lange-dag planten op daglengte en lichtspectrum weer.

Deze literatuurstudie is onderdeel van het project “Kennisontwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een energie-efficiëntere teelt”, ondersteund door het programma ‘Kas als Energiebron’, gefinancierd door het Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit, Glastuinbouw Nederland/Stichting Kennis in je Kas (Kijk). We willen de onderzoekscoördinatoren Marjolijn Valkenhoef, Dennis Medema en Robert Solleveld van het programma Kas als Energiebron bedanken voor hun steun bij de totstandkoming en uitvoering van dit project.

Maart 2024,

Sander Hogewoning

1 Introductie

De glastuinbouw staat voor een grote uitdaging. Energieprijzen zijn vanaf 2021 erg hoog geworden, zowel voor gas als voor elektra. Voor een gezonde toekomst van de glastuinbouw is het noodzakelijk dat zowel het warmte- als elektragebruik worden gereduceerd. Daarnaast zal de resterende energievraag uiteindelijk ook duurzaam moeten worden ingevuld.

Een logische stap voor elektrabesparing is om van SON-T naar LED-belichting over te stappen. LED-belichting wordt nu daarom dan ook in hoog tempo in kassen geïntroduceerd. De hoge elektraprijzen in combinatie met subsidie voor LED stimuleren deze ontwikkeling. Uit recent onderzoek blijkt dat bij lang niet alle gewassen succesvol onder full-LED geteeld kan worden zonder kennis over de effecten van spectrum en daglengte op de ontwikkeling van het gewas. Bij lelie (Oriëntal en OT) en lisianthus blijkt bijvoorbeeld ernstige teeltvertraging op te treden onder een spectrum zonder verrood licht (Hogewoning *et al.*, 2021; van den Boogaart *et al.*, 2022; Bongers & Hogewoning, 2024; van den Boogaart & Hogewoning, 2024). Deze gewassen zijn zogenaamde ‘kwantitatieve lange-dag planten’. Dat wil zeggen: een lange dag is niet strikt noodzakelijk voor bloei, maar versnelt wel de bloei. Ook Antirrhinum (leeuwenbek), Phlox, Matthiola (violier), potlelie (Oriëntal), en een variëteit aan bloeiend tuin- en perkgoed staan bekend als kwantitatieve lange-dag planten. Bij dit soort gewassen is niet alleen daglengte, maar ook de spectrale samenstelling van het licht op het juiste tijdstip van belang voor bloeisnelheid en ook voor de lengtegroei.

Kennisontwikkeling over de toepassing van belichting bij bovengenoemde (en andere) gewassen is dus cruciaal om succesvol met LED te kunnen telen. Zonder de juiste kennis kunnen ernstige teeltproblemen ontstaan, zoals vertraagde ontwikkeling, onvoldoende taklengte, misvormde bladeren, of ongewenste vertakking. Daarnaast biedt kennisontwikkeling ook een kans om nog verdere stappen te maken om te kunnen besparen op elektra en warmte. Warmte en elektra kunnen efficiënter benut worden door fysiologische kennis slim toe te passen. Een voorbeeld om dit te illustreren: Als een kwantitatieve lange-dag plant met een te korte daglengte wordt belicht, ontstaat teeltvertraging. Een teler kan dit compenseren door meer te verwarmen. Maar dat verhoogt wel het gasverbruik. Een langere dag belichten met het juiste spectrum helpt ook, maar kost weer veel elektra. Wat efficiënt zou zijn, is dan de dag verlengen met sterk gedimde LED-belichting (stuurlicht), met een spectrum waarbij het gewas wel de juiste daglengte waarneemt voor een snelle bloei, zonder dat dat veel energie kost.

Zo zijn er meer voorbeelden te verzinnen. Waar het om gaat is dat kennis van de gewasrespons op lichtspectrum en daglengte vereist is om de juiste keuzes te kunnen maken. Voor lelie en lisianthus is door recent onderzoek de basis om te kunnen telen onder full-LED inmiddels gelegd. Nu is het van belang de volgende stap te maken: efficiënter leren telen, waarbij de energetisch toch al efficiënte LED-belichting minimaal wordt ingezet door maximaal te dimmen wanneer dat kan, zonder de teelt te vertragen. Dat vraagt verdere

kennisontwikkeling over de effecten van daglengte en lichtspectrum op bloei en ontwikkeling.

Deze literatuurstudie beschrijft recente inzichten in bloeisturing bij kwantitatieve lange-dag planten. Hierbij ligt de focus op bloeisturing door middel van het beïnvloeden van de fotoperiode en de interne klok en hoe belichting, in het specifiek verrood, hiervoor efficiënt kan worden ingezet. Daarnaast wordt er kort beschreven welke andere signalen een rol spelen in bloeisturing en welke kansen hier nog liggen.

2 Bloeisturing in kwantitatieve lange-dag planten

Voor veel sierteeltgewassen is daglengte een belangrijk signaal om te gaan bloeien. Plantensoorten kunnen worden onderverdeeld in daglengte neutraal, lange-dag of korte-dag planten. Daglengte neutrale planten zijn bijvoorbeeld roos en tomaat, welke bij zowel korte als lange daglengte gaan bloeien. Voorbeelden van korte-dag planten zijn chrysant en gerbera, waarbij chrysant een kwalitatieve korte-dag plant is, en gerbera een kwantitatieve korte-dag plant. Bij een kwalitatieve korte-dag plant is een bepaalde minimale nachtlengte vereist voor bloei. Bij een kwantitatieve korte-dag plant versnelt een kortere daglengte de bloei. Evenzo zijn er zogenaamde kwalitatieve lange-dag planten die alleen gaan bloeien bij lange dag zoals fuchsia. Lelie en lisianthus zijn, net als de modelplant *Arabidopsis thaliana*, kwantitatieve lange-dag planten, wat wil zeggen dat de bloei versneld plaatsvindt bij een langere daglengte. Binnen soorten kan er overigens verschil zijn in daglengte-gevoeligheid. Ook bestaan er diverse tussenvormen in daglengte-gevoeligheid.

Zo zijn daar Lange dag - Korte dag planten: planten kunnen pas bloeien wanneer de korte dag (lange nacht) voorafgegaan wordt door lange dagen, zoals: kalanchoë en *Cestrum nocturnum* (nacht jasmijn). Daarnaast zijn er Korte dag - Lange dag planten: planten kunnen pas bloeien wanneer de lange dag vooraf gegaan wordt door korte dagen, zoals: *Trifolium repens* (witte klaver), mariëtteklokje (*Campanula medium*), en *Echeveria harmsii* (Echeveria).

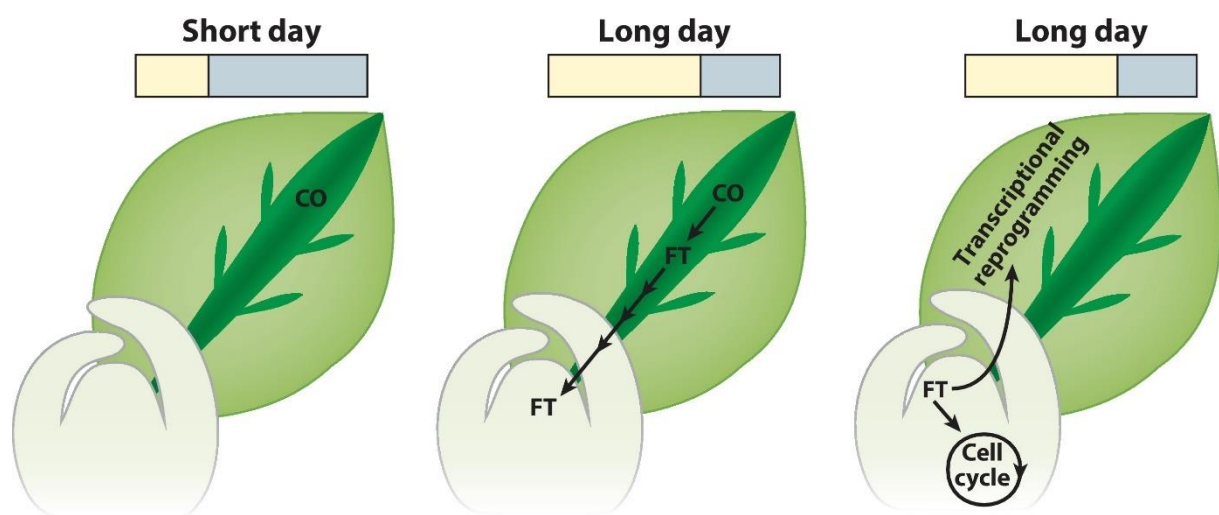
Over het algemeen wordt de omslag van vegetatieve groei naar bloei bepaald door waarneming van signalen uit de omgeving zoals daglengte en temperatuur en door interne signalen zoals plantleeftijd (Leijten *et al.*, 2018; Proietti *et al.*, 2022).

In dit rapport wordt de regulatie van bloei besproken voor kwantitatieve lange-dag planten. Er wordt tevens ingegaan op de implicaties voor de teeltstrategie en belichting van siergewassen die dit type daglengte-gevoeligheid kennen. Een belangrijk mechanisme is de waarneming van daglengte door fotoreceptoren en de interne klok, via het eiwit CONSTANS (CO) en Flowering locus T (FT), wat staat voor het bloeihormoon florigen. Het blijkt dat op het juiste moment extra verrood bijbelichten van belang is om bloeivertraging te voorkomen.

