

Kurs PK1

Ytre vekstfaktorar og planteproduksjon

Arne Oddvar Skjelvåg



Frøy rådde for vår og års-
vokster. Bildet på smykke-
amuletten frå Hauge i Klepp
kan vera møtet mellom Frøy
og Gerd. Storleik om lag 8:1.

LANDBRUKSBOKHANDELEN

ISBN 82-557-0271-7

Førebels utgåve 1988

INNHALD

	Side
1. STRALING	1
1.1. Energikjelda for karbondioksidassimilasjonen	1
1.2. Fysiologiske reaksjonar på lys hos plantar ..	2
1.3. Strålingsbalanse for plantar	4
2. LYS I PLANTESETNADER MED YMIS BYGNAD	9
3. UTNYTTING AV INNSTRALT ENERGI	13
3.1. Kvantefysisk grunnlag	13
3.2. Potensiell og aktuell produksjon ut frå strålingsklimaet	16
3.3. Bladarealindeksen	18
3.4. Nettoassimilasjonsraten	20
3.5. Optimalisering av bladarealet	22
3.6. Romleg ordning av bladverket	26
3.6.1. Bladvinkelen	26
3.6.2. Orientering i horisontalplanet	30
3.6.3. Bladfordeling, storleik og form	31
4. TEMPERATUR	34
4.1. Definisjon og variasjon	34
4.2. Biologiske verknader	37
4.2.1. Allment	37
4.2.2. Cellevekst	38
4.2.3. Karbondioksidassimilasjonen	41
4.2.4. Fenologisk utvikling	43
4.2.5. Termoperiodisitet	46
4.2.6. Innlagring	48
4.2.7. Vassopptak	50
4.2.8. Opptak og frigjering av næring	53
4.2.9. Ymse verknader	57
5. DAGLENGD	60
5.1. Geografisk og årleg variasjon	60
5.2. Biologiske verknader	63
5.2.1. Fenologisk utvikling	63
5.2.2. Morfologisk utvikling	66

	Side
6. VIND	68
6.1. Allment	68
6.2. Biologiske verknader	70
6.2.1. Diffusjon av CO ₂ og vassdamp	70
6.2.2. Tørrstofftilvekst	74
6.2.3. Vindslit	75
6.2.4. Ymse verknader	76
6.3. Le	77
7. KARBONDIOKSID	81
7.1. Kjeldene og krinslaupet	81
7.2. Assimilasjonen	83
7.3. Faktorar som påverkar CO ₂ -assimilasjonen ..	85
8. VATN	88
8.1. Allment	88
8.2. Transpirasjon	90
8.3. Vasstilgang og produksjon	92
9. JORD	97
9.1. Materialet	97
9.2. Levande organismar	98
9.3. Stråling og varmemushald	100
9.4. Jordlufta	104
10. LITTERATUR	108

F O R O R D

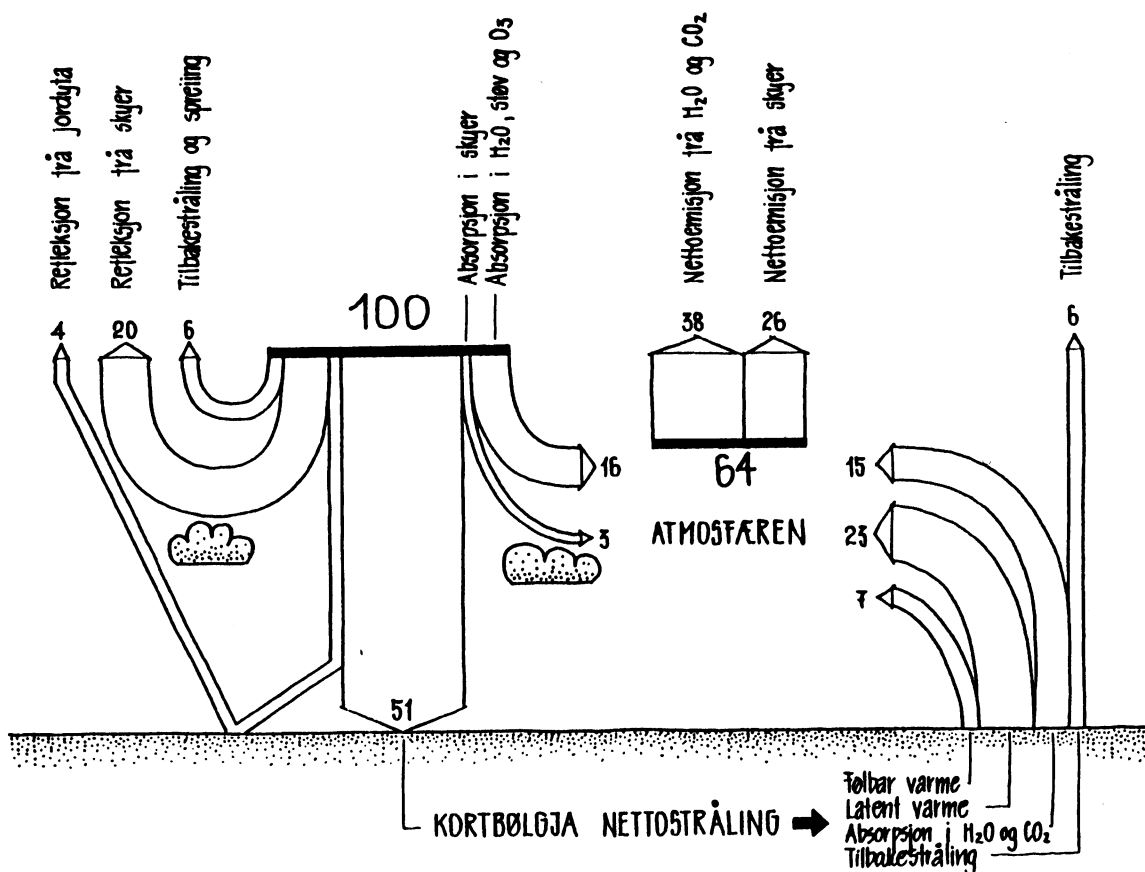
Kompendiet byggjer for det meste på forelesingar som eg har halde éin gong. Mye av stoffet grensar til andre fagområde. Eg ville vera takksam om studentar og andre som les kompendiet, kjem med merknader til både form og innhald.

A.O. Skjelvåg

1. STRÅLING

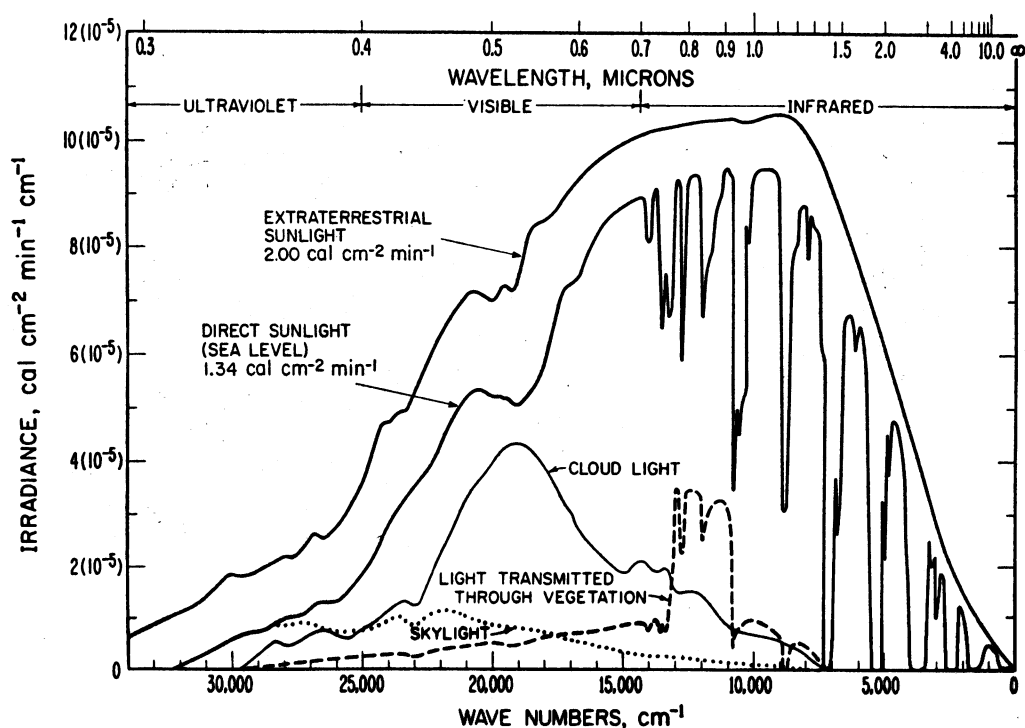
1.1. ENERGIKJELDA FOR KARBONDIOKSIDASSIMILASJONEN

Innstrålinga til jorda ved ytterkanten av atmosfæren er om lag 1380 Wm^{-2} . Berre om lag halvta av dette når ned til jordyta (fig. 1.1.).



