



Norges miljø- og  
biovitenskapelige  
universitet

Masteroppgave 2016 60 stp  
Institutt for plantevitenskap

# Vekst, transpirasjon og absisinsyreregulering hos *Cucumis sativus* – Betydningen av luftfuktighet og blått lys

Growth, Transpiration and Abscisic Acid Regulation  
in *Cucumis sativus*  
- The Influence of Air Humidity and Blue Light

Sara Brunborg Jakobsen  
Plantevitenskap - planteproduksjonssystemer



## **Forord**

Arbeidet med denne masteroppgaven har vært givende, kjekt og veldig lærerikt. Oppgaven er en del av prosjektet VeksthusDynamikk. Jeg håper denne masteroppgaven kan bidra til å øke kvaliteten på grønnsaksproduksjon i veksthus.

Jeg vil takke veilederen min Sissel Torre, for utrolig god oppfølging, gode diskusjoner og mye støtte gjennom skrivingen. Takk til Ida Hagen for uunnværlig hjelp med oppsett av forsøk, stell av planter og hjelp med målinger. Takk til Sheona Noemi Innes for hjelp med målinger og gode diskusjoner. Takk til Louise Arve for hjelp med målinger. Takk til Hilde Kolstad og Lene Cecilie Hermansen, ved Imaging centre, for hjelp med å lage utsnitt av agurkblader til lysmikroskopi. Takk til Irene Eriksen Dahl, ved IMV, for hjelp med analyse av næringsstoffer i blad. I tillegg vil jeg takke mine medstudenter for en fantastisk tid her på Ås, NMBU.

Ås 13.05.2016

Sara Brunborg Jakobsen



## Sammendrag

Planter som er dyrket under høy relativ luftfuktighet (RF) utvikler spalteåpninger som mangler evnen til å lukke ved ytre stimuli. Hormonet absisinsyre (ABA) er et viktig signal for lukking av spalteåpninger. Denne studien har sett på effekten av blått lys (B) på plantenes innhold av ABA og dens metabolitter. I tillegg er det undersøkt hvordan B påvirker plantenes morfologi og klorofyllinnhold. RF og mengde B, og samspillet mellom disse, ble testet på planter av tomat (*Solanum lycopersicum*) og agurk (*Cucumis sativus*). Forsøkene ble utført i vekstkammer, og avsluttet før plantene hadde utviklet full fruktproduksjon. Under det to uker lange forsøket stod plantene i vekstkammer med 60 % RF eller 90 % RF, i kombinasjon med enten høytrykksnatriumlamper (SON-T, 5 % B) eller SON-T + B lysdioder (LED) (30 % B).

Plantene som ble dyrket under 90 % RF hadde et lavere klorofyllinnhold og utviklet klorose. Det var en sammenheng mellom innholdet av klorofyll og nitrogen i bladene. Ved dyrkning under 30 % B ble den negative effekten under 90 % RF reversert ved å øke klorofyllinnholdet i plantene. Økt andel B økte transpirasjonsraten til plantene og dermed opptaket av viktige næringsstoffer som nitrogen og fosfor. Plantene dyrket under 60 % RF + 30 % B var minst og hadde en lavere tørrstoffakkumulasjon sammenlignet med de andre behandlingene. Under 90 % RF var det ingen forskjell i tørrstoffakkumulasjon når plantene var dyrket under de ulike andelene B.

Det var ingen forskjell i mengde ABA mellom høy og moderat RF men planter dyrket med ekstra B inneholdt mindre ABA enn planter dyrket ved SON-T. Spalteåpningene var også mer åpne under ekstra blått lys. Ved dyrkning under 90 % RF ble plantene stimulert til å inaktivere absisinsyre (ABA) mot phaseinsyre (PA) og diphaseinsyre (DPA). Ved dyrkning under 30 % B ble plantene stimulert til å inaktivere ABA mot absisinsyre-glukosyl-ester (ABA-GE) som er en lagringsform av ABA, i motsetning til 5 % B som gav inaktivering mot PA og DPA. Resultatene tyder på at B øker plantenes mulighet til å oppregulere ABA raskt.

Resultatene i denne studien viser at ekstra blått lys kan gi plantene mulighet til å utnytte de gode vekstvilkårene under høy RF, samtidig som de unngår problemer med spalteåpninger som mangler lukke-evne.

Nøkkelord: Luftfuktighet, lysdioder, blått lys, absisinsyre, absisinsyre-glukosyl-ester, phaseinsyre, diphaseinsyre, *Solanum lycopersicum*, *Cucumis sativus*.



## Summary

Previously studies have shown that plants produced under high relative humidity (RH) develop malfunctioning stomata, which fail to close under stressed situations. The closing mechanism of stomata is largely regulated by the hormone abscisic acid (ABA). This study examined the effect of blue light (B) on ABA and its metabolites of the plant as well as the morphology of the plants. The combined effects of relative air humidity (RH) and the amount of blue light were tested on tomatoes (*Solanum lycopersicum*) and cucumber (*Cucumis sativus*). The experiments were conducted in four controlled environment growth chambers and repeated two times. Plants in growth chambers were either exposed 60% RH or 90% RH, and in combination with high-pressure sodium lamps (HPS, 5 % B) or HPS + light emitting diode (LED, 30 % B).

The amount of chlorophyll was low in the plants grown under 90 % RH with HPS and they developed chlorosis. When the plants were exposed to 30 % B, the negative effects of 90 % RH were reversed by increasing the chlorophyll content in the leaves. 30 % B increased the plant transpiration, subsequently affecting uptake of important nutrient as nitrogen and phosphorus. The plants grown under 60 % RH + 30 % B were the smallest plants and they had the lowest accumulation of dry weight. This was not the case for 90 % RH + 30 % B, which showed almost similar dry weight accumulation as plants produced in 90% RH + HPS.

The level of total ABA was highest in plants grown under 90% RH compared to 60 % RH. Plants developed under 30% B had a lower level of total ABA compared to 5 % B, in addition the stomatas had higher aperture when grown under 30% B. When plants were exposed to 90 % RH they inactivated ABA towards phaseic acid (PA) and diphaseic acid (DPA). Plants grown under 30 % B was stimulated to inactivate ABA towards abscisic acid glucosyl ester (ABA-GE), while 5 % B inactivated ABA towards PA and DPA. It is possible that the use of extra blue light improves the closing ability of the stomata caused by a high proportion of stored ABA-GE, which can be converted to active ABA.

Use of extra B can enable the plants to better utilize the good growing conditions provided by high RH and in addition avoid the negative effect of high RH on the stomata.

Keywords: relative air humidity, blue light, light emitting diode, abscisic acid, abscisic acid glucosyl ester, phaseic acid, diphaseic acid, *Cucumis sativus*, *Solanum lycopersicum*,

# Forkortelser

RF = Relativ luftfuktighet

MD = Metningsdeficit

B = Blått lys

ABA = Absisinsyre

ABA-GE = Absisinsyre-glukosyl-ester

PA = Phaseinsyre (Phaseic acid)

DPA = Diphaseinsyre (Diphaseic acid)

TV = Tørrvekt

SLA = Spesifikt bladareal

BPB = Bladareal per blad



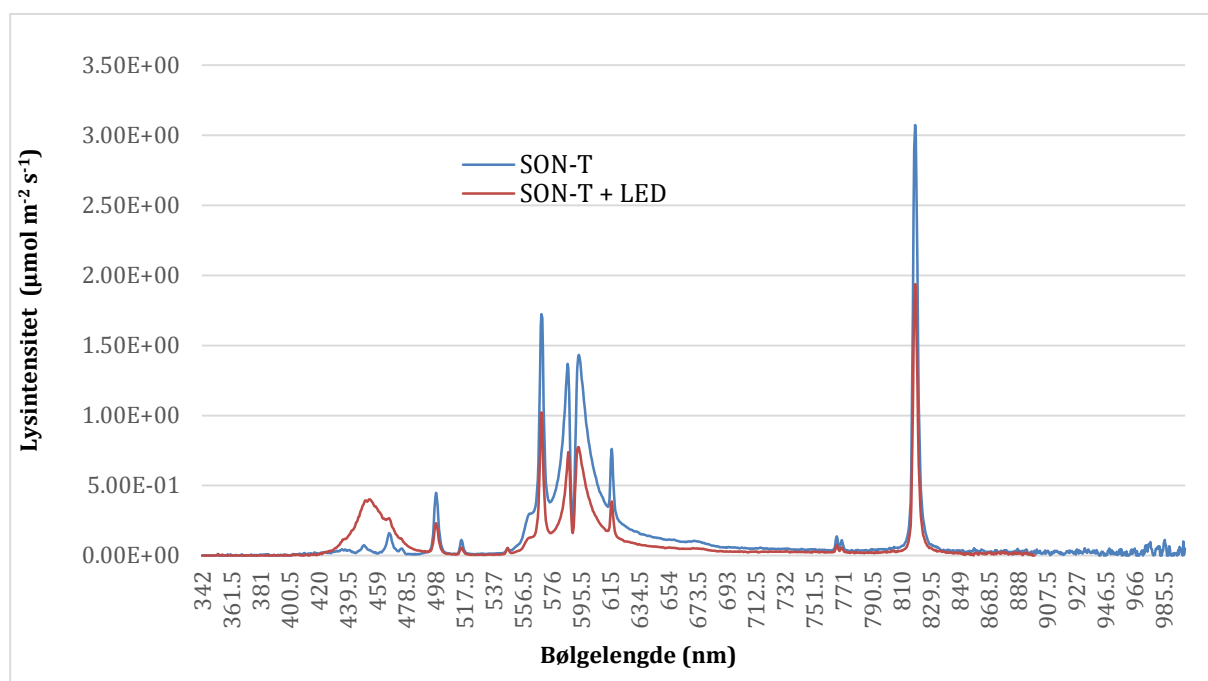
# Innholdsfortegnelse

<b>1</b>	<b>Innledning .....</b>	<b>1</b>
1.1	Dyrking av agurk og tomat i veksthus.....	3
1.2	Luftfuktighet og lysforhold.....	3
1.2.1	Effekter av høy relativ luftfuktighet på næringsopptak.....	4
1.2.2	Morfologiske effekter av høy relativ luftfuktighet.....	5
1.2.3	Responser på blått lys.....	6
1.2.4	Morfologiske effekter av blått lys .....	7
1.3	Spalteåpning og transpirasjon – effekter av luftfuktighet og blått lys .....	8
1.3.1	Effekter av høy relativ luftfuktighet på spalteåpninger.....	9
1.3.2	Effekter av blått lys på spalteåpninger .....	10
1.4	Biosyntese og katabolisme av ABA regulerer plantenes spalteåpningsaperture og transpirasjonsrate.....	11
1.4.1	ABA - et viktig signal for spalteåpning og lukking .....	11
1.4.2	Biosyntese av ABA skjer i hele planten.....	14
1.4.3	Effekter av høy relativ luftfuktighet på ABA.....	14
1.4.4	Effekter av blått lys på ABA.....	15
<b>2</b>	<b>Materialer og metoder .....</b>	<b>17</b>
2.1	Oppsett av forsøk.....	17
2.1.1	Forkultivering .....	17
2.1.2	Forsøksoppsett med ulik lyskvalitet og luftfuktighet.....	17
2.1.3	Målinger utført ved forsøksslutt.....	18
2.2	Plantevekstmålinger .....	19
2.3	Måling av transpirasjon fra hel plante og blad .....	19
2.4	Klorofyllinnhold.....	20
2.5	Avtrykk av epidermis.....	20
2.6	Analyser utført på blad fra agurk.....	21
2.6.1	Analyse av ABA.....	21
2.6.2	Analyse av næringsinnhold i bladene. ....	21
2.6.3	Lysmikroskopi av blader fra agurk .....	22
2.7	Statistikk.....	23
<b>3</b>	<b>Resultater .....</b>	<b>25</b>
3.1	Effekter av luftfuktighet og blått lys på morfologi.....	25
3.1.1	Effekt av luftfuktighet og blått lys på morfologi og tørrvekt av tomat 'Ailsa craig'..	25
1.1.1	Effekt av luftfuktighet og blått lys på morfologi og tørrvekt av agurk 'Quatro F1' ...	28
3.2	Effekter av blått lys og høy luftfuktighet på aperture og transpirasjon .....	32
3.2.1	Tomat 'Ailsa craig'.....	32
3.2.2	Agurk 'Quatro F1' .....	33
3.3	Effekter av luftfuktighet og blått lys på klorofyllinnhold.....	35
3.3.1	Klorofyllinnhold tomat 'Ailsa craig'.....	35
1.1.1	Klorofyllinnhold agurk 'Quatro F1' .....	35
3.4	Resultater fra målinger på agurk.....	38
3.4.1	Blått lys reduserer innholdet av totalt ABA.....	38

3.4.2	Forholdet mellom ABA og dens metabolitter .....	40
3.4.3	Næringsstoffer .....	43
3.4.4	Sammenheng mellom N-innhold og klorofyll .....	43
3.4.5	90 % RF gir akkumulering av stivelse i bladene.....	44
<b>4</b>	<b>Diskusjon .....</b>	<b>47</b>
<b>4.1</b>	<b>Vekst og morfologi.....</b>	<b>47</b>
4.1.1	Morfologiske parametere og tørrstoffakkumulering hos småplanter av tomat.....	47
4.1.2	Morfologiske parametere hos småplanter av agurk.....	48
4.1.3	Tørrstoffakkumulering hos småplanter av agurk.....	49
4.1.4	Ekstra blått lys gir bedre fruktproduksjon under høy relativ luftfuktighet.....	50
<b>4.2</b>	<b>Klorofyllinnhold.....</b>	<b>51</b>
4.2.1	Ekstra blått lys øker klorofyllinnholdet i tomat.....	51
4.2.2	Økt opptak av nitrogen ved ekstra blått lys øker klorofyllinnholdet i agurkblad .....	52
<b>4.3</b>	<b>Agurkplanter dyrket under høy luftfuktighet utvikler klorotiske blader .....</b>	<b>52</b>
<b>4.4</b>	<b>Transpirasjon og spalteåpningsaperture dag og natt .....</b>	<b>54</b>
4.4.1	Ekstra blått lys øker transpirasjonsraten til tomat .....	54
4.4.2	Ekstra blått lys øker transpirasjonsraten til agurk .....	55
<b>4.5</b>	<b>Luftfuktighet og lyskvalitet har effekt på inaktiveringsveiene av ABA hos Agurk</b>	<b>56</b>
4.5.1	Høy luftfuktighet fører til økt inaktivering mot PA og DPA. ....	57
4.5.2	Lav andel blått lys fremmer inaktivering mot PA og DPA .....	57
4.5.3	Økt andel blått lys fører til inaktivering av ABA mot ABA-GE .....	57
<b>4.6</b>	<b>Transport av ABA i planten.....</b>	<b>59</b>
<b>4.7</b>	<b>Kan ABA hindre åpning av spalteåpningene?.....</b>	<b>60</b>
<b>5</b>	<b>Konklusjoner.....</b>	<b>61</b>
<b>6</b>	<b>Praktiske implikasjoner - Produksjon av agurk under ekstra blått lys.....</b>	<b>62</b>
<b>7</b>	<b>Kilder.....</b>	<b>63</b>

# 1 Innledning

Lavt lysnivå er den begrensende faktoren i veksthusproduksjon i nordlige strøk, som Norge. Kunstig belysning blir brukt i perioder med lite naturlig lys, både som fotosynteselys og dagforlengelseslys. Den vanligste lyskilden som benyttes i veksthus er høytrykksnatriumslamper (SON-T). SON-T lamper består av omtrent 5 % blått lys (B), men hovedsakelig gult, oransje og rødt lys (Figur 1). Naturlig lys derimot består i overkant av 18 % B. Denne forskjellen i andel B kan ha effekt på morfologiske og fotosyntetiske egenskaper hos plantene. Noen av responsene som er styrt av B er fototropisme, kloroplastbevegelse, inhibering av stengelstrekning og stimulering til åpning av spalteåpninger (Taiz & Zeiger 2010).



**Figur 1** Lysspekter av SON-T og SON-T + LED. Lysspekteret viser irradians for hver bølgelengde for de to kombinasjonene av lyskilder som er brukt under forsøket.

Luffuktigheten i veksthus øker når plantene transpirerer vann. For å kvitte seg med luft med høyt vanninnhold er den vanligste metoden å åpne luftelukene i taket. Lufting kan

imidlertid føre til store energitap i perioder når varm og fuktig inneluft byttes ut med kjøligere og tørrere uteluft, såkalt luftefyring. Oppvarming av veksthus er kostbart og lufting som metode for luftfuktighetsregulering er dermed lite energieffektivt. Ved å unngå lufting på vinteren kan energisparingen være opptil 30 % (pers. med. Anders Sand, Norsk Gartnerforbund). Fravær av lufting kan derimot føre til svært høy relativ luftfuktighet (RF) og RF kan øke til så mye som 90 % i perioder (Mortensen 2000). Næringsopptaket hemmes ved høy RF fordi transpirasjonsstrømmen i plantene er lav (Gislerød et al. 1987). Flere tidligere studier har vist at planter utviklet under høy RF har redusert spalteåpningsfunksjon. Planter dyrket ved høy RF har høyere transpirasjonsrate ved forflytning ut av veksthus enn planter utviklet under moderat RF (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Mortensen 2000; Torre & Fjeld 2001; Torre et al. 2003). Planter med spalteåpninger som mangler evnen til å lukke har et stort vannforbruk, og det er registrert at potteplanter dyrket under høy RF har kort holdbarhet i forhold til planter dyrket under moderat RF (Mortensen & Fjeld 1998; Mortensen et al. 2001). Et studie av Terfa et al. (2012) gjort på potteroser viste at spalteåpningsaperturen til planter dyrket under høy RF var lik under lys- og mørkeperioden. Manglende lukking av spalteåpningene i mørkeperioden kan føre til et varmetap fordi plantene fortsetter å fordampe vann om natten (Arve & Torre 2015).

Problemer knyttet til høy luftfuktighet i veksthus har vært forsøkt løst på ulike måter. Enten ved å fjerne vann fra luften ved å installere avfuktingsanlegg, dyrke planter som er robuste mot høy luftfuktighet eller ved å benytte dyrkingsstrategier som gir bevegelse i spalteåpningene og dermed mer funksjonelle spalteåpninger. Sistnevnte metode er testet i flere forsøk de siste årene og inkluderer variasjon i temperatur og RF, økt luftsirkulasjon, og endringer i lysmengde og lyskvalitet (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Nejad & van Meeteren 2008; Pettersen et al. 2007; Terfa et al. 2012).

I denne studien ble *Cucumis sativus* og *Solanum lycopersicum* brukt som modellplanter, og under forsøket ble effekten av ekstra B (30 % B) på spalteåpningene og plantenes morfologi testet. Hensikten med forsøket var å undersøke om B kan være en aktuell metode for å utvikle funksjonelle spalteåpninger når plantene er dyrket under høy RF (90 % RF). I tillegg ble klorofyll, morfologi og tørrstoffinnholdet til plantene vurdert under økt B for å undersøke hvilke effekter B har på disse viktige produksjonsfaktorene.

## *1.1 Dyrking av agurk og tomat i veksthus*

Informasjon om dyrkningsstrategi for produksjon av agurk i veksthus er hentet fra Omdal (2005a). De fleste agurkprodusenter kjøper småplanter fra oppalsgartnerier. I disse gartneriene foregår det intensiv småplanteproduksjon for utplanting i veksthus. Noen produsenter velger å så plantene selv, grunnen til dette er minimering av skadedyr og patogener. Under oppal bør temperaturen være 25-26 C°, minimal temperatur ved oppal er 24 C°. Optimal temperatur etter utplanting i veksthus er 22-24 C°. Det er vanlig å ha en lysperiode på 20 timer og tilføre 800-1000 ppm CO<sub>2</sub>. De vanligste lampetyper som brukes for agurkproduksjon i Norge er SON-T. Det er vanlig med 200-220 W/m<sup>2</sup> lys installert, disse slås av når lysintensitet ute overstiger 300 W/m<sup>2</sup>. Produksjon av agurk starter vanligvis rundt januar-februar, med en omplanting i juni, og avsluttes i oktober. Flere dyrkere velger nå å ha helårsproduksjon. De senere årene har det blitt vanlig med raskere utbytting av plantene. Yngre planter antas å gi bedre fruktkvalitet og friskere planter (Omdal 2005a).

Informasjon om dyrkningsstrategi for produksjon av tomat i veksthus er hentet fra (Omdal 2005b). Produksjon av tomat skjer i likhet med agurk ved kjøp av oppalsplanter. Under oppal bør temperaturen være 24 C°, og en maksimal temperatur på 26 C°. Det er vanlig å bruke SON-T lamper med en intensitet på 95-120 W/m<sup>2</sup> under oppal. Etter utplanting i veksthus burde temperaturen være 19-20 C° dag og 17-19 C° natt. I veksthus er det vanlig å ha installert SON-T lamper med en lysintensitet på 200-220 W/m<sup>2</sup>. Daglengden bør være 15-16 timer. Lengre daglengde kan gi store bladskader. RF bør være 65-70 %. Det er vanlig å tilføre 800 ppm CO<sub>2</sub> for å øke veksthastigheten, gi kraftigere planter og redusere oppalstiden. Ved produksjon av tomatsorter som dyrkes under lys starter man produksjonen i september. Ikke alle tomatsorter egner seg til dyrking under kunstig lys (Omdal 2005b).

## *1.2 Luftfuktighet og lysforhold*

Energibesparende veksthus har ført til problemer med økende RF. Doble glass og tette veksthus fører til lite naturlig utlufting og dermed en endring i mikroklimaet i veksthuset (Bakker 1988). Når plantene står i veksthus med høy RF er det vist at de transpirerer mindre grunnet lav metningsdeficitt (MD). MD er et mål på forskjellen mellom vannmengden i luften og hvor mye vann luften kan holde.

### *1.2.1 Effekter av høy relativ luftfuktighet på næringsopptak*

En stor andel av næringsopptaket hos planter er passivt og skjer gjennom opptak av vann. Når plantene utvikles under høy RF transpirerer de mindre, høy RF kan dermed hemme opptaket av mikro- og makronæringsstoffer. Gisleröd et al. (1987) observerte en økt strekningsvekst for planter dyrket under høy RF, sammenlignet med moderat RF. Det var også et lavere innhold av noen makronæringsstoffer som kalium (K), kalsium (Ca) og magnesium (Mg) i bladene (Gisleröd et al. 1987). I begonia fant man signifikant lavere innhold av fosfor (P) og i bostonbregne fant man redusert innhold av Kjeldahl-N (ammonium-nitrogen og organisk bundet nitrogen) ved høy RF (Gisleröd et al. 1987). Vekstmediet hadde lavere konsentrasjon av næringsstoffer under høy RF og det ble foreslått at en økt ledningsevne i vekstmediet kan redusere den negative effekten av høy RF på næringsopptaket (Gisleröd et al. 1987). Under et studie av Suzuki et al. (2015) på tomat hadde bladene et lavere innhold av Ca og K ved utvikling under høy RF sammenlignet med moderat RF. Dette forklares med dårlig fordeling av næringsstoffene til de øverste delene av planten ved høy RF, grunnet lav transpirasjonsrate (Suzuki et al. 2015). Ca transporteres i xylem med vann (Suzuki et al. 2015). Ca er kjent for å være vanskelig å ta opp og translokteres i planten. Tomatplanter som lider av Ca mangel kan utvikle frukter med griffelråte. En forbedring av opptaket av næringsstoffer ved produksjon under høy RF er dermed viktig for å få høyest mulig kvalitet på både planter og frukt.

Etter karbon er nitrogen (N) det grunnstoffet planter trenger mest av (Hawkesford et al. 2012). N er en viktig del av mange cellekomponenter som aminosyrer, proteiner og nukleinsyrer (Taiz & Zeiger 2010). Ifølge Bævre og Gisleröd (1990) vil et nitrogennivå på 2,5 %, for agurk og tomat, karakteriseres som nitrogenmangel. Normalintervallet for nitrogen er 3,5-5,5 % for agurk og 3,5-5,0 % for tomat (Bævre & Gisleröd 1990). Planter dyrket under høy RF utvikler ofte klorotiske blader. Ifølge Scheible et al. (2004) vil nitrogenmangel eller begrensning føre til undertrykkelse av gener som er involvert i fotosyntese, klorofyllsyntese og plastidproteinsyntese hos vårskrinneblom. Gener involvert i sekundær metabolisme og protein degradering vil derimot bli induert (Scheible et al. 2004). Nitrogenmangel kan føre til opphopning av karbohydrater som ikke kan brukes i syntese av aminosyrer og andre komponenter som inneholder nitrogen (Taiz & Zeiger 2010). Det er mulig at det finnes en sammenheng mellom akkumulering av stivelse og løselige sukkerarter, og at dette har effekt på utviklingen av klorose (Demers & Gosselin 2002) Opptaket av nitrogen er dermed svært

viktig for å produsere friske planter med ønsket kvalitet. RF har også effekt på plantenes morfologiske utforming.