Vernalisatie is de behoefte aan een langdurige koudeperiode (winter) voordat planten gaan bloeien. Dit mechanisme wordt besproken voor lisianthus. Andere routes zijn eerder randvoorwaarden om te bloeien en worden hier niet apart behandeld: de plant moet bijvoorbeeld een bepaalde leeftijd of grootte bereiken om te kunnen bloeien, en de gemiddelde temperatuur moet binnen een bepaald bereik liggen. Met het plantenhormoon gibberellinezuur kan bloei worden geïnduceerd, zoals bijvoorbeeld bij *Spathiphyllum* gangbaar is. In de autonome route gaan planten na een bepaalde tijd vanzelf bloeien, ook al zijn condities niet optimaal. Voor een grafisch overzicht zie Figuur B1 in Bijlage.

2.1 Waarneming daglengte en de interne klok

Met name over de modelplant *Arabidopsis thaliana* is veel kennis vergaard over de regulatie van bloei. Het regulatiemechanisme blijkt veel overeenkomsten te hebben met dat in andere plantenfamilies (Song *et al.*, 2015; Leijten *et al.*, 2018). Er is een centrale rol voor het samenvallen van lichtsignalen die de plant informatie geven hoe lang de lichtperiode is, met een intern signaal dat regelmatig fluctueert over een etmaal en aangestuurd wordt door de interne klok. Daglengte wordt waargenomen in de bladeren. De interne klok van planten stuurt het eiwit CONSTANS (CO) aan. CO stimuleert onder lange dag de aanmaak van het bloeisignaal FLOWERING LOCUS T (FT), wat bekend staat als florigen. Dit wordt in de bladeren aangemaakt en getransporteerd naar het groeipunt (het apicale meristeem). FT induceert bloei waarbij het meristeem wordt omgevormd en niet langer nieuwe bladeren aanmaakt maar bloemen (Fig. 1).



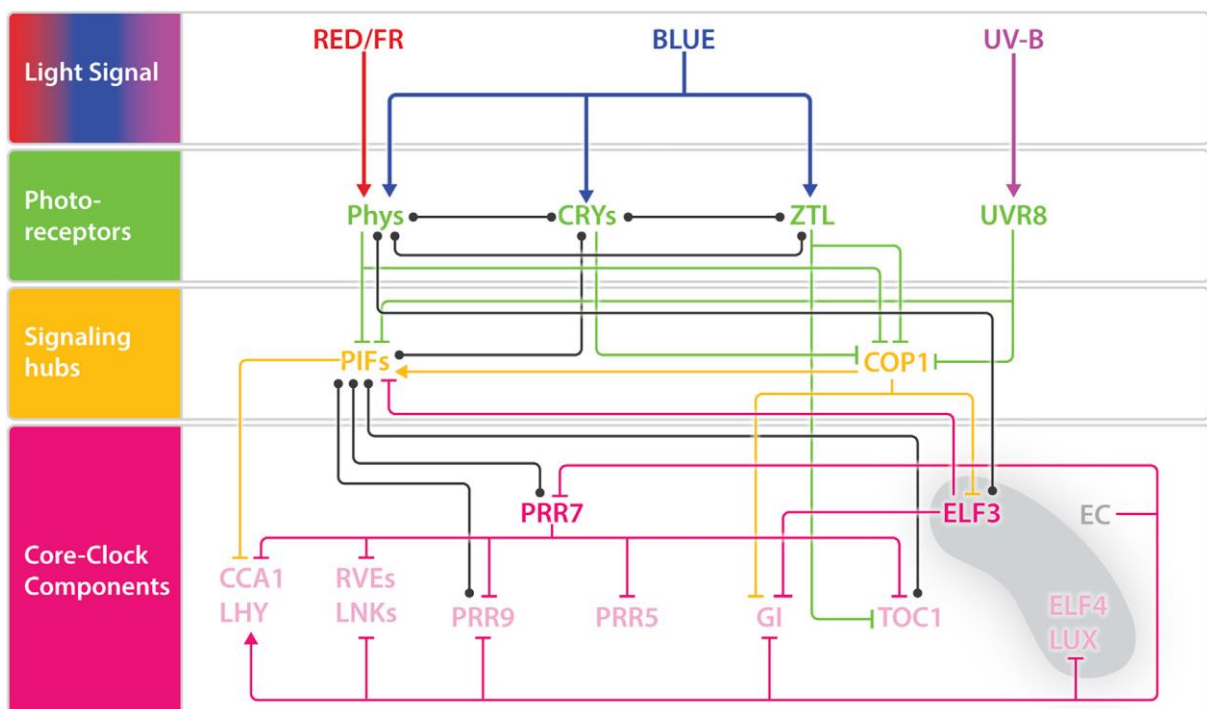
 Gendron JM, Staiger D. 2023
Annu. Rev. Plant Biol. 74:481–509

Figuur 1. De basis van bloei onder lange dag. CONSTANS (CO) stimuleert onder lange dag de aanmaak van het bloeisignaal florigen (FT). Onder korte dag wordt geen FT gemaakt en gaat de plant niet/later bloeien. FT wordt in de bladeren aangemaakt en getransporteerd naar het groeipunt (het apicale meristeem). FT induceert bloei waarbij het meristeem wordt omgevormd en niet langer nieuwe bladeren aanmaakt, maar bloemen. Vervolgens wordt door de hele plant de expressie van vele genen aangestuurd waarmee de plant omslaat van vegetatieve naar reproductieve groei. Figuur uit Gendron & Staiger, 2023.

De interne of circadianse klok van planten bestaat uit een netwerk van eiwitten die door interactie met elkaar een ritmisch signaal over een etmaal genereren. De klok kan uit zichzelf door blijven lopen, ook bijvoorbeeld in continu donker, maar wordt continu gevoed en bijgestuurd door signalen uit de omgeving (Fig. 2). Met name licht, wat waargenomen wordt door de fotoreceptoren, stuurt de klok bij (Sanchez *et al.*, 2020). Interessant is dat verschillende lichtkleuren verdeeld over het spectrum een rol spelen in de bijsturing van de interne klok, namelijk UV, blauw, rood en verrood (Fig. 2). Ook temperatuur en signalen uit het

fotosyntheseapparaat geven input aan de interne klok. Deze klok stuurt vele processen aan in de plant. Niet alleen bloei, maar bijvoorbeeld ook het aanschakelen van genen voor de fotosynthese aan het eind van de nacht, al voordat de zon opkomt.

De interne klok stuurt het eiwit CO aan afhankelijk van daglengte. De activiteit van een eiwit wordt bepaald door de snelheid van transcriptie en translatie (het aflezen van het gen in het DNA en de vertaling van deze volgorde naar de aminozuurvolgorde), stabilisering van het eiwit, aanpassingen zoals het binden van een fosfaatgroep aan het eiwit, en afbraak. De regulatie van CO vindt plaats op al deze niveaus (Zie Fig. B2 in Bijlage). En bij die processen zijn steeds de fotoreceptoren onder invloed van verschillende lichtkleuren betrokken (Takagi *et al.*, 2023).