Figur 1.1. Strålingsbalanse for atmosfære og jordyta. Innkommande, kortbølgja stråling (300-3000 nm) er sett til 100 %. Av dette vert 30% reflektert eller spreidd tilbake til verdsrommet som kortbølgja stråling og 70% som langbølgja varmestråling (>3000 nm) frå atmosfære og jord (Etter Mason 1976).

Om lag halvta av den kortbølgja strålinga som når jordyta, er fotosyntetisk aktiv (400-700 nm, eller synleg lys i fig. 1.2).



Figur. 1.2. Spektral fordeling av ekstraterrestrisk stråling, av innstråling ved havyta frå skyfri og frå fullstendig skya himmel (Gates 1965).

1.2. FYSIOLOGISKE REAKSJONAR PÅ LYS HOS PLANTAR

Best(1962) har klassifisert verknader av lys på plantar slik:

- I. Fotoenergetiske prosessar.
- II. Fotostimulerte prosessar.
 - A. Rørsler
Nastiske rørsler (søvnrørsler), orienterende rørsler, tropismar og taktiske rørsler (flytterørsler hos t.d. eincella algar).
 - B. Formskapande prosessar.
Stengelstrekking, bladstrekking, pigmentering, hårvekst, fotoperiodisme, danning av protoklorofyll og av antocyanin.

Verknadene av stråling med ymis bølgjelengd kan stutt summerast opp slik (Committee on Plant Irradiation 1958, Evans 1973):

Spektralområde
nm

Verknader på plantar

> 1000	Ingen kjende, spesifikke verknader er knytte til slik stråling. Strålinga som vert absorbert av plantane, vert til varme.
720 - 1000	Lys i dette spektralbandet verkar særleg på strekkingsveksten, men bandet dekkjer ikkje alle bølgjelengder som verkar på strekkingsvekst.
610 - 720	Stort sett kan ein seia at denne sona inneheld lys som vert sterkast absorbert av klorofyll, og som har størst fotosyntetisk verknad. Daglengd-verknader er i mange høve svært sterke i dette spektralbandet. Fytokromsystemet verkar i dette bandet og litt over 720 nm. Det styrer mange formskapande prosessar.
510 - 610	Stort sett er lys i dette spektralbandet lite verksamt i fotosyntesen. Det har også gjerne få og små verknader på vekstregulerande styringar, men til dømes initiering av faseskiftet hos bygg har eit maksimum her.
400 - 510	Klorofyll har den andre toppen i absorpsjonskurva i dette bandet. Dei gule plantepigmenta absorberer i dette bandet. Blått lys verkar på fleire viktige reaksjonar som fototropisme, protoplasmastrøyming, kloroplastrørsler, opning og stenging av spalteopningar, respirasjonen og proteinsyntesen.
315 - 400	Plantane vert stuttare og blada tjukkare av slik stråling.
280 - 315	Lys av desse bølgjelengdene er skadeleg for flest alle plantar.
< 280	Stråling av bølgjelengder stuttare enn 280 nm drep plantar raskt.

1.3. STRALINGSBALANSE FOR PLANTAR

Strålingsbalansen (Q_s) for ein plantesetnad er for det første den nettoen plantar og jord har i utvekslinga med atmosfæren:

$$Q_s = Q_{Dir} + Q_{Dif} - Q_{Ref1.} + Q_{V.atm} - Q_{V.pl.} \quad (1.1)$$

der:

- Q_{Dir} = direkte solstråling
- Q_{Dif} = diffus himmelstråling
- $Q_{Ref1.}$ = reflektert kortbølgja stråling frå jord og plantar
- $Q_{V.atm}$ = langbølgja varmestråling frå atmosfæren
- $Q_{V.pl.}$ = langbølgja varmestråling frå jord og plantar

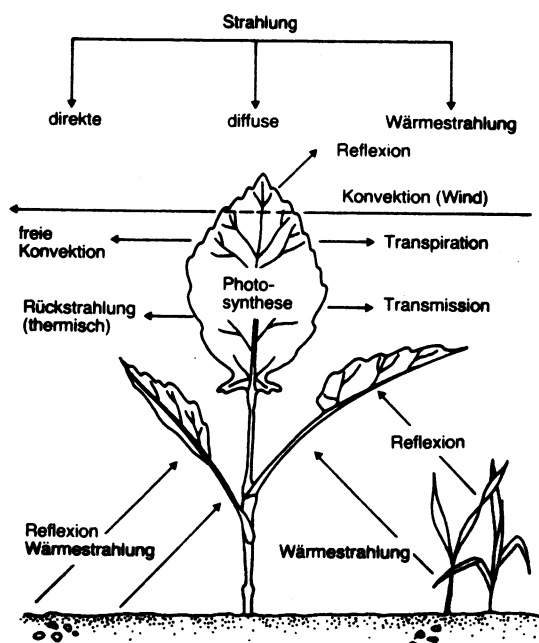
Nettostrålinga kan vera positiv eller negativ alt etter storleiken av dei einskilde ledda. Varmehushaldet hos plantane kan såleis samlast i denne likninga (Larcher 1976):

$$Q_s + Q_M + Q_J + Q_P + Q_F + Q_L = 0 \quad (1.2)$$

der:

- Q_s = strålingsbalansen
- Q_M = energiomsetnad i stoffskifteprosessar, fotosyntese, anding, osb.
- Q_J = energi til oppvarming av jorda eller energi frå jorda ved fallande jordtemperatur
- Q_P = varmelagring eller varmetap ved at plantemassen får høgare eller lågare temperatur
- Q_F = energiutveksling av følbare varme ved temperaturutjamning mellom plante og luft gjennom konveksjon og varmeleiing
- Q_L = energiutveksling av latent varme ved fordamping eller kondensasjon.

I skjematisert form kan ein framstella strålingsbalansen som varmegastrømar mellom atmosfære og jord og plantar, mellom jord og plantar og mellom plantedelar (fig. 1.3).



Figur 1.3.

Strålingsbalanse som varmegastrømar. Direkte og diffus stråling er kortbølgja stråling; varmegastråling er langbølgja (> 3000 nm) (Geisler 1980).

Refleksjonen frå plantar kan variera frå 5 til 30% av kortbølgja innstråling; oftast kan han liggja omkring 20% (Chang 1968). På høgare breiddegradar er den maksimale refleksjonskoeffisienten oftast om lag 0,25. I tropane er han monaleg lågare, delvis pga. solhøgda, men òg planteslaga.

Den langbølgja tilbakestrålinga er proporsjonal med fjerde potens av absolutt temperatur (T):

$$Q_{v.p1} = \epsilon \sigma T^4 \quad (1.3)$$

der σ er Stefan-Boltzmanns konstant og ϵ er emisjonskoeffisienten for bladverket. Tilbakestrålinga kan dreia seg om 20% av innstrålinga (Geisler 1980).