### *1.2.2 Morfologiske effekter av høy relativ luftfuktighet*

Morfologiske effekter av høy RF er godt studert og det er vist at høy RF gir økt plantehøyde (Hoffman et al. 1971; Mortensen & Gislerød 1990; Mortensen & Fjeld 1998), økt bladareal (Jeon et al. 2006; Leuschner 2002), økt biomasse av skudd (Mortensen & Gislerød 1990), redusert bladtykkelse (Torre et al. 2003), forandringer i bladanatomi (Leuschner 2002; Torre et al. 2003) og forandringer i klorofyllinnhold (Jeon et al. 2006). I et studie av Arve og Torre (2015) hadde planter dyrket under høy RF økt epinastisk petiolevekst, elongering av skudd og flere adventivrøtter enn planter dyrket under moderat RF (Arve & Torre 2015).

Adventivrøtter er røtter som vokser ut fra den nederste delen av stengelen. Under et studie gjort av Suzuki et al. (2015) på tomat hadde plantene høyere tørrvekt (TV) ved høy RF sammenlignet med moderat RF. Mortensen (2000) fant økt TV hos julestjerne og kalanchoe, mens TV en til begonia ble redusert og krysantemum hadde ingen endring i TV ved høy RF sammenlignet med moderat RF. Disse resultatene viser at høy RF har ulik effekt på TV hos forskjellige arter. I de fleste veksthusproduksjoner er man opptatt av at plantene skal være kompakte, ta liten plass, være robuste og tåle håndtering godt. Blir plantene for store tar de opp mye plass i veksthuset og produksjonsprisen per plante øker. Under oppal av agurk og tomatplanter er det ønskelig med robuste og kompakte planter. Ved dyrking av tomat og agurk for fruktproduksjon er det imidlertid ingen fordel at plantene blir kompakte med korte internodier siden fruktene må ha gode lysforhold under fruktutviklingen.

RF kan ha effekt på blomstring og fruktutvikling. Effekten av RF på blomstring ser ut til å variere mellom forskjellige arter. Høy RF har ikke vist noen signifikant effekt på blomstringstidspunkt hos potteroser (Mortensen 1986; Mortensen & Fjeld 1998; Mortensen et al. 2001), to arter begonia (Mortensen 2000) og tomat (Arve & Torre 2015). Krysantemum og usambarafiøl har derimot vist forsinket blomstring ved høy RF (Mortensen 1986; Mortensen 2000). Det er stor variasjon i effekten av høy RF på blomstringstidspunkt og det kan dermed ikke bekreftes at høy RF har negativ effekt på blomstringstidspunkt hos planter selv om dette er tilfellet for mange sorter. Et studie gjort av Bakker (1988) viste at endelig produksjon av frukter var signifikant redusert hos tomater produsert i veksthus med høy RF. Dette var et resultat av lavere fruktvekt og antall frukt (Bakker 1988). Agurk hadde i

motsetning til tomat en økning i fruktproduksjon ved høy RF (Bakker 1988). Lav MD ved høy RF korrelerte med kalsiummangel hos både tomat og agurkplanter (Bakker 1988). Under det samme studiet ble det funnet en økt vegetativ vekst hos agurk, mens vegetativ vekst hos tomat ble redusert (Bakker 1988). Disse studiene viser at det er store forskjeller mellom ulike arter og effekten av høy RF på plantene varierer mye. I et studie av Hao et al. (2012) hvor det ble brukt mellombelysning med blå lysdiode (LED) lamper og overbelysning med SON-T økte avlingen av agurkfrukter sammenlignet med overbelysning av SON-T alene.

### *1.2.3 Responser på blått lys*

SON-T er de vanligste lampene brukt i veksthusproduksjon i Norge. LED er et potensielt alternativ til de vanlige lyskildene som blir brukt i veksthus. LED lampene har lang levetid, lite produksjon av varme og lavt energiforbruk (Hernández & Kubota 2012). Ved bruk av LED lamper er det mulig å velge hvilke bølgelengder lyset skal bestå av. Med gode kunnskaper om hvordan plantene reagerer på lyskvalitet kan man ved hjelp av de rette bølgelengdene manipulere plantene til å få den morfologiske utformingen man ønsker. I plantene registreres B (400-500 nm) av fototropiner (Minorsky 2003) og kryptokromer (Ahmad et al. 2002). B regulerer plantenes morfologiske utvikling. Noen av responsene på B er inhibering av hypokotylestreking, initiering av blomstring, åpning av spalteåpninger, fototropisme og stilling av sirkadisk rytme (Ahmad & Cashmore 1996; Ahmad 1999; Bagnall et al. 1996; Lin 2000). Ved bruk av LED lamper er det mulig å ha et høyere innhold av B sammenlignet med SON-T lamper.

De fleste B-responser ser ut til å være kvalitative fremfor kvantitative (Hogewoning et al. 2010). Likevel forventes det at det finnes flere responser på B som er kvantitative. Tidligere studier har vist at B har kvantitativ respons på kloroplastbevegelse (Jarillo et al. 2001) og spalteåpningsaperture (Sharkey & Raschke 1981). Kvantitativ respons betyr at det ikke bare er bølgelengden B (400-500 nm) som har effekt på plantene, men også mengden B. I et studie av (Hogewoning et al. 2010) på agurk økte innholdet av klorofyll A+ B med økende andel B opp til 50 % B. Ved å øke andelen B opp til 50 % økte man den fotosyntetiske kapasiteten hos agurk (Hogewoning et al. 2010). Hogewoning et al. (2010) forklarte økningen i fotosyntetisk kapasitet med at plantene hadde økt bladareal, høyere klorofyllinnhold og mer nitrogen i bladene.



#### 1.2.4 Morfologiske effekter av blått lys

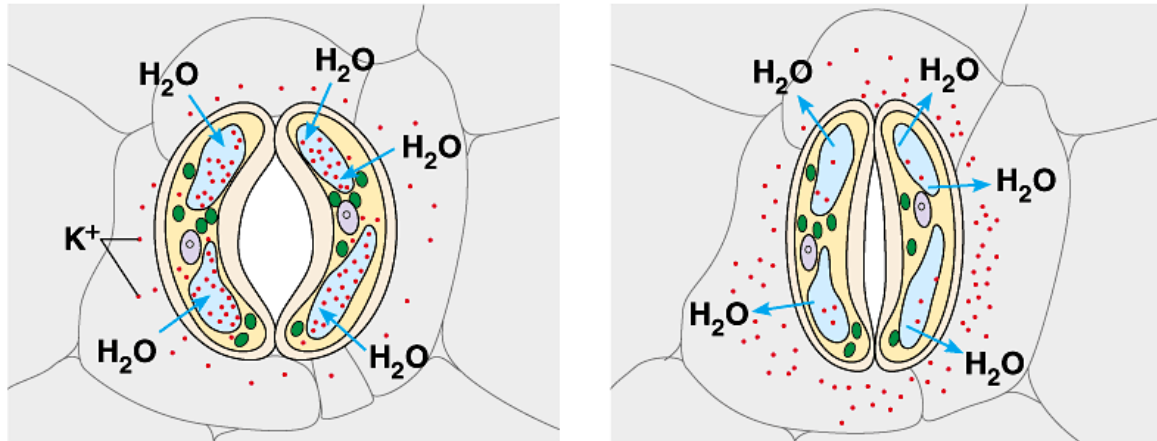
B er signal i mange responser og forteller plantene om det er lys tilstede og hvilken retning lyset kommer fra (Taiz & Zeiger 2010). Siden det blå lyset gir signaler til planten om hvor mye lys det er rundt den, signaliserer det også hvordan planten må utvikle seg for å utnytte lyset best mulig. B har blitt tilegnet egenskapen å gi mer kompakte planter (Islam et al. 2012). Wang et al. (2009) fant en reduksjon i plantehøyde og økt bladareal, TV og innhold av løselige proteiner hos agurkplanter utviklet under utelukkende B, sammenlignet med utelukkende rødt lys. Under forsøket fant man ingen forskjell i klorofyllinnhold mellom plantene, men mengden klorofyll B i forhold til klorofyll A ble redusert under B sammenlignet med rødt lys (Wang et al. 2009). I et studie av Islam et al. (2012) på julestjerne, gav LED (20 % B, 80 % R lys) mer kompakte planter sammenlignet med SON-T (5 % B). At plantene er mer kompakte betyr at de er mindre, men at de har holdt samme produktivitet under vekst og har samme TV som plantene fra den andre behandlingen. Under studiet på julestjerne fant man også redusert klorofyllinnhold og lavere TV hos planter utviklet under 20 % B sammenlignet med 5 % B (Islam et al. 2012). Et studie av Hoenecke et al. (1992) på kimplante av salat viste at ekstra B reduserte hypokotylestrekning og frøbladlengde. Et annet studie gjort av Hernández og Kubota (2012) viste at veksten av tomatfrøplantene, morfologien og fotosyntesen ikke ble forandret ved ekstra B, uansett prosentandel, sammenlignet med 100 % rødt lys. De forklarte dette med at bakgrunnslyset i drivhuset inneholdt nok B til å opprettholde normal produksjon av tomatfrøplanter (Hernández & Kubota 2012).

Lys gir plantene energi til å drive fotosyntese, men lysintensiteten kan både bli for høy og for lav for plantene. Planter har ulike strategier for enten å øke lysopptak eller overkomme problemene med for høy lysintensitet. Et eksempel er fototropisme, hvor planten beveger seg mot lyset for å kunne utnytte lyset best mulig (Taiz & Zeiger 2010). Plantene kan også endre deres indre anatomiske struktur for å øke eller redusere lysopptaket. Lav lysintensitet stimulerer kloroplastene til å akkumulere langs celleveggen og legge seg vertikalt i forhold til strålingen (Minorsky 2003). En vertikal orientering øker overflaten slik at mer lys vil treffe kloroplastene. Ved høy lysintensitet legger kloroplastene seg antiklinalt, parallelt med lysstrålene (Minorsky 2003). Når kloroplastene ligger parallelt med lysstrålene reduserer de lysopptaket, og dermed faren for fotoinhibering. Fotoinhibering skjer når lyset tilfører

fotosynteseapparatet for mye energi, så det blir overeksitert og får problemer med å bruke all energien. Overskuddet av energi kan da skape frie radikaler. Frie radikaler kan gjøre skade på proteiner, lipider, ribonukleinsyre (RNA) og deoksyribonukleinsyre (DNA) (Taiz & Zeiger 2010). Kloroplastbevegelsen styres av B (Minorsky 2003). Fototropiner er fotoreseptorer som styrer responser på B (Minorsky 2003). B (400-500 nm) er et signal for plantene om at lysintensiteten er høy og kloroplastene endrer derfor plassering for å hindre fotoinnhibering ved overskudd av lys. Siden B er et signal på høy lysintensitet vil plantene som er utviklet under en lav andel B ha en annen morfologi enn planter utviklet under mye B. I tillegg til at B har effekt på plantenes morfologi har B effekt på plantenes spalteåpningsapertur og dermed transpirasjonsrate.

### *1.3 Spalteåpning og transpirasjon – effekter av luftfuktighet og blått lys*

Spalteåpningene er plantens gassutvekslingsorgan og er en aktiv åpning i bladet hvor karbondioksid tas opp og vann slippes ut. Hos C3 planter vil spalteåpningene være åpne om dagen for å ta opp CO<sub>2</sub> til fotosyntese og transpirere vann for å regulere plantens temperatur. Under mørkeperioden drives ikke fotosyntese, og de fleste C3 og C4 planter lukker spalteåpningene. Spalteåpningene består av to lukkeceller. Lukkecellene regulerer åpningen av spalteåpningene ved at turgortrykket endres som følge av endringer i vanninnhold (Figur 2). Lys stimulerer til opptak av ioner i lukkecellene som øker cellenes osmotiske trykk (Taiz & Zeiger 2010). Når det osmotiske trykket er høyt nok strømmes vann inn i cellene (Taiz & Zeiger 2010). Når vann går ut av lukkecellene lukkes spalteåpningene og når vann går inn i lukkecellene åpnes spalteåpningene (Figur 2).



**Figur 2** Spalteåpningenes lukkemekanisme. Når vann går inn i lukkecellene åpnes spalteåpningene og når vann går ut av lukkecellene lukkes spalteåpningene. Hentet fra Cummings (2016)

### 1.3.1 Effekter av høy relativ luftfuktighet på spalteåpninger

Planter som er dyrket under høy RF har spalteåpninger som mangle lukke-evne, og som ikke responderer på lukkesignaler som høy CO<sub>2</sub> konsentrasjon, mørke, absisinsyre (ABA), lav RF eller tørke (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Mortensen & Fjeld 1998; Torre & Fjeld 2001). Flere tidligere studier har vist at planter utviklet under høy RF har høyere transpirasjonsrate ved forflytning ut av veksthus enn planter utviklet under moderat RF (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Mortensen 2000; Pettersen et al. 2007; Torre & Fjeld 2001; Torre et al. 2003). Studiene er gjort på flere forskjellige arter, som indikerer at høyere transpirasjonsrate er en generell respons på høy RF. Planter utviklet under høy RF får heller ingen signifikant endring i spalteåpningsaperturen mellom lys- og mørke-perioden (Arve et al. 2013; Terfa et al. 2012).

Planter utviklet under høy RF ser ut til å ha større spalteåpnings-aperture og -lengde sammenlignet med planter fra moderat RF (Arve et al. 2013; Terfa et al. 2012; Torre et al. 2003). Blader fra roser dyrket under høy RF hadde flere og lengre spalteåpninger sammenlignet med planter dyrket under moderat RF (Torre et al. 2003). Under et studie av Bakker (1991) utviklet tomatplanter dyrket under høy RF et høyere antall spalteåpninger sammenlignet med planter dyrket under moderat RF. I det samme studie utviklet agurk samme antall spalteåpninger når de var dyrket under høy og moderat RF (Bakker 1991). Både tomat og agurk utviklet lengre spalteåpninger ved høy RF, men det gav ingen signifikant effekt på spalteåpningenes bredde (Bakker 1991). Hos både tomat og agurk ble det funnet en

signifikant økning i poreareal i forhold til bladareal ved høy RF sammenlignet med moderat RF (Bakker 1991). Til tross for dette hadde ikke spalteåpninger dyrket under høy RF en høyere transpirasjonsrate (Bakker 1991).

### *1.3.2 Effekter av blått lys på spalteåpninger*

B er involvert i åpning av spalteåpninger. Et studie av Boccalandro et al. (2012) på vårskrinneblom viste at fototropiner (phot) og kryptokromer (kry) er fotoreseptorene som er involvert i åpning av spalteåpninger ved B. Planter mutert i genene phot1 og phot2 gav redusert transpirasjonsrate. Resultatene tyder på at phot1 og phot2 er viktig for at planten skal oppfatte B signalet for åpning av spalteåpninger (Boccalandro et al. 2012). Ved B aktiveres H<sup>+</sup>-ATPase, som ligger i plasmamembranen rundt lukkecellene (Taiz & Zeiger 2010). H<sup>+</sup>-ATPase er en protonpumpe som pumper protoner ut av lukkecellene ved aktivering (Taiz & Zeiger 2010). Den elektrokjemiske gradienten som oppstår ved pumping av protoner ut av lukkecellen fører til opptak av ioner i lukkecellene, turgortrykket i cellene øker og spalteåpningene åpnes (Taiz & Zeiger 2010). I et studie av Iino et al. (1985) hvor man gav korte pulser av B til *C. Commelina* førte lysimpulsene til en rask økning av spalteåpningenes transpirasjonsrate. Dette studiet konkluderte også med at B gav 10 til 20 ganger mer stimulering til åpning av spalteåpninger sammenlignet med rødt lys (Iino et al. 1985). Motstridende resultater ble funnet i et studie gjort på potteroser, hvor LED (20 % B) gav signifikant mindre spalteåpningsaperture sammenlignet med SON-T (5 % B) under både lys- og mørkeperioden (Terfa et al. 2012). Terfa et al. (2012) viste at å øke andelen B forbedret spalteåpningsmekanismen og mørkeindusert lukking av spalteåpninger for planter utviklet under både moderat og høy RF. Ved å øke andelen B fra 5 % (SON-T) til 20 % (LED + SON-T) fikk man en signifikant lavere spalteåpningsaperture og redusert transpirasjon hos planter utviklet under moderat og høy RF (Terfa et al. 2012). Det er dermed mulig B har forskjellig effekt på ulike sorter.

## *1.4 Biosyntese og katabolisme av ABA regulerer plantenes spalteåpningsaperture og transpirasjonsrate*

### *1.4.1 ABA - et viktig signal for spalteåpning og lukking*

ABA er et plantehormon som er involvert i flere stressresponser, blant annet tørkestress og saltstress (Taiz & Zeiger 2010). ABA er et signal for lukking av spalteåpninger (Pantin et al. 2013). ABA hindrer lukkede spalteåpninger å åpne og stimulerer åpne spalteåpninger til å lukke (Tallman 2004). Mengden av hormonet reguleres ved raten av biosyntese, katabolisme, konjugering og redistribusjon i planten (Cutler & Krochko 1999; Priest et al. 2006).

Ved redusert vanntilgang oppreguleres biosyntesen av ABA (Sarwat et al. 2013). En viktig del av biosyntesen av ABA er spalting av 9-cis-epoxycarotenoid (Figur 3; Iuchi et al. 2001). Denne spaltingen er styrt av 9-cis-epoxycarotenoid dioksygenase (NCED) (Figur 3; Iuchi et al. 2001). AtNCED3, som er et medlem av NCED genfamilien, ble oppregulert ved tørkestress i vårskrinneblom (Iuchi et al. 2001). Ved spalting av 9-cis-epoxycarotenoider får planten tilgang på xanthoxin, som er en viktig komponent i biosyntese av ABA (Figur 3; Schwartz et al. 1997). Xanthoxin spaltes igjen ved hjelp av short-chain dehydrogenase/reduktase (ABA2) til abscisic aldehyd (ABAId) (Figur 3; González-Guzmán et al. 2002). Dermed spalter absisin-aldehyd-oksygenase (Gonzalez-Guzman et al. 2004) ABAId til ABA (Figur 3). Aldehyd-oksidase er avhengig av katalytisk aktivitet av en molybden kofaktor (MoCo) (Nambara & Marion-Poll 2005). Planter uten molybden kofaktor sulfurase (ABA3) viser symptomer på ABA mangel (Bittner et al. 2001). ABA3 induseres ved tørkestress (Bittner et al. 2001). I tillegg til biosyntesen av ABA har metabolismen av ABA stor effekt på innholdet av ABA i plantene.

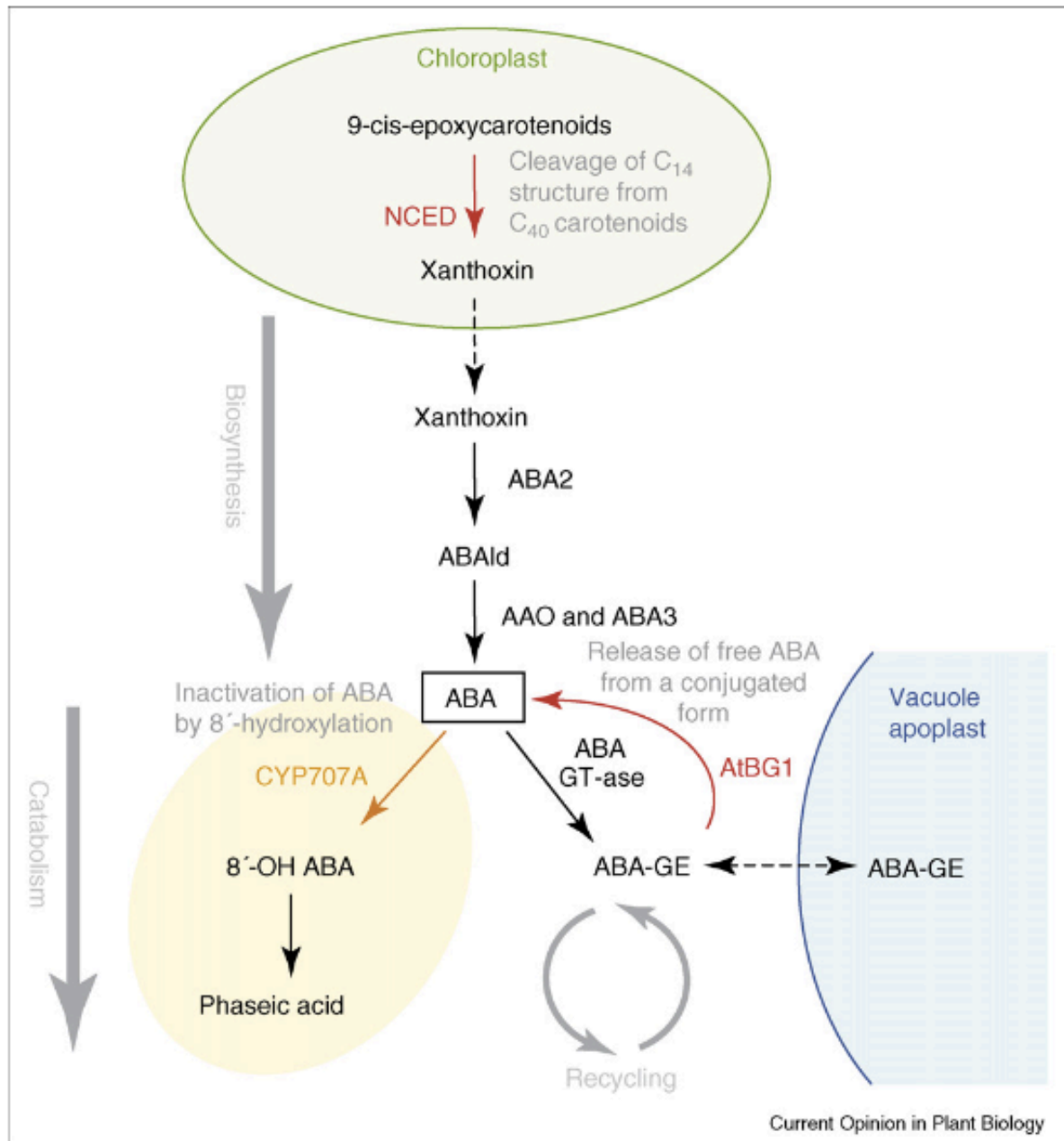
Konjugering og hydroksylering er de viktigste reaksjonskjedene for katabolisme av ABA (Todoroki et al. 2011). Hovedveien for nedbryting av ABA går via 8'hydroksey-ABA (8'OH-ABA) som katalyseres av 8'hydroksylase (Figur 3; Cutler & Krochko 1999). CYP707A er genfamilien som koder for ABA 8'hydroksylase (Kushiro et al. 2004; Saito et al. 2004), og er dermed nødvendig for denne inaktiveringsveien av ABA. I et studie av Saito et al. (2004) på vårskrinneblom ble det vist at transkripsjon av genene CYP707A økte ved salt- og tørkestress og ved å tilføre ABA. Denne økningen tyder på at CYP707A er viktig i

regulering av ABA nivået i planten (Saito et al. 2004). 8'-OH-ABA er ustabil og blir spontant eller enzymatisk konvertert til Phaseinsyre (PA), PA kan videre reduseres til Diphaseinsyre (DPA) (Figur 3; Cutler & Krochko 1999; Todoroki et al. 2011). En annen inaktiveringsvei er hydroksylering av ABA til 7'-hydroksy-ABA (7'-OH ABA) (Figur 3). ABA kan også inaktiveres ved konjugasjon av ABA til ABA-glykosylester (ABA-GE), ved hjelp av ABA-glukosyltransferase (ABA-GTase) (Zhang 2014). ABA-GE er antatt å være en inaktiv lagringsform av ABA, som lagres i vakuole eller apoplast (Zhang 2014). Enzymet  $\beta$ -glukosidase hydrolyserer igjen ABA-GE til aktivt ABA (Zhang 2014). Dermed kan planten oppregulere ABA raskt under stress, som ved tørke eller lav RF.

$\beta$ -glucosidase aktivitet er høyere ved tørkestress enn under normale forhold (Wang et al. 2011). Wang et al. (2011) har rapportert at BGLU10, et medlem av multigenfamilien av  $\beta$ -glucosidase, er involvert i tørketoleranse hos vårskrinneblom. For planter med redusert transkripsjon av BGLU10 ble plantenes tørketoleranse redusert (Wang et al. 2011). En oppregulering av BGLU10 viste derimot økt tørketoleranse sammenlignet med villtype (VT) av vårskrinneblom (Wang et al. 2011). Studiet gjort av Wang et al. (2011) gav resultater som indikerer at BGLU10 er lokalisert i vakuolen. At BGLU10 er lokalisert i vakuolen betyr at det er i en posisjon til å hydrolysere ABA-GE til aktivt ABA (Wang et al. 2011). Som tidligere forklart er ABA involvert i lukking av spalteåpninger og dermed vil oppregulert  $\beta$ -glucosidaseinnhold øke stresstoleransen til plantene ved å holde tilbake vann når planten opplever tørke. I tillegg viste Wang et al. (2011) at BGLU10 ble induisert ved ABA, salt og tørkestress. Disse resultatene indikerer at BGLU10 er involvert i flere stressresponser (Wang et al. 2011).