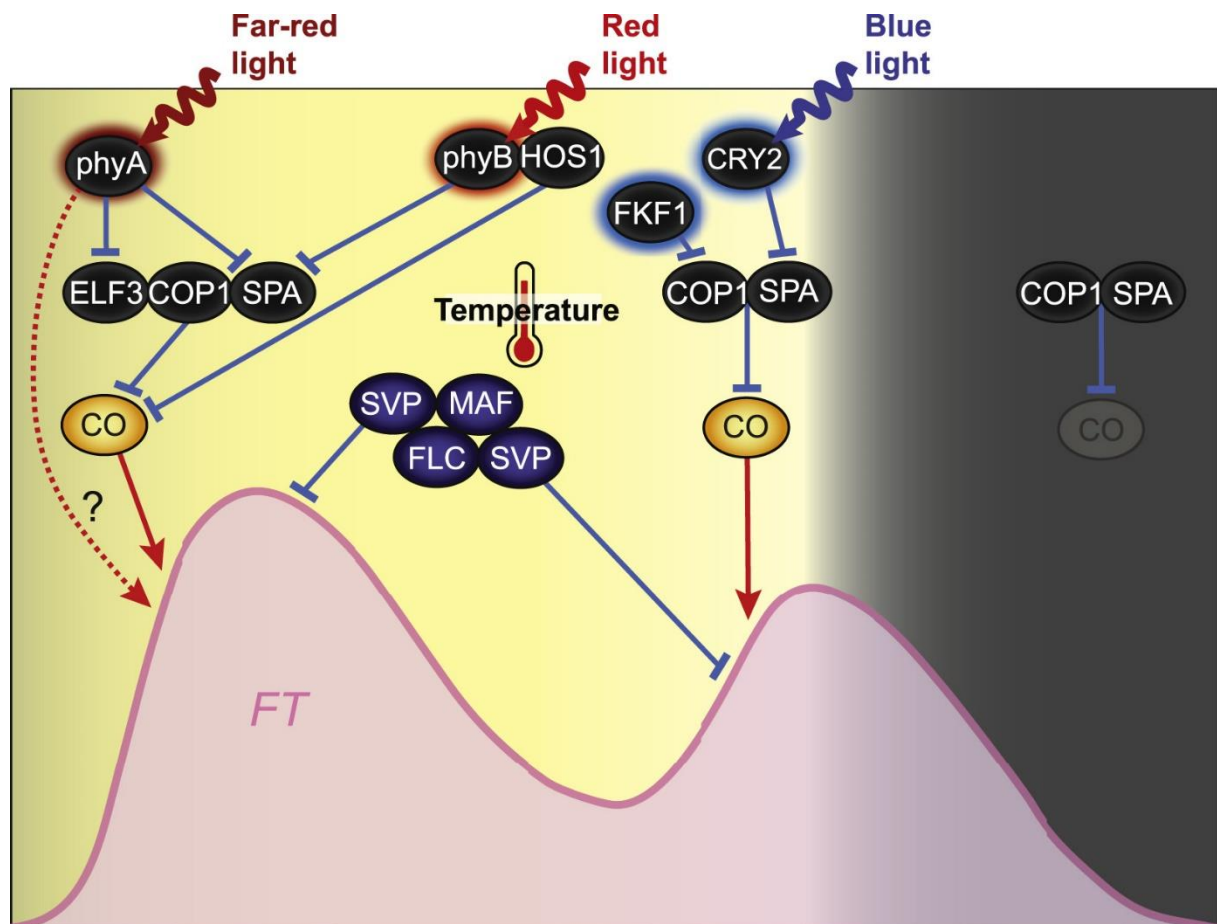


Figuur 2. De verschillende lichtkleuren dragen bij aan het bijsturen van de interne of circadianse klok van planten. Die bestaat uit een netwerk van eiwitten (Core-Clock Components) die door interactie met elkaar een ritmisch signaal over een etmaal genereren. De klok kan uit zichzelf door blijven lopen, ook bijvoorbeeld in continu donker, maar wordt continu gevoed en bijgestuurd door signalen uit de omgeving. Met name licht, wat waargenomen wordt door de fotoreceptoren, stuurt de klok bij. Te zien is dat licht van verschillende golflengten een rol speelt: rood/verrood (RED/FR), blauw (BLUE) en ultra-violet (UV-B). De volgende fotoreceptoren nemen deze lichtkleuren waar: fytochromen (Phy), cryptochromen (Cry), Zeatlupe (ZTL) en UVR8. Via een soort moleculaire schakelaars (Signaling hubs) worden elementen van de klok beïnvloed. Pijlen betekenen stimulatie en lijnen met T-einde betekenen remming. Lijnen die eindigen in een bolletje geven interacties weer waarvan de betekenis onbekend is. Figuur uit Sanchez *et al.*, (2020).

Het cruciale aspect is dat alleen wanneer daglengte lang genoeg is, er zowel voldoende CONSTANS-eiwit aanwezig is, als een lichtsignaal waardoor florigen (FT) wordt aangemaakt en de plant gaat bloeien (Fig. 3). Dit model wordt “external coincidence” genoemd, ofwel het samenvallen van het interne klok-gereguleerde signaal met het omgevings-signaal (Song *et al.*, 2015). Heel duidelijk spelen weer de lichtkleuren blauw, rood en verrood allemaal een rol.

In Figuur 3 zijn elementen van de interne klok ook aangegeven, zoals ELF3. In de juiste omstandigheden van lange daglengte en aanwezigheid van deze lichtkleuren kan FT ophopen en dit is het directe signaal om te gaan bloeien. De rol van verrood licht wordt in het volgende hoofdstuk verder uitgediept.

Planten hebben meerdere mechanismen om fotoperiode te meten (Gendron & Staiger, 2023). Bloeisturing door CO en FT zoals hier beschreven is niet het enige. Een ander mechanisme reageert op signalen uit het fotosynthese-apparaat en ophoping van zetmeel (Liu *et al.*, 2021). Met dit mechanisme anticipeert de plant ook op de seizoenen.



Figuur 3. Natuurlijke condities die bloei versnellen in *Arabidopsis thaliana*, namelijk lange daglengte met een lightspectrum met extra verrood en een temperatuurprofiel over de dag, geeft twee pieken in het bloeihormoon florigen (FT). De regulatie van FT is essentieel voor bloei. Het eiwit CONSTANS (CO) is de belangrijkste regulator of schakelaar die het niveau van FT bepaalt. CO wordt op zijn beurt aangestuurd door een netwerk dat reageert op blauw, rood en verrood licht via fotoreceptoren, en op temperatuur en de interne klok. In de nacht wordt CO afgebroken door COP1/SPA en vervalt de stimulatie van FT. Overdag wordt onder invloed van verrood licht, waargenomen door de fotoreceptor fytochroom A (phyA), deze afbraak van CO geremd, met name in de ochtend. In de middag speelt blauw licht een rol in de stabilisatie van CO via de fotoreceptoren cryptochroom 2 (CRY2) en FKF1. Een rode pijl is stimulatie, een blauwe pijl met T is remming. Maar let wel: zowel verrood licht in de middag als in de ochtend is nodig om de piek in FT in de ochtend te krijgen (Lee *et al.*, 2023). Figuur uit Takagi *et al.*, (2023).

2.1.1 Lange dag met extra verrood en temperatuurwisseling geeft snellere bloei dan alleen lange dag

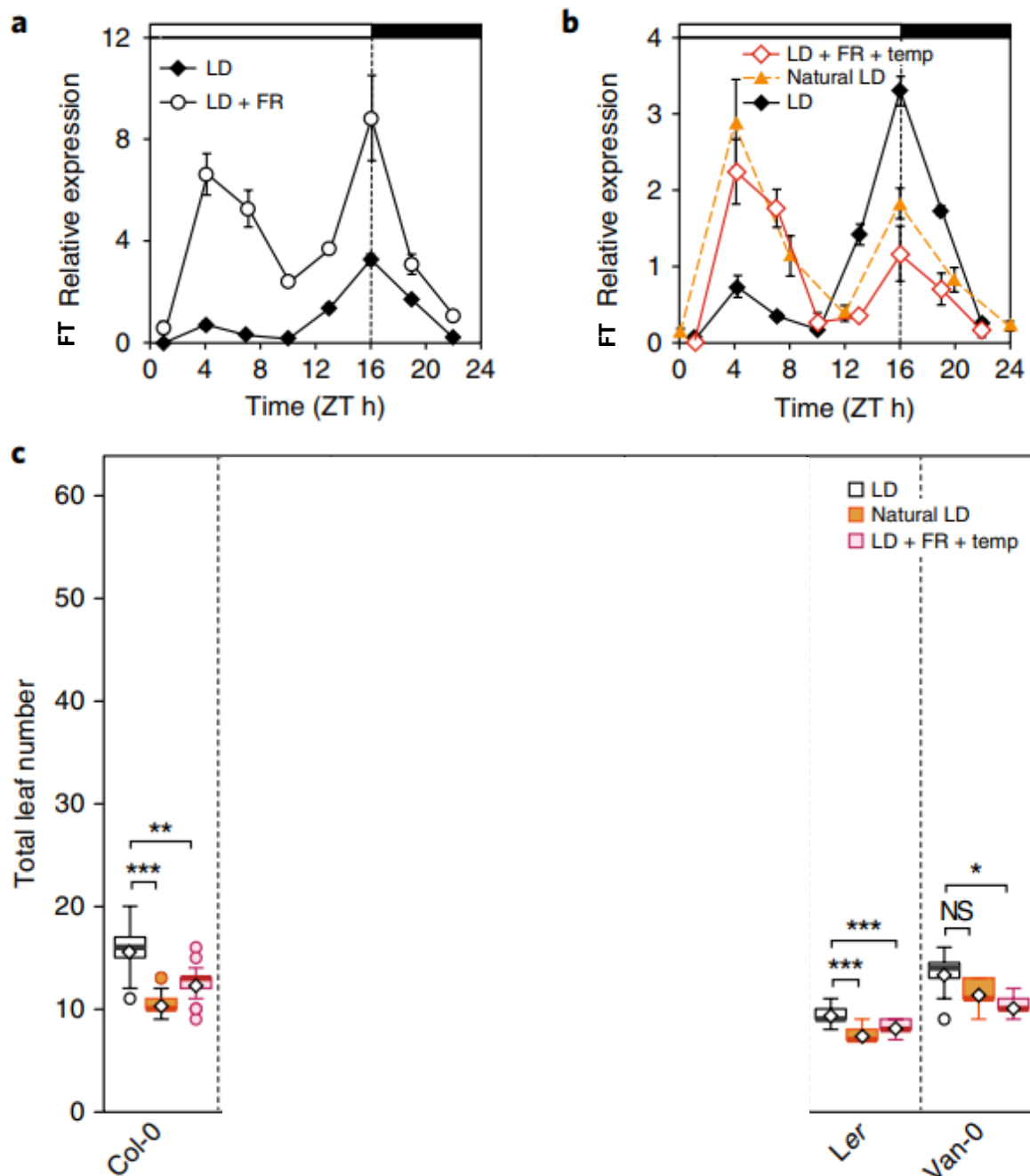
Niet alleen de duur van de lichtperiode is van belang, ook onder andere de samenstelling van het lightspectrum en het verloop van temperatuur over de dag. In een klimaatkamer wordt bloei van *Arabidopsis thaliana* versneld bij een lange daglengte als er wordt bijbelicht met extra verrood en een natuurlijk temperatuurprofiel over een etmaal wordt gesimuleerd (Song *et al.*, 2018). De rood/verrood (R/FR) ratio werd daarbij verlaagd van 2 naar 1. Er ontstaat dan zowel in de ochtend als in de middag een piek in FT (Fig. 4). Verrood waargenomen via de fotoreceptor fytochroom A speelt hierbij een belangrijke rol. Dit wordt ook in de natuur onder lange daglengte in *Arabidopsis thaliana* gevonden. In natuurlijke condities is er ook zo'n verloop van temperatuur over een etmaal en een R/FR ratio van 1.

Deze resultaten zijn ook voor de tuinbouwpraktijk van belang. Ook in andere lange-dagplanten is de verwachting dat bloei wordt versneld met een groter verschil in dag-/nachttemperatuur en belichting met een groter aandeel verrood licht. Voor lelie (Oriëntaal- en OT-hybriden) en lisianthus is ook inderdaad gevonden dat de bloei wordt versneld met verrood in de belichting (Hogewoning *et al.*, 2021; van den Boogaart *et al.*, 2022). Echter, in deze proeven en in de praktijk gaat het dan om het effect van lage intensiteit verrood ten opzichte van een rood/blauw LED-spectrum zonder verrood.

In de proeven van Song *et al.*, (2018) en Lee *et al.* (2023) is er een versnelling van bloei ten opzichte van een breedband lightspectrum waarin al verrood licht aanwezig is (F017/950/24 fluorescente lampen, Optron Osram Sylvania). In een typisch LED rood/blauw spectrum zonder verrood valt te verwachten dat de effecten van verrood bijbelichting nog sterker zullen zijn.