Fotosyntesen bind berre ein liten del av innstrålt energi, 3-5% når tilhøva er gunstige. Vanlegvis omset heile stoffskiftet berre 1-2% av innstrålt energi i vekstsesongen.

Jorda er eit varmesluk om våren og lenge utetter sommaren. Om hausten går det varme frå jorda til plantane og atmosfæren. Storleiksorden på jordvarmestraumen kan vera omkring 10% i mai og juni (Aslyng 1968).

Varmelagring i plantemassen (Q_p) eller tap derifrå rettar seg etter varmekapasiteten til massen.

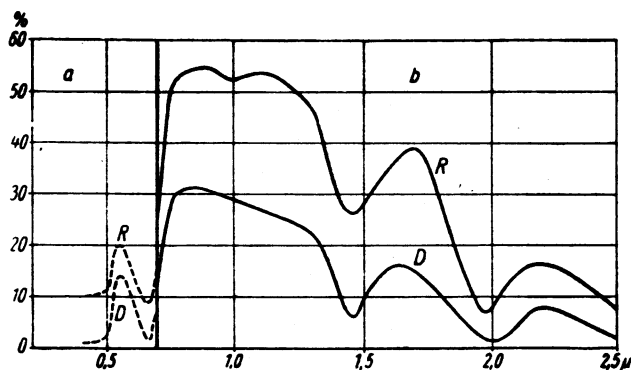
Storleikane Q_f og Q_L står for varmeutvekslinga mellom plantar og luft som følbar varme ved varmeleiing og konveksjon (Q_f) og som latent varme ved fordamping og kondensasjon (Q_L). Konveksjonen gir varmeutveksling med omgjevande luft. Han verkar sterkare di mindre og meir oppdelte blada er og di større vindstyrken er.

Den frie konveksjonen som kjem av luftstraumar pga. temperaturskilnader mellom plante og luft er jamt over liten, medan den tvungne konveksjonen (vind) fører til tynnare grensesjikt og aukar varmeutvekslinga svært mye. Konveksjonen kan komma opp i 30% av innstrålt energi (Geisler 1980).

Transpirasjonen kan binda opptil 40% av innstrålt energi og mellom 80 og 90% av nettostrålinga (Milthorpe & Moorby 1979). Varmetilførsle ved doggfall er minimal. Eit doggfall på 0,1 mm gir ein kondensasjonsvarme som svarer til 5 minutt innstråling ein klar sommardag.

Den prosentvise kvantifiseringa av ledda i likningane ovanfor for strålingsbalanse og varmehushald er rettleiande maksimumsverdiar. Storleiken av kvart einskilt ledd kan variera mye, og nokre er stundom negative.

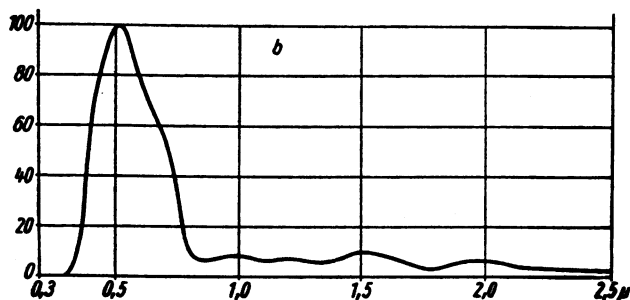
Både refleksjon og transmisjon er større i mesteparten av den usynlege delen av kortbølgja stråling enn i den synlege delen (fig. 1.4).



Figur 1.4.

Refleksjon (R) og transmisjon (T) i blad av ymse planteartar. Same innstrålt energimengd i monokromatisk lys i alle bølgjelengder (Sauberer & Härtel 1959).

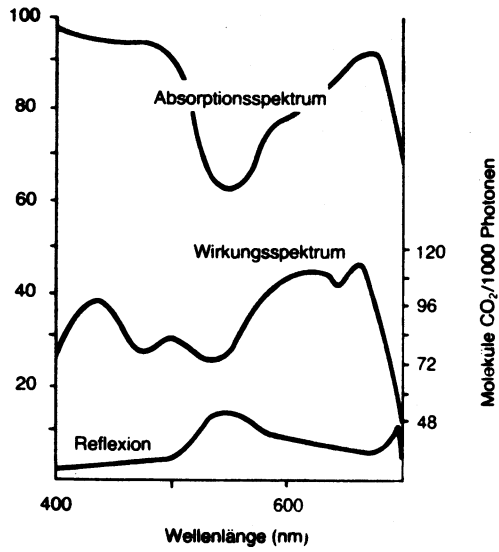
I synleg lys og infraraudt lys opptil 1200 nm er det først og fremst absorpsjonen i klorofyll som styrer kurvene. I området for langbølgja infraraud stråling kjem variasjonen mest av ymis absorpsjon i vatn. Absorpsjonskurva er spegelbildet av kurvene for refleksjon og transmisjon. Av den grunn kjem berre ein liten del av absorbert globalstråling hos plantar frå den usynlege delen av spektret, som i energi utgjer om lag halvparten av innstrålt mengd (fig. 1.5).



Figur 1.5.

Relativ fordeling av absorbert globalstråling ved solhøgd på 45°, maksimum ved vèl 500 nm er sett til 100% (Sauberer & Härtel 1959).

På grunn av energioverføring frå aksessoriske pigment er verknadsspektret for CO₂-assimilasjon meir utjamna enn absorpsjonskurva (fig. 1.6).

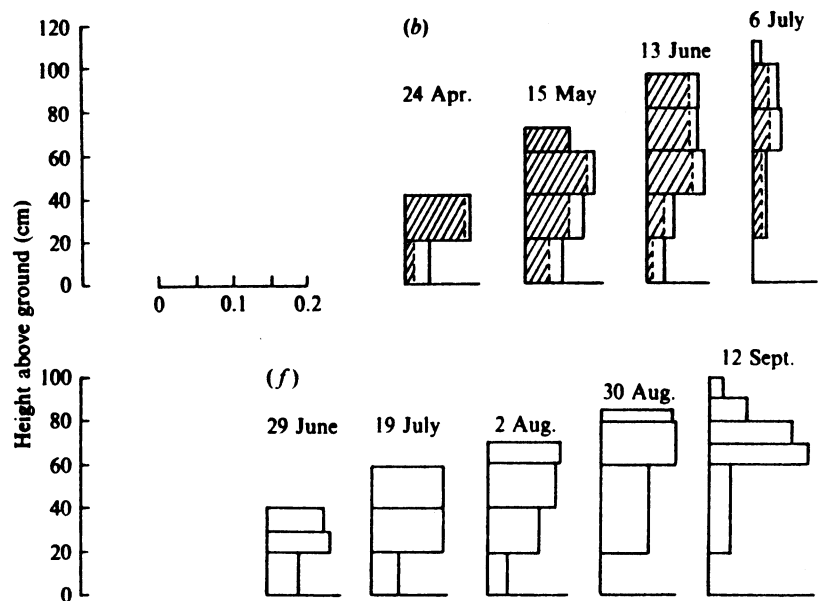


Figur 1.6.

Absorpsjon og refleksjon av synleg lys og verknadsspektrum for karbondioksidassimilasjon (Moss & Loomis 1952, frå Geisler 1980).

2. LYS I PLANTESETNADER MED YMIS BYGNAD

Bladverket, strå og stenglar, fyller sjeldan meir enn 1% av det rommet som plantesetnaden under eitt tek. Fordelinga av bladverket varierer frå art til art og med utviklingssteg (fig. 2.1).



Figur 2.1. Vertikal fordeling av bladareal i haustkveite 1961 (b) og førkål 1960 (f) til ymse tider i veksetida. Frå Rothamsted, England (Leach & Watson 1968, frå Milthorpe & Moorby 1974).