Under et studie av Yin et al. (2013) hvor planter med mutasjoner i noen kjente reseptorer for ABA ble benyttet, responderte spalteåpningene lite og viste dårlig lukking ved tilføring av ABA. Disse resultatene bekreftet at reseptorene som ble mutert er ansvarlige for ABA-signal for lukking av spalteåpninger. De samme plantene ble testet på om de kunne hindre åpning ved tilføring av ABA (Yin et al. 2013). Dette ble testet under B som signal for åpning av spalteåpninger (Yin et al. 2013). Ved tilføring av ABA under B lukket spalteåpningene seg (Yin et al. 2013). Selv om plantene var mutert i reseptorene for ABA for lukking av spalteåpningene responderte de på ABA for hemming av åpning av spalteåpninger

(Yin et al. 2013). Disse resultatene tyder på at plantene har forskjellige ABA-reseptorer for lukking og hindring av åpning av spalteåpningene.



**Figur 3** Syntese og nedbrytningsveier for ABA. 8'hydrokso- ABA er sett på som den viktigste veien for ABA nedbrytning. ABA inaktiveres også til Absisinsyre-glukosyl-ester (ABA-GE) ved konjugering av ABA-glukosyltransferase (ABA-GT), ABA-GE konverteres tilbake til ABA ved  $\beta$ -glukosidase. Røde bokstaver indikerer responser på tørkestress. Oransje bokstaver indikerer responser på dehydrering og rehydrering. Abscisic aldehyd oksygenase (AAO); Short-chain dehydrogenase/reduktase (ABA2); molybden cofaktor sulfuras (ABA3); ABA glukosyltransferase (ABA-GTase);  $\beta$ -

glukosidase (AtBG1); ABA 8'hydroksylase (CYP707A); 9-cis-opoxycarotenoid dioxygenase (NCED). Figur hentet fra Seki et al. (2007).

### *1.4.2 Biosyntese av ABA skjer i hele planten*

For at biosyntesen av ABA i bladene skal ha en signifikant økning må turgortrykket være nærmere null (Jiang & Hartung 2008). Dette betyr at røttenes produksjon av ABA vil være viktig under mildt stressnivå. Plantens egen produksjon av ABA i røtter øker ved saltstress, mye ammonium og ved fosfat- og kaliummangel (Jiang & Hartung 2008). Tidligere studier har vist at flere forskjellige plantestrukturer produserer ABA (Cheng et al. 2002; Dietz et al. 2000; Xu et al. 2012). Et studie gjort av Cheng et al. (2002) på vårskrinneblom viste at ABA først og fremst ble produsert i røtter og stilk, mens produksjonen av ABA i rosett og frø var lavere. Dette tyder på at ABA må transporteres mellom de ulike strukturene av planten. ABA-GE er en gunstig transportform fordi den ikke transporteres over biomembraner like lett som ABA (Jiang & Hartung 2008; Sauter & Hartung 2002). Transport av aktivt ABA tok lenger tid og mye ABA forsvant under transporten, sammenlignet med transport av ABA-GE (Sauter & Hartung 2002). Når plantene ikke var utsatt for stress var sevjen i vedvevet syreholdig og dette førte til at enda mer ABA forsvant under transport (Sauter & Hartung 2002). I et studie av Xu et al. (2013) økte konsentrasjonen av ABA-GE i vedvevet ved stressede situasjoner, dette forsvaret hypotesen om at ABA-GE er en transportform av ABA. Siden turgortrykket må være nærmere lik null for at biosyntesen av ABA i bladene skal oppreguleres vil lagret ABA-GE være viktig for lukking av spalteåpninger ved milde stressnivåer.

### *1.4.3 Effekter av høy relativ luftfuktighet på ABA*

I flere studier har man funnet et lavere ABA innhold i planter utviklet under høy RF sammenlignet med moderat RF, kjente studier på dette feltet er utført på virginiaavandregjode, tomat og rose. (Arve et al. 2013; Nejad & van Meeteren 2007). Arve et al. (2013) inkluderte også metabolitter av ABA i sitt studie, og fant et høyere innhold av totalt ABA i roser utviklet under høy RF sammenlignet med moderat RF. I et studie av Arve og Torre (2015) på tomat ble det funnet et signifikant lavere ABA innhold hos planter utviklet under høy RF sammenlignet med moderat RF under mørkeperioden. Det var derimot ingen forskjell mellom behandlingene i lysperioden (Arve & Torre 2015). Et studie av Okamoto et al. (2009) med vårskrinneblom viste at ved å utsette plantene for høy RF ble innholdet av ABA redusert etter bare 20 min. Når plantene ble utsatt for høy RF økte mRNA av CYP707A3 (Okamoto et al.



2009). Som tidligere beskrevet koder CYP707A3 for ABA 8'hydroksylase som hydrolyserer inaktiveringsveien av ABA til 8'OH-ABA, og som deretter spontant brytes til PA. Det reduserte innholdet av ABA ble knyttet til økt inaktivering mot PA og DPA (Okamoto et al. 2009). Planter mutert i CYP707A3 hadde lavere transpirasjonsrate sammenlignet med VT planter (Okamoto et al. 2009). Disse resultatene tyder på at CYP707A3 er viktig for å redusere innholdet av ABA og dermed åpne spalteåpningene under gunstige forhold, som høy RF.

Det antas at ABA-GE er lagringsformen av ABA, som lagres i vakuolen og kan hydrolyseres til ABA når økt konsentrasjon av det aktive hormonet behøves (Arve et al. 2013; Dietz et al. 2000). Arve et al. (2013) har vist at en økning av ABA i mørkeperioden mest sannsynlig er grunnet konvertering av ABA-GE til ABA. Ved moderat RF fant Arve et al. (2013) en økt konsentrasjon av ABA samtidig som man fant en nedgang i konsentrasjon av ABA-GE og økt aktivitet av  $\beta$ -glukosidase under mørkeperioden. Dette indikerer at konjugering av ABA-GE er viktig i oppregulering av ABA i mørke hos planter utviklet under moderat RF (Arve et al. 2013). Aktiviteten av enzymet  $\beta$ -glukosidase var lav både i lys og mørkeperioden ved høy RF, sammenlignet med moderat RF (Arve et al. 2013). Dette tyder på at  $\beta$ -glukosidase har en sentral rolle i den manglende lukkingen av spalteåpninger under mørkeperioden. I et studie av Fanourakis et al. (2011) på roser fant man en sammenheng mellom eksponering til høy RF under bladutvikling og dårlig utviklede spalteåpninger. Ved å tilføre eksogent ABA eller overføre roser fra høy til moderat RF før bladene var ferdig utviklet fikk plantene spalteåpninger med normal lukkefunksjon (Fanourakis et al. 2011). I et forsøk utført av Nejad og van Meeteren (2008) ble det gjennomført en dehydreringstest på blader fra virginiavandrejøde. Resultatet viste den samme negative effekten av høy RF når plantene var flyttet fra moderat RF til høy RF både før og etter fullt utviklede blad. Det er dermed mulig at dette er en artsspesifikk respons og hos noen arter kan tidspunktet for forflytning fra moderat til høy RF ha lite effekt. Det er dermed nødvendig å forske videre på andre metoder for å forbedre lukkefunksjonen til spalteåpninger utviklet under høy RF.

#### *1.4.4 Effekter av blått lys på ABA*

Under et studie av Terfa et al. (2012) på roser fant man økt mørkelukking for planter dyrket under SON-T + LED (20 %) sammenlignet med SON-T (5 % B) lamper alene. Man fant en økt aktivitet av  $\beta$ -glukosidase ved ekstra B hos planter utviklet under høy RF (Terfa et al.

2012). Dette indikerer at B er et viktig signal for aktivering av B-glukosidase. Hvis B oppregulerer  $\beta$ -glukosidase vil det også kunne oppregulere aktivt ABA ved hydrolysering av ABA-GE. Under studiet på roser fant man et høyere innhold av ABA i planter dyrket under 20 % B sammenlignet med 5 % B (Terfa et al. 2012). Det er nødvendig med flere studier på dette feltet for å kartlegge effekten av B på spalteåpninger hos ulike sorter. Hvis B kan forbedre innholdet av ABA hos planter dyrket under høy RF, kan dette gi store muligheter for veksthusprodusenter. En forbedret mørkelukking vil kunne bidra til en energisparing ved at plantene bruker mindre energi på transpirasjon under mørkeperioden, når plantene ikke har behov for CO<sub>2</sub> og spalteåpningene kan være lukket. Hvis plantene har muligheten til å oppregulere ABA ved forflytning til lavere RF, som ved transport til butikk, kan holdbarheten forlenges betraktelig.

## 2 Materialer og metoder

### 2.1 Oppsett av forsøk

#### 2.1.1 Forkultivering

Frø av tomat (*Solanum lycopersicum*) av sorten 'Ailsa Craig' (Moles seeds, Colchester, UK) og agurk (*cucumis sativus*) av sorten 'Quarto F1' (LOG AS frølager, Norge) ble sådd i 12 cm plastpotter fylt med veksttorv. Veksttorven som ble brukt var Degernes Torv (Degernes torvstrøfabrikk A/S, Degernes, Norge). Torven har et ledetall på 1.5-2.5 mS/cm<sup>2</sup> og en pH på 5.5-6.5. Veksttorven består av ca 200 mg/l total nitrogen (NO<sub>3</sub>, NO<sub>4</sub>), 50 mg/l fosfor, 300 mg/l kalium og 1500 mg/l kalsium. Under forkultivering ble pottene plassert i et veksthusrom med en gjennomsnittlig RF på 70 %, tilsvarende en MD på 0,70 kPa, og en temperatur på 20±2°C, ved Senter for klimaregulert planteforskning (SKP) ved Norges miljø- og biovitenskaplige universitet (NMBU, Ås, Norge) (N59°40.120', E 10°46.232'). En PRIVA (Priva, Ontario, Canada) data var koblet til veksthus og vekstkammer for regulering og opprettholdelse av klima. I veksthusrommet er det installert høytrykksnatriumlamper (SON-T, Osram NAVT-400W, Munich, Tyskland) som ekstra lyskilde når det ikke er nok naturlig lys. Disse lampene gir 110 (± 10) μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> og daglengden i veksthuset er 18 t. Lampene blir slått av hvis naturlig lys overstiger 250 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Under forkultivering ble plantene først vannet med bare vann, men de tre siste dagene ble det vannet med gjødselvann med en blanding av Cristalon indogo og Calsinitt (Yara Norge AS, Norge) som har et ledetall på 1.5 mS/cm<sup>2</sup> og pH 6.

Plantene ble satt inn i forsøkskammerene omtrent 12 dager etter såing i veksthus, når de hadde fått to ekte blad. Tomat og Agurkplanter ble satt tilfeldig om hverandre inn i forsøkskammerene ved første forsøk, ved andre gjentakelse ble tomat og agurk satt i hver sin ende av kammeret, i det tredje gjentaket ble det bare benyttet agurk.

#### 2.1.2 Forsøksoppsett med ulik lyskvalitet og luftfuktighet

I forsøket ble plantene utsatt for fire forskjellige behandlinger, i kombinasjoner med moderat (60 %, tilsvarende MD på 1,12 kPa) og høy (90 %, tilsvarende en MD på 0,28 kPa ) RF, og SON-T (5 % B) eller SON-T + LED (30 % B) som lyskilde (Tabell 1). Forsøket ble utført i

vekstkammer, uten naturlig lys. Under forsøket ble det bruk høytrykksnatriumslamper (SON-T) (General electric LV400/X0/T/40, 400 W, Ungarn) og lysdioder (LED, Phillips green power LED module, Nederland). Før plantene ble satt inn i forsøkskammerene ble det målt lysstyrke med en flat kvantumsensor (Li-COR model L1-250 light meter Lincoln, Nebraska USA). Først ble det målt lysstyrke i de to kammerene som skulle inneholde B, dette ble gjort før SON-T lamper ble satt på. B ble målt til  $50 (\pm 10) \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Deretter ble total lysstyrke målt til  $200 \pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Prosentandel B ble regnet ut ved å addere intensiteten av alle bølgelengdene mellom 400-500 nm og deretter regne prosentandel av total intensitet mellom 400-700 nm (PAR).

**Tabell 1** Forsøksoppsett. Fire behandlinger med kombinasjoner av moderat (60 % RF) og høy (90 % RF) relativ luftfuktighet (RF) og SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper.

Lyskilde	Moderat RF (60 %)	Høy RF (90 %)	Temp
SON-T + LED (30 % B)	60 % RF+ 30 % B	90 % RF + 30 % B	23°C
SON-T (5 % B)	60 % RF + 5 % B	90 % RF + 5 % B	23°C

Temperaturen i vekstkammerene ble satt til  $23 \pm 0,5^\circ\text{C}$  hele døgnet, dette for å unngå problemer med forandring i luftfuktighet i mørkeperioden. Mørkeperioden var fire timer, fra kl 11.00 til kl 15.00, for å kunne ta målinger og prøver i løpet av mørkeperioden.

Vekstforsøket ble gjentatt to ganger.

### 2.1.3 Målinger utført ved forsøkslutt

Etter to uker i vekstkammerene hvor plantene ble utsatt for de fire forskjellige behandlingene ble ulike målinger utført og bladprøver ble tatt fra plantene. Målingene som ble gjort på tomat og agurk inkluderte vekst og morfologi (høyde, lengde, bladareal, friskvekt og TV), transpirasjon fra hele planten og negative avtrykk fra bladundersiden. Det ble besluttet å gå videre med agurk for å måle ABA og metabolitter av ABA, næringsinnhold og se på bladenes indre struktur.

## 2.2 *Plantevekstmålinger*

Ved avslutning av eksperimentet ble det gjort forskjellige morfologiske målinger av plantene. Blader over 5 cm for agurk og over 3 cm for tomat ble telt opp og det ble målt bladareal for disse med et LI-3100 Area Meter (Li-COR, Inc., Lincoln, Nebraska, USA). Lengde på stilk ble målt fra start på stilken til apikalt meristem. Gjennomsnittlig internodiellengde ble regnet ut ved å dele total lengde stilk på antall blader. Det ble telt antall frukter over 1,5 cm og den tredje frukten på hver plante ble målt (cm). Etter å ha målt bladareal ble bladene lagt i papirposer og det ble veid FV av bladene. Deretter ble de plassert i tørkerom med 60°C i omtrent en uke. Etter en uke i tørkeskap ble posene med tørt plantemateriale veid. Det ble gjort utregninger for spesifikt bladareal (SLA) og bladareal per blad (BPB). Formlene som ble brukt er som følger:

$$\text{Formel 4: } SLA = \frac{\text{Bladareal (cm}^2\text{)}}{\text{Blad TV (g)}}$$

$$\text{Formel 5: } \text{bladareal per blad} = \frac{\text{bladareal}}{\text{antall blad}}$$

## 2.3 *Måling av transpirasjon fra hel plante og blad*

Transpirasjon for hel plante ble målt fra fire planter av hver sort i hvert kammer. Alle prøvene for natt ble tatt kl 13.00 og alle prøvene for dag ble tatt kl 16.00. Dagmålingene ble tatt en time etter lyset ble slått på fordi dette er den perioden i døgnet hvor det er kjent at plantene har høyest spalteåpningsaperture. En plastikkpose ble trukket over potten for hver av plantene for å hindre vanntap fra potten. Plantene ble veid kl 10.30 (rett før mørkeperiode) og klokken 15.00 (rett etter mørkeperiode), for å måle hvor mye planten transpirerte i løpet av mørke- og lys-perioden. Noen av målingene viste negative verdier for transpirasjon, dette kan skyldes at det ble brukt en vekt som ikke var presis nok. Negative målinger ble satt til 0 før utregning. Under forsøk nr 1 ble ikke plantene vannet mellom lysperiode 1 og mørkeperiode 2. Plantene tørket ut og vi fikk unormale veiinger den påfølgende dagen. Det ble besluttet å ekskludere veiing dag og natt i andre periode for å unngå feil i data. Under forsøk 2 ble plantene vannet

mellom veiingene for å unngå feil i transpirasjonsraten. Transpirasjon mørke- og lysperiode ble regnet ut ved følgende formel:

$$\begin{aligned} \text{Formel 1: Tranpirasjon} &= \frac{g}{t * cm^2 * 3600 * 10000 * molar\ masse\ H_2O} * 1000000 \\ &= \mu mol\ H_2O\ s^{-1}m^{-2} \end{aligned}$$

## 2.4 Klorofyllinnhold

Målinger av klorofyllinnhold ble gjort ved hjelp av to metoder for å måle både relativt klorofyllinnhold og innholdet av klorofyll A og B fra ekstrakt. Relativt klorofyllinnhold ble målt med Hansatech instruments model CL-01, chlorophyll content meter (Hansatech Instruments Ltd, UK). To målinger ble gjort på hver plante. Målingene ble gjort på midterste område langs hovednerven, på to blader hos tomat og på samme blad på begge sidene av hovednerven på agurk. Bladene som ble valgt var godt utviklet, men unngikk å bruke eldste blad.

Prøver for måling av klorofyll A og B ble tatt fra samme blad som ved måling av relativt klorofyllinnhold. Tre bladplater (1cm) fra hver plante ble tatt med et korkborr med en diameter på 1 cm. Diskene ble lagt i en løsning av N,N-Dimetylformamid fortløpende. Løsningen med bladplatene ble liggende i 5 dager før det ble gjort målinger av klorofyll. Det ble brukt et Spektrofotometer, He  $\lambda$  ios  $\gamma$ , Thermo Electron Corporation (American Laboratory Trading, Inc. USA). Apparatet måler absorbans ved 664 nm (klorofyll A) og 647 nm (klorofyll B). Formel brukt for bestemmelse av mengde klorofyll A og B:

$$\text{Formel 2: } \mu mol\ klorofyll\ a = (12.64A_{664} - 2.99A_{647}) * 1.119$$

$$\text{Formel 3: } \mu mol\ klorofyll\ b = (-5.6A_{664} + 23.26A_{647}) * 1.102$$

## 2.5 Avtrykk av epidermis

Avtrykk fra epidermis ble tatt av fire planter fra hver sort i hvert kammer, både under mørke- og lysperiode. SUMP er en metode for å se på aperture av spalteåpninger. Ved å bruke denne metoden får vi et nøyaktig resultat ved at stempelen blir tatt når planten enda er i vekstkammer

ved riktig RF og lysforhold. Stempelet ble tatt fra et godt utviklet blad, enten blad nummer 2 eller 3. Avtrykk av bladene ble tatt ved å bruke Suzuki's universal micro-printing (SUMP) metode, ved å bruke SUMP væske og SUMP plate B (SUMP laboratory, Tokyo, Japan) som tidligere er beskrevet (Tanaka et al. 2005). Stempelet ble analysert med et Leica DM 5000 B lysmikroskop med en CTR 5000 elektronikk boks, dette var koblet til et Leica DFC 425 digitalmikroskopkamera med et Leica 10445929 0.5x video objektiv (Leica Microsystems GmbH., Wetzlar, Germany). Bilder og analyse av bildene ble gjort ved bruk av Leica Application Suite v4.3.0 (Leica Microsystems GmbH, Wetzlar, Germany). Det ble tatt ett stempel fra hver plante på fire planter fra hver behandling. Fra hvert stempel ble det analysert seks bilder, og det ble målt aperture av fem spalteåpninger fra hvert bilde (n=30).

## *2.6 Analyser utført på blad fra agurk*

Det ble besluttet å gå videre med agurk, siden både tomat og agurk viste noenlunde liknende respons på B. Det ville vært for omfattende å arbeide videre med begge arter.

### *2.6.1 Analyse av ABA*

Målinger av ABA og metabolitter ble målt i fullt utviklede blad fra agurk. Det ble tatt prøver fra tre planter av hver sort fra hvert kammer både i mørke- og lysperiode. Bladene ble lagt i 50 ml rør og omgående lagt i beholder med flytende nitrogen for rask nedfrysing. Rørene ble plassert i fryser med en temperatur på -80°C. Prøvene ble frysetørket, med et Büchi Syncore Polyvap (Büchi, Flawil, Switzerland), metoden står beskrevet i Arve et al. (2013). Prøvene ble sendt til Canada for analyse, ved Plant Biotechnology Institute of the National Research Council of Canada (PBI-NRC Saskatoon, SK, Canada). Metoden for analyse av ABA, Phaseinsyre (PA), Diphaseinsyre (DPA), 7'hydroksy ABA (7'OH-ABA) og ABA-  $\beta$  -D-glykosylester (ABA-GE) neophaseinsyre (neoPA), Trans-absisinsyre (trans-ABA) og cis-absisinsyre (cis-ABA) er tidligere beskrevet av Arve et al. (2013).

### *2.6.2 Analyse av næringsinnhold i bladene.*

Prøver til analyse av nitrogen, induktivt koblet plasma massespektrometri (ICP-MS), ammonium og nitrat ble tatt fra fire planter fra hver behandling. Tre av de største bladene, utenom det første bladet, ble brukt til analyse. Bladene ble lagt i papirposer og tørket ved

50°C. Deretter ble bladene knust med en Retsch planteknuser. Det ble målt total innhold av nitrogen, svovel, kalium, kalsium, fosfor, jern, molybden, bor, natrium, magnesium, mangan, og ammonium og nitrat i bladene. Analysene ble gjort av JordanalySELabben ved Institutt for miljøvitenskap (IMV), NMBU.

Analyse av totalt nitrogeninnhold ble utført etter *Dumas* metoden. Metoden er beskrevet i Bremmer (1982). Ca. 200 mg av hver prøve ble veid inn i en tinnfolie. Prøvene ble analysert på analyseinstrumentet Leco CHN 1000. Analyseringen skjer ved 1040°C og det skjer en fullstendig forbrenning, hvor alle nitrogenforbindelsene ( $\text{NO}_x$ ) bli redusert ved hjelp av kobber til  $\text{N}_2$ . Konsentrasjonen av nitrogengassen blir målt ved termisk konduktivitet (TC celle).

ICP-MS metode ble gjort på bladene. Denne analysen måler spormetaller i utfelling, og måler dermed mengden spormetaller i bladene. Først ble prøvene dekomponert med 10 % WV  $\text{HNO}_3$  i ultraklave, for å separere og få løselig tilstand av metallene. Det ble brukt helium og nitrogengassmodus, tilsatt 40 mg/L internal standards, Agilent 8800QQQ. Prøvene ble testet mot fire sertifiserte materialer, 1515 appleleaves, ICS73014, GWB7603 og 944. Metoden for ICP-MS er beskrevet av Talbot og Weiss (1994).

### 2.6.3 *Lysmikroskopi av blader fra agurk*

Det ble tatt lysmikroskopiprøver fra tre planter fra hver av de fire behandlingene. Prøvene ble tatt fra midterste område langs hovednerven. Denne delen ble kuttet opp i 0,5 cm<sup>2</sup> biter og det ble tilfeldig valgt fire biter fra hvert blad. Prøvene ble lagt i et fikseringsmiddel (FIX) som består av 0.1 M PIPES, 1,25 % glutaraldehyd (GA) og 2 % paraformaldehyd (PF). Prøvene for mikroskopi ble tatt i lysperioden rett før starten på mørkeperioden. Etter at prøvene hadde ligget to uker i FIX ble det gjort en serie med dehydrering. Først ble prøvene vasket med en 7,4 pH PIPES. Deretter ble prøvene lagt i forskjellige alkoholløsninger, hver i 15 min. Først ble bladprøvene dehydrert i 70 % etanol (EtOH), 90 % EtOH og 96 % EtOH. Deretter ble bladprøvene lagt i 100 % EtOH 3x10 min. Etter dehydrering ble prøvene lagt i forskjellige low resin white (LR white) løsninger, som er en metode for infiltrasjon (gjennomsyring), hvor prøvene ble liggende et døgn i hver løsning. Prøvene ble først lagt i 1 LR white : 3EtOH, deretter 1 LR white : 1 EtOH, 3 LR white : 3 EtOH, og siste infiltrasjon ble gjort med 100 % LR white. Prøvene ble liggende et døgn i hver løsning. Etter gjennomsyringen ble prøvene



innstøpt i 100 % LR white ved 60°C. Etter innstøpningen ble platene kuttet i snitt på 1 mikron (0,1 mm). Snittene ble farget med Stevenel's blue i 25 sekunder ved 40°C og deretter skylt med destillert vann. For stivelsesfarging ble det brukt et ferdig kit kalt 'Periodic Acid-Schiff (PAS) staining system' (Sigma-Aldrich, Inc., St. Louis, MO, USA). Metoden for stivelsesfarging er tidligere beskrevet av Hotchkiss (1948). Snittene av agurk ble analysert med et Leica DM 5000 B lysmikroskop med en CTR 5000 elektronikk boks, dette var koblet til et Leica DFC 425 digitalmikroskopkamera med et Leica 10445929 0.5x video objektiv (Leica Microsystems GmbH, Wetzlar, Germany).

## *2.7 Statistikk*

Signifikante forskjeller mellom gjennomsnitt ble testet for normaldistribuert generell lineær modell (GLM), ANOVA toveisanalyse og Tukey sammenligningstest. Forskjeller mellom behandlingene er sett på som signifikant forskjellige når  $p < 0,05$ . Alle statistiske tester er utført med Minitab 16 statistical software (Minitab 16.1.1, windows version, State College, PA, USA). Forsøket ble gjentatt to ganger. De to biologiske gjentakelsene viste lignende trender.