Temperatuur wordt ook waargenomen door planten en speelt een rol in de signalering van daglengte en de interne klok. Onder andere Fytochroom B fungeert daarbij ook als temperatuursensor. Onder hoge temperatuur wordt de actieve vorm van fytochroom B (Pfr) versneld omgezet naar de inactieve vorm (Pr) (Legris *et al.*, 2016; Klose *et al.*, 2020). Hoe temperatuur via fytochroom B activiteit de bloei beïnvloedt is echter onbekend.

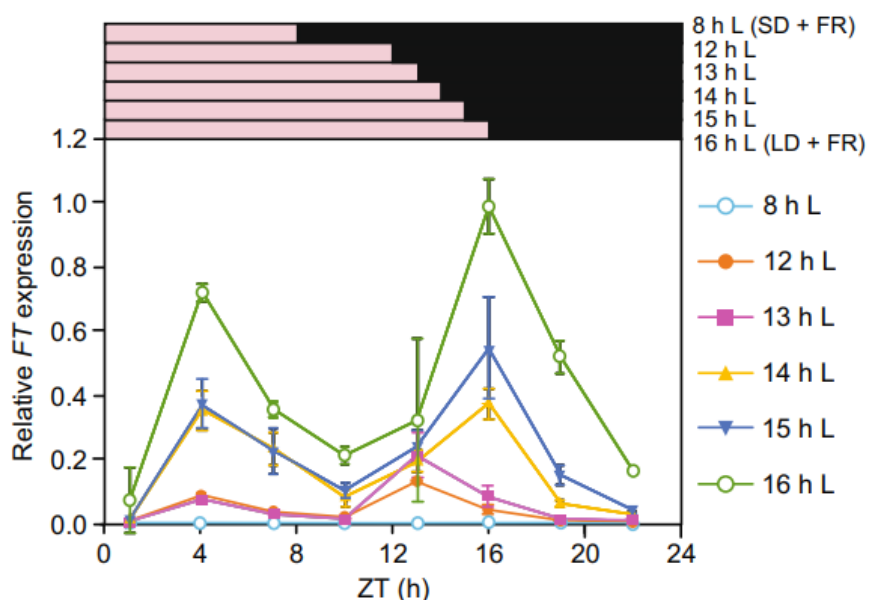
Daarnaast is het transport van FT temperatuurafhankelijk (Susila *et al.*, 2021). Onder lage temperatuur (16°C) blijft FT meer gebonden aan de celmembraan dan bij hogere temperatuur (23°C). Het transport van FT wordt zo geremd onder lage temperatuur en de bloei vertraagd.



Figuur 4. Bloei van *Arabidopsis thaliana* wordt versneld wanneer tijdens een lange dag belicht wordt met extra verrood licht en er een verloop van temperatuur over de dag is, zoals in de natuur. (a) en (b) expressie van florigen (FT) over de dag en (c) aantal gevormde bladeren op het moment van eerste bloei in ecotypes van *Arabidopsis* in verschillende lichtcondities. Bloei treedt eerder op (lager bladnummer) in de natuur (Natural LD) dan onder lab condities met alleen maar wit licht zonder extra verrood en vlakke temperatuur (LD). LD is 22°C vlak en 16 uur per dag 60-90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ belichting met witte fluorescente lampen met rood/verrood (R/FR) ratio van 2. Nabootsen van de natuurlijke situatie in het lab met extra verrood en temperatuurprofiel (LD + FR + temp) geeft ook versnelde bloei en een ochtendpiek in FT-expressie. LD + FR + temp behandeling is R/FR ratio van 1 en temperatuurverloop tussen 15.8°C en 22.8°C over de dag (Song *et al.*, 2012). Col-0, *Ler* en Van-0 zijn wilde ecotypes van *Arabidopsis thaliana*, waar meerdere mutanten die wel in de originele figuur opgenomen zijn, hier zijn weggelaten voor de duidelijkheid. Figuur uit Song *et al.*, (2018).

2.1.2 Duur en moment van belichting met verrood licht voor snelle bloei

Hoe langer de daglengte hoe sterker de expressie van FT in de morgen en middag bij *Arabidopsis thaliana* (Lee *et al.*, 2023). Belichting 16 uur per dag met extra verrood in het spectrum geeft dus meer bloeisignaal dan 15 uur en dat weer meer dan 14 uur (Fig. 5). Ook dit is een belangrijk gegeven voor de praktijk. Voldoende lange daglengte is nodig in kwantitatieve lange-dag planten om bloei te krijgen/ versnellen.

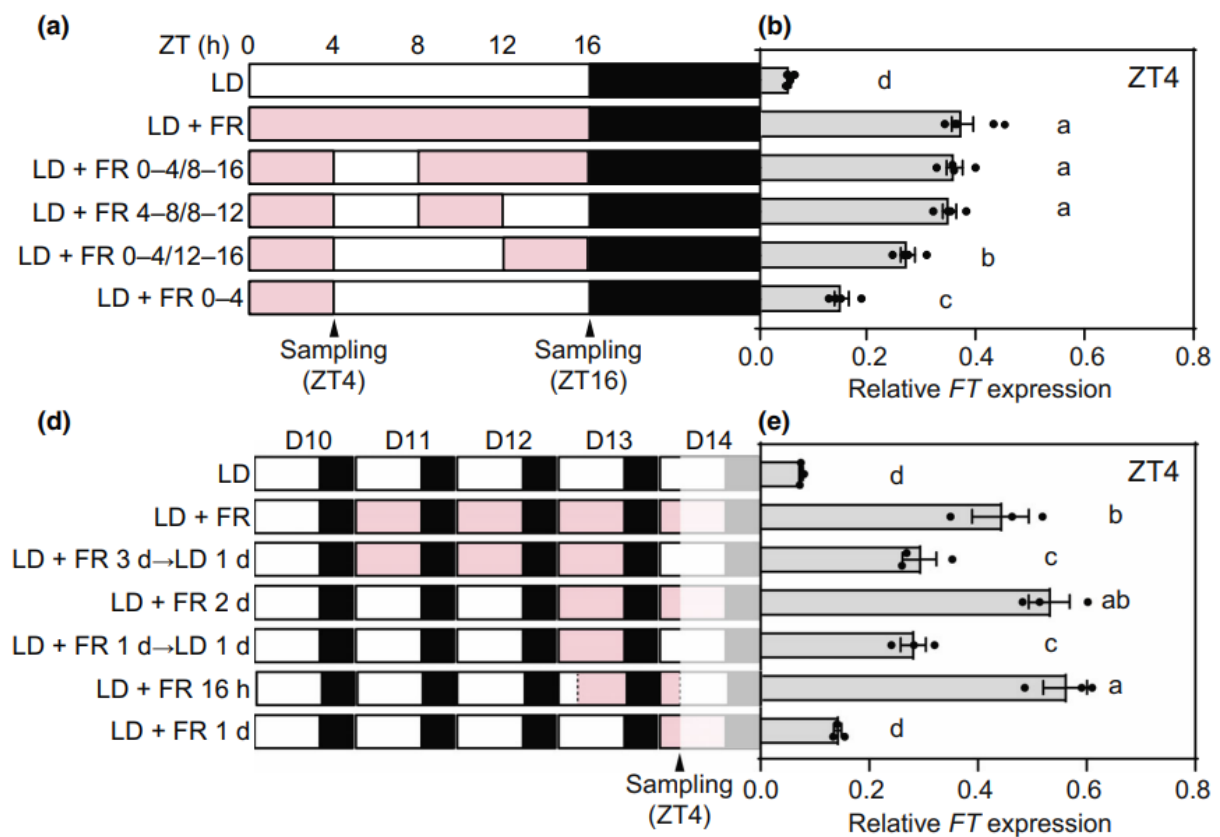


Figuur 5. Een voldoende lange daglengte met verrood (FR) licht in het spectrum is nodig om twee pieken in florigen (FT) niveau te geven waarmee bloei wordt versneld in *Arabidopsis thaliana*. Bij 12 en 13 uur per dag is alleen de tweede piek zichtbaar maar bij 14 u per dag worden duidelijk twee pieken zichtbaar. Bij 16 uur licht met verrood per dag zijn er nog hogere pieken zowel in de ochtend als middag dan bij 15 uur per dag. De tijd wordt aangegeven in uren nadat het licht aan gaat, Zeitgeber (ZT) genaamd. De eerste piek valt op tijdstip ZT4 en de tweede op ZT16. Figuur uit Lee *et al.*, (2023).

Wanneer moet verrood nu worden bijbelicht? Extra verrood in het lichtspectrum in de middag en aansluitend de volgende ochtend is nodig voor de ochtendpiek in FT en versnelde bloei (Lee *et al.*, 2023). Daarvoor hoeft extra verrood niet de hele dag aanwezig te zijn. Als verrood wordt bijbelicht tussen 8 en 12 uur na licht aan en tussen 0 en 4 uur na licht aan, wordt hetzelfde effect op de ochtendpiek van FT bereikt als wanneer de hele lichtperiode verrood wordt bijbelicht (Fig. 6).

Ook hoeft niet iedere dag verrood aan te staan tijdens de teelt. De maximale piek van FT in de ochtend wordt al bereikt als er maar één etmaal met verrood is bijbelicht zowel in de middag als de volgende ochtend (Fig. 6). Dit geeft nog niet aan dat ook bloei versneld wordt maar wel dat mogelijk niet de hele voorgaande juveniele fase verrood hoeft worden bijbelicht. *Arabidopsis* is een plant met een zeer snelle levenscyclus, in sierteeltgewassen zal de effectieve duur van belichting waarschijnlijk langer zijn. Het algemene principe dat slechts in de jonge fase van de groei verrood nodig is werd ook bevestigd in eerdere proeven van Plant Lighting bij lelie en lisianthus (Hogewoning *et al.*, 2021; van den Boogaart *et al.*, 2022).