Med å setja lysoppfanginga i samband med bladarealindeksen (sjå kap. 3.3) kan ein uttrykkja skilnadene i bygnad ved ekstinksjonskoeffisienten og nytta same formelen for lysoppfanginga til ulike artar:

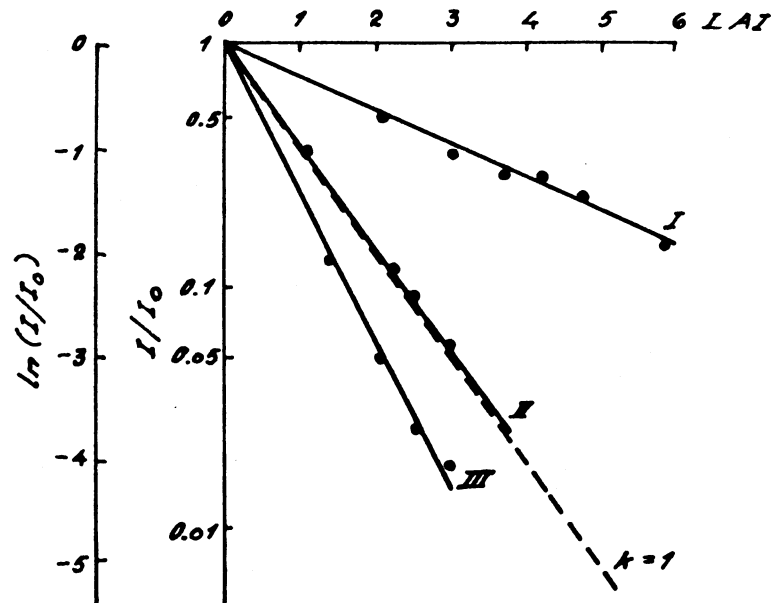
$$I = I_0 e^{-k \cdot LAI} \quad (2.1)$$

der:

- I = lysintensiteten ein vald stad i plantesetnaden
- I_0 = lysintensiteten nett over bladverket
- LAI = bladarealindeksen rekna frå toppen av bladverket
- k = ekstinksjonskoeffisienten

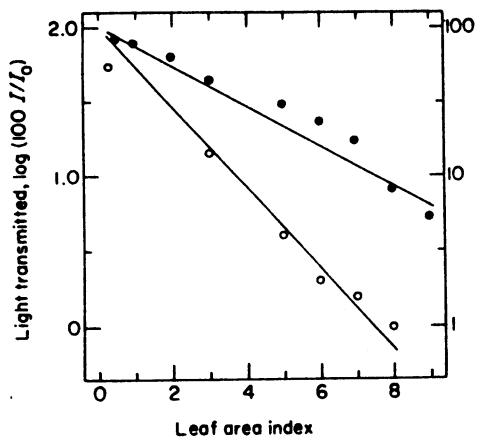
Omforma til logaritmisk uttrykk vert k hallingskoeffisienten i ein lineær funksjon (jf. fig. 2.2 og 2.3).

$$\ln (I/I_0) = -k \cdot LAI \quad (2.2)$$



Figur 2.2. Sambandet mellom bladarealindeks (LAI) rekna frå toppen av plantesetnaden og lysintensitet som del av intensiteten nett over setnaden av ymse planteslag (Monsi & Saeki 1953).

- I. *Miscanthus sinensis* (grasart)
- II. *Chenopodium album* (meldestokk) var. *centrorubrum*
- III. *Petasites japonicus* (art av pestrot). Har store blad og låg plantesetnad som kan minna om hestehov.



Figur 2.3.

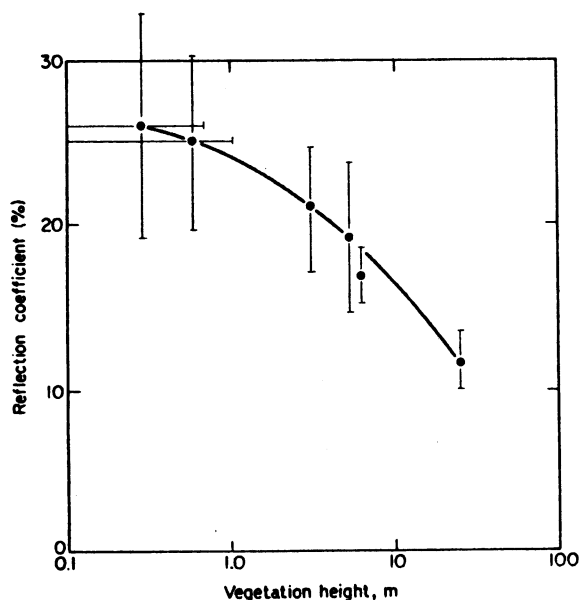
Målt lysoppfanging i eng med mest berre gras (fylte ringar) og ei med mest berre kløver (opne ringar). Avleide ekstinksjonskoeffisientar er 0,3 og 0,62 i dei to plantesetnadene (Zelitch 1971 etter data hos Stern & Donald 1962).

Det er fire eigenskapar ved bladverket som er avgjerande for oppfanginga av innstrålt energi.

1. Refleksjonen
2. Transmisjonen
3. Storleiken av bladverket
4. Den romlege ordninga av bladverket

Elles påverkar solhøgda og høvet mellom direkte og diffus stråling refleksjon og transmisjon.

Ein høgare plantesetnad kan, jamført med ein lågare, absorbere meir av innstrålinga på grunn av større evne til å fanga opp noko av den strålinga som i første omgang vert reflektert, men som deretter kan absorberast på ein annan stad i bladverket (fig. 2.4).



Figur 2.4.

Sambandet mellom høgde av plantesetnad og refleksjonskoeffisient (Monteith 1973).

På grunn av gjensidig refleksjon minkar refleksjonskoeffisienten med aukande solhøgde på 0-40°, og for større solhøgder er han nesten upåverka (Tageeva & Brandt 1961).

Også transmisjonen er jamt uavhengig av solhøgda mellom 40 og 90°, men i området 0-40° aukar han med solhøgda. På grunn av at refleksjon og transmisjon endrar seg motsett ved endring i innfallsvinkelen, er den absorberte delen av innstrålinga nesten konstant for solhøgder over 20° (Monteith 1973).

Storleiken av bladverket og den romlege ordninga av det kjem beinveges til uttrykk i bladarealindeksen og ekstinksjonskoeffisienten. Oppfanging av lysenergi i store delar av veksetida kan vera ein minimumsfaktor for tørrstoffproduksjonen. Kritisk bladarealindeks er eit uttrykk for kor stort bladareal eit planteslag må ha for å fanga opp 95% av lyset. Monteith (1969) har stelt saman resultat av strålingsmålingar i ymse artar. Rangeringa er berre rettleiande, for di det oftast ikkje er samtidige målingar med same måleutstyret, og det er variasjon mellom sortar. Det krevst større bladarealindeks for 95 prosent oppfanging av strålinga di meir opprett bladverket er. Dessutan spelar storleik og form på blada ei viss rolle.