## 3 Resultater

### 3.1 Effekter av luftfuktighet og blått lys på morfologi

#### 3.1.1 Effekt av luftfuktighet og blått lys på morfologi og tørrvekt av tomat 'Ailsa craig'

Heretter vil moderat RF benevnes; 60 % RF, høy RF; 90 % RF, SON-T; 5 % B og SON-T + LED; 30 % B for målingene som er gjort under dette forsøket. Vekst og morfologiske parametere var signifikant påvirket av lyskvalitet (SON-T + LED; 30 % B og SON-T; 5 % B), mens RF (60 % RF eller 90 % RF) viste seg å bare ha effekt på høyde og antall blad (Tabell 2). SLA og BPB viste ingen effekt av RF eller lyskvalitet (Tabell 2). Behandlingene med 5 % B gav de lengste plantene, med flest blader, lengst internodiellengde og høyest TV av blader og stengel uavhengig av RF (Tabell 2; Tabell 3). Plantene dyrket under 60 % RF + 30 % B var lavest av alle behandlingene (Tabell 2; Figur 4). Det var en interaksjon mellom lyskvalitet og RF på høyde (Tabell 2,  $p=0,006$ ). Under 90 % RF gav 30 % B en reduksjon i gjennomsnittlig høyde på 23,5 % i forhold til 5% B. Mens 30 % B gav en reduksjon på 38,9 % under 60 % RF sammenlignet med 5% B. RF og lyskvalitet hadde signifikant effekt på antall blader per plante (Tabell 2,  $p<0,05$ ). 30 % B gav i gjennomsnitt 11,3 % reduksjon i antall blader per plante ved 60 % RF og 90 % RF sammenlignet med 5 % B. Det var et signifikant samspill mellom de to faktorene lyskvalitet og RF på internodiellengde ( $p=0,012$ ). Under 30 % B gav 60 % RF en større reduksjon i internodiellengde i forhold til 90 % RF (Tabell 2). Ved 30 % B ble internodiellengde redusert med 32 % under 60 % RF og 15 % under 90 % RF, sammenlignet med 5 % B.

RF og lyskvalitet hadde signifikant effekt på den totale TV hos tomat 'Ailsa craig' ( $p<0,05$ ). Den totale TV økte i gjennomsnitt med 16,3 % under 90 % RF i forhold til 60 % RF. Ved dyrkning under 30 % B ble i gjennomsnitt den totale TV redusert med 23,9 % i forhold til 5 % B. Det var ingen signifikant effekt av RF på tørrvekt av blad og stengel (Tabell 3,  $p>0,05$ ). Lyskvalitet hadde signifikant effekt på TV av blader og stengel under 60 % RF, men det var ingen signifikant forskjell mellom de to lyskvalitetene under 90 % RF (Tabell 3).

30 % B reduserte TV i gjennomsnitt med 16,2 % for blader og 47,4 % for stengel sammenlignet med 5 % B.



**Figur 4** Tomatplanter av sorten 'Ailsa craig ved avslutning av forsøk 1, etter 14 dager i vekstkammer dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % RF og høy; 90 % RF) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Fra venstre: 60 % + 30 % B, 60 % RF + 5 % B, 90 % RF + 30 % B, 90 % RF + 5 % B.

**Tabell 2** Morfologiske målinger av tomat '*Ailsa craig*' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T(5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra to forsøk, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

	Moderat RF (60 %)		Høy RF (90 %)	
	SON-T + LED	SON-T	SON-T + LED	SON-T
Høyde (cm)	16,50 $\pm$ 0,58 <sup>c</sup>	27,0 $\pm$ 1,03 <sup>a</sup>	20,94 $\pm$ 0,65 <sup>b</sup>	27,38 $\pm$ 0,79 <sup>a</sup>
Antall blader	7,50 $\pm$ 0,27 <sup>b</sup>	8,63 $\pm$ 0,32 <sup>a</sup>	8,25 $\pm$ 0,25 <sup>ab</sup>	9,13 $\pm$ 0,23 <sup>a</sup>
Internodielengde (cm)	2,13 $\pm$ 0,08 <sup>c</sup>	3,13 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	2,55 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup>	3,00 $\pm$ 0,051 <sup>a</sup>
Bladareal/blad (cm <sup>2</sup> )	101,00 $\pm$ 13,80 <sup>a</sup>	94,31 $\pm$ 3,44 <sup>a</sup>	88,61 $\pm$ 2,18 <sup>a</sup>	84,84 $\pm$ 2,27 <sup>a</sup>
SLA (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	321,00 $\pm$ 49,60 <sup>a</sup>	261,7 $\pm$ 13,40 <sup>a</sup>	241,7 $\pm$ 14,2 <sup>a</sup>	232,66 $\pm$ 7,10 <sup>a</sup>

**Tabell 3** Målinger av tørrvekt av tomat '*Ailsa craig*' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra to forsøk, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

	Moderat RF (60 %)		Høy RF (90 %)	
	SON-T + LED	SON-T	SON-T + LED	SON-T
Tørrvekt blad (g)	2,43 $\pm$ 0,18 <sup>b</sup>	3,23 $\pm$ 0,35 <sup>a</sup>	3,08 $\pm$ 0,19 <sup>ab</sup>	3,35 $\pm$ 0,16 <sup>a</sup>
Tørrvekt stengel (g)	0,39 $\pm$ 0,06 <sup>b</sup>	1,07 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>	0,75 $\pm$ 0,06 <sup>ab</sup>	1,10 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>
Total tørrvekt (g)	2,82 $\pm$ 0,24 <sup>b</sup>	4,3 $\pm$ 0,47 <sup>a</sup>	3,84 $\pm$ 0,23 <sup>ab</sup>	4,45 $\pm$ 0,20 <sup>a</sup>

### *1.1.1 Effekt av luftfuktighet og blått lys på morfologi og tørrvekt av agurk*

#### *'Quatro F1'*

Vekst og morfologiske parametere for agurk 'Quatro F1' var signifikant påvirket av både RF og lyskvalitet (Tabell 4). RF gav signifikant effekt på høyde, antall blad, internodielengde, BPB, antall frukt og fruktlengde, men hadde ingen effekt på SLA (Tabell 4). Lyskvalitet gav signifikant effekt på høyde, internodielengde, BPB, SLA, antall frukt og fruktlengde (Tabell 4,  $p < 0,05$ ). Plantene dyrket under 5 % B var høyest, med flest blader og lengst gjennomsnittlig internodielengde uavhengig av RF (Tabell 4). Det var en signifikant interaksjon mellom RF og lyskvalitet på høyden til plantene ( $p \leq 0,001$ ). Ved 30 % B ble den gjennomsnittlige høyden til plantene redusert med 41 % under 60 % RF og 23,9 % under 90 % RF sammenlignet med 5 % B. Det var en signifikant interaksjon mellom RF og lyskvalitet på antall blader ( $p < 0,001$ ). 30 % B hadde ulik respons på antall blader ved 60 % RF og 90 % RF, sammenlignet med 5 % B, hvor 60 % RF gav en signifikant reduksjon på 5,6 % mens 90 % RF gav en signifikant økning i antall blader på 4,3 %. Internodielengde økte signifikant ved 30 % B under 60 % RF (37,4 %) og 90 % RF (27,1 %) sammenlignet med 5 % B. Plantene som ble dyrket under 90 % RF så også ut til å ha slakkere og mindre funksjonelle slyngtråder, men det ble ikke gjort noen målinger av disse. Det var en signifikant interaksjon mellom luftfuktighet og lyskvalitet på BPB ( $p \leq 0,001$ ). 30 % B reduserte BPB med 19,4 % ved 60 % RF og 8,1 % ved 90 % RF sammenlignet med 5 % B.

Det var en signifikant interaksjon mellom lyskvalitet og RF på antall frukt ( $p \leq 0,001$ ). 30 % B gav ulik effekt under de to luftfuktighetene (Tabell 4). Under 60 % RF ble det observert en reduksjon i antall frukt (17,8 %) ved 30 % B, mens under 90 % RF induserte 30 % B en økning i antall frukt, sammenlignet med 5 % B (Tabell 4). Det var en signifikant interaksjon mellom RF og lyskvalitet på fruktlengde ( $p < 0,001$ ). 30 % B gav en stor økning i fruktlengde ved 90 % RF, sammenlignet med 5 % B (138,4 %, Figur 6). Det var ingen effekt av 30 % B på fruktlengde under moderat luftfuktighet, sammenlignet med 5 % B (Tabell 4; Figur 6).



**Figur 5** Agurkplanter av sorten 'Quatro F1' ved avslutning av forsøk 1, etter 14 dager i vekstkammer dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % RF og høy; 90 % RF) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Fra venstre: 60 % RF + 30 % B, 60 % RF + 5 % B, 90 % RF + 30 % B, 90 % RF + 5 % B.

Det var en interaksjon mellom luftfuktighet og lyskvalitet på total TV ( $p \leq 0,001$ ). Ved 30 % B ble total TV redusert med 19,6 % under 60 % RF, mens det ikke var noen signifikant reduksjon under 90 % RF, sammenlignet med 5 % B (2,4 %). Luftfuktighet hadde ingen signifikant effekt på TV av både blad og stengel (Tabell 5,  $p > 0,05$ ). Lyskvalitet hadde derimot signifikant effekt på TV av både blad og stengel ( $p < 0,05$ ). Planter dyrket under 90 % RF hadde en signifikant reduksjon i TV av blader på 10,41 % i gjennomsnitt sammenlignet med 60 % RF (Tabell 5). Under 90 % RF var det ingen signifikant effekt av 30 % B på TV av blader eller stengel, sammenlignet med 5 % B (Tabell 5). Under 60 % RF ble det funnet en reduksjon i TV både hos blader (15,4 %) og stengel (28,8 %) ved dyrkning under 30 % B sammenlignet med 5 % B.

**Tabell 4** Morfologiske målinger av Agurk 'Quatro F1' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % RF og høy; 90 % RF) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra to forsøk, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ). Målingene for frukt er gjort på de tre første fruktene fra bunnen av planten. For målinger på frukt er det brukt et gjentak (n=3).

	<b>Moderat RF (60 %)</b>		<b>Høy RF (90 %)</b>	
	<b>SON-T + LED</b>	<b>SON-T</b>	<b>SON-T + LED</b>	<b>SON-T</b>
Høyde (cm)	35,0 $\pm$ 1,16 <sup>c</sup>	59,38 $\pm$ 1,27 <sup>a</sup>	47,81 $\pm$ 1,84 <sup>b</sup>	62,81 $\pm$ 1,86 <sup>a</sup>
Antall blader	10,63 $\pm$ 0,18 <sup>c</sup>	11,25 $\pm$ 0,16 <sup>b</sup>	11,88 $\pm$ 0,35 <sup>a</sup>	11,38 $\pm$ 0,26 <sup>b</sup>
Internodielengde (cm)	3,31 $\pm$ 0,15 <sup>c</sup>	5,29 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	4,03 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup>	5,52 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>
Bladareal/blad (cm <sup>2</sup> )	128,36 $\pm$ 4,71 <sup>bc</sup>	159,24 $\pm$ 4,14 <sup>a</sup>	126,23 $\pm$ 1,88 <sup>c</sup>	137,33 $\pm$ 5,74 <sup>b</sup>
SLA (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	299,8 $\pm$ 12,3 <sup>a</sup>	333,44 $\pm$ 6,87 <sup>a</sup>	314,49 $\pm$ 7,22 <sup>a</sup>	319,0 $\pm$ 21,9 <sup>a</sup>
Antall frukt	7,40 $\pm$ 0,25 <sup>b</sup>	9,00 $\pm$ 0,32 <sup>a</sup>	9,00 $\pm$ 0,32 <sup>a</sup>	7,20 $\pm$ 0,59 <sup>b</sup>
Lengde frukt (cm)	2,45 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup>	2,60 $\pm$ 0,15 <sup>ab</sup>	3,10 $\pm$ 0,19 <sup>a</sup>	1,30 $\pm$ 0,04 <sup>c</sup>





**Figur 6** Frukt av Agurk 'Quatro F1' ved avslutning av forsøk 1, etter 14 dager i vekstkammer dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % RF og høy; 90 % RF) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og høytrykksnatriums SON-T (5 % B) lamper. Fra venstre: 60 % RF + 30 % B, 60 % RF + 5 % B, 90 % RF + 30% B, 90 % RF + 5 % B.

**Tabell 5** Målinger av tørrvekt av Agurk 'Quatro F1' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og høytrykksnatrium SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra to forsøk, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

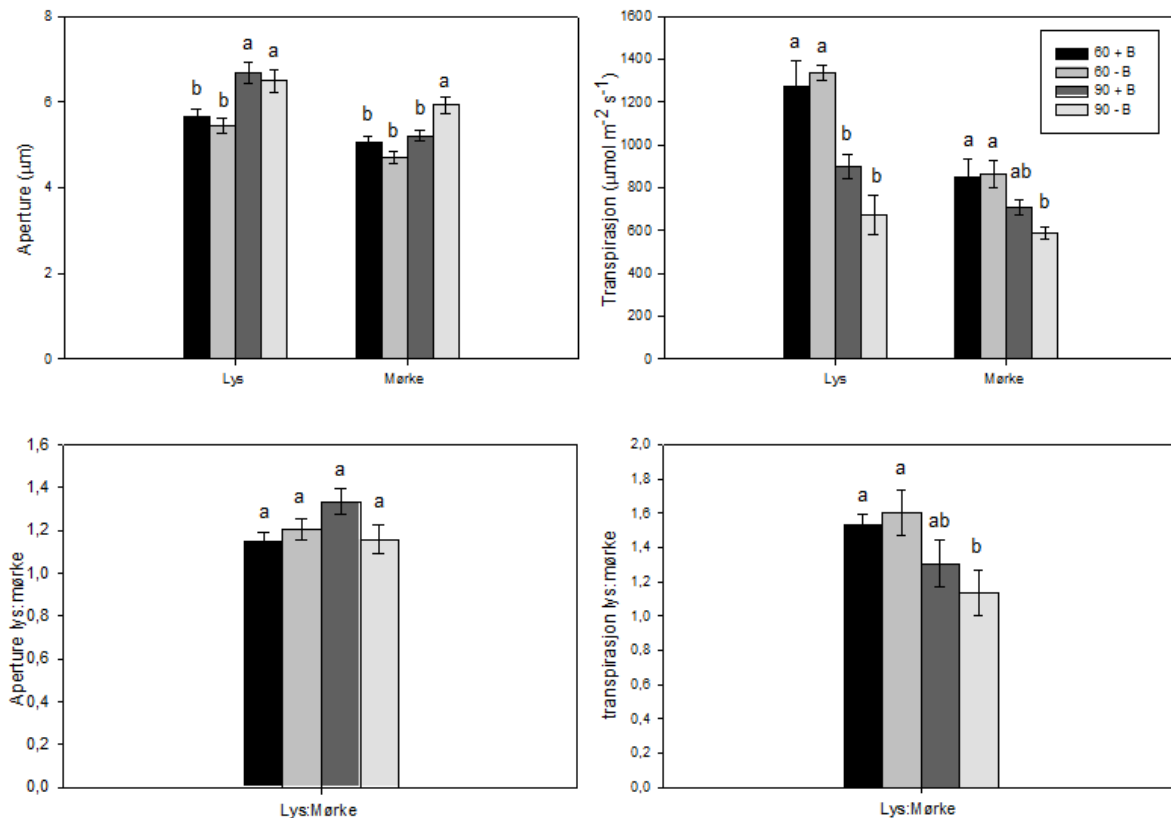
	Moderat RF (60 %)		Høy RF (90 %)	
	SON-T + LED	SON-T	SON-T + LED	SON-T
Tørrvekt blad (g)	4,56 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup>	5,38 $\pm$ 0,17 <sup>a</sup>	4,76 $\pm$ 0,10 <sup>b</sup>	4,82 $\pm$ 0,17 <sup>b</sup>
Tørrvekt stengel (g)	1,75 $\pm$ 0,04 <sup>c</sup>	2,46 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup>	2,1 $\pm$ 0,12 <sup>b</sup>	2,20 $\pm$ 0,15 <sup>ab</sup>
Total tørrvekt (g)	6,31 $\pm$ 0,12 <sup>c</sup>	7,84 $\pm$ 0,26 <sup>a</sup>	6,86 $\pm$ 0,21 <sup>bc</sup>	7,02 $\pm$ 0,29 <sup>b</sup>

## 3.2 Effekter av blått lys og høy luftfuktighet på aperture og transpirasjon

### 3.2.1 Tomat 'Ailsa craig'

Det var en signifikant interaksjon mellom RF og lyskvalitet på aperture under mørkeperioden ( $p < 0,001$ ). For planter dyrket under 5 % B gav 90 % RF større spalteåpningsaperture under lys- (16 %) og mørkeperioden (20,9 %) sammenlignet med 60 % RF. 30 % B gav 12,1 % mindre spalteåpningsaperture under 90 % RF sammenlignet med 5 % B under mørkeperioden (Figur 7). Luftfuktighet hadde signifikant effekt på transpirasjonsraten hos tomat 'Ailsa craig' i lys- og mørkeperioden ( $p < 0,001$ , Figur 7). Lyskvalitet hadde ingen signifikant effekt på transpirasjonsraten hos tomat 'Ailsa craig' ( $p < 0,05$ , Figur 7). Sammenlignet med 60 % RF gav 90 % RF i gjennomsnitt lavere transpirasjonsrate under lys- (49,7 %) og mørkeperioden (32,1 %).

Luftfuktighet hadde signifikant effekt på forholdet mellom transpirasjon i lys- og mørkeperioden (Figur 7,  $p = 0,002$ ), men det ble ikke funnet noen effekt av lyskvalitet på forholdet mellom transpirasjon i lys- og mørkeperioden ( $p = 0,0625$ , Figur 7). Selv om det ikke var noen signifikant forskjell gav plantene dyrket under 60 % RF + 5 % B den høyeste verdien for forholdet mellom lys- og mørkeperioden. Plantene dyrket under 5 % B og 90 % RF gav lavest forhold mellom lys- og mørkeperioden. Plantene som ble dyrket under 90 % RF + 30 % B gav et høyere forhold mellom lys- og mørkeperiode enn 5 % B.

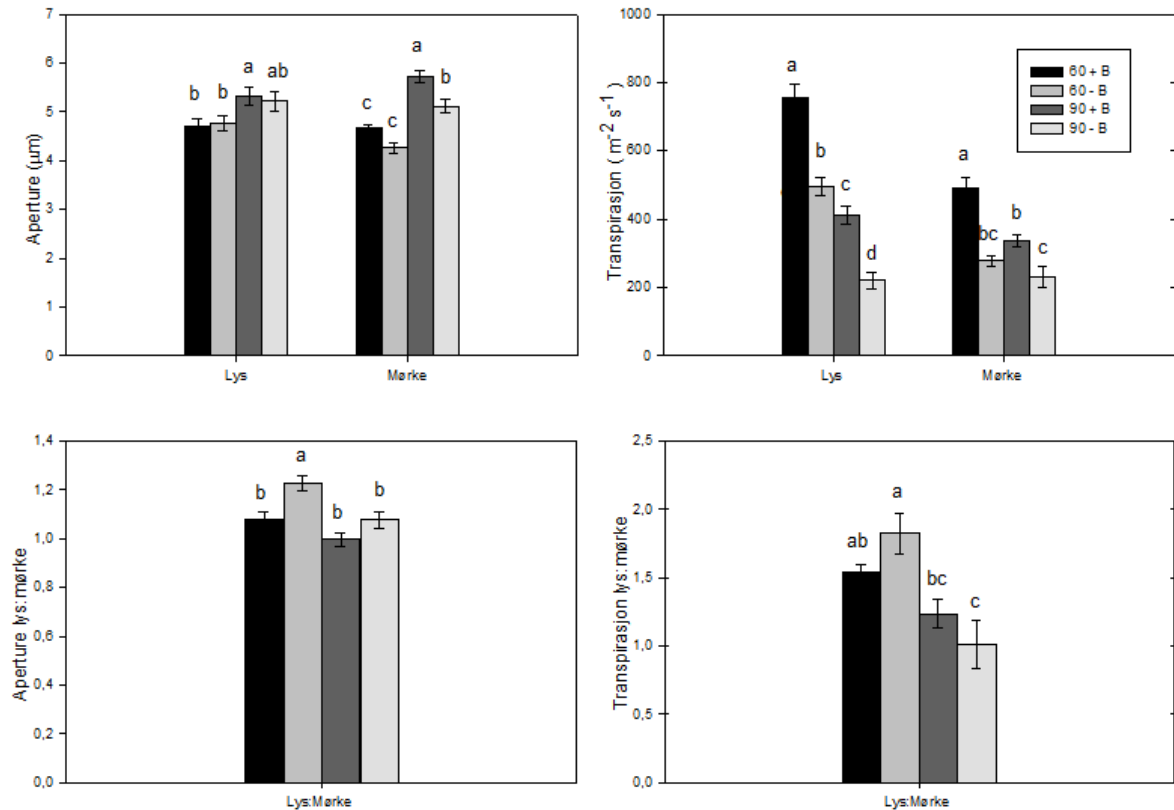


**Figur 7** Aperture og transpirasjon Tomat 'Ailsa craig' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra forsøk 1 og 2, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8 for transpirasjon; n=60 for aperture). Aperture og transpirasjon under lys og mørke ble analysert separat, så ulike bokstaver innen hver periode (lys/mørke) i hver figur indikerer signifikant forskjell mellom behandlingene ( $p < 0,05$ ).

### 3.2.2 Agurk 'Quatro F1'

RF og lyskvalitet hadde signifikant effekt på spalteåpningsaperture hos agurkblader under mørkeperioden (Figur 8,  $p < 0,001$ ). Planter dyrket under 30 % B viste en tendens til å gi større spalteåpningsaperture ved 90 % RF under både mørke- og lysperiode, sammenlignet med 5 % B, men det var bare signifikant forskjell under mørkeperioden (Figur 8). Under 60 % RF var det ingen forskjell i aperture mellom 5 % B og 30 % B (Figur 8). Transpirasjon fra hel plante agurk 'Quatro F1' ble signifikant påvirket av både luftfuktighet og lyskvalitet ( $p < 0,001$ ). Planter dyrket under 90 % RF hadde 55,6 % lavere transpirasjonsrate enn 60 % RF under lysperioden. Planter dyrket under 30 % B hadde høyere transpirasjonsrate enn planter dyrket under 5 % B ved både 60 % RF (34,3 %) og 90 % RF (46,4 %). Transpirasjon under mørkeperioden viste samme trend som under lysperiode, med lavere transpirasjon ved 90 %

RF og økt transpirasjon ved 30 % B (Figur 8). 30 % B gav en økning i transpirasjon på 43,4 % ved 60 % RF og 31,6 % ved 90 % RF i forhold til 5 % B under mørkeperioden. I motsetning til under lysperioden var det ingen forskjell i transpirasjon for planter utviklet under 5 % B ved 60 % RF og 90 % RF (Figur 8).



**Figur 8** Aperture og transpirasjon for Agurk 'Quatro F1' etter to uker dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B (+B)) og SON-T (5 % B (-B)) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier ± SE fra forsøk 1 og 2, gjort på fire planter fra hver behandling (n=8 for transpirasjon; n=60 for aperture). Aperture og transpirasjon under lys og mørke ble analysert separat, så ulike bokstaver innen hver periode (lys/mørke) i hver figur indikerer signifikant forskjell mellom behandlingene ( $p < 0,05$ ).

Lyskvalitet og luftfuktighet viste signifikant effekt på forholdet mellom spalteåpningsaperture i lys- og mørkeperioden ( $p < 0,001$ ). Planter dyrket under 60 % RF + 5 % B hadde signifikant høyere verdi for forholdet mellom spalteåpningsaperture i lys- og mørkeperioden sammenlignet med de andre behandlingene (Figur 8). Luftfuktighet hadde signifikant effekt på forholdet mellom transpirasjon i lys og mørke ( $p < 0,001$ ). I likhet med

aperturmålingene var kombinasjonen 90 % RF + 5 % B behandlingen som gav størst forskjell mellom lys- og mørketranspirasjon (Figur 8). Plantene som ble utviklet under 90 % RF + 5 % B hadde et forhold mellom lys og mørke transpirasjon tilnærmet lik null (Figur 8).