Voor een goede bloei van sierteeltgewassen kan dus mogelijk bespaard worden op bijbelichting met verrood, in uren per dag en dagen per teelt. Dit zal afhangen van het gewas en ras en het precieze stadium waarin de plant gevoelig is. Stel dat bijvoorbeeld maar een week lang 8 uur per dag verrood hoeft te worden belicht, dan scheelt dat flink ten opzichte van de hele teeltduur 16 uur per dag. Met zonlicht overdag waarin voldoende verrood aanwezig, zou alleen nog maar in de belichte uren voor zonsopgang verrood bijbelichting nodig zijn in het voorbeeld in Figuur 6.

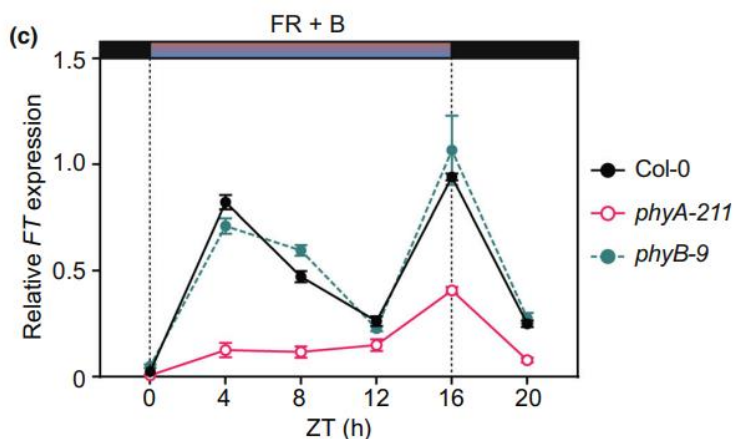


Figuur 6. De bloei van *Arabidopsis thaliana* wordt versneld als florigen (FT) een voldoende grote piek in de ochtend heeft, wat afhankelijk is van de aanwezigheid van extra verrood licht in het spectrum zowel in de middag als de volgende ochtend (a). Onder een lange dag zonder verrood (LD) is de expressie van FT in de ochtend, tijdstip ZT4 (4 uur na licht aan), zeer laag. Als de hele lichtperiode van 16 uur verrood licht wordt gegeven (LD + FR) is deze piek maximaal. Verrood dient aanwezig te zijn voor minstens 4 uur lang in de middag (tussen ZT 8 en ZT 16) en aansluitend de volgende ochtend zodra het licht wordt, om dezelfde grote piek in FT expressie te krijgen als wanneer steeds de hele lichtperiode verrood licht aanwezig is. Belichting met verrood gedurende één etmaal (b) is al voldoende voor de maximale piek van FT in de ochtend. LD belichting met R/FR ratio 2-2.5; LD + FR, belichting met R/FR ratio van 1. Figuur uit Lee *et al.*, (2023).

Nota bene: eerder werd er van uit gegaan dat alleen in de middag de plant gevoelig is voor een verrood signaal, op grond van de waargenomen piek in het eiwit CO (Lagercrantz, 2009; Trouwborst *et al.*, 2013). Bij lelie bleek dit denkmodel al niet te werken: verrood alleen in de middag leidde niet tot de snelste bloei, maar was wat trager dan wanneer de hele lichtperiode verrood werd bijbelicht (Hogewoning *et al.*, 2020). Volgens de latere inzichten hierboven beschreven komt dat omdat ook de volgende ochtend verrood nodig is, aansluitend op de

voorgaande middag. Voor alleen een FT avondpiek bleek alleen verrood in de middag overigens wel afdoende, maar niet voor de ochtendpiek (Lee *et al.*, 2023).

Een lange daglengte met alleen een lage intensiteit van 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ blauw en verrood licht is voldoende om twee pieken in expressie van FT te krijgen (Fig. 7), wat leidde tot een snelle bloei (na 4-5 bladeren) van *Arabidopsis thaliana*. Belichting met alleen verrood licht heeft dat effect niet. Fytochroom A is betrokken bij deze respons. Deze lichtreceptor absorbeert ook blauw licht. Mogelijk speelt hierbij ook signalering door het fotosynthese-apparaat onder invloed van blauw licht een rol (Lee *et al.*, 2023). Deze kennis kan mogelijk ook toegepast worden. In de winter zou de dag verlengd kunnen worden met alleen blauw en verrood licht met lage intensiteit. Zo wordt toch de bloei versneld, al is de assimilatie dan uiteraard wel minder dan wanneer met de gebruikelijke hoge intensiteit wordt bijbelicht. Andere lichtspectra zijn in deze studie niet getoetst. Fytochroom A heeft voor transport naar de celkern en activiteit meerdere omzettingen tussen de Pr en Pfr vorm nodig waar zowel rood als verrood licht voor nodig lijken te zijn (Rausenberger *et al.*, 2011). Ook verlenging van de dag met rood en verrood of rood/blauw/verrood zou mogelijk bloei kunnen versnellen en zo'n spectrum is energiezuiniger dan blauw en verrood.



Figuur 7. Belichten met alleen blauw en verrood licht met lange daglengte is voldoende om twee pieken in expressie van FT (FT) te krijgen. Dit effect is afhankelijk van fytochroom A maar niet fytochroom B. Figuur uit Lee *et al.*, (2023).

2.1.3 Vertaling van modelplant naar andere soorten

De elementen van de circadiaanse klok en daglengte-waarneming zijn terug te vinden in heel verschillende plantenfamilies. Zo hebben gerst, tarwe, rijst en *Brachypodium* (een grassoort) overeenkomsten met *Arabidopsis thaliana* (Song *et al.*, 2015). De algemene principes komen overeen al is de sturing niet exact hetzelfde in iedere soort. Zo worden ook overeenkomsten in bloeisturing beschreven tussen Brassicaceae, waar *Arabidopsis* toe behoort, en Asteraceae (Leijten *et al.*, 2018). Twee belangrijke sierteeltgewassen uit de Asterfamilie zijn chrysant en gerbera. Dit zijn korte-dag planten. De machinerie met CO en FT is vergelijkbaar met die van *Arabidopsis thaliana* maar geeft een tegengesteld resultaat, namelijk bloei onder korte daglengte.

Er zijn ook grote overeenkomsten in de eigenschappen van fytochroom van *Arabidopsis thaliana* met die van twee heel andere soorten, mais en aardappel (Burgie *et al.*, 2021). Er worden twee types beschreven waarvan fytochroom A verantwoordelijk is voor de waarneming van lage lichtintensiteit, terwijl fytochroom B hoge lichtintensiteit waarneemt, en de belangrijkste temperatuursensor is in planten. Deze twee fotoreceptoren spelen een belangrijke rol in bloeisturing.

Lisianthus is, net als *Arabidopsis thaliana*, een kwantitatieve lange-dagplant (Islam *et al.*, 2005). Een lange daglengte versnelt de bloei (Zaccai & Edri, 2002).

Proeven bij Plant Lighting hebben aangetoond dat zonder verrood in de belichting onder lange dag de bloei van Lisianthus vertraagd wordt (Hogewoning *et al.*, 2020; van den Boogaart *et al.*, 2022). Dit is dus in lijn met de effecten van verrood zoals hiervoor beschreven voor *Arabidopsis thaliana*. Het is interessant om te onderzoeken of lisianthus en andere kwantitatieve lange-dag planten net zo reageren op verrood bijbelichting op specifieke momenten in de middag en aansluitend in de ochtend zoals hierboven beschreven. Dat zou een besparing op kunnen leveren omdat verrood alleen aangeschakeld wordt wanneer nodig om bloei te versnellen. Zoals eerder gezegd is ook gevonden dat verrood niet de hele teelt nodig is bij lelie en lisianthus voor snelle bloei (Hogewoning *et al.*, 2021; van den Boogaart *et al.*, 2022; Bongers en Hogewoning, 2024; van den Boogaart en Hogewoning, 2024). Ook is verlenging van de dag met een lage intensiteit blauw en verrood stuurlicht (Lee *et al.*, 2023), al dan niet met rood licht, een mogelijkheid voor besparing op belichting.

2.2 Overige signalen voor bloeisturing

Voor bloeisturing in planten worden een aantal verschillende routes onderscheiden:

- Fotoperiode en interne klok
- Gemiddelde temperatuur
- Leeftijd
- Gibberellinezuur
- Autonoom
- Vernalisatie

Planten integreren signalen uit deze verschillende routes. Daar ligt een (zeer) complex netwerk van signaaltransductie aan ten grondslag. Een voorbeeld waarin deze kennis wordt samengevat voor de modelplant *Arabidopsis thaliana* is te zien in Figuur B2 in de Bijlage. Sommige soorten hebben bijvoorbeeld een langdurige koude periode in de winter nodig voor ze gaan bloeien, een proces dat vernalisatie heet.

2.2.1 Vernalisatie in lisianthus

Lisianthus (*Eustoma grandiflorum*) is een tweejarige plant die normaal vernalisatie nodig heeft in de winter om het volgende voorjaar te bloeien. In de glastuinbouw wordt deze plant als eenjarig gewas geteeld, waarbij in de opkweekfase rozetvorming dient te worden voorkomen. Als na het zaaien de temperatuur te hoog is, vormt de plant een rozet en gaat niet bloeien (Pergola, 1992). Een kortdurende warme periode van maar drie dagen vermindert al het percentage schietende planten (Ohkawa *et al.*, 1991). Zaaialingen zijn gevoelig voor hogere temperaturen direct na het nat maken van de zaden.