Art	Kritisk bladarealindeks
Bomull (<i>Gossypum hirsutum</i>)	2,9
Kvitkløver (<i>Trifolium repens</i>)	2,9 - 3,5
Solvendel (<i>Helianthus annuus</i>)	3,3
Fôrmergkål (<i>Brassica oleracea</i> var. <i>acephala</i>)	3,5
Bønne (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	3,8
Hundegras (<i>Dactylis glomerata</i>)	4,5
Mais (<i>Zea mays</i>)	4,7
Bygg (<i>Hordeum distichum</i>)	4,7
Åkerbønne (<i>Vicia faba</i>)	4,7
Luserne (<i>Medicago sativa</i>)	3,9 - 4,9
Ris (<i>Oryza sativa</i>)	3,8 - 7,5
Millet (<i>Pennisetum typhoides</i>)	5,5
Sorghum (<i>Sorghum vulgare</i>)	6,9
Soyabønne (<i>Glycine max</i>)	7,2
Italiensk raigras (<i>Lolium perenne</i> x <i>L. multiflorum</i>)	7,8
Vanleg raigras (<i>Lolium perenne</i>)	8,7 - 11,5
Stivt raigras (<i>Lolium rigidum</i>)	10,4

3. UTNYTTING AV INNSTRÅLT ENERGI

3.1. KVANTEFYSISK GRUNNLAG

Elektromagnetisk stråling er dualistisk forklart som sammensett av både bølgerørsle og partikkel. Gangen og spreininga til denne strålinga er fullstendig skildra ved dei optiske lovene. Energien i den elektromagnetiske strålinga må ein derimot tenkja seg som sammensett av små energikvant. Storleiken av energien i eit kvant (foton) ymsar med bølglengda. Han (Q) er proporsjonal med svingetalet (ν) og omvendt proporsjonal med bølglengda (λ) etter formelen:

$$Q = h \cdot c / \lambda = h \nu \quad (3.1)$$

h = Plancks konstant ($6,61 \times 10^{-34} \text{ W s}^2$) (verknadskvant)

c = lyssnøggleiken (ca. $3 \times 10^{10} \text{ cm s}^{-1}$)

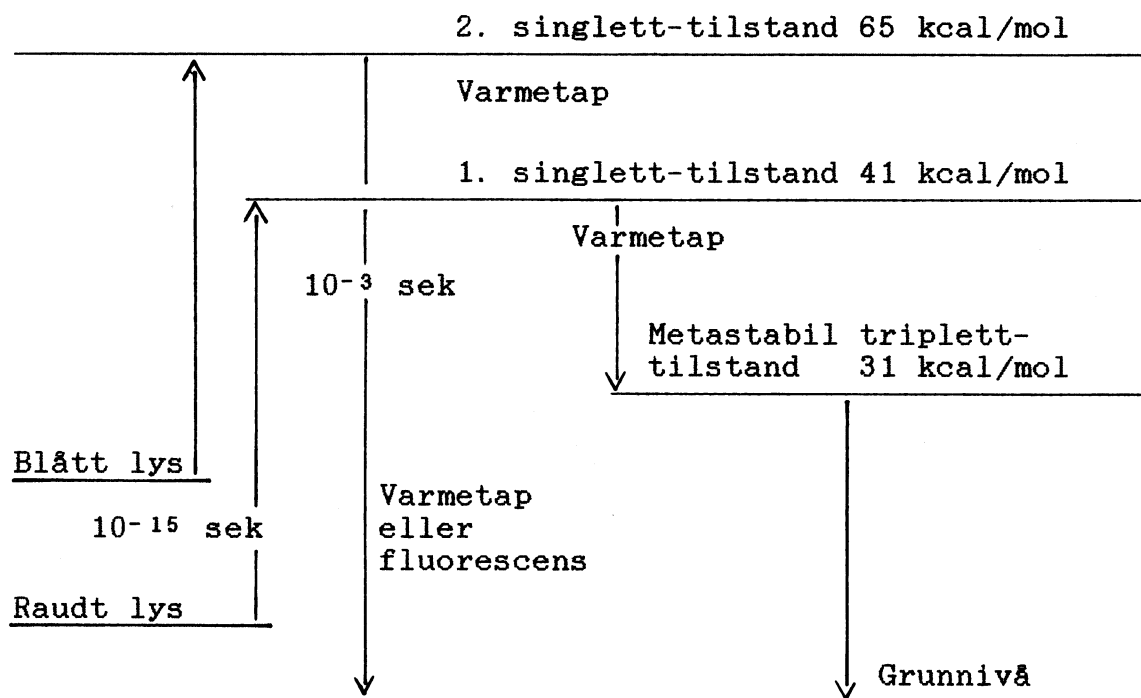
ν = frekvens, tal svingingar per s

λ = bølglengd i cm

Energiinnhaldet i eit kvant av synleg lys er høveleg stort til å gi resonans i molekylære bindingar. Elektron i visse slag molekyl kan førast over til høgare energinivå og setja molekylet i stand til å ta del i kjemiske reaksjonar. I ultrafiolett lys er energiinnhaldet i eit kvant for stort til å gi høveleg auke i energitilstanden hos molekyla. Fotona verkar her alltid på atomnivå og er energirike nok til å kasta elektron ut av til og med dei inste skala i atomet, som med dette vert ionisert. Dette er oftast til skade for plantevev.

Kvanteforbruket i karbondioksidassimilasjonen er ein av dei mest grunnleggjande avgrensingane for utnyttinga av strålingsenergien. Energien frå eit lyskvant som er for lite til å eksitera klorofyllmolekyl, går etter absorpsjonen over til varme eller fluorescerande stråling. Dersom kvantet er energirikt nok til å eksitera eit klorofyllmolekyl, skjer eksitasjonen, og den vidare gangen vert avhengig av tilhøva.

Dette er framstelt i skjemaet nedanfor (Halldal 1966).



Energienemninga kcal/mol gjeld mol klorofyll. Til eksitering av eit mol klorofyll går med eit mol lyskvant. Denne kvantemengda som er kalla 1 einstein, inneheld meir energi (E) di stuttare bølgjelengda er:

$$E = h \cdot c \cdot A / \lambda \quad (3.2)$$

der h, c og λ er definerte som i (3.1), og A er Avogadros tal (6,023 x 10²³).

Eit klorofyllmolekyl vert eksitert på 10⁻¹⁵ s til eit energinivå på 65 kcal/mol av eit lyskvant i blått, men berre til 41 kcal/mol av eit kvant i raudt lys. Frå den andre singlett-tilstanden fell klorofyllmolekylet straks ned til den første singlett-tilstanden og taper 24 kcal/mol som varme. Den første singlett-tilstanden er noko varigare, men på 10⁻⁹s kan klorofyllmolekylet gå attende til grunnivået. Det gir frå seg energien som varme eller fluorescens. Frå første singlett-tilstanden kan energien også bindast kjemisk, men det skjer

helst sjeldan. Vert energien i det heile kjemisk bunden, skjer det over den metastabile triplett-tilstanden. Frå den første singlett-tilstanden går klorofyllmolekylet over til den metastabile triplett-tilstanden ved å gi frå seg energiskilnaden i form av varme. Denne tilstanden er aktiv ein million gonger så lang tid som første singlett-tilstand, nemleg 10^{-3} s. Ein reknar med at så godt som all lysenergi vert kjemisk bunden over klorofyll a i denne tilstanden.

Det har gjennom tidene vore stor usemje om energiutnyttinga i fotosyntesen. Svaret vil venteleg komma som eit attåtprodukt av vidare biokjemisk forskning i prosessen. Inntil vidare kan ein rekna seg fram til at ved full utnytting må det minst gå med fire einstein per mol redusert karbondioksid. Skilnaden i fri energi mellom $1/6$ mol heksose og 1 mol karbondioksid er ca. 118 kcal. Ein einstein lys kan innehalda 43 kcal ($\lambda = 666$ nm). Redusering frå første singlett-tilstanden til den metastabile tripletten krev 10 kcal. Følgjeleg er det maksimalt 33 kcal/einstein att. Etter som eit kvant ikkje kan delast, trengst det fire slike for å fylla skilnaden på ca. 118 kcal. Heile fotosynteseprosessen er svært komplisert, og jamvel under optimale vilkår går han ikkje 100 prosent effektivt. På bakgrunn av fleire målingar reknar dei fleste med at det trengst 8-10 einstein/mol karbondioksid ved optimale vilkår (Halldal 1966). Rekna etter 10 einstein/mol vert utnyttinga i karbondioksidassimilasjonen:

$$\begin{aligned} 100 \times 118 / (43 \times 10) &= 28 \text{ prosent for raudt lys} \\ 100 \times 118 / (67 \times 10) &= 18 \quad " \quad " \quad \text{blått} \quad " \end{aligned}$$

Bonner (1962) har sett maksimal energiutnytting i fotosyntesen til 20 prosent for lagra karbohydrat. For reduksjonen av 1 mol CO_2 rekna han med eit kvanteforbruk på 10 einstein eller ca. 520 kcal som middel i spektralområdet 400-700 nm. Reduksjonen av eit mol CO_2 bind og lagrar berre 105 kcal i plantemateriale. Dette gir ei utnytting på $105/520$, eller om lag 20 prosent.