### *3.3 Effekter av luftfuktighet og blått lys på klorofyllinnhold*

#### *3.3.1 Klorofyllinnhold tomat 'Ailsa craig'*

Lyskvalitet hadde signifikant effekt på innholdet av relativt klorofyll i bladene ( $p \leq 0,001$ ). Det var ingen effekt av luftfuktighet ( $p=0,860$ ) på relativt klorofyllinnhold. Ved 30 % B fikk tomat 'Ailsa craig' et høyere relativt klorofyllinnhold under både 60 % RF (29 %) og 90 % RF (37 %) sammenlignet med 5 % B. Det så til at 30 % B hadde større effekt under 90 % RF i forhold til 60 % RF, men det var ingen signifikant interaksjon mellom lyskvalitet og luftfuktighet hos tomat 'Ailsa craig' ( $p=0,495$ ). Hos Tomat 'Ailsa craig' var det en interaksjon mellom lyskvalitet og luftfuktighet på klorofyll A innhold ( $p=0,022$ ). Klorofyll A og B hadde en signifikant økning ved dyrkning under 90% RF + 30 % B på henholdsvis 47 % og 34 % sammenlignet med 90 % RF + 5 % B. Under 60 % RF var det ingen signifikant forskjell mellom de to ulike B behandlingene (Tabell 2). Under 90 % RF gav 30 % B en økning i totalt klorofyllinnhold på 44 % sammenlignet med 5 % B. Verken luftfuktighet eller lyskvalitet hadde signifikant effekt på forholdet mellom klorofyll A og B men det var en signifikant interaksjon mellom RF og mengden B ( $p=0,002$ ). Ved dyrkning under 30 % B hadde forholdet mellom klorofyll A/B en økning på 11% under under 90 % RF, sammenlignet med 5 % B. I motsetning gav 30 % B en reduksjon i klorofyll A/B på 7,4 % ved dyrkning under 60 % B, sammenlignet med 5 % B.

#### *1.1.1 Klorofyllinnhold agurk 'Quatro F1'*

Luftfuktighet ( $p=0,012$ ) og lyskvalitet ( $p=0,020$ ) hadde signifikant effekt på relativt klorofyllinnhold. For planter utviklet under 30 % B var relativt klorofyllinnhold og høyere ved 60 % RF (27,3 %) og 90 % RF (32,3 %) sammenlignet med 5 % B. Plantene fra 90 % RF + 5 % B, hadde klorotiske blader, dette var gjennomgående for alle plantene i behandlingen (Figur 5). Planter fra 90 % RF + 5 % B så ut til å ha et lavere innhold av relativt klorofyll sammenlignet med 60 % RF+ 5 % B, men det er ingen signifikant forskjell (Tabell 7). Plantene fra 90 % RF + 30 % B hadde derimot grønnere blader uten klorotiske tegn (Figur 5).

Plantene fra 60 % RF viste ingen klorotiske tegn (Figur 5). Klorofyll A var signifikant påvirket av lyskvalitet ( $p=0,02$ ), men det var ingen effekt av luftfuktighet på klorofyll A ( $p=0,083$ ). Dyrkning under 30 % B gav i gjennomsnitt 22,3 % høyere innhold av klorofyll A sammenlignet med 5 % B. 30 % B ser ut til å gi et høyere innhold av klorofyll A under både 60 % RF og 90 % RF sammenlignet med 5 % B, men det er ikke signifikant forskjell mellom behandlingene (Tabell 7). Det er ingen signifikant effekt av lyskvalitet og luftfuktighet på innholdet av klorofyll B, totalt innhold av klorofyll A og B, og forholdet mellom klorofyll A og B (Tabell 7)

**Tabell 6** Klorofyllmålinger fra tomat 'Ailsa craig' dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE av målinger av klorofyll fra det første forsøket gjort på fire planter fra hver behandling (n=4). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

	<b>Moderat RF (60 %)</b>		<b>Høy RF (90 %)</b>	
	<b>SON-T + LED</b>	<b>SON-T</b>	<b>SON-T + LED</b>	<b>SON-T</b>
Relativt klorofyll	23,12 $\pm$ 1,07 <sup>a</sup>	17,90 $\pm$ 0,63 <sup>b</sup>	23,89 $\pm$ 1,22 <sup>a</sup>	17,44 $\pm$ 0,92 <sup>b</sup>
Klorofyll A ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	9,96 $\pm$ 0,51 <sup>ab</sup>	10,22 $\pm$ 0,63 <sup>ab</sup>	11,23 $\pm$ 0,60 <sup>a</sup>	7,62 $\pm$ 1,06 <sup>b</sup>
Klorofyll B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	3,57 $\pm$ 0,12 <sup>ab</sup>	3,39 $\pm$ 0,22 <sup>ab</sup>	3,76 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	2,81 $\pm$ 0,33 <sup>b</sup>
Klorofyll A + B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	13,52 $\pm$ 0,62 <sup>ab</sup>	13,61 $\pm$ 0,85 <sup>ab</sup>	14,98 $\pm$ 0,73 <sup>a</sup>	10,43 $\pm$ 1,39 <sup>b</sup>
Klorofyll A:B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	2,79 $\pm$ 0,08 <sup>ab</sup>	3,01 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	2,99 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	2,69 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup>

**Tabell 7** Klorofyllmålinger fra agurk 'Quatro F1' dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra målinger av klorofyll under to forsøk gjort på fire planter fra hver behandling (n=8). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

	<b>Moderat RF (60 %)</b>		<b>Høy RF (90 %)</b>	
	<b>30 % B</b>	<b>5 % B</b>	<b>30 % B</b>	<b>5 % B</b>
Relativt klorofyll	28,26 $\pm$ 1,99 <sup>a</sup>	20,55 $\pm$ 0,75 <sup>b</sup>	25,93 $\pm$ 0,96 <sup>a</sup>	17,55 $\pm$ 0,8 <sup>b</sup>
Klorofyll A ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	11,72 $\pm$ 1,67 <sup>ab</sup>	9,82 $\pm$ 0,71 <sup>b</sup>	13,83 $\pm$ 1,73 <sup>a</sup>	11,07 $\pm$ 0,69 <sup>ab</sup>
Klorofyll B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	4,06 $\pm$ 0,51 <sup>a</sup>	3,95 $\pm$ 0,26 <sup>a</sup>	4,62 $\pm$ 0,48 <sup>a</sup>	4,41 $\pm$ 0,76 <sup>a</sup>
Klorofyll A + B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	15,77 $\pm$ 2,18 <sup>a</sup>	13,77 $\pm$ 0,83 <sup>a</sup>	18,45 $\pm$ 2,20 <sup>a</sup>	15,48 $\pm$ 0,98 <sup>a</sup>
Klorofyll A:B ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	2,86 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	2,51 $\pm$ 0,17 <sup>a</sup>	2,97 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	2,86 $\pm$ 0,45 <sup>a</sup>

### 3.4 Resultater fra målinger på agurk

#### 3.4.1 Blått lys reduserer innholdet av totalt ABA

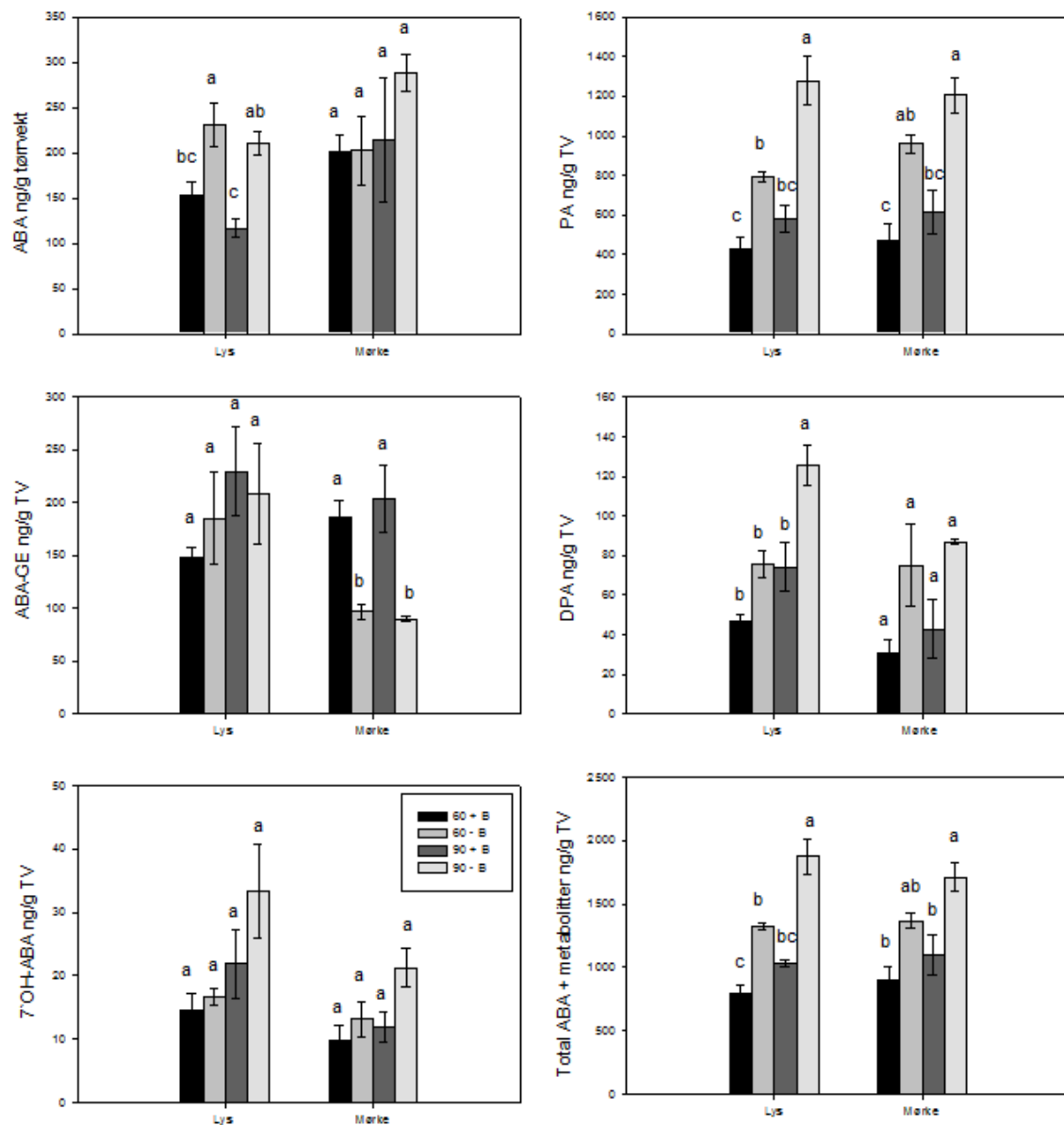
Siden ABA er et viktig signal for lukking av spalteåpninger ble innholdet av ABA og dens metabolitter (ABA-GE, PA, DPA, 7'OH-ABA, neoPA, trans-ABA og cis-ABA) i bladene fra planter fra de fire ulike behandlingene kvantifisert. Innholdet av neoPA, trans-ABA og cis-ABA var i de fleste behandlingene for lavt til å kvantifiseres (data ikke vist), og har dermed bare inkludert i verdien for totalt innhold av ABA + metabolitter. Både RF og lyskvalitet viste signifikant effekt på totalt innhold av ABA og dens metabolitter i lys- og mørkeperioden ( $p < 0,05$ ). Dyrkning under 30 % B gav en reduksjon i totalt ABA innhold på henholdsvis 42,8 % og 35,2 % under lys- og mørkeperioden sammenlignet med 5 % B. Plantene dyrket under 90 % RF hadde en økning i totalt ABA innhold på henholdsvis 37,5 % og 23,4 % under lys- og mørkeperioden sammenlignet med 60 % RF. Lyskvalitet hadde signifikant effekt på innholdet av ABA (bare lysperiode), PA, DPA og totalt ABA ( $p < 0,05$ ). Under lysperioden var innholdet av ABA signifikant lavere i planter dyrket under 30 % B sammenlignet med 5 % B under både 60 % RF (34,1 %) og 90 % RF (44,5 %, Figur 9).

Luftfuktighet hadde signifikant effekt på innholdet av PA, DPA, 7'OH- ABA og totalt ABA-innhold under lysperiode ( $p < 0,05$ ). Gjennomgående for målingene var det et signifikant høyere innhold av metabolitter av ABA ved 90 % RF sammenlignet med 60 % RF. Ved dyrkning under 90 % RF var det en økning i innholdet av PA (52,1 %), DPA (63,4 %) og 7'OH-ABA (76,2 %) under lysperioden, sammenlignet med 60 % RF. Luftfuktighet hadde ingen signifikant effekt på innholdet av ABA eller ABA metabolitter under mørkeperioden ( $p > 0,05$ ), men det var signifikant effekt på totalt innhold av ABA ( $p = 0,045$ ).

Det så ut til at innholdet av PA, DPA og 7'OH-ABA ble redusert for plantene utviklet under 30 % B sammenlignet med 5 % B (Figur 9), forskjellen var bare signifikant for DPA under lysperioden og PA under både lys- og mørkeperiode ( $p < 0,05$ ). 30 % B reduserte DPA med 40 % under lysperioden sammenlignet med 5 % B (Figur 9). 30 % B gav i gjennomsnitt 50 % lavere innhold av PA sammenlignet med 5 % B (Figur 9). Under lysperioden var det ingen signifikant effekt av RF eller lyskvalitet på innholdet av ABA-GE ( $p > 0,05$ , Figur 9),



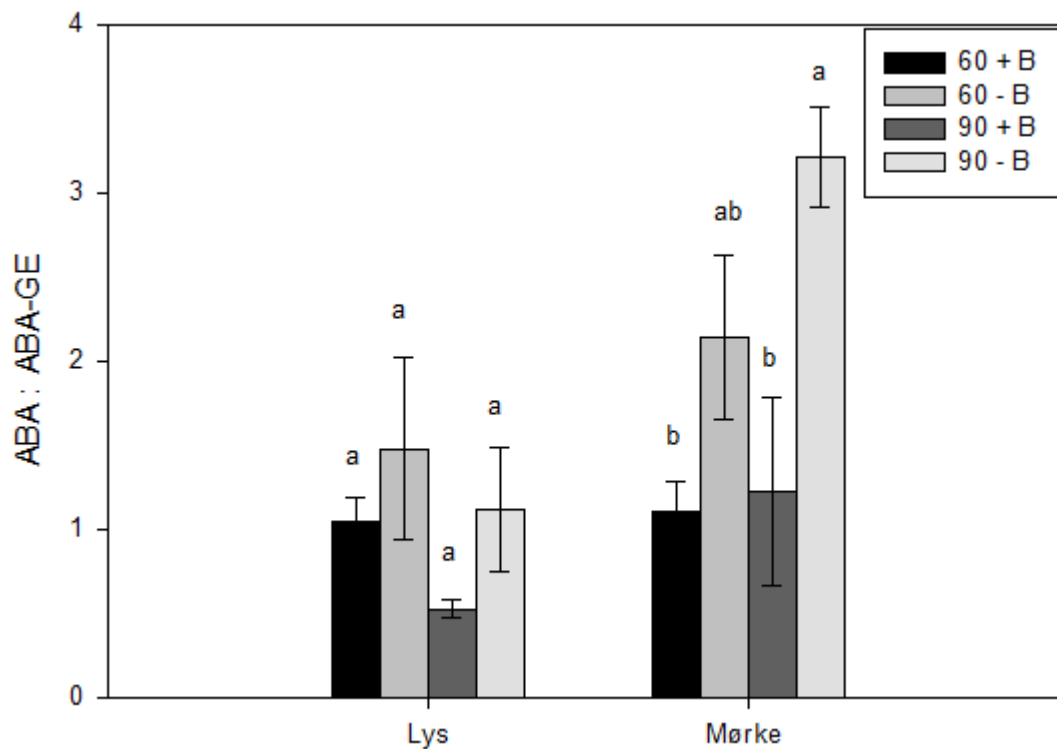
men under mørkeperioden gav 30 % B en signifikant økning av ABA-GE ved 60 % RF og 90 % RF, på henholdsvis 93,3 % og 125,9 %, sammenlignet med 5 % B.



**Figur 9** Effekt av luftfuktighet (moderat;60 % og høy 90 %) og lyskvalitet SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) på mengden absisinsyre (ABA) og dens metabolitter phaseinsyre (PA), ABA- $\beta$ -D-glykosylester (ABA-GE), Diphaseinsyre (DPA), 7 hydrokxy ABA (7'OH-ABA) og totalt innhold av ABA og dens metabolitter. Prøvene ble tatt i starten av lysperioden og i midten av mørkeperioden, under forsøk 1. Innhold under lys- og mørkeperiode ble analysert separat, så ulike bokstaver innen hver periode (lys/mørke) og innen hver figur indikerer signifikante forskjeller (p<0,05). Gjennomsnitt  $\pm$  SE. (n = 3). Hver prøve bestod av et blad.

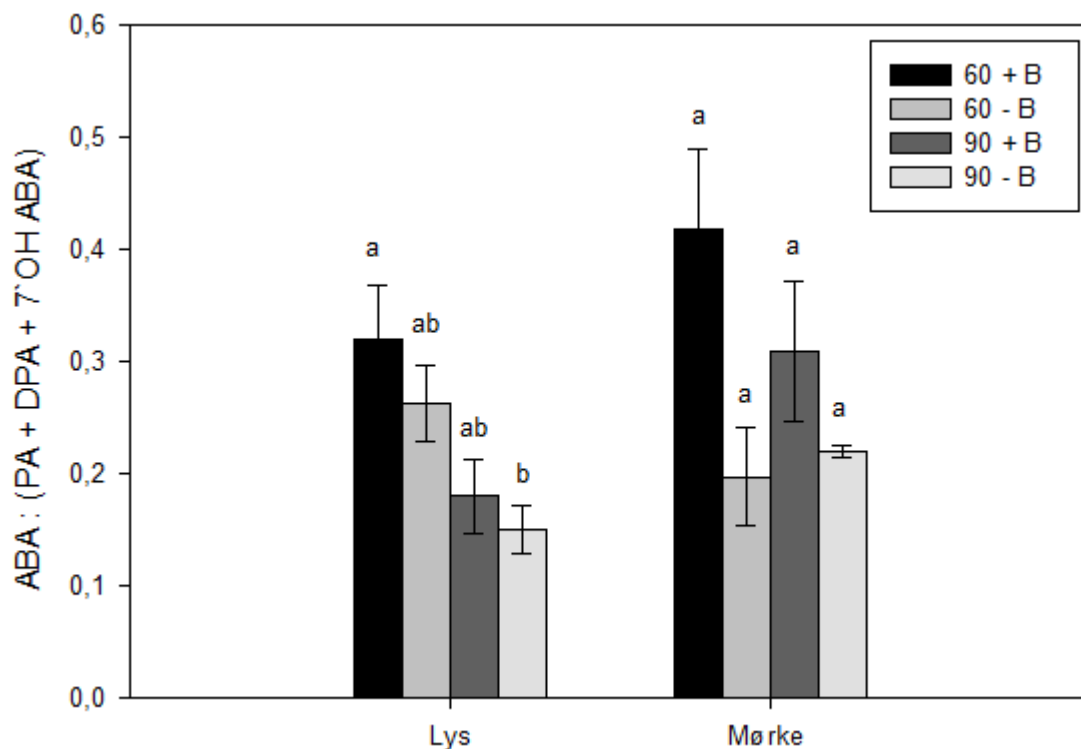
### 3.4.2 Forholdet mellom ABA og dens metabolitter

Luftfuktighet og lyskvalitet hadde ingen signifikant effekt på forholdet mellom ABA og ABA-GE under lysperioden ( $p > 0,05$ ), selv om det var en tendens til at 30 % B reduserte forholdet sammenlignet med 5 % B. Under mørkeperioden hadde derimot lyskvalitet signifikant effekt på forholdet mellom ABA og ABA-GE ( $p = 0,006$ ), men det var ingen signifikant effekt av luftfuktighet ( $p > 0,05$ ). Under mørkeperioden gav 30 % B en gjennomsnittlig økning i forholdet mellom ABA og ABA-GE på 56,6 % sammenlignet med 5 % B (Figur 10).



**Figur 10** Effekt av luftfuktighet (moderat; 60 % og høy 90 %) og lyskvalitet SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) på forholdet mellom absisinsyre (ABA) og ABA- $\beta$ -D-glukosylester (ABA-GE), ABA:ABA-GE. Prøvene ble tatt i starten av lysperioden og i midten av mørkeperioden, under forsøk 1. Innhold under lys- og mørkeperiode ble analysert separat, så ulike bokstaver innen hver periode (lys/mørke) indikerer signifikant forskjellige verdier ( $p < 0,05$ ). Gjennomsnitt  $\pm$  SE. ( $n = 3$ ). Hver prøve bestod av 1 blad.

Under lysperioden hadde luftfuktighet signifikant effekt på forholdet mellom ABA og (PA + DPA + 7'OH-ABA) ( $p=0,007$ ), men det var ingen signifikant effekt av lyskvalitet ( $p>0,05$ ). Sammenlignet med 60 % RF gav 90 % RF en gjennomsnittlig økning i forholdet mellom ABA og (PA + DPA + 7'OH-ABA) på 76,5 % under lysperioden (Figur 11). Under mørkeperioden hadde lyskvalitet signifikant effekt på forholdet mellom ABA og (PA + DPA og 7'OH-ABA) ( $p=0,019$ ), mens det ikke var noen signifikant effekt av luftfuktighet ( $p>0,05$ ). I forhold til 5 % B gav 30 % B en gjennomsnittlig økning i forholdet mellom ABA og PA, DPA og 7'OH-ABA på 74,4 % under mørkeperioden (Figur 11).



**Figur 11** Effekt av luftfuktighet (moderat;60 % og høy 90 %) og lyskvalitet SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) på forholdet mellom absisinsyre (ABA)og phaseinsyre (PA), diphaseinsyre (DPA) og 7'hydroksy ABA (7'OH-ABA). Prøvene ble tatt i starten av lysperioden og i midten av mørkeperioden, under forsøk 1. Innhold under lys- og mørkeperiode ble analysert separat, så ulike bokstaver innen hver periode (lys/mørke) indikerer signifikant forskjellige verdier ( $p<0,05$ ). Gjennomsnitt ± SE. ( $n = 3$ ). Hver prøve bestod av 1 blad.

**Tabell 8** Innhold av næringsstoffer i blader målt med ICP-metode for planter dyrket under ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 %) og blått lys proporsjoner fra SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B) lamper. Data vist er gjennomsnittsverdier  $\pm$  SE fra det første forsøket gjort på fire planter fra hver behandling (n=4). Ulike bokstaver innen samme rad indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ ).