In de teelt worden de zaaialingen eerst langdurig koud opgekweekt. Deze koude periode voorziet in de vernalisatie en maakt het mogelijk de tweejarige cyclus te verkorten naar een eenjarige cyclus. Hoe koeler de temperatuur en hoe langer de koele periode, hoe sneller planten daarna gingen schieten (Ohkawa *et al.*, 1991).

In het algemeen versnelt verrood licht de bloei, via CO en FT, en kan daarmee de noodzaak voor vernalisatie verminderen (Kim *et al.*, 2008). Zie ook Figuur B2 in de Bijlage.

2.2.2 Temperatuurbehoefte siergewassen

De optimale temperatuur voor veel siergewassen is bekend (Proietti *et al.*, 2022). Er wordt onderscheid gemaakt in bepaalde kritische temperaturen, namelijk de basis, optimale en maximale temperatuur (Tabel 1). Soorten die een relatief koele optimale temperatuur hebben zoals *Antirrhinum* (leeuwenbek) en *Matthiola* (violier) hebben potentie voor een energiezuinige teelt van snijbloemen. Ook *Campanula* is een koelere teelt (Cavins & Dole, 2001; Song *et al.*, 2003). *Lisianthus* heeft van de genoemde soorten in Tabel 1 de hoogste optimale dagtemperatuur 24-26°C en wordt in Nederland vaak nog warmer geteeld, terwijl die voor *Matthiola* maar 12-14°C is. *Lisianthus* is dan ook een zeer energie-intensieve teelt, hoewel de productiviteit per m² ook erg hoog is.

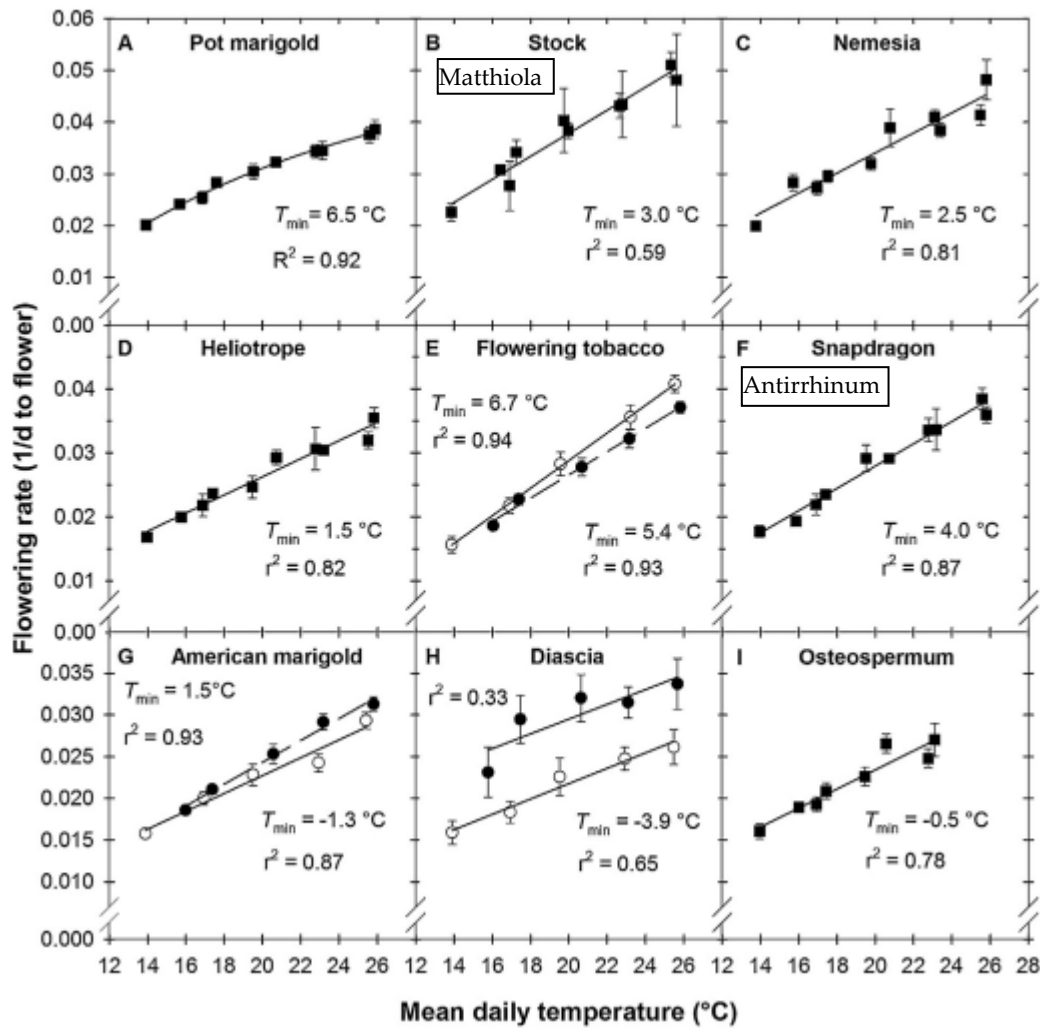
Over het algemeen wordt binnen de grenzen van de basis temperatuur en de maximale temperatuur de bloei versneld met een toename in temperatuur (Vaid & Runkle, 2013). Dus ondanks hun relatief lage temperatuurbehoefte hebben ook *Antirrhinum* en *Matthiola* een veel snellere bloei bij hogere temperatuur. Bijvoorbeeld *Matthiola* bloeit in ongeveer 50 dagen bij 14°C en 20 dagen bij 26°C (Fig. 8). Uiteraard resulteert een hele snelle ontwikkeling bij de meeste gewassen in een laag plantgewicht.

Een mogelijke strategie om de warmtevraag te beperken is om de periode te bepalen waarin de plant gevoelig is voor bloeisturing door hogere temperatuur. Wellicht kan worden volstaan met enige weken relatief hoge temperatuur op het juiste moment in de teelt en verder een lagere temperatuur.

Tabel 1. Optimale temperatuur en daglengte-behoefte van snijbloemen. Planten aangeduid met LDf zijn facultatieve of kwantitatieve lange-dagplanten. Tabel uit (Proietti *et al.*, 2022). Let op: de genoemde optimale temperaturen zijn slechts indicatief en hangen mede af van overige teeltomstandigheden, zoals plantdichtheid en lichtsom. Lisianthus wordt in Nederland bijvoorbeeld veelal bij relatief hoge lichtsommen geteeld en daarbij wordt ook een hogere temperatuur aangehouden. Phalaenopsis wordt in de vegetatieve fase ook beduidend warmer geteeld ($\geq 28^{\circ}\text{C}$).

	Optimal Temperatures			Cold	Greenhouse Temperate	Heated	Photoperiodic Requirement
	T _{night}	T _{day}	T _{substrate}				
<i>Antirrhinum</i>	8–12	14–18	10–15	X			ND-LDf
<i>Anthurium</i>	18–23	23–25	-			X	LDf
<i>Chrysanthemum</i>	13–16	20–25	16–18			X	SDo
<i>Dianthus</i>	10–12	18–21	10–15	X			ND
<i>Gerbera</i>	13–15	20–24	18–20		X		ND-SDf
<i>Lisianthus</i>	15–18	24–26	>13			X	LDf
<i>Matthiola</i>	10	12–14	-	X			LDf
<i>Rose</i>	14–16	20–25	15–18			X	ND
Geophytes							
<i>Alstroemeria</i>	10–16	18–21	13–16		X		LDf
<i>Zantedeschia</i>	10–13	20–25	15–18	X			ND
<i>Freesia</i>	10–16	18–24	10–15		X		ND
<i>Gladiolus</i>	10–12	16–20	10–15		X		LDf
<i>Iris</i>	8–15	15–20	10–13		X		ND
<i>Lilium</i>	10–16	18–24	10–15			X	LDf
<i>Narcissus</i>	8–15	15–20	10–13				ND
<i>Ranunculus</i>	5–10	12–25	<10	X			LDf
<i>Tulip</i>	12–18	22–25	8–12	X	X		ND
Orchids ¹							
<i>Cattleya</i>	13–16	16–18	16–18		X		SDo
<i>Cypripedium</i>	13–16	16–18	10–14		X		ND
<i>Cymbidium</i>	10–14	13–16	10–14	X			ND
<i>Dendrobium</i>							
<i>Phalaenopsis</i>	16–18	18–21	16–18			X	SDf, ND

¹ = dual end use as cut flower and flowering potted plant. Cold greenhouse T_{night} 2–10 °C, Temperate greenhouse T_{night} 10–14 °C, Heated greenhouse T_{night} 16–20 °C. ND = neutral day, SD = short day, LD = long day; o = obligatory, f = facultative.



Figuur 8. Effect van gemiddelde temperatuur onder lange dag (16 uur) op bloeisnelheid, aangegeven als 1/dagen tot bloei. Voorbeeld: *Matthiola* (Stock) bloeit in ongeveer 50 dagen bij 14°C en in 20 dagen bij 26°C. Deze temperaturen vallen binnen de basis temperatuur en maximale temperatuur voor de onderzochte soorten. Figuur uit (Vaid & Runkle, 2013).

3 Conclusie en aanbevelingen

Planten integreren signalen uit de omgeving zoals daglengte en temperatuur met interne signalen waaronder de biologische klok en plantleeftijd. In kwantitatieve lange-dag planten is er een centrale rol voor de waarneming van daglengte door fotoreceptoren en de interne klok in versnelling van bloei. Verrood licht is nodig voor die respons, maar ook de lichtkleuren rood en blauw. Op grond van kennis in de modelplant *Arabidopsis thaliana* valt er mogelijk te besparen op bijbelichting door licht van het juiste spectrum slim in te zetten om bloei te versnellen. Er blijkt veel overeenkomst in bloeisturing te zijn met andere plantensoorten uit diverse families, al zijn er ook verschillen.