3.2. POTENSIELL OG AKTUELL PRODUKSJON UT FRA STRALINGSKLIMAET

Dersom ein reknar at 50 prosent av energiinnstrålinga frå sola ligg i området 400-700 nm, og at 15 prosent av dette går tapt på grunn av refleksjon og transmisjon i plantesetnaden, gir dette ved 20 prosent fotosyntetisk effektivitet ein totaleffektivitet på:

$$1,00 \times 0,50 \times (1-0,15) \times 0,20 = 0,085 \quad (3.3)$$

eller 8,5% av total innstråling (globalstrålinga).

Aslyng (1968) reknar vidare med at om lag halvta av dette går tapt i anding og ufullstendig hausting, og maksimalutbyttet vert snautt nok over fire prosent. Fleire forsøk syner at enda dette er vanskeleg å oppnå, men 3 prosent utnytting meiner han kan vera mogleg ved optimale vilkår.

Tabell 3.1. Utnytting av innstrålt lysenergi i tilfeldig valde engforsøk. Veksetid rekna frå passering av døgnmiddeltemperatur på 6°C om våren til tilsvarende tidspunkt om hausten. Energiverdien av plantetørrstoff: 17,8 kJg⁻¹. Strålingsdata som for tab. 3.2.

Referanse	Ar	Art	Tørrstoff- avling kg/dekar tal haust- ingar i()		Utnyttingsgrad i prosent ved tal haustingar			Stad
					1	2	3	
Østgård 1970	1965	Timotei	740(1)	620(2)	1,69	1,00		Tromsø
	1969	Natureng	730(1)	630(2)	1,02	0,93		"
Tranmæl 1973	1968- 1972	Timotei Tim+engsv.	1081(2)	950(3)		0,92	0,78	Trønde- lag
Hovde 1971 1972	1971- 1972	Timotei + engsv. + markrapp	1224(2)	1010(3)		0,97	0,69	Bergens- distr.
Grønnerød 1970	1963- 1964	Timotei Bladfaks Hundeogr.		749(3)			0,54	As og Romerike
Torpen 1971	1971	Bladfaks + litt engsv. og kløver		921(3)			0,67	Nes og Brumundal

Den aktuelle utnyttinga av innstrålt energi er jamt lågare enn 3% (Tab. 3.1). Tala for utnyttingsgrad ligg på same nivået som dei Wassink (1948) gir opp for Nederland. Dei er: potet 0,55, haustkveite 0,56, sukkerbete 0,99, fôrbete 0,99, kålrot 0,68, gulrot 0,42, lauk 0,20 og mais 0,98. I dei mest produktive periodane av veksetida er utnyttinga av innstrålt energi større enn midlet for heile veksetida (Tab. 3.2).

Tabell 3.2. Utnytting av innstrålt lysenergi i nokre engforsøk, tilvekstforsøk i Tromsø og elles tilvekst i avling frå første slått ved tre haustingar til første slått ved to haustingar pr. år.

Strålingsdata: Meteorologiske data for As, Fysisk institutt, NLH. Årbok nr. 7 frå Strålingsobservatoriet, Geofysisk institutt, Bergen. Upubliserte data frå sistnemnde og frå Det norske meteorologiske institutt, Oslo.

Referanse	Ar	Art	Tidsrom	Tilvekst, kg tørrstoff per dekar og per dag		Utnytting, prosent	Stad
Andersen upubl.	1968	Timotei	31/5-14/6	40	3	0,39	Tromsø
			15/6-21/6	27	5	0,38	
			22/6-28/6	132	22	1,70	
			29/6- 5/7	106	18	2,45	
			6/7-19/7	305	24	2,76	
			20/7-26/7	102	17	3,46	
			27/7- 2/8	85	14	3,17	
Tranmæl 1973	1968 1972	Timotei, Tim+eng- svingel	17/6- 1/7	196	14	0,92	Trønde- lag
Hovde 1971, 1972	1971 1972	Timotei, engsving+ markrapp	13/6-27/6	225	16	1,92	Bergens- distr.
Grønnerød 1972	1966	Timotei Bladfaks Hundeagr. -	14/6-24/6	146	15	1,08	As
Torpen 1971	1971	Bladfaks + litt engsv. og kløver	10/6-16/6 17/6-24/6 27/6- 2/8* 3/8- 9/8*	121 72 57 95	20 10 10 16	1,61 0,91 1,03 2,11	Nes og Romerike

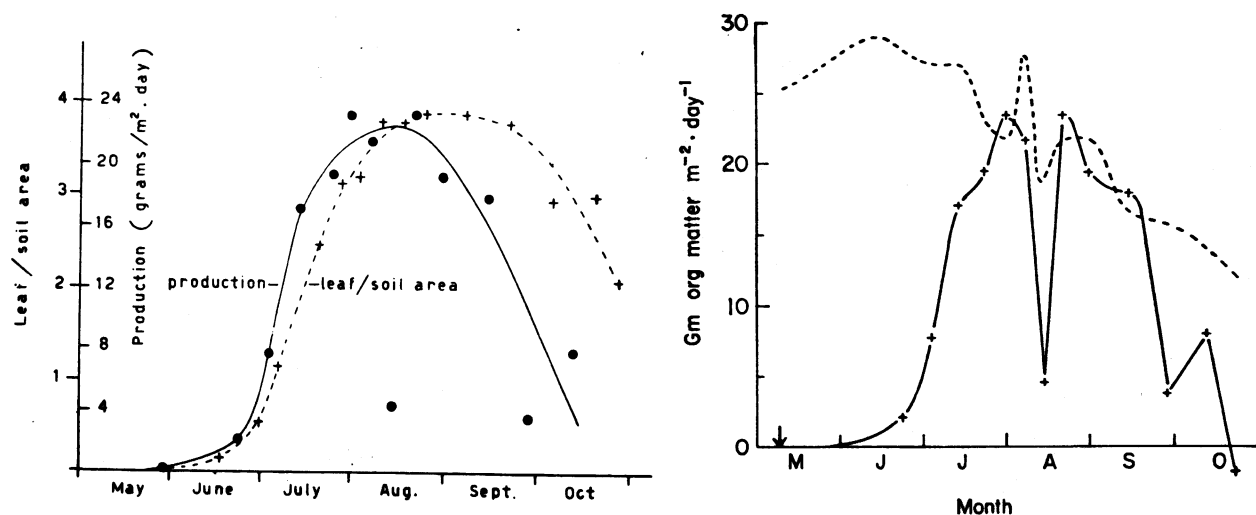
* håvekst

3.3. BLADAREALINDEKSEN

Bladarealindeksen (LAI) er definert som arealet (BA) av alle blad målte frå ei side delt på det jordarealet (JA) som bladverket dekkjer.

$$\text{LAI} = \text{BA}/\text{JA} \quad (3.4)$$

Bladarealet som kan ta imot innstråling, er ofte den avgrensande faktoren for avlingstilvekst til kvar tid (fig. 3.1).