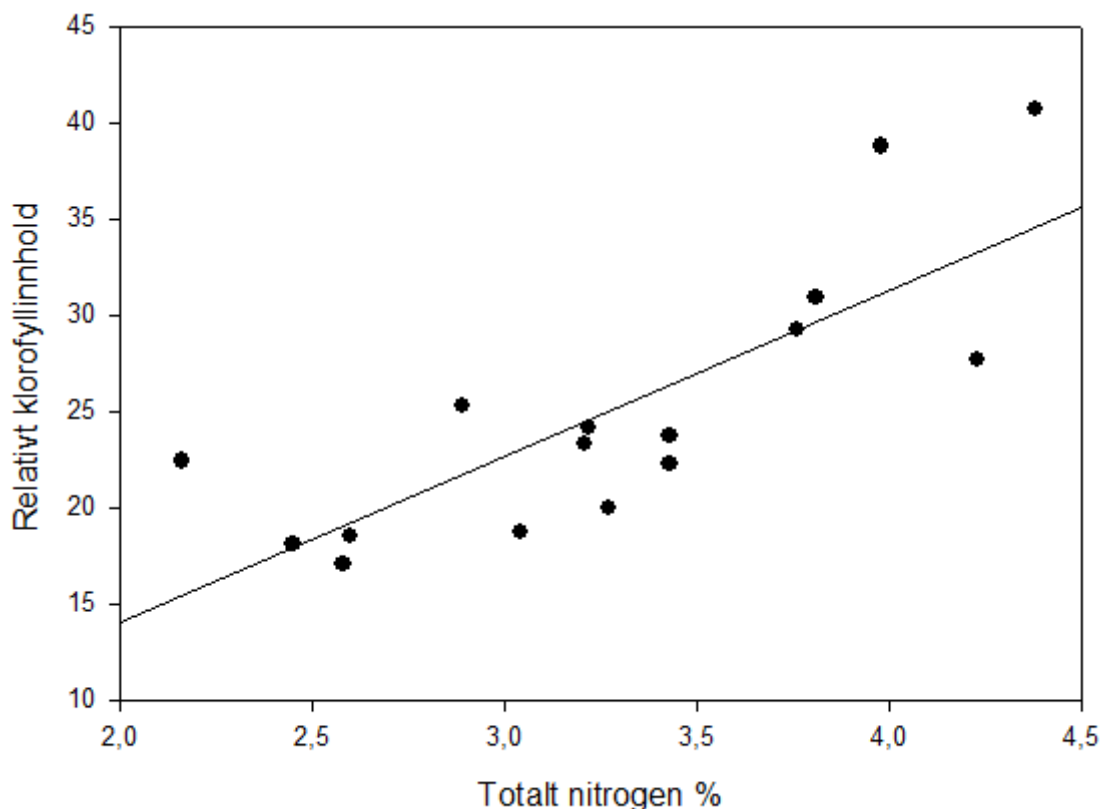
	Moderat RF (60 %)		Høy RF (90 %)	
	SON-T+ B	SON-T	SON-T+ B	SON-T
Nitrogen (% av tørrvekt)	4,10 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	3,12 $\pm$ 0,18 <sup>bc</sup>	3,34 $\pm$ 0,18 <sup>b</sup>	2,56 $\pm$ 0,18 <sup>c</sup>
Svovel (g/kg)	11,25 $\pm$ 0,48 <sup>a</sup>	10,38 $\pm$ 0,91 <sup>a</sup>	12,25 $\pm$ 0,48 <sup>a</sup>	10,02 $\pm$ 0,78 <sup>a</sup>
Kalium (g/kg)	16,50 $\pm$ 0,65 <sup>a</sup>	12,60 $\pm$ 1,42 <sup>a</sup>	13,32 $\pm$ 2,45 <sup>a</sup>	10,85 $\pm$ 0,85 <sup>a</sup>
Kalsium (g/kg)	40,50 $\pm$ 2,60 <sup>a</sup>	33,00 $\pm$ 3,81 <sup>a</sup>	35,25 $\pm$ 5,54 <sup>a</sup>	31,00 $\pm$ 4,02 <sup>a</sup>
Jern (g/kg)	0,21 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup>	0,15 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup>	0,22 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	0,17 $\pm$ 0,02 <sup>ab</sup>
Fosfor (g/kg)	6,00 $\pm$ 0,24 <sup>a</sup>	4,45 $\pm$ 0,4 <sup>ab</sup>	4,90 $\pm$ 0,81 <sup>ab</sup>	3,68 $\pm$ 0,31 <sup>b</sup>
Molybden (mg/kg)	7,08 $\pm$ 0,48 <sup>a</sup>	8,78 $\pm$ 0,53 <sup>a</sup>	9,28 $\pm$ 1,59 <sup>a</sup>	12,58 $\pm$ 3,12 <sup>a</sup>
Bor (mg/kg)	56,75 $\pm$ 4,42 <sup>a</sup>	45,25 $\pm$ 3,22 <sup>ab</sup>	41,50 $\pm$ 4,03 <sup>bc</sup>	29,25 $\pm$ 2,14 <sup>c</sup>
Natrium (g/kg)	0,81 $\pm$ 0,08 <sup>ab</sup>	0,64 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup>	1,08 $\pm$ 0,10 <sup>a</sup>	0,74 $\pm$ 0,13 <sup>ab</sup>
Magnesium (g/kg)	9,23 $\pm$ 0,26 <sup>a</sup>	7,50 $\pm$ 0,42 <sup>b</sup>	8,50 $\pm$ 0,57 <sup>ab</sup>	7,00 $\pm$ 0,31 <sup>b</sup>
Mangan (g/kg)	0,20 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup>	0,17 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	0,18 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup>	0,15 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>

### 3.4.3 *Næringsstoffer*

Luftfuktighet og lyskvalitet hadde signifikant effekt på innholdet av nitrogen i bladene (Tabell 8,  $p < 0,001$ ). Dyrkning under 90 % RF reduserte i gjennomsnitt innholdet av nitrogen med 18,3 % sammenlignet med 60 % RF. Ved 30 % B økte i gjennomsnitt innholdet av nitrogen med 31,1 % sammenlignet med 5 % B. Det var ingen signifikant effekt av luftfuktighet og lyskvalitet på innholdet av svovel, kalium, kalsium, molybden og mangan i bladene (Tabell 8,  $p > 0,05$ ). Det var signifikant effekt av lyskvalitet på innholdet av svovel ( $p = 0,044$ ), jern ( $p = 0,002$ ), fosfor ( $p = 0,015$ ), bor ( $p = 0,006$ ), natrium ( $p = 0,025$ ) og magnesium ( $p \leq 0,002$ ). Ved dyrkning under 30 % B økte innholdet av svovel (15,1 %), jern (38,7 %), fosfor (34,1 %), bor (31,9 %), natrium (36,6 %) og magnesium (22,2 %) i forhold til 5 % B. Selv om det var signifikant effekt av lyskvalitet på svovel fikk ikke dette utslag på forskjeller mellom noen av de fire behandlingene. Ingen av næringsstoffene viste interaksjon mellom RF og lyskvalitet ( $p > 0,05$ ). Bor var det eneste næringsstoffet som viste signifikant effekt av RF ( $p < 0,001$ ). Ved 60 % RF var innholdet av bor 54,7 % høyere enn ved 90 % RF ved dyrkning under 5 % B (Tabell 8).

### 3.4.4 *Sammenheng mellom N-innhold og klorofyll*

En lineær sammenheng mellom N (%) og relativt klorofyllinnhold ble registrert (Figur 12). Totalt nitrogeninnhold kan forklare 63,9 % (R-sq) av variansen i relativt klorofyllinnhold (Figur 12). Figur 12 viser en lineær sammenheng mellom innholdet av totalt N (%) og relativt klorofyllinnhold. Observasjonene følger regresjonslinjen. Det ble observert en signifikant effekt av N på innholdet av klorofyll i bladene ( $p < 0,001$ ).



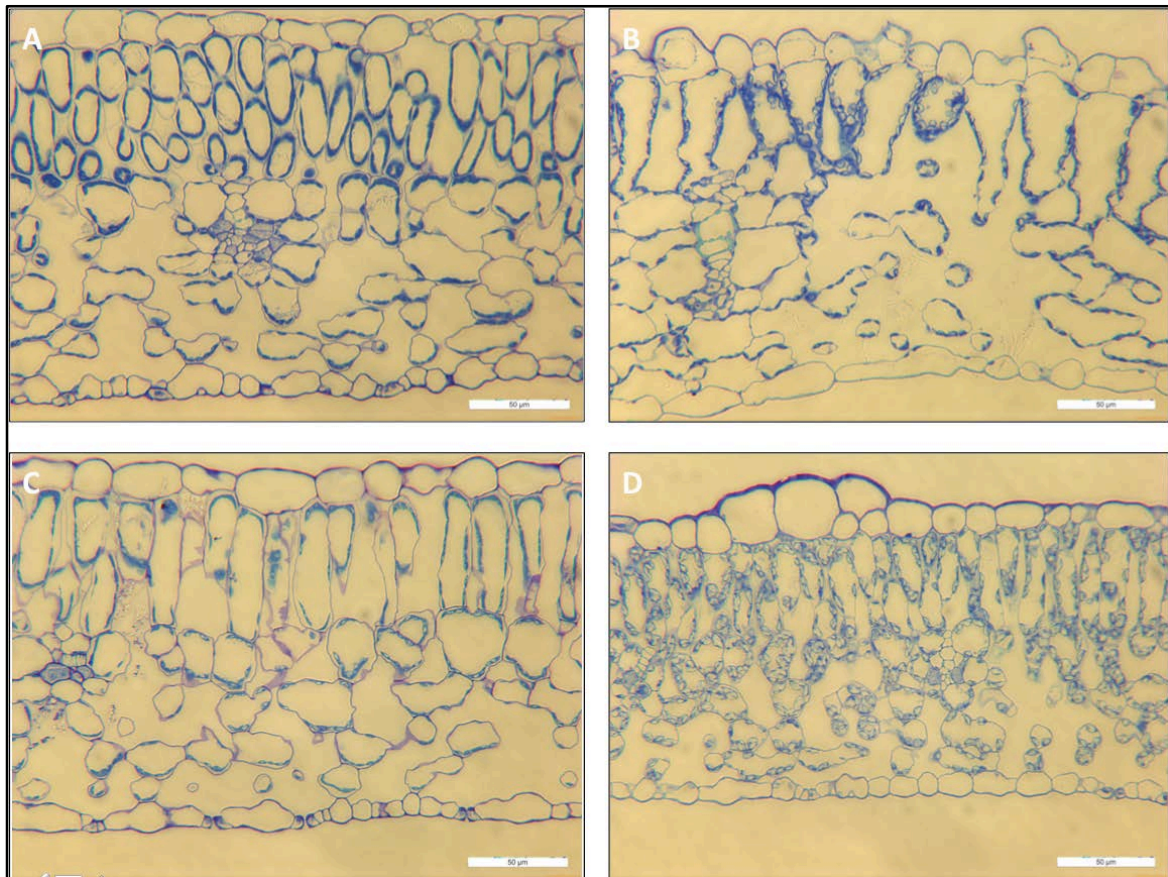
**Figur 12** Spredningsdiagram over gjennomsnitt av relativt klorofyllinnhold versus nitrogeninnhold (%) for planter dyrket under ulike luftfuktigheter (60 % og 90 % RF) og blått lys proporsjoner SON-T + LED (30 % B) og SON-T (5 % B). R-sq =63,9 %, R-sq(adj)=61,3 %. Analysen er gjort på forsøk 1 (n = 16).

### 3.4.5 90 % RF gir akkumulering av stivelse i bladene.

En visuell bedømmelse av lysmikroskopibilder med tverrsnitt av agurkblader ble utført.

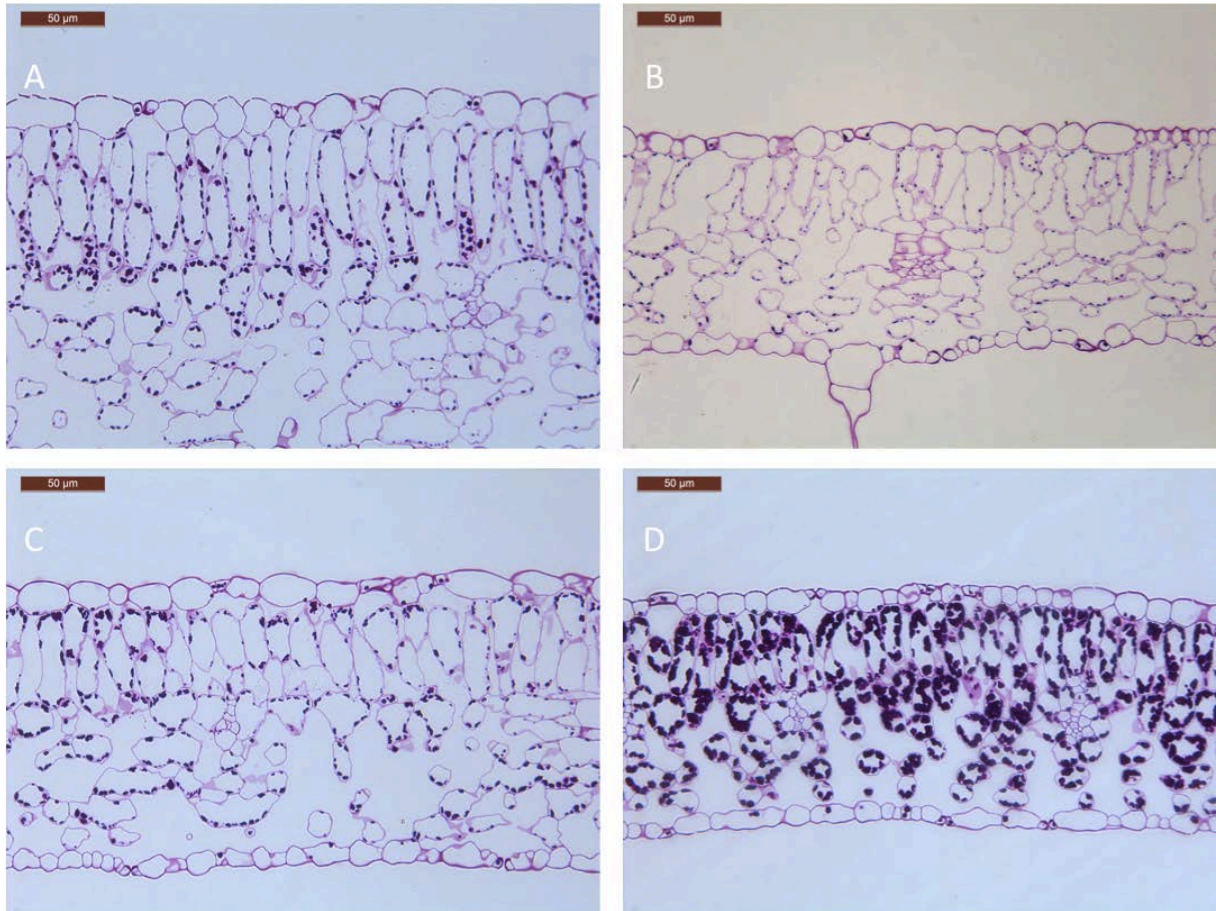
Under 60% RF + 30 % B hadde bladene et kraftigere palisadevev, mens under 90 % RF + 30 % B var palisadevevet mindre kraftig. Tverrsnitt fra plante utviklet under 60 % RF + 30 % B (bilde A, Figur 13), så ut til å ha flere palisadeceller, som ligger over hverandre, enn de andre behandlingene (Figur 13). Bilde C, med blader fra 60 % RF + 5 % B, hadde et lavere antall palisadeceller enn 60 % RF + 30 % B, det kan også se ut som det er noe færre mesofyllceller og mer intracellulært rom (Figur 13). Bilde B, fra blader utviklet under 90 % RF + 30 % B, så ut til å ha et lite utviklet palisadevev med celler som så litt krympede ut. Bladene fra 90 % RF + 30 % B så også ut til å ha mer intracellulært rom enn bladene fra de andre behandlingene (Figur 13). Bilde D som viser tverrsnitt av blader fra 90 % RF + 5 % B hadde mer utfylte celler som har tatt til seg mer Stevenel´s blue farge. Dette kan være akkumulering av stivelse i kloroplast (Figur 13). Det ble gjort en ny farging med karbohydratfarging for å undersøke om

det var mer stivelse i bladene fra plantene dyrket under 90 % RF + 5 % B. De nye bildene bekreftet at 90 % RF + 5 % B inneholder mye mer stivelse enn de andre behandlingene (Figur 14). Kombinasjonen 90 % RF + 5 % B så ut til å gi tynnere blader enn de andre tre behandlingene (Figur 13; Figur 14).



**Figur 13** Lysmikroskopibilder av tverrsnitt av agurkblader dyrket under  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  i vekstkammer ved ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 % RF) og proporsjoner av blått lys fra SON-T (5 % B) og LED (30 % B). Kammer med 60 % RF + 30 % (A), 90 % RF + 30 % B (B), 60 % RF + 5 % B (C) og 90 % RF + 5 % B (D). Hvit stripe på bildene indikerer 50  $\mu\text{m}$ .





**Figur 14** Lysmikroskopibilder av tversnitt av agurkblader dyrket under  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  i vekstkammer ved ulike luftfuktigheter (moderat; 60 % og høy; 90 % RF) og proporsjoner av blått lys fra SON-T (5 % B) og LED (30 % B). Snittene er farget for karbohydrater, steder med lilla farge er stivelse. Kammer med 60 % RF + 30 % (A), 90 % RF + 30 % B (B), 60 % RF + 5 % B (C) og 90 % RF + 5 % B (D). Rød stripe på bildene indikerer 50  $\mu\text{m}$ .



## 4 Diskusjon

### 4.1 Vekst og morfologi

#### 4.1.1 Morfologiske parametere og tørrstoffakkumulering hos småplanter av tomat

Tidligere studier har vist at høy RF gir økt plantehøyde (Arve & Torre 2015; Hoffman et al. 1971; Mortensen & Gislerød 1990; Mortensen & Fjeld 1998). I likhet med de tidligere studiene observerte vi økt plantehøyde ved 90 % RF sammenlignet med 60 % RF hos tomat (Tabell 2). I et studie av Arve og Torre (2015) på tomat ble det observert økt plantehøyde og flere adventivrøtter på planter dyrket under høy RF. I det samme studiet økte konsentrasjon av etylen i bladene når plantene var dyrket under høy RF sammenlignet med moderat RF (Arve & Torre 2015). Det ble foreslått at høy RF øker produksjonen av etylen og at dette har effekt på morfologien til plantene (Arve & Torre 2015). Dermed er det mulig at den økte plantehøyden under 90 % RF i vårt studie var grunnet økt produksjon av etylen, men vi utførte ikke målinger på etylen.

Ekstra B har tidligere vist seg å gi mer kompakte planter både hos prydvækster og grønnsakplanter (Islam et al. 2012; Wang et al. 2009). Under dette forsøket gav 30 % B større effekt på morfologien til tomatplantene under 60 % RF sammenlignet med 90 % RF (Tabell 2). Ved dyrkning under 30 % B ble høyde, antall blader og internodiellengde redusert sammenlignet med 5 % B (Tabell 2). Plantene ble mer kompakte under 60 % RF + 30 % B sammenlignet med 90 % RF + 30 % B (Tabell 2). Det er usikker hva som gjør at plantene blir mer kompakte under 60 % RF, Det er mulig at 90 % RF, som ofte gir økt lengdestrekning, motvirker effekten av 30 % B. Det var forventet en økt andel tørrstoff grunnet økt fotosyntetisk kapasitet ved ekstra B, som vist for tomat under et studie gjort av Lee et al. (2014). Et tidligere studie av Hogewoning et al. (2012) har rapportert om økt tørrstoffinnhold ved ekstra B for tomat. I vårt studie ble det ikke gjort målinger av fotosyntetisk kapasitet, men det ble målt innhold av tørrstoff. Tørrstoffproduksjon var signifikant mindre hos 60 % RF + 30 % B sammenlignet med alle de andre behandlingene (Tabell 3), og dette har sannsynligvis sammenheng med lysoppfangelse. Svært kompakte planter har mindre lysoppfangelse fordi bladoverflaten er liten. Selv om fotosyntesen er

effektiv vil derfor tørrstoffproduksjonen over tid bli mindre (Terfa et al. 2013). Reduksjonen i TV var større under 60 % RF sammenlignet med 90 % RF (Tabell 3). Gjennom våre målinger fant vi redusert tørrstoff ved 30 % B sammenlignet med 5 % B ved 60 % RF. I forsøket til Hogenwoning et al. (2012) ble det brukt 15 % B, mens vårt forsøk ble det brukt 30 % B. Naturlig lys inneholder omtrent 18 % B. En høy andel av B har vist seg å være negativt på den fotosyntetiske kapasiteten og gir dermed lavere tørrstoff (Hogewoning et al. 2010).

Hernández og Kubota (2012) fant ingen effekt av ekstra B på morfologiske parametere når tomatplanter var dyrket i veksthus med naturlig lys. Deres resultater viser at bakgrunnslyset er viktig når effekten av ulike lyskvaliteter på morfologiske parametere hos planter skal vurderes. Under vinterperioden i Norge vil lysintensiteten være så lav at kunstig belysning vil ha større effekt enn midt på sommeren når den naturlige lysintensiteten er høy. Lee et al. (2014) viste en økning i fotosyntetisk kapasitet ved bruk av LED lamper, med B, under produksjon av tomat i veksthus. Ved høyere fotosyntetisk kapasitet kunne det forventes en lavere SLA for planter som ble utviklet under 30 % B, grunnet mer tørrstoff og dermed tykkere blader. I dette studiet fant vi ingen signifikant forskjell i SLA og BPB mellom plantene fra de ulike behandlingene. Det er mulig at bakgrunnslyset er viktig i tillegg til B for å påvirke SLA.

#### *4.1.2 Morfologiske parametere hos småplanter av agurk*

Tidligere studier har vist at agurk dyrket under høy RF har økt lengdestrekning sammenlignet med planter dyrket under moderat RF (Mortensen 1986). Våre målinger viste økt høyde for planter dyrket under 90 % RF sammenlignet med 60 % RF (Tabell 4). I likhet med tomat kan grunnen til den økte plantehøyden være økt produksjon av etylen, men det er ikke gjort noen tidligere studier på agurk som har vist dette. Derimot er det vist at etylen stimulerer til produksjon adventivrøtter (McDonald & Visser 2003; Visser & Voeselek 2005). Det ble ikke gjort noen målinger av adventivrøtter i dette studiet, men det ble observert flere adventivrøtter ved 90 % RF sammenlignet med 60 % RF på slutten av forsøket. Økt produksjon av adventivrøtter tyder på at plantene har en høyere produksjon av etylen under 90 % RF. Dette styrker teorien om at morfologien til plantene endres på grunn av økt produksjon av etylen under 90 % RF.

Ved dyrkning av agurk under 30 % B var, i likhet med tomat, plantene mer kompakte under 60 % RF sammenlignet med 90 % RF (Tabell 4). Det er mulig at 60 % RF virker som en mild tørkestressbehandling. Et tidligere studie på agurk viste i likhet med resultatene fra denne studien redusert plantehøyde under B (Wang et al. 2009). I dette studiet ble det brukt monokromatisk B (Wang et al. 2009). Ved 30 % B hadde plantene større reduksjon i BPB under 60 % RF sammenlignet med 90 % RF (Tabell 4). Dette er ulikt fra tomat, hvor behandlingene ikke hadde noen effekt på BPB (Tabell 2). Resultatene kan tyde på at agurk responderer sterkere på 30 % B enn tomat. Under et annet studie på agurk økte bladarealet ved utelukkende B sammenlignet med rødt lys (Wang et al. 2009). Hos agurkplantene gav 30 % B ulik effekt på antall blader under 60 % RF og 90 % RF. Antall blader ble redusert ved 60 % RF og økte ved 90 % RF når plantene ble dyrket under 30 % B sammenlignet med 5 % B (Tabell 4). Det er mulig at 60 % RF virker som en mild tørkestressbehandling og dermed gir mer kompakte planter sammenlignet med 90 % RF.

#### *4.1.3 Tørrstoffakkumulering hos småplanter av agurk*

Våre målinger viste at tørrstoff ble redusert ved 90 % RF hos agurk sammenlignet med 60 % RF (Tabell 5). Grunnen til at tørrstoffet reduseres ved 90 % RF kan være knyttet til lavt opptak av næringsstoffer fra vekstmediet grunnet lavere transpirasjon (Tabell 8; Figur 8). Ved lavere næringsopptak vil naturligvis veksten reduseres. Under dette forsøket har vi utført en korrelasjonsanalyse av nitrogen og klorofyllinnhold. Det var en signifikant lineær sammenheng mellom innholdet av klorofyll i bladene og mengden nitrogen tatt opp (Figur 12). Ved lavere innhold av klorofyll vil plantene ha redusert fotosyntetisk kapasitet. Tidligere studier har rapportert om ulik effekt av høy RF på tørrstoffakkumulering (Mortensen 2000; Suzuki et al. 2015). For noen arter øker tørrstoffet og for andre arter reduseres tørrstoffer når plantene dyrkes under høy RF. Det er dermed ingen universal effekt av høy RF på tørrstoffinnholdet.

Et studie gjort av Hogewoning et al. (2010) på agurk viste at fotosyntetisk kapasitet økte med økende andel B. Det ble foreslått at fotosyntetisk kapasitet økte på grunn av det økte innholdet av nitrogen og klorofyll i bladene ved bruk av ekstra B (Hogewoning et al. 2010). Våre målinger på agurk viste i likhet med tomat et redusert tørrstoffinnhold ved 30 % B sammenlignet med 5 % B (Tabell 5). Det var ingen signifikant forskjell mellom tørrstoffinnholdet til planter dyrket under 90 % RF (Tabell 5). Dette tyder på at 30 % B ikke

har den samme negative effekten på tørrstoffakkumulering under 90 % RF som ved 60 % RF. I motsetning til resultatene i denne studien har andre studier vist økt tørrstoffinnhold ved ekstra B hos agurk (Hogewoning et al. 2012; Wang et al. 2009). En forklaring er at det ekstra blå lyset gav mer kompakte planter under 60 % RF. Når planten er veldig kompakt reduseres overflaten som kan ta opp lys og dermed får plantene lavere tørrstoffinnhold, som forklart for tomat (se diskusjon 1.13.1). En annen mulig forklaring på det reduserte tørrstoffinnholdet ved 30 % B kan være, som diskutert for tomat, en for høy andel B. For høy andel B vil kunne inhibere fotosyntese og dermed redusere den fotosyntetiske kapasiteten (se diskusjon 1.13.1). Det er ikke gjort noen målinger av fotosyntetisk kapasitet på agurk under dette forsøket, så det er ikke mulighet for å si dette med sikkerhet.

#### *4.1.4 Ekstra blått lys gir bedre fruktproduksjon under høy relativ luftfuktighet*

Planter dyrket under 90 % RF + 5 % B hadde færrest antall frukt og de minste fruktene (Tabell 4). Grunnen til den dårlige fruktproduksjonen under 90 % RF var mest sannsynlig lavt opptak av næringsstoffer. Tidligere studier har vist at høy RF er fordelaktig for plantene fordi det øker produksjonen (Bakker 1988; Menard et al. 2006), men planter dyrket under høy RF viser også tegn til næringsstoffmangel (Bakker 1988). Planter dyrket under høy RF utvikler ofte klorotiske blad, som vi observerte for agurk under dette forsøket (Figur 5). Fruktene fra plantene dyrket under 90 % RF + 5 % B var blekere enn fruktene fra de andre behandlingene (Figur 6). Et tidligere studie gjort av Bakker (1988) viste økt fruktproduksjon for agurk ved høy RF. De fant en korrelasjon mellom synkende MD og kalsium mangel (Bakker 1988). For å redusere de negative effektene av 90 % RF på fruktproduksjon må opptaket av næringsstoffer øke.