Bloeisturing

De aanbevelingen hieronder zijn interessant om te toetsen in kwantitatieve lange-dag planten om bloei te versnellen. Specifieke condities zullen afhangen van de soort, het ras, plantleeftijd en teeltcondities en zullen in proeven geoptimaliseerd moeten worden.

- Een langere daglengte leidt tot meer bloeisignaal (florigen) dus 16 uur belichten per dag is beter dan bijvoorbeeld 14 uur per dag om bloei te versnellen, en mogelijk werkt een nog langere daglengte nog beter.
- Verrood bijbelichting is minimaal nodig gedurende 4 uur in de middag en aansluitend 4 uur 's ochtends direct vanaf het moment dat het licht aan gaat. Verrood hoeft dan niet de hele dag bijbelicht te worden, wat elektriciteit bespaart.
- Verrood bijbelichting gedurende een aantal etmalen in de gevoelige fase volgens het patroon hierboven zou genoeg kunnen zijn om bloei te versnellen. Voor en na deze periode hoeft dan mogelijk minder of geen verrood bijbelicht te worden.
- Een lange daglengte met alleen lage intensiteit blauw en verrood licht was voldoende om bloei te versnellen en kan mogelijk gebruikt worden als stuurlicht om de dag mee te verlengen, eventueel met rood licht erbij. Zo kan mogelijk op belichting worden bespaard zonder bloei te vertragen.

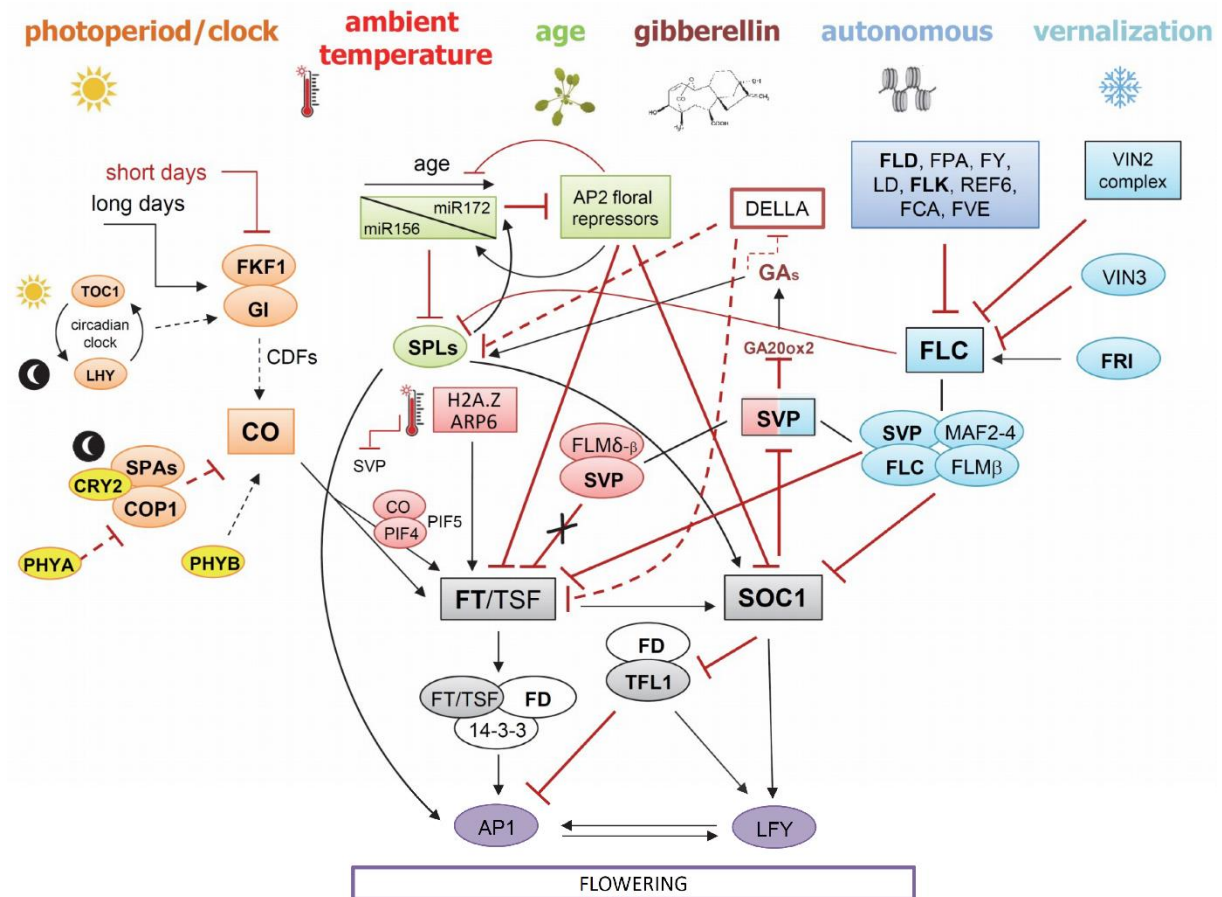
Sierteeltgewassen voor energiezuinige teelt

Diverse sierteeltgewassen die nu nog een vrij klein areaal beslaan of nog niet jaarrond geteeld worden, bieden potentie voor een energiezuinige winterteelt omdat ze een lage warmtebehoefte hebben. Voor de kwantitatieve lange-dag planten is succesvolle jaarrond teelt onder full-LED waarschijnlijk ook gebaat bij de aanbevelingen hierboven wat betreft lichtspectrum en daglengte. In de winter onder relatief koele temperatuur zouden gewassen als *Campanula* en *Matthiola* wellicht ook snijbloemen van hoge kwaliteit kunnen opleveren maar met minder energie dan sommige van de huidige gangbare gewassen. Ook deze soorten bloeien sneller naarmate de temperatuur toeneemt. Mogelijk hoeft slechts een bepaalde gevoelige periode een hogere temperatuur te worden gegeven om bloei te versnellen, en de rest van de teelt niet.

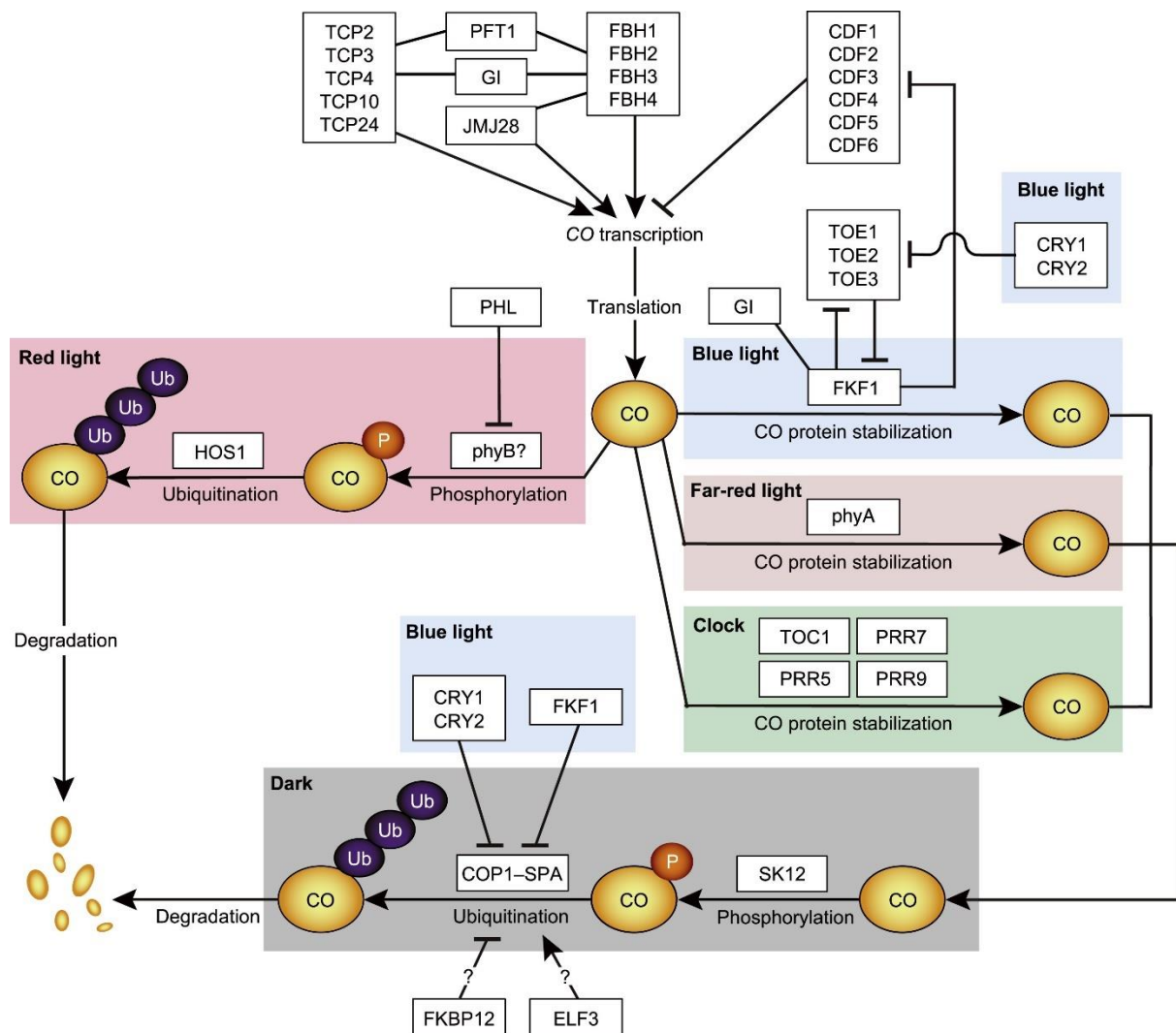
Bijlage

Tabel B1. Soorten snijbloemen in Nederland gesorteerd op grootte van het areaal in 2022. Bron: CBS.