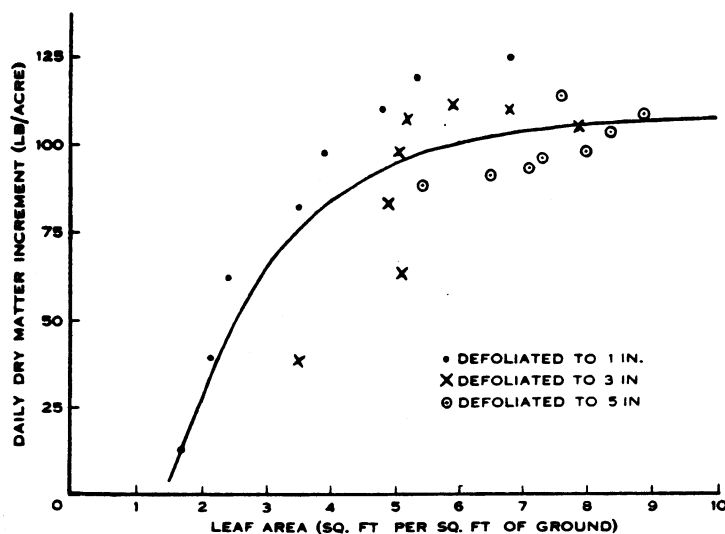


Figur 3.1. Venstre: Bladarealindeks og tørrstoffproduksjon ($\text{gm}^{-2}\text{d}^{-1}$) hos sukkerbete i Nederland (Gaastra 1958). Høgre: Potensiell og aktuell tørrstoffproduksjon i same taltilfanget (Gaastra 1963). Ein produksjon på $30 \text{ gm}^{-2}\text{d}^{-1}$ er oppnåeleg ved 3% utnytting av innstråling på $17,8 \text{ MJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

På forsommaren var det nært samband mellom bladarealindeks og dagleg tilvekst. Bladarealet var minimumsfaktoren, og den aktuelle produksjonen var jamt mindre enn den potensielle. I august og september var tilveksten på høgde med den potensielle med unntak for ei veke med tørke. I oktober har helst andre faktorar enn bladarealet gjort at produksjonen ikkje var så høg som den potensielle.

Figur 3.2 syner at dagleg tilvekst i ei eng auka med blad-

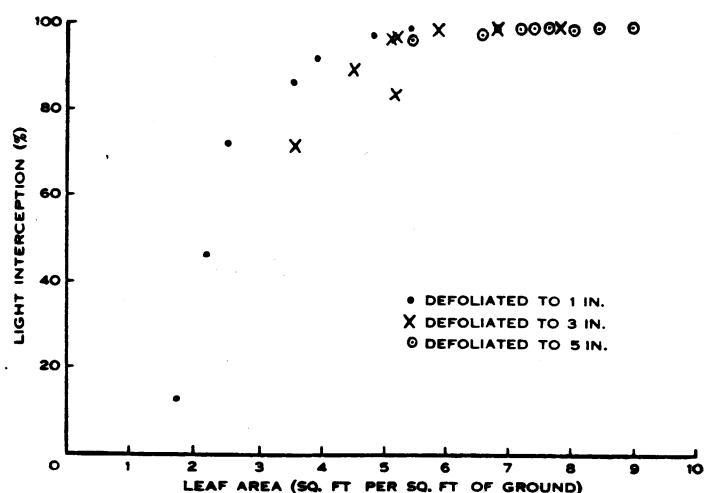
arealindeksen inntil han var mellom 5 og 7. Dette nivået fall tolleg godt saman med den indeksen som trongst for å fanga opp storparten av lyset, som kom inn.



Figur 3.2.

Øyst: Sambandet mellom bladarealindeks og dagleg tørrstofftilvekst i hå hos blandingseng av italiensk raigras, raudkløver og kvitkløver.

Nedst: Sambandet mellom bladarealindeks og lysoppfangning (Brougham 1956).



Det er ikkje tvil om at assimilasjonen i strå, stilkar, aks og andre grønne plantedelar i mange høve monnar mye på totalproduksjonen. Som brøkdel av assimilerande areal kan strå eller stilk utgjera mellom 1/16 og 1/5 hos mais, liggja omkring 1/10 hos åkerbønne og til visse tider kan det vera like stort som sjølve bladarealet hos kveite (Ross & Nilson 1967). Stilk- og stråflata er til vanleg fordelt oppetter plantesetnaden som ei kjegle, og storparten av yta ligg lågt i bestandet, der lystilgangen er minst. Men der ligg òg ein

del av sjølve bladarealet. Det finst nokre forsøk som syner at resultatane kan gjerast betre ved å korrigera bladarealet for ikkje assimilerande vev (bladnervar) og ta med assimilerande flate på strå eller stilk, men slike forsøk er unntak (Loomis & Williams 1969).

3.4. NETTOASSIMILASJONS RATEN

Tilveksten i tørrstoffavling (AT) er definert som vektauke (dV) per tidseining (dt) per eining jordareal (JA).

$$AT = \frac{dV}{dt} \cdot \frac{1}{JA} \quad (3.5)$$

Bladarealindeksen (LAI) er definert i likning (3.4). Kombinasjon av likning (3.4) og (3.5) gir:

$$AT = \frac{dV}{dt} \cdot \frac{1}{BA} \cdot LAI \quad (3.6)$$

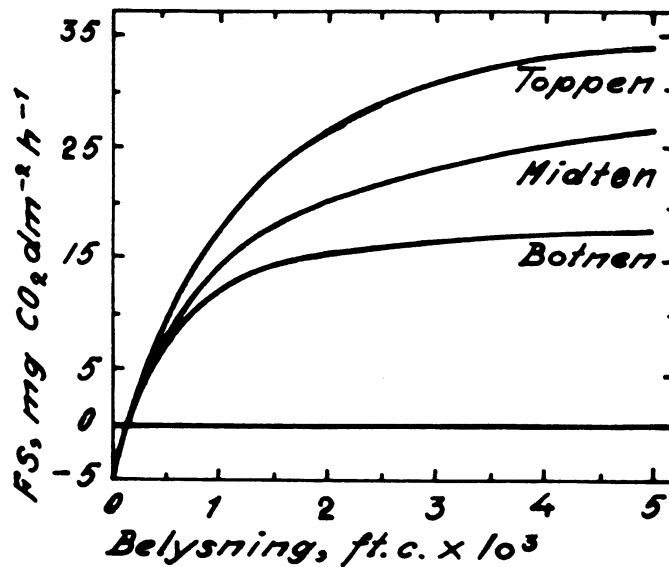
Dei to første ledda i (3.6) er til saman nettoassimilasjonsraten (NAR), som er definert som auke i tørrstoffavling per tidseining og per eining bladareal:

$$NAR = \frac{dV}{dt} \cdot \frac{1}{BA} \quad (3.7)$$

NAR er eit mål for produktiviteten åt ein plantesetnad rekna per eining bladareal; difor stundom kalla bladproduktiviteten.

Nettoassimilasjonsraten varierer med fleire ytre faktorar. Karbondioksidassimilasjonen aukar med stigande lysintensitet inntil metting, som hos enkeltblad av C₃-plantar kan skje ved om lag ein tredel av innstrålinga ein klar sommardag. I ein plantesetnad skyggjer blad, strå eller stenglar for kvar-

andre, og mange blad er ikkje lysmetta i lange tider av dagen. Dette fører til at NAR kan auka til høgare lysintensitet enn den som mettar eit fristelt enkeltblad. Det er elles eit vilkår at tilgangen på karbondioksid, næringsemne og vatn er tilstrekkeleg. Høgare CO₂-konsentrasjon enn den vanlege, kanskje inntil 1000 ppm, aukar NAR (Mortensen og Moe 1982).



Figur 3.3.

Nettofotosynteserate hos luserneblad frå toppen, midten og nedre delen av planten ved ymis lysintensitet (Brown, Cooper & Blaser 1966).

Fotosyntesekapasiteten minkar gjerne med alderen på blada (fig. 3.3). I veksthusforsøk fall NAR rettlinja med tida frå første prøvetakinga halvanna veke etter setjing hos potet. Dagtemperaturen var da 18°C og nattemperaturen 15°C. Etter fem veker var NAR nede på halvta av verdien 11 dagar etter setjing. Hos bygg heldt NAR seg nesten konstant dei fire første vekene rekna frå første prøvetakinga 11 dagar etter såing, men fall til halvta på dei fire neste vekene (Thorne 1960). Hos gras er det funne at assimilasjonsskapasiteten er størst straks bladet bryt fram, og han held seg oppe inntil bladet er fullstrekt. Også i den første tredelen av den levetida bladet da har att, held kapasiteten seg nesten på dette høgste nivået, men så fell han snøgt di meir bladet aldrar og nærmar seg død (Langer 1971).