Antall frukter ble redusert hos planter dyrket ved 60 % RF + 30 % B, mens under 90 % RF + 30 % B økte antallet frukt per plante sammenlignet med 5 % B. Resultatene i denne studien tyder på at 30 % B opphever den negative effekten av 90 % RF. Grunnen til dette kan være økt opptak av næring ved 30 % B sammenlignet med 5 % B (Tabell 8). Ved 30 % B økte innholdet av nitrogen, jern, fosfor, bor, natrium og magnesium i bladene sammenlignet med 5 % B (Tabell 8). Dette kan bety at plantene dyrket under 90 % RF + 30 % B kan utnytte de gode vekstvilkårene bedre grunnet økt næringstilgang. Det er mulig at plantene tar opp mer næring grunnet høyere transpirasjonsrate ved 30 % B sammenlignet med 5 % B. Under 60 % RF har ikke plantene problemer med redusert næringstilgang og dermed blir det ekstra blå

lyset mindre viktig. Våre resultater viste ingen effekt av 30 % B på fruktlengde under 60 % RF, mens fruktlengden økte ved 30 % B under 90 % RF, sammenlignet med 5 % B. Dette kan også forklares med at de fordelaktige vekstvilkårene under 90 % RF kan utnyttes bedre ved å gi plantene mer B. Denne hypotesen styrkes av at 30 % B ikke hadde noen effekt under 60 % RF (Tabell 4; Figur 6). Bakker (1988) forklarer redusert fruktproduksjon under høy RF med kalsiummangel. Analysen som ble gjort av næringsstoffer i bladene viste ikke en signifikant økning av kalsium ved 30 % B sammenlignet med 5 % B (Tabell 8). Selv om det ikke var noen signifikant økning var det noe høyere gjennomsnittsverdier for kalsium ved 30 % B for planter dyrket under både 60 % RF og 90 % RF sammenlignet med 5 % B (Tabell 8). Våre målinger viste at 30 % B økte opptaket av nitrogen, jern, fosfor, bor, natrium og magnesium sammenlignet med 5 % B. Resultatene tyder på at økt opptak av spesielt N, P og K, som er viktige makronæringsstoffer, gir bedre fruktproduksjon. Siden 30 % B øker opptaket av næring, elimineres det som er tenkt å være det største problemet med 90 % RF, som er redusert opptak av næring. Resultatene våre tyder på at plantene ved 30 % B kan utnytte vekstvilkårene ved 90 % RF bedre enn plantene dyrket under 5 % B. Når plantene kan utnytte de gode vekstvilkårene under 90 % RF får de bedre og raskere fruktproduksjon.

## 4.2 Klorofyllinnhold

### 4.2.1 Ekstra blått lys øker klorofyllinnholdet i tomat

Hogewoning et al. (2012) rapporterte at tomatplanter dyrket under LED hadde mørkere grønne blader sammenlignet med planter dyrket under SON-T. Våre målinger viste økt relativt klorofyllinnhold for planter dyrket under 30 % B ved både 60 % RF og 90 % RF sammenlignet med 5 % B (Tabell 6). Dette samsvarer med resultater fra et tidligere studie på roser, hvor planter utviklet under ekstra B hadde økt klorofyllinnhold (Terfa et al. 2013). Som beskrevet under innledningen er B et signal for høy lysintensitet og dette kan signalisere at planten trenger mer klorofyll. Det kan være en sammenheng mellom plantenes nitrogeninnhold og biosyntese av klorofyll, men det ble ikke gjort noen målinger av næringsinnhold i bladene for tomat. Forholdet mellom klorofyll A og B ble redusert ved 90 % RF + 30 % B i forhold til 90 % RF + 5 % B (Tabell 6). Et tidligere studie av Terfa et al.

(2013) på roser fant i likhet med våre resultater redusert innhold av klorofyll B i forhold til klorofyll A under ekstra B. Grunnen til forandringen i forholdet mellom klorofyll A og B er mest sannsynlig endret biosyntese av klorofyll (Terfa et al. 2013).

#### *4.2.2 Økt opptak av nitrogen ved ekstra blått lys øker klorofyllinnholdet i agurkblader*

Wang et al. (2009) fant ingen signifikant forskjell i klorofyllinnhold ved ekstra B hos agurk. Under forsøket ble det brukt monokromatisk lys (Wang et al. 2009). Et studie av Hogewoning et al. (2010) viste derimot en økning i fotosyntese og klorofyllinnhold hos agurk ved bruk av LED lamper med rødt og B. Våre målinger viste at relativt klorofyll var høyere ved 30 % B under både 60 % RF og 90 % RF sammenlignet med 5 % B (tabell 7), i likhet med tomat. Innholdet av klorofyll endres mindre hos agurk sammenlignet med tomat (Tabell 6; Tabell 7). Hos agurk var det bare effekt av lyskvalitet på klorofyll A, men ingen effekt på forholdet mellom klorofyll A og B (Tabell 7). Våre resultater avviker fra et annet studie på agurk hvor mengden klorofyll B i forhold til klorofyll A ble redusert ved ekstra B (Wang et al. 2009). Innholdet av nitrogen korrelerer med innholdet av klorofyll i bladene (Figur 12). Ifølge (Scheible et al. 2004) vil nitrogenmangel føre til undertrykkelse av gener som er involvert i klorofyllsyntese. Nitrogen er et sentralt element i klorofyllstrukturen (Taiz & Zeiger 2010) og ved lite nitrogen vil det naturlig nok kunne produseres mindre klorofyll. Ifølge Bævre og Gislerød (1990) regnes et totalt nitrogennivå på 2,5 % totalt N som nitrogenmangel. Våre målinger viste at plantene som ble dyrket under 90 % RF + 5 % B hadde i gjennomsnitt 2,558 % totalt N (Tabell 8). Plantene dyrket under 90 % + 30 % B hadde derimot et gjennomsnitt på 3,337 % totalt N (Tabell 8). Dermed gir 30 % B, sammenlignet med 5 % B, en økning i nitrogennivået i plantene som endrer N statusen fra mangel til normal.

#### *4.3 Agurkplanter dyrket under høy luftfuktighet utvikler klorotiske blader*

Høy RF og kontinuerlig lys gir mange av de samme negative effektene på planter og det ser ut til at plantene responderer likt på disse faktorene. Kontinuerlig lys har i flere forsøk vist samme effekt som høy RF når det gjelder spalteåpninger som mangler lukke-evne, hvor plantene ikke induserer lukking av spalteåpninger ved mørke, tørke eller andre lukkesignaler

(Mortensen & Fjeld 1998; Pettersen et al. 2007). I et forsøk gjort av Demers et al. (1998) på tomat og paprika var det en økning av stivelse og heksose (glukose og fruktose) i blader utviklet under kontinuerlig lys (24 t) sammenlignet med 14 timers lysperiode. Tverrsnitt av Agurk 'Quatro F1' dyrket under 90 % RF + 5 % B viste blader med høyt innhold av stivelse (Figur 14). Ifølge Demers og Gosselin (2002) indikerer akkumulering av stivelse i bladene en nedsatt evne til å transportere sukker som er produsert under fotosyntese, ut av bladene. De foreslo at akkumuleringen av stivelse skjer på grunn av økt konsentrasjon av heksose i cytoplasma (Demers & Gosselin 2002). Økt konsentrasjon av heksose i cytoplasma begrenser eksport av triosefosfat, ut av kloroplast (Demers & Gosselin 2002). Dette vil igjen øke syntesen av stivelse og dermed øker konsentrasjonen av stivelse i kloroplast. Det er mulig at det finnes en sammenheng mellom akkumulering av stivelse og løselige sukker og utviklingen av negative effekter som klorose og redusert produktivitet under lange fotoperioder (Demers & Gosselin 2002). Dette vil mest sannsynlig være grunnet begrensning av karbonmetabolisme i bladene som fører til akkumulering av stivelse (Demers & Gosselin 2002). Opphopningen av stivelse i bladene for planter dyrket under 90 % RF + 5 % B tyder på at kombinasjonen 90 % RF og 5 % B har samme effekt på fotosynteseproduktene som kontinuerlig lys. Det ser ut til at 90 % RF induserer en stressrespons som er lik de stressresponsene som er tilstede under kontinuerlig lys. Hvis 90 % RF hadde samme effekt på akkumulering av stivelse som under kontinuerlig lys kan det antas at dette var grunnen til at plantene utviklet klorotiske blader. Planter dyrket under 90 % RF + 30 % B viste derimot ikke økt innhold av stivelse i bladene. Det er mulig at 30 % B reduserer den negative effekten av 90 % RF + 5 % B, ved å unngå stivelsesakkumulering i bladene. Plantene dyrket under 30 % B viste heller ikke tegn til klorose, som kan være forårsaket av opphopningen av stivelse i bladene. Resultatene i denne studien tyder på at plantene dyrket under 30 % B kan utnytte karbohydratene fra fotosyntesen mer effektivt enn plantene dyrket under 5 % B. Dermed øker 30 % B kvaliteten til plantene ved at de unngår klorose og får mer grønne agurkfrukter, som er forbundet med lengre holdbarhet.

## 4.4 *Transpirasjon og spalteåpningsaperture dag og natt*

### 4.4.1 *Ekstra blått lys øker transpirasjonsraten til tomat*

Plantene som ble dyrket under 90 % RF + 5 % B hadde lavest transpirasjonsrate sammenlignet med de andre behandlingene (Figur 7). Plantene dyrket under 90 % RF hadde størst spalteåpningsaperture (Figur 7). Den lave transpirasjonsraten var grunnet lav MD. Et tidligere studie av Bakker (1991) på tomat viste økt antall spalteåpninger ved høy RF sammenlignet med 60 % RF. Det ble ikke gjort noen målinger av antall spalteåpninger under dette forsøket. Andre studier har vist at planter utviklet under høy RF ikke har noen signifikant endring i spalteåpningsaperture mellom lys og mørkeperioden (Arve et al. 2013; Terfa et al. 2012). Ingen av våre behandlinger viste signifikant endring i spalteåpningsaperture mellom lys- og mørkeperioden (Figur 7). Plantene som ble dyrket under 60 % RF hadde størst forskjell mellom transpirasjon i lys- og mørkeperioden (Figur 7). Dette betyr at plantene utviklet under 60 % RF har bedre kontroll over transpirasjonen og kan redusere transpirasjonen når det ikke er nødvendig med avkjøling og opptak av CO<sub>2</sub> for fotosyntese. Vi fant derimot ikke større forskjell i spalteåpningsaperture mellom lys- og mørkeperioden for plantene dyrket under 60 % RF (Figur 7). Det var forventet at plantene som ble dyrket under 60 % RF hadde mer bevegelse og bedre kontroll over spalteåpningene, enn plantene dyrket under 90 % RF. I et annet studie viste Arve et al. (2013) at roser hadde mer bevegelse i spalteåpningene mellom lys og mørkeperioden under moderat RF. Det er mulig at grunnen til at transpirasjon og spalteåpningsaperture ikke alltid samsvarer er at B og RF har effekt på antall spalteåpninger.

Ved å gi plantene 30 % B økte transpirasjonsraten signifikant for planter dyrket under 90 % RF sammenlignet med 5 % B (Figur 7). Det var derimot ingen signifikant effekt av 30 % B på transpirasjonsraten under 60 % RF (Figur 7). Våre resultater viste at plantene som ble dyrket under 90 % RF + 30 % B hadde større forskjell på spalteåpningsaperture mellom lys- og mørkeperioden sammenlignet med 90 % RF + 5 % B, men denne forskjellen var ikke signifikant (Figur 7). Større endring i spalteåpningsaperture og transpirasjon for planter utviklet under 90 % RF + 30 % B tyder på at disse kan opprettholde funksjonen til spalteåpningene og dermed regulere vanntapet bedre. Som tidligere beskrevet fant Terfa et al. (2012) bedre lukkeevne for spalteåpninger dyrket under en kombinasjon av høy RF og 20 %



B, sammenlignet med høy RF og 5 % B. Grunnen til at plantene dyrket under 90 % RF transpirerer mer under mørkeperioden kan være at det ikke er nødvendig for dem å lukke spalteåpningene fordi det er nok tilgang på vann og forholdene er optimale. Grunnen til at plantene transpirerer mer når de er utviklet under 30 % B sammenlignet med 5 % B kan være en økning i antall spalteåpninger eller større spalteåpninger. Det er ikke gjort noen målinger av antall eller lengde av spalteåpninger under dette forsøket. Ved et påfølgende forsøk vil det være nyttig å se på antall og lengde i tillegg til aperturen av spalteåpningene. Det ser ut til at 90 % RF + 30 % B har høyere verdi for dag/natt forholdet for aperturen og transpirasjon sammenlignet med 90 % RF + 5 % B, men denne forskjellen er ikke signifikant (Figur 7). Dette tyder på at 30 % B gir mer bevegelse i spalteåpningene under 90 % RF sammenlignet med 5 % B. Hvis dette er tilfellet kan det bety at spalteåpningene som er utviklet under 30 % B har bedre lukkefunksjon sammenlignet med 5 % B under 90 % RF. Hvis økt andel av B kan opprettholde lukkefunksjonen til spalteåpninger når de er utviklet under 90 % RF kan dette ha stor betydning for holdbarheten under transport og salg for mange planteslag dyrket i veksthus.

#### *4.4.2 Ekstra blått lys øker transpirasjonsraten til agurk*

90 % RF gav større spalteåpningsaperture, men lavere transpirasjonsrate sammenlignet med 60 % RF (Figur 8). Dette er forventet grunnet lav MD ved 90 % RF. Den eneste behandlingen med mye bevegelse i spalteåpningsaperture var plantene som ble dyrket under 60 % RF + 5 % B (Figur 8). Dette gav også utslag i større forskjell i transpirasjonsrate mellom lys- og mørkeperioden (Figur 8). En stor forskjell mellom spalteåpningsaperture i lys- og mørkeperioden betyr at plantene har bedre lukkefunksjon og kan kontrollere vanntapet bedre. Plantene utviklet under 90 % RF + 5 % B viste nesten ingen forskjell i transpirasjon mellom lys- og mørkeperioden (Figur 8). Dette var forventet siden tidligere studier har rapportert at høy RF har gitt spalteåpninger med lite eller ingen endring i aperture mellom lys og mørkeperioden (Arve et al. 2013; Terfa et al. 2012). I tillegg har et annet studie av Bakker (1991) på agurk vist lengre og flere spalteåpninger ved utvikling under høy RF. Dette kan også være tilfellet for våre agurkplanter, men det gav ikke utslag på transpirasjonsmålingene grunnet lav MD og dermed lav transpirasjonsrate. Det er forventet at plantene fra 90 % RF ville hatt en høyere transpirasjonsrate enn 60 % RF ved forflytning til lavere RF. Dette er vist

for flere ulike sorter (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Mortensen 2000; Pettersen et al. 2007; Torre & Fjeld 2001; Torre et al. 2003).

I likhet med tomat var transpirasjonsraten høyest for agurkplantene utviklet under 30 % B (Figur 8). Ifølge Taiz og Zeiger (2010) induserer B en åpning av spalteåpningene. I gjennomsnitt gav 30 % B en økning i spalteåpningsaperture under både lys- og mørkeperioden sammenlignet med 5 % B (Figur 8). Dette gav ikke utslag på alle behandlingene for spalteåpninger, selv om 30 % B i gjennomsnitt gav økt transpirasjonsrate under både 60 % RF og 90 % RF for lys- og mørkeperiode sammenlignet med 5 % B (Figur 8). At det ikke alltid er sammenheng mellom transpirasjonsrate og spalteåpningsaperture kan henge sammen med at vi oppdaget at agurkplantene har spalteåpninger på oversiden av bladene i tillegg til undersiden (Figur 14). Dette var ikke forventet og ble oppdaget etter alle målingene ble tatt. Det kan også være andre grunner til at transpirasjonsrate ikke alltid samsvarer med spalteåpningsaperture. En teori er at antallet spalteåpninger øker ved utvikling under 30 % B og dermed øker transpirasjonsraten. Et studie av Terfa et al. (2012) på potteroser viste at antallet spalteåpninger økte ved bruk av ekstra B (20 %) sammenlignet med SON-T (5 % B). Det samme studiet viste redusert porelengde og poreareal ved ekstra B sammenlignet med SON-T (5 % B) (Terfa et al. 2012). Den økte transpirasjonsraten ved bruk av 30 % B sammenlignet med 5 % B kan ha hatt effekt på opptaket av næringsstoffer, siden mye næring transporteres med vannstrømmen.

#### *4.5 Luftfuktighet og lyskvalitet har effekt på inaktiveringsveiene av ABA hos Agurk*

Tidligere studier har vist at planter dyrket under høy RF utvikler spalteåpninger som mangler evnen til å lukke (Fanourakis et al. 2011; Mortensen 2000; Nejad & van Meeteren 2008; Torre & Fjeld 2001). Det er vist at planter utviklet under høy RF har et lavere innhold av ABA, sammenlignet med moderat RF (Arve et al. 2013; Nejad & van Meeteren 2007). Flere tidligere studier, hvor man har gjort analyser av ABA og tilført plantene ABA, tyder på at fravær av ABA har en sentral rolle i utviklingen av spalteåpninger som mangler lukke-evne (Arve et al. 2013; Fanourakis et al. 2011; Nejad & van Meeteren 2007; Okamoto et al. 2009). Våre analyser av ABA og dens metabolitter viste derimot et økt innhold av totalt ABA ved 90 % RF sammenlignet med 60 % RF. I motsetning til resultatene i denne studien viste et studie

av Arve et al. (2013) på roser et redusert innhold av totalt ABA og dens metabolitter ved høy RF sammenlignet med moderat RF. Det er dermed mulig at 90 % RF har effekt på biosyntesen av ABA og at denne effekten er forskjellig hos ulike arter.

#### *4.5.1 Høy luftfuktighet fører til økt inaktivering mot PA og DPA.*

Våre analyser viste at planter dyrket under 90 % RF hadde en økt inaktivering mot PA og DPA sammenlignet med 60 % RF (Figur 9). Et tidligere studie av Okamoto et al. (2009) på vårskrinneblom viste at høy RF gav økt transkripsjon av CYP707A3. Våre resultater tyder på at dette er tilfellet for agurk også hvor det var en økt inaktivering av ABA til PA ved 90 % RF sammenlignet med 60 % (Figur 11). Hvis 90 % RF induserer CYP707A3 genet vil dette føre til en oppregulering av ABA hydroksylase, som hydrolyserer ABA til 8'OH-ABA (Cutler & Krochko 1999). 8'OH-ABA vil da spontant spaltes til PA og deretter til DPA (Cutler & Krochko 1999). Det er mulig at denne inaktiveringen er en måte for planten å nedregulere konsentrasjonen av ABA. Det kan det tenkes at istedenfor at ABA lukker spalteåpningene, så hindrer ABA åpning av spalteåpningene. Høy RF virker dermed som et signal for å nedregulere ABA for å åpne spalteåpningene.

#### *4.5.2 Lav andel blått lys fremmer inaktivering mot PA og DPA*

Våre målinger av ABA og dens metabolitter tyder på at 5 % B, i likhet med 90 % RF, fremmer inaktivering mot PA og DPA (Figur 9). Denne inaktiveringen kan være grunnet gode forhold for planten og at planten arbeider med å redusere innholdet av ABA for å åpne spalteåpningene og øke opptaket av næringsstoffer gjennom opptak av vann. Naturlig lys består av omtrent 18 % B. Det er mulig at 5 % B er for lite B og at dermed 30 % B gir mer naturlige forhold for plantene, selv om 30 % B er en større andel enn ved naturlig lys. Det er mulig at inaktivering mot ABA-GE er vanlig under mer stressende forhold slikt som økt andel av B eller naturlig lys, mens SON-T (5 % B) lampene som inneholder lite B fremmer inaktivering mot PA og DPA. De er tilpasset gode forhold og har ikke behov for å lagre ABA til senere bruk.

#### *4.5.3 Økt andel blått lys fører til inaktivering av ABA mot ABA-GE*

Våre analyser av ABA og dens metabolitter tyder på at 30 % B fremmer konjugasjon av ABA til ABA-GE (Figur 9; Figur 10). Resultatene i denne studien viste at planter utviklet under 30

% B hadde mer ABA-GE sammenlignet med planter utviklet under 5 % B (Figur 9). Et tidligere studie av Kraepiel et al. (1994) på *Nicotiana plumbaginifolia* tydet på at lys endret konsentrasjonen av ABA på grunn av degradering av ABA fremfor biosyntese av ABA. Det er dermed forventet at 30 % B, istedenfor å føre til mer biosyntese av ABA, endrer inaktiveringsveien av ABA. Som tidligere beskrevet kan ABA-GE hydrolyseres til aktivt ABA under stress (Zhang 2014). Det kan dermed antas at 30 % B gir planter som kan oppregulere ABA raskere under tørke og andre typer stress. I et studie gjort av Sauter og Hartung (2002) viste de at ABA-GE er viktig for transport av ABA. Et annet studie viste at innholdet av ABA-GE i vedvevet øker under stress (Xu et al. 2013). Sauter og Hartung (2002) viste at ved transport av aktivt ABA forsvant mye av hormonet under forflytningen. Ved å oppregulere inaktivering av ABA mot ABA-GE kan dermed B redusere behovet for biosyntese av ABA fordi ABA-GE kan transporteres mer effektivt i planten.

Tidligere har det blitt hypotetisert at ABA-GE er lagringsformen av ABA, som kan konverteres til aktivt ABA ved behov (Dietz et al. 2000). For at plantene skal kunne oppregulere aktivt ABA er de avhengige av  $\beta$ -glukosidase for å hydrolysere ABA-GE til ABA. Hvis agurkplantene mangler  $\beta$ -glukosidase vil ikke planten ha muligheten til å hydrolysere ABA-GE til ABA, og planten kan ikke utnytte lagringsformen av hormonet. I et studie av Terfa et al. (2012) på potteroser ble det funnet økt aktivitet av enzymet  $\beta$ -glukosidase hos planter utviklet under ekstra B (20 %). I dette studiet ble det ikke gjort noen analyse av  $\beta$ -glukosidaseaktivitet. Det kan i likhet med potteroser være økt aktivitet av enzymet hos planter dyrket under 30 % B hos agurk. Hvis dette er tilfellet har plantene dyrket under 30 % B ikke bare har økt inaktivering mot ABA-GE i forhold til 5 % B, men at de også har muligheten til å hydrolysere ABA-GE til ABA under stressede situasjoner. Vi fant ikke økt innhold av ABA hos plantene dyrket under 30 % B sammenlignet med 5 % B, selv om det er forventet at plantene har mer  $\beta$ -glukosidaseaktivitet (Figur 9). Plantene som ble dyrket under 30 % B hadde et lavere innhold av totalt ABA sammenlignet med 5 % B (Figur 9). Resultatene i denne studien tyder på at 30 % B nedregulerer biosyntesen av ABA i tillegg til å endre inaktiveringsveien for ABA (Figur 9). Det er mulig at plantene nedregulerer biosyntesen av ABA fordi de har optimale vekstvilkår. Det er mulig at plantene vil oppregulere  $\beta$ -glukosidaseaktiviteten ved forflytning til lavere RF eller ved tørke og dermed kan øke innholdet av aktivt ABA. Et oppregulert innhold av aktivt ABA vil kunne ha effekt på spalteåpningsaperturen ved forflytning til lavere RF. Når planten har et stort lager av

ABA-GE kan det tenkes at planten kan oppregulere aktivt ABA raskt og dermed ha hurtigere lukking av spalteåpninger. Videre forskning på feltet burde inkludere en dehydreringstest for å se på lukking av spalteåpninger under stress og hvorvidt spalteåpningene reagerer på ABA etter utvikling under 90 % RF.

#### *4.6 Transport av ABA i planten*

Det er kjent at ABA produseres i røttene og transporteres opp til skuddet gjennom vedvevet med vann (Jiang & Hartung 2008). Siden ABA transporteres med vannet vil mengden ABA som blir transportert fra røttene til skuddet blir påvirket av transpirasjonsraten. Ved 90 % RF transpirerer plantene lite grunnet lav MD og dette kan dermed redusere transporten av ABA til skuddet. Det er derimot ingenting som tyder på at bladene fra planter dyrket under 90 % RF har et lavere innhold av totalt ABA i forhold til planter dyrket under 60 % RF (Figur 9). Planter dyrket under 90 % RF hadde et signifikant høyere innhold av totalt ABA sammenlignet med 60 % RF (Figur 9). Selv om transpirasjon kan ha effekt på transporten av ABA fra røttene kan ikke dette forklare den totale ABA konsentrasjonen i bladene. Plantene dyrket under 30 % B hadde den høyeste transpirasjonsraten, men disse hadde også lavest innhold av totalt ABA i bladene (Figur 9). I et studie av Holbrook et al. (2002) hvor tomatplanter ble podet med en rot del som var mutert for å ikke produsere ABA, og en skuddel som produserte ABA, lukket spalteåpningene seg ved tørkestress, uavhengig av rot delens genotype. Dette studiet viser at skuddelen av planten også er ansvarlig for biosyntese av ABA. I dette studiet ble det ikke gjort noen analyse av mengde ABA i de ulike delene av planten, så det er usikkert hvor det meste av ABA blir produsert. Hvis all ABA kom fra røttene ville man forventet en korrelasjon mellom transpirasjon og ABA innhold. Det er ikke gjort noen korrelasjonsanalyse mellom transpirasjon og ABA innhold, men disse følger ikke samme trend (Figur 8; Figur 9). Våre målinger viste at 30 % B gav høyest transpirasjonsrate, mens innholdet av ABA var lavere for disse plantene sammenlignet med planter utviklet under 5 % B. Resultatene i dette studiet tyder på at røttene ikke kan være ansvarlige for all ABA i bladene men at noe må produseres i skuddet.