Gewas	Areaal (ha)	Aandeel (%)	Latijnse naam	Familie	Synoniem familie
Chrysanten	500	25.4	<i>Chrysanthemum</i>	Asteraceae	composietenfamilie
Overige snijbloemen	300	15.2			
Lelies	190	9.6	<i>Lilium</i>	Liliaceae	leliefamilie
Gerbera's	170	8.6	<i>Gerbera</i>	Asteraceae	composietenfamilie
Rozen	170	8.6	<i>Rosa</i>	Rosaceae	rozenfamilie
Hortensia's	150	7.6	<i>Hydrangea</i>	Hydrangeaceae	hortensiafamilie
Amaryllis	110	5.6	<i>Hippeastrum</i>	Amaryllidaceae	narcisfamilie
Orchideeën	100	5.1	<i>divers</i>	Orchidaceae	orchideeënfamilie
Lisianthus	70	3.6	<i>Eustoma</i>	Gentianaceae	gentiaanfamilie
Freesia's	70	3.6	<i>Freesia</i>	Iridaceae	lissenfamilie
Alstroemeria	40	2.0	<i>Alstroemeria</i>	Alstroemeriaceae	
Anthurium	40	2.0	<i>Anthurium</i>	Araceae	aronskelkfamilie
Pioenroos	40	2.0	<i>Paeonia</i>	Paeoniaceae	
Anjers	10	0.5	<i>Dianthus</i>	Cariophyllaceae	anjerfamilie
Tulpen	10	0.5	<i>Tulipa</i>	Liliaceae	leliefamilie



Figuur B1. Schematisch overzicht van de bloeiregulatie in de modelplant *Arabidopsis thaliana* door verschillende signaaltransductie-routes. Het overzicht zal ongetwijfeld slechts een benadering zijn van de bewerkelijkheid en laat zien hoe complex de interactie is tussen allerlei processen in de plant. Er is een hoofdrol voor de waarneming van daglengte door fotoreceptoren en de interne klok, via CONSTANS (CO) en Flowering locus T (FT), wat staat voor het bloeihormoon florigen. Vernalisatie is de behoefte aan een langdurige koude periode (winter) voordat planten gaan bloeien. Blokjes en ovalen zijn eiwitten, pijlen betekenen stimulatie en lijnen met T-einde betekenen remming. Figuur uit Leijten *et al.*, (2018).



Figuur B2. CONSTANS (CO) is de belangrijkste moleculaire schakelaar in de regulatie van bloei. De hoeveelheid CONSTANS-eiwit wordt op meerdere niveaus gereguleerd door daglengte via de interne klok en lichtsignalen. Onder invloed van blauw en verrood licht en de klok wordt CO aangemaakt en gestabiliseerd. Onder invloed van rood licht en in het donker wordt het CONSTANS-eiwit gemodificeerd en afgebroken (degradation). Pijlen betekenen stimulatie en lijnen met T-einde betekenen remming. Figuur uit Takagi *et al.*, (2023).

Referenties

- Bongers MW, Hogewoning SW** (2024) Lelie: sturen op bloeisnelheid en taklengte met fotoperiode en verrood licht. Deelrapport II in project “Kennisonwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een energie-efficiëntere teelt”. Plant Lighting B.V., Bunnik, 45p.
- van den Boogaart S, Hogewoning SW** (2024) Lisianthus: sturen op bloeisnelheid en taklengte met fotoperiode, verrood licht, temperatuur en genetica. Deelrapport III in project “Kennisonwikkeling daglengte-gevoelige siergewassen voor een energie-efficiëntere teelt”. Plant Lighting B.V., Bunnik, 40p.
- van den Boogaart SAJ, Hogewoning SW, Trouwborst G** (2022) Lisianthus: effecten van lichtspectrum en straling. Deelrapport VII in project “Fundamentele kennisonwikkeling LED-belichting voor praktische toepassing in de kas” & WP1 in project “Lisianthus toekomstbestendig stap één: minder elektra met LED”. Plant Lighting B.V., Bunnik. 36p.
- Burgie ES, Gannam ZTK, McLoughlin KE, Sherman CD, Holehouse AS, Stankey RJ, Vierstra RD** (2021) Differing biophysical properties underpin the unique signaling potentials within the plant phytochrome photoreceptor families. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. doi: 10.1073/pnas.2105649118
- Cavins TJ, Dole JM** (2001) Photoperiod, juvenility, and high intensity lighting affect flowering and cut stem qualities of *Campanula* and *Lupinus*. *HortScience* **36**: 1192–1196
- Gendron JM, Staiger D** (2023) New horizons in plant photoperiodism. *Annu Rev Plant Biol* **2023** **74**: 481–509
- Hogewoning SW, van den Boogaart SAJ, Kok BJ, Helmus-Schuddebeurs L** (2021) Leliebroei onder LED met minimaal energieverbruik. Plant Lighting B.V., Bunnik. 44p.
- Hogewoning SW, Krause A, van den Boogaart S A J, Sam-Sin G, Kok B J, Helmus-Schuddebeurs L** (2020) Leliebroei op weg naar fossielvrij: Voorbroei onder LED. Plant Lighting B.V., Bunnik. 41p.
- Islam N, Patil GG, Gislerød HR** (2005) Effect of photoperiod and light integral on flowering and growth of *Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn. *Sci Hortic* **103**: 441–451
- Kim SY, Yu X, Michaels SD** (2008) Regulation of *CONSTANS* and *FLOWERING LOCUS T* expression in response to changing light quality. *Plant Physiol* **148**: 269–279
- Klose C, Nagy F, Schäfer E** (2020) Thermal reversion of plant phytochromes. *Mol Plant* **13**: 386–397
- Lagercrantz U** (2009) At the end of the day: A common molecular mechanism for photoperiod responses in plants? *J Exp Bot* **60**: 2501–2515

- Lee N, Ozaki Y, Hempton AK, Takagi H, Purusuwashi S, Song YH, Endo M, Kubota A, Imaizumi T** (2023) The FLOWERING LOCUS T gene expression is controlled by high-irradiance response and external coincidence mechanism in long days in Arabidopsis. *New Phytologist* **239**: 208–221
- Legris M, Klose C, Burgie ES, Rojas CC, Neme M, Hiltbrunner A, Wigge PA, Schäfer E, Vierstra RD, Casal JJ** (2016) Phytochrome B integrates light and temperature signals in Arabidopsis. *Science* (1979) **354**: 897–900
- Leijten W, Koes R, Roobeek I, Frugis G** (2018) Translating flowering time from Arabidopsis thaliana to Brassicaceae and Asteraceae crop species. *Plants* 2018, Vol 7, Page 111 **7**: 111
- Liu W, Feke A, Leung CC, Tarté DA, Yuan W, Vanderwall M, Sager G, Wu X, Schear A, Clark DA, et al** (2021) A metabolic daylength measurement system mediates winter photoperiodism in plants. *Dev Cell* **56**: 2501-2515.e5
- Ohkawa K, Kano A, Kanematsu K, Korenaga M** (1991) Effects of air temperature and time on rosette formation in seedlings of *Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn. *Sci Hortic* **48**: 171–176
- Pergola G** (1992) The need for vernalization in *Eustoma russellianum*. *Sci Hortic* **51**: 123–127
- Proietti S, Scariot V, De Pascale S, Paradiso R** (2022) Flowering mechanisms and environmental stimuli for flower transition: bases for production scheduling in greenhouse floriculture. *Plants* **11**: 432
- Rausenberger J, Tscheuschler A, Nordmeier W, Wüst F, Timmer J, Schäfer E, Fleck C, Hiltbrunner A** (2011) Photoconversion and nuclear trafficking cycles determine phytochrome A's response profile to far-red light. *Cell* **146**: 813–825
- Sanchez SE, Rugnone ML, Kay SA** (2020) Light perception: A matter of time. *Mol Plant* **13**: 363–385
- Song JS, Bang CS, Chang YD, Jang HT, Lee JS** (2003) Forcing of *Campanula Medium* Champion cultivars. *Acta Hortic* 259–265
- Song YH, Kubota A, Kwon MS, Covington MF, Lee N, Taagen ER, Laboy Cintrón D, Hwang DY, Akiyama R, Hodge SK, et al** (2018) Molecular basis of flowering under natural long-day conditions in Arabidopsis. *Nature Plants* 2018 4:10 **4**: 824–835
- Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, Imaizumi T** (2015) Photoperiodic flowering: Time measurement mechanisms in leaves. *Annu Rev Plant Biol* **66**: 441–464
- Song YH, Smith RW, To BJ, Millar AJ, Imaizumi T** (2012) FKF1 conveys timing information for CONSTANS stabilization in photoperiodic flowering. *Science* (1979) **336**: 1045–1049

- Susila H, Jurić S, Liu L, Gawarecka K, Chung KS, Jin S, Kim S-J, Nasim Z, Youn G, Suh MC, et al** (2021) Florigen sequestration in cellular membranes modulates temperature-responsive flowering. *Science* (1979) **373**: 1137–1142
- Takagi H, Hempton AK, Imaizumi T** (2023) Photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: Multilayered regulatory mechanisms of *CONSTANS* and the florigen *FLOWERING LOCUS T*. *Plant Commun.* doi: 10.1016/j.xplc.2023.100552
- Trouwborst G, Hogewoning SW, Pot CS** (2013) Stuurlicht bij de tijd: deelrapport binnen het project: “Stuurlicht in de glastuinbouw, kansen voor energiebesparing”. *Plant Lighting B.V.*, Bunnik. 61p.
- Vaid TM, Runkle ES** (2013) Developing flowering rate models in response to mean temperature for common annual ornamental crops. *Sci Hortic* **161**: 15–23
- Zaccai M, Edri N** (2002) Floral transition in *lisianthus* (*Eustoma grandiflorum*). *Sci Hortic* **95**: 333–340