#### 4.7 *Kan ABA hindre åpning av spalteåpningene?*

Det er mulig at ABA hindrer åpning av spalteåpningene og ikke bare forårsaker lukking. Resultatene fra dette studiet tyder på at plantene prøver å nedregulere innholdet av ABA kontinuerlig. Det er veldig høye nivåer av PA, DPA og ABA-GE som tyder på dette (Figur 9). I et studie på vårskrinneblom ble det vist av transkripsjon av genene CYP707A økte ved salt- og tørkestress og ved å tilføre ABA (Saito et al. 2004). Genet CYP707A koder for ABA 8 hydroksylase og er nødvendig for at planten skal inaktivere ABA mot metabolitten PA (Kushiro et al. 2004; Saito et al. 2004). Økningen i CYP707A tyder på at planten prøver å nedregulere nivået av ABA i planten (Saito et al. 2004). Det er mulig at røttene produserer for mye ABA som transporteres til skuddet av planten, mens skuddet ender opp med å inaktivere ABA grunnet lite behov for lukking av spalteåpningene. Hvis planten har gode vekstvilkår vil den ha åpne spalteåpninger som kan ta inn mye CO<sub>2</sub> og i tillegg transpirere mye for å ta opp næring med vannet. ABA er involvert i flere fysiologiske prosesser hos planter. Det kan være andre grunner, enn lukking av spalteåpninger, til at det produseres mye ABA i røttene som transporteres til skuddet. I dette studiet var det ikke mulig å skille hvor mye ABA som kom fra røttene og skuddet, dermed er det vanskelig å konkludere. Hvis det er tilfellet at plantene driver en kontinuerlig nedregulering av ABA er dette en ny måte å se på funksjonen til ABA plantene. Tidligere har det sentrale temaet rundt ABA være oppregulering av ABA under stressede situasjoner, og at det økte nivået av ABA fører til lukking av spalteåpninger. Det er mulig at planten under fordelaktige forhold nedregulerer ABA for å kunne ha åpne spalteåpninger og dermed vil responsene være annerledes enn i stressede forhold.

## 5 Konklusjoner

- Agurk- og tomatplantene viste redusert strekningsvekst ved 30 % B sammenlignet med 5 % B og reduksjonen i strekningsvekst var større under 60 % RF sammenlignet med 90 % RF.
- Agurk- og tomatplantene akkumulerte mindre tørrstoff når de var dyrket under 60 % RF med 30 % B sammenlignet med 5 % B, men økt andel av B gav derimot ingen reduksjon i tørrstoff under 90% RF.
- Plantene som ble dyrket under 90 % RF + 30 % B hadde et høyere klorofyllinnhold sammenlignet med 90 % RF + 5 % B hos både tomat og agurk.
- Blått lys økte transpirasjonen og nitrogenopptaket, og dermed klorofyllinnholdet.
- Planter dyrket under 90 % RF + 5 % B viste akkumulering av stivelse i pallisade og mesofyllceller hos agurk, mens blått lys hindret stivelsesakkumulering.
- Agurkplanter dyrket under 90 % RF i kombinasjon med 30 % B hadde økt fruktlengde sammenlignet med 5% B, blått lys hadde derimot ingen effekt på fruktlengde under 60 % RF.
- Antallet agurkfrukter økte ved 30% B under 90 % RF sammenlignet med 5 % B, mens antallet agurkfrukter ble redusert under 60 % B.
- Planter dyrket under 30 % B hadde økt spalteåpningsaperture og dermed transpirasjon i forhold til 5 % B, dette økte igjen opptaket av næringsstoffer.
- Hos agurk fremmer 90 % RF inaktivering av ABA mot PA, DPA og 7'OH-ABA sammenlignet med 60% RF.
- Hos agurk fremmer 5 % B inaktivering av ABA mot PA, DPA og 7'OH-ABA, sammenlignet med 30% B.
- Ved å øke andel B fra 5 % til 30 % B lys fremmes inaktivering mot ABA-GE hos agurk.

## **6 Praktiske implikasjoner - Produksjon av agurk under ekstra blått lys**

Under produksjon av agurk er det vanlig å holde høye temperaturer (24 C°), for å øke veksten og redusere produksjonstiden. Ved høye temperaturer må plantene transpirere mye for å hindre overoppheting. Høy transpirasjonsrate fra plantene øker den relative luftfuktigheten i veksthuset. Lufting grunnet høy RF er dyrt og øker energikostnaden til produsenten. For å redusere kostnaden venter man ofte lengst mulig med å ventilere og RF stiger mye.

Resultatene fra denne oppgaven viser at ekstra blått lys kan hemme de negative effektene som er vanlig ved høy RF. Planter dyrket under 30 % B var grønnere, med mer klorofyll og høyere næringsinnhold ved høy RF. Siden plantene har et høyere innhold av klorofyll kan det tenkes at dette vil være tilfellet for agurkfruktene også. Plantene i dette forsøket ble ikke dyrket lenge nok til å undersøke agurkfruktene ved salgstidspunkt. For en produsent vil våre resultater bety at plantene kan dyrkes under høy RF og utnytte de positive effektene på veksten, men likevel unngå de negative effektene av høy RF på klorofyllinnholdet. Et økt klorofyllinnhold i fruktene er viktig for holdbarheten til agurkfruktene, ved at mye klorofyll forlenger holdbarheten. I tillegg til de positive effektene av 30 % B på innholdet av klorofyll viste det seg at 30 % B gav mer bevegelse i spalteåpningsaperturen til plantene sammenlignet med 5 % B. Økt bevegelse i spalteåpningene tyder på at plantene har mulighet til å lukkes ved lukkesignaler som ABA. Det er usikkert hvor stor effekt spalteåpningsaperturen vil ha på holdbarheten til agurkfruktene, men det er mulig at redusert spalteåpningsapertur kan forlenge holdbarheten. Plantene som ble dyrket under 30 % B hadde også et høyere innhold av ABA-GE sammenlignet med 5 % B, som kan bety at plantene kan oppregulere ABA fortere under stressede situasjoner, som forflytning til lavere RF. Som en konklusjon på denne oppgaven vil vi foreslå for dyrkere av agurk at man med fordel kan bruke LED lamper for å øke andelen blått lys under produksjonen, for å øke transpirasjonen og dermed opptaket av næringsstoffer, som vil øke fruktens kvalitet. Ved 90 % RF kan 30 % B muliggjøre en utnyttelse av de gode vekstvilkårene uten at plantene får næringsmangel. Ved bruk av LED lamper kan produsenten både spare kostnader ved produksjonen grunnet mindre ventilering, og øke produksjonen grunnet høy RF. I tilfeller hvor RF er lav eller moderat vil det ikke være behov for ekstra B.



## 7 Kilder

- Ahmad, M. & Cashmore, A. (1996). Seeing blue: the discovery of cryptochrome. *An International Journal on Molecular Biology, Molecular Genetics and Biochemistry*, 30 (5): 851-861.
- Ahmad, M. (1999). Seeing the world in red and blue: insight into plant vision and photoreceptors. *Current Opinion in Plant Biology*, 2 (3): 230-235.
- Ahmad, M., Black, R. C. & Galland, P. (2002). Action Spectrum for Cryptochrome-Dependent Hypocotyl Growth Inhibition in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 129 (2): 774-785.
- Arve, L. E., Terfa, M. T., Gislerød, H. R., Olsen, J. E. & Torre, S. (2013). High relative air humidity and continuous light reduce stomata functionality by affecting the ABA regulation in rose leaves. *Plant, Cell & Environment*, 36 (2): 382-392.
- Arve, L. E. & Torre, S. (2015). Ethylene is involved in high air humidity promoted stomatal opening of tomato () leaves. *Functional Plant Biology*, 42 (4): 376-386.
- Bagnall, D., King, R. & Hangarter, R. (1996). Blue-light promotion of flowering is absent in hy4 mutants of Arabidopsis. *An International Journal of Plant Biology*, 200 (2): 278-280.
- Bakker, J. C. (1988). *The effects of humidity on growth and production of glasshouse cucumbers, tomatoes and sweet peppers*: International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium. 159-164 s.
- Bakker, J. C. (1991). Effects of humidity on stomatal density and its relation to leaf conductance. *Scientia Horticulturae*, 48 (3): 205-212.
- Bittner, F., Oreb, M. & Mendel, R. R. (2001). ABA3 is a molybdenum cofactor sulfurase required for activation of aldehyde oxidase and xanthine dehydrogenase in Arabidopsis thaliana. *The Journal of biological chemistry*, 276 (44): 40381-40384.
- Boccalandro, H. E., Giordano, C. V., Ploschuk, E. L., Piccoli, P. N., Bottini, R. & Casal, J. J. (2012). Phototropins but not cryptochromes mediate the blue light-specific promotion

of stomatal conductance, while both enhance photosynthesis and transpiration under full sunlight. *Plant physiology*, 158 (3): 1475-1484.

Bremner, J. M., & Mulvaney, C. S. (1982). *Nitrogen-total* 2. utg., b. Methods of Soil Analysis Part 2 Agronomy 9. Madison, Wisconsin, USA, 1159 s. : American Society of Agronomy

Bævre, O. A. & Gislerød, H. R. (1990). *Gjødsling i veksthus*. Oslo: Landbruksforlaget. 240 s.

Cheng, W., Endo, A., Zhou, L., Penney, J., Chen, H., Arroyo, A., Leon, P., Nambara, E., Asami, T., Seo, M., et al. (2002). A Unique Short-Chain Dehydrogenase/Reductase in Arabidopsis Glucose Signaling and Abscisic Acid Biosynthesis and Functions. *The Plant Cell*, 14 (11): 2723-2743.

Cummings, B. (2016). *Changes in guard cell shape and stomatal opening and closing*: Pearson education, Inc., . Tilgjengelig fra: <http://bio100.class.uic.edu/lecturesf04am/lect19.htm> (lest 06.05).

Cutler, A. J. & Krochko, J. E. (1999). Formation and breakdown of ABA. *Trends in Plant Science*, 4 (12): 472-478.

Demers, D. A., Dorais, M., Wien, C. H. & Gosselin, A. (1998). Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields. *Scientia Horticulturae*, 74 (4): 295-306.

Demers, D. A. & Gosselin, A. (2002). Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes. *Scientia Horticulturae*, 580 (9): 83-88.

Dietz, K. J., Sauter, A., Wichert, K., Messdaghi, D. & Hartung, W. (2000). Extracellular beta-glucosidase activity in barley involved in the hydrolysis of ABA glucose conjugate in leaves. *Journal of experimental botany*, 51 (346): 937-944.

Fanourakis, D., Carvalho, S. M. P., Almeida, D. P. F. & Heuvelink, E. (2011). Avoiding high relative air humidity during critical stages of leaf ontogeny is decisive for stomatal functioning.(Report). *Physiologia Plantarum*, 142 (3): 274-286.

- Gisleröd, H., Selmer-Olsen, A. & Mortensen, L. (1987). The effect of air humidity on nutrient uptake of some greenhouse plants. *An International Journal on Plant-Soil Relationships*, 102 (2): 193-196.
- Gonzalez-Guzman, M., Abia, D., Salinas, J., Serrano, R. & Rodriguez, P. L. (2004). Two new alleles of the abscisic aldehyde oxidase 3 gene reveal its role in abscisic acid biosynthesis in seeds. *Plant physiology* 135 (1): 325-333.
- González-Guzmán, M., Apostolova, N., Bellés, J. M., Barrero, J. M., Piqueras, P., Ponce, M. R., Micol, J. L., Serrano, R. & Rodríguez, P. L. (2002). The Short-Chain Alcohol Dehydrogenase ABA2 Catalyzes the Conversion of Xanthoxin to Abscisic Aldehyde. *The Plant Cell*, 14 (8): 1833-1846.
- Hao, X., Jingming Zheng, C., Little, S. & Khosla, S. (2012). LED INTER-LIGHTING IN YEAR-ROUND GREENHOUSE MINI-CUCUMBER PRODUCTION. *Acta Horticulturae*, 956: 335-340.
- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Møller, I. S. & White, P. (2012). Chapter 6 - Functions of Macronutrients. I: Marschner, P. (red.) *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Third Edition)*, s. 135-189. San Diego: Academic Press.
- Hernández, R. & Kubota, C. (2012). Tomato seedling growth and morphological responses to supplemental led lighting red:blue ratios under varied daily solar light integrals. *Scientia Horticulturae*, 956: 187-194.
- Hoenecke, M. E., Bula, R. J. & Tibbitts, T. W. (1992). Importance of 'Blue' photon levels for lettuce seedlings grown under red-light-emitting diodes. *HortScience*, 27 (5): 427-430.
- Hoffman, G. J., Rawlins, S. L., Garber, M. J. & Cullen, E. M. (1971). Water Relations and Growth of Cotton as Influenced by Salinity and Relative Humidity<sup>1</sup>. *Agronomy Journal*, 63 (6): 822-826.
- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W. & Harbinson, J. (2010). Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of experimental botany*, 61 (11): 3107-3117.

- Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Meinen, E. & Ieperen, W. v. (2012). Finding the optimal growth-light spectrum for greenhouse crops. *Scientia Horticulturae*, 956 (41): 357-363.
- Holbrook, N. M., Shashidhar, V. R., James, R. A. & Munns, R. (2002). Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: response of grafted plants to soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 53 (373): 1503-1514.
- Hotchkiss, R. D. (1948). A microchemical reaction resulting in the staining of polysaccharide structures in fixed tissue preparations. 16: 131-141.
- Iino, M., Ogawa, T. & Zeiger, E. (1985). Kinetic properties of the blue-light response of stomata. *National academy of sciences USA.*, 82 (23): 8019-8023.
- Islam, M. A., Kuwar, G., Clarke, J., Blystad, D., Gislerød, H. R., Olsen, J. E. & Torre, S. (2012). Artificial light from light emitting diodes (LEDs) with a high portion of blue light results in shorter poinsettias compared to high pressure sodium (HPS) lamps. *Scientia Horticulturae*, 147: 136-143.
- Iuchi, S., Kobayashi, M., Taji, T., Naramoto, M., Seki, M., Kato, T., Tabata, S., Kakubari, Y., Yamaguchi - shinozaki, K. & Shinozaki, K. (2001). Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9 - cis - epoxy-carotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Journal*, 27 (4): 325-333.
- Jarillo, J. A., Gabrys, H., Capel, J., Alonso, J. M., Ecker, J. R. & Cashmore, A. R. (2001). Phototropin-related NPL1 controls chloroplast relocation induced by blue light. *Nature*, 410 (6831): 952-954.
- Jeon, M., Ali, M. B., Hahn, E. & Paek, K. (2006). Photosynthetic pigments, morphology and leaf gas exchange during ex vitro acclimatization of micropropagated CAM *Doritaenopsis* plantlets under relative humidity and air temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 55 (1): 183-194.
- Jiang, F. & Hartung, W. (2008). Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. *Journal of experimental botany*, 59 (1): 37-43.

- Kraepiel, Y., Rousselin, P., Sotta, B., Kerhoas, L., Einhorn, J., Caboche, M. & Miginiac, E. (1994). Analysis of phytochrome- and ABA-deficient mutants suggests that ABA degradation is controlled by light in *Nicotiana plumbaginifolia*. *The Plant Journal*, 6 (5): 665-672.
- Kushiro, T., Okamoto, M., Nakabayashi, K., Yamagishi, K., Kitamura, S., Asami, T., Hirai, N., Koshiha, T., Kamiya, Y. & Nambara, E. (2004). The Arabidopsis cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8' - hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. *EMBO Journal*, 23 (7): 1647-1656.
- Lee, S. Y., Kwon, J. K., Park, K. S. & Choi, H. G. (2014). effect of led light source on the growth and yield of greenhouse grown tomato. *Scientia Horticulturae*, 1037: 789-793.
- Leuschner, C. (2002). Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora*, 197 (4): 262-274.
- Lin, C. (2000). Plant blue-light receptors. *Trends in Plant Science*, 5 (8): 337-342.
- McDonald, M. P. & Visser, E. J. W. (2003). A Study of the Interaction between Auxin and Ethylene in Wild Type and Transgenic Ethylene-Insensitive Tobacco during Adventitious Root Formation Induced by Stagnant Root Zone Conditions. *Plant Biology*, 5 (5): 550-556.
- Menard, C., Dorais, M., Hovi, T. & Gosselin, A. (2006). Developmental and physiological responses of tomato and cucumber to additional blue light. *Scientia Horticulturae*, 711: 291-296.
- Minorsky, P. V. (2003). Zeaxanthin is the blue light photoreceptor in stomata. *Plant Physiology*, 133 (174): 1654.
- Mortensen, L. M. (1986). Effect of relative humidity on growth and flowering of some greenhouse plants. *Scientia Horticulturae*, 29 (4): 301-307.
- Mortensen, L. M. & Gislerød, H. R. (1990). Effects of air humidity and supplementary lighting on foliage plants. *Scientia Horticulturae*, 44 (3): 301-308.
- Mortensen, L. M. & Fjeld, T. (1998). Effects of air humidity, lighting period and lamp type on growth and vase life of roses. *Scientia Horticulturae*, 73 (4): 229-237.

- Mortensen, L. M. (2000). Effects of air humidity on growth, flowering, keeping quality and water relations of four short-day greenhouse species. *Scientia Horticulturae*, 86 (4): 299-310.
- Mortensen, L. M., Ottosen, C. & Gislerød, H. R. (2001). Effects of air humidity and K:Ca ratio on growth, morphology, flowering and keeping quality of pot roses. *Scientia Horticulturae*, 90 (1): 131-141.
- Nambara, E. & Marion-Poll, A. (2005). Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annual review of plant biology*, 56: 165.
- Nejad, A. R. & van Meeteren, U. (2007). Role of abscisic acid in disturbed stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* during growth at high relative air humidity. *Journal of experimental botany*, 58 (3): 627-636.
- Nejad, R. A. & van Meeteren, U. (2008). Dynamics of adaptation of stomatal behaviour to moderate or high relative air humidity in *Tradescantia virginiana*. *Journal of experimental botany*, 59 (2): 289-301.
- Okamoto, M., Tanaka, Y., Abrams, S. R., Kamiya, Y., Seki, M. & Nambara, E. (2009). High Humidity Induces Abscisic Acid 8'-Hydroxylase in Stomata and Vasculature to Regulate Local and Systemic Abscisic Acid Responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 149 (2): 825-834.
- Omdal, Ø. E. (2005a). Agurkdyrking Rapport Rennesøy forsøksring veksthusrådgiving 31 s.
- Omdal, Ø. E. (2005b). Tomat - *Lycopersicum esculentum* Mill. . *Rapport Rennesøy forsøksring veksthusrådgivning*. 39 s.
- Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Costa, J. M., Renaud, J., Muller, B., Simonneau, T. & Genty, B. (2013). The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197 (1): 65-72.
- Pettersen, R. I., Moe, R. & Gislerød, H. R. (2007). Growth of pot roses and post-harvest rate of water loss as affected by air humidity and temperature variations during growth under continuous light. *Scientia Horticulturae*, 114 (3): 207-213.

- Priest, D. M., Ambrose, S. J., Vaistij, F. E., Elias, L., Higgins, G. S., Ross, A. R. S., Abrams, S. R. & Bowles, D. J. (2006). Use of the glucosyltransferase UGT71B6 to disturb abscisic acid homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 46 (3): 492-502.
- Saito, S., Hirai, N., Matsumoto, C., Ohigashi, H., Ohta, D., Sakata, K. & Mizutani, M. (2004). *Arabidopsis* CYP707As encode (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid (1). *Plant Physiology*, 134 (4): 1439.
- Sarwat, M., Ahmad, A. & Abdin, M. Z. (2013). *Stress Signaling in Plants : Genomics and Proteomics Perspective, Volume 1*. Stress signaling in plants. Dordrecht: Springer.
- Sauter, A. & Hartung, W. (2002). The contribution of internode and mesocotyl tissues to root-to-shoot signalling of abscisic acid. *Journal of Experimental Botany*, 53 (367): 297-302.
- Scheible, W. R., Morcuende, R., Czechowski, T., Fritz, C., Osuna, D., Palacios-Rojas, N., Schindelasch, D., Thimm, O., Udvardi, M. K. & Stitt, M. (2004). Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen. *Plant physiology* 136: 2483-2499.
- Schwartz, S. H., Zeevaart, J. A. D. & Gage, D. A. (1997). Specific oxidative cleavage of carotenoids by VP14 of maize. *Science*, 276 (5320): 1872-1874.
- Seki, M., Umezawa, T., Urano, K. & Shinozaki, K. (2007). Regulatory metabolic networks in drought stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 10 (3): 296-302.
- Sharkey, T. D. & Raschke, K. (1981). Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiology*, 68 (5): 1170-1174.
- Suzuki, M., Umeda, H., Matsuo, S., Kawasaki, Y., Ahn, D., Hamamoto, H. & Iwasaki, Y. (2015). Effects of relative humidity and nutrient supply on growth and nutrient uptake in greenhouse tomato production. *Scientia Horticulturae*, 187: 44-49.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2010). *Plant physiology*. 5. utg. Sunderland, Massachusetts U.S.A. : Sinauer Associates Inc., Publishers. 782 s.
- Talbot, J. & Weiss, A. (1994). *Laboratory Methods for ICP-MS Analysis*

of Trace Metals in Precipitation. I: Lab, H. M. (red.): Hazardous Waste Research and Information Center. 1-28 s.

Tallman, G. (2004). Are diurnal patterns of stomatal movement the result of alternating metabolism of endogenous guard cell ABA and accumulation of ABA delivered to the apoplast around guard cells by transpiration? *Journal of experimental botany*, 55 (405): 1963-1979.

Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N. & Hasezawa, S. (2005). Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 138: 2337-2343.

Terfa, M. T., Poudel, M. S., Gislerød, H. R., Olsen, J. E. & Torre, S. (2012). Blue light improves stomata function and dark-induced stomata closure of rose leaves (*Rosa x hybrida cv. Toril*) grown at high air humidity.

Terfa, M. T., Solhaug, K. A., Gislerød, H. R., Olsen, J. E. & Torre, S. (2013). A high proportion of blue light increases the photosynthesis capacity and leaf formation rate of *Rosa x hybrida* but does not affect time to flower opening. *Physiologia Plantarum*, 148 (1): 146-159.

Todoroki, Y., Narita, K., Muramatsu, T., Shimomura, H., Ohnishi, T., Mizutani, M., Ueno, K. & Hirai, N. (2011). Synthesis and biological activity of amino acid conjugates of abscisic acid. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 19 (5): 1743-1750.

Torre, S. & Fjeld, T. (2001). Water loss and postharvest characteristics of cut roses grown at high or moderate relative air humidity. *Scientia Horticulturae*, 89 (3): 217-226.

Torre, S., Fjeld, T., Gislerød, H. R. & Moe, R. (2003). Leaf Anatomy and Stomatal Morphology of Greenhouse Roses Grown at Moderate or High Air Humidity. *Scientia Horticulturae*, 128 (4): 598-602.

Visser, E. & Voeselek, L. (2005). Acclimation to Soil Flooding—sensing and signal-transduction. *An International Journal on Plant-Soil Relationships*, 274 (1): 197-214.

Wang, H., Gu, M., Cui, J., Shi, K., Zhou, Y. & Yu, J. (2009). Effects of light quality on CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and



carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology*, 96 (1): 30-37.

Wang, P., Liu, H., Hua, H., Wang, L. & Song, C. (2011). A vacuole localized  $\beta$ -glucosidase contributes to drought tolerance in *Arabidopsis*. *Chinese Science Bulletin*, 56 (33): 3538-3546.

Xu, Z., Lee, K. H., Dong, T., Jeong, J. C., Jin, J. B., Kanno, Y., Kim, D. H., Kim, S. Y., Seo, M., Bressan, R. A., et al. (2012). A vacuolar  $\beta$ -glucosidase homolog that possesses glucose-conjugated abscisic acid hydrolyzing activity plays an important role in osmotic stress responses in *Arabidopsis*. *The Plant cell*, 24 (5): 2184.

Xu, Z., Kim, D. & Hwang, I. (2013). ABA homeostasis and signaling involving multiple subcellular compartments and multiple receptors. *Plant Cell Reports*, 32 (6): 807-813.

Yin, Y., Adachi, Y., Ye, W., Hayashi, M., Nakamura, Y., Kinoshita, T., Mori, I. C. & Murata, Y. (2013). Difference in abscisic acid perception mechanisms between closure induction and opening inhibition of stomata. *Plant physiology*, 163 (2): 600.

Zhang, D.-P. (2014). *Abscisic Acid : Metabolism, Transport and Signaling*. Dordrecht: Springer Netherlands.







Norges miljø- og biovitenskapelig universitet  
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet  
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003  
NO-1432 Ås  
Norway