3.5. OPTIMALISERING AV BLADAREALET

Den låge utnyttinga av innstrålt energi om hausten (fig. 3.1) kunne tolkast som eit uttrykk for at bladarealet var for stort i høve til innstrålinga; dvs. for stor del av bladverket bruker meir karbohydrat til anding enn det produserer. Av likning (3.6) og (3.7) ser ein:

$$AT = NAR \cdot LAI \quad (3.8)$$

På grunn av eigenskygginga og skort på karbondioksid minkar NAR når LAI aukar. Om ein forenkler og teoretiserer, kan samanhengen for ein gitt kombinasjon av ytre faktorar vera:

$$NAR = a - b \cdot LAI \quad (3.9)$$

Likning (3.8) og (3.9) gir:

$$AT = a \cdot LAI - b \cdot LAI^2 \quad (3.10)$$

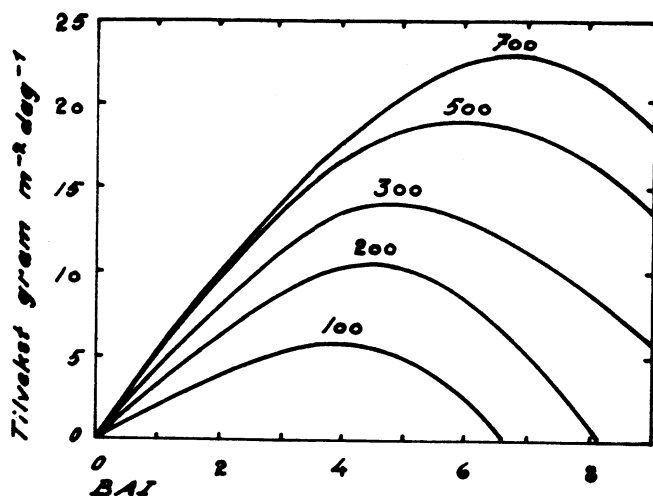
Det optimale bladarealet kan definerast som den LAI som gir maksimal tilvekst (t.d. $gm^{-2}d^{-1}$); og likning (3.10) gir da:

$$LAI_{opt} = \frac{1}{2} \frac{a}{b} \quad (3.11)$$

Dette kan tolkast slik:

1. Det optimale bladarealet aukar med a , som er NAR når plantane står så spreidde at dei ikkje tevlar om lys, CO_2 , vatn eller næringsemne. Dvs. at plantar med høg fotosynteserate kan under elles like vilkår og ved same verdi for b ventast å auka produksjonen i ein tettare plantesetnad.
2. Det optimale bladarealet aukar når trengselskoeffisienten b minkar. Dvs. at NAR går mindre ned for aukande LAI, som kan skje når plantane har mange opprette blad.

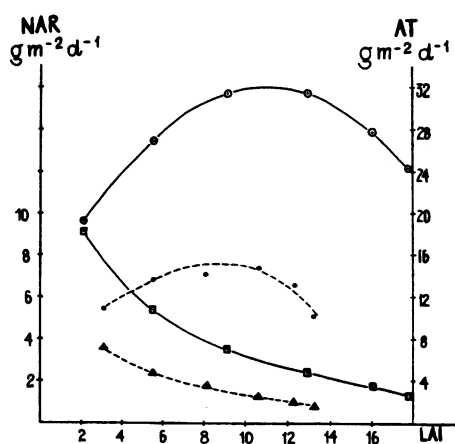
Når andre vekstfaktorar er tilgjengelege i høvelege mengder, rettar den optimale LAI seg etter lystilgangen (fig. 3.4). Med større lystilgang vert blad lenger nede i plantesetnaden lysmetta, og eit større bladareal kan produsera meir enn det bruker til anding.



Figur 3.4.

Sambandet mellom dagleg tilvekst, bladarealindeks og dagleg innstråling ($\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$) hos *Trifolium subterraneum* (Black 1963).

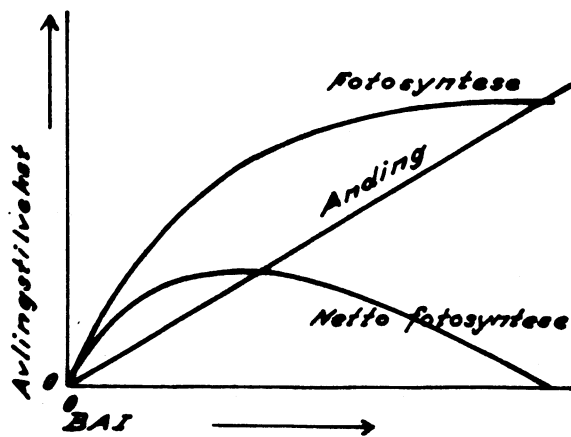
Faktorar som næringstilgang og vasstilgang vil også verka på kva som er optimal bladarealindeks til kvar tid. Ein stor bladarealindeks vil oftast vera i strid med evna til å tola tørke. Når ein ser bort frå rein skort på næringsemne, verkar næringstilgangen helst på storleiken av bladarealet. Gjødsling er difor mest å rekna som smøringsmiddel i produksjonen. I forsøk har det ofte vore vanskeleg å finna eit skarpt avgrensa maksimum i avlingstilveksten (AT) som funksjon av LAI, men hovuddraga i kurva samstavar med teorien (fig. 3.5).



Figur 3.5.

Avlingstilvekst (AT) og netto-assimilasjonsrate (NAR) i karforsøk med engsvingel, som fekk 190-230 $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ (heil strek) og 95-115 $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ (broten strek) (Etter data hos Kornher 1971).

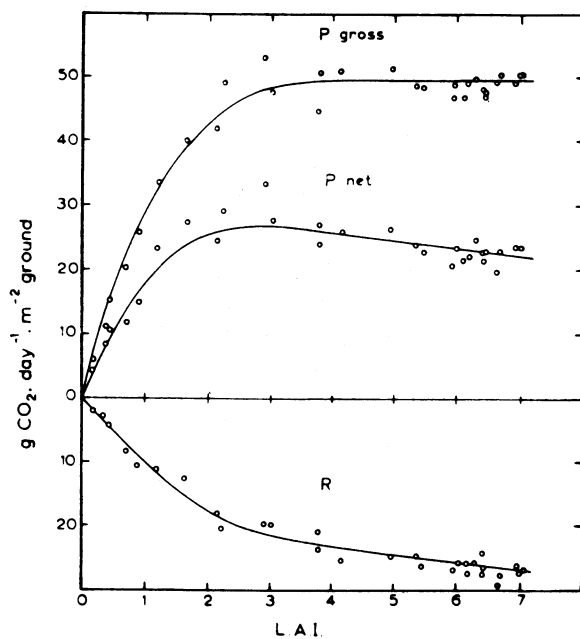
I dette forsøket var det ikkje lineær samanheng mellom NAR og LAI. Ein krumlina samanheng er sett i samband med heller stort optimumsområde for LAI, og det vart funne hos både timotei og engsvingel. Optimum i setnader med full lystilgang var: LAI = 10 hos engsvingel og LAI = 11,5 hos timotei. Når engsvingel vart skugga til om lag halvt dagslys, låg optimal LAI på 8. Avlingstilveksten låg mindre enn 15 prosent under maksimumsverdien ved bladarealindeks mellom 5 og 16-17 hos begge artane ved fullt dagslys og mellom 4 og 12 hos engsvingel ved halvt dagslys.



Figur 3.6.

Klassisk modell for definisjon av optimal og maksimal bladarealindeks. Optimal bladarealindeks får ein for gitt innstråling når nettoproduksjonen per tidseining er størst. Den maksimale bladarealindeksen er definert som den da brutto fotosyntese og anding veg kvarandre opp (de Wit et al. 1970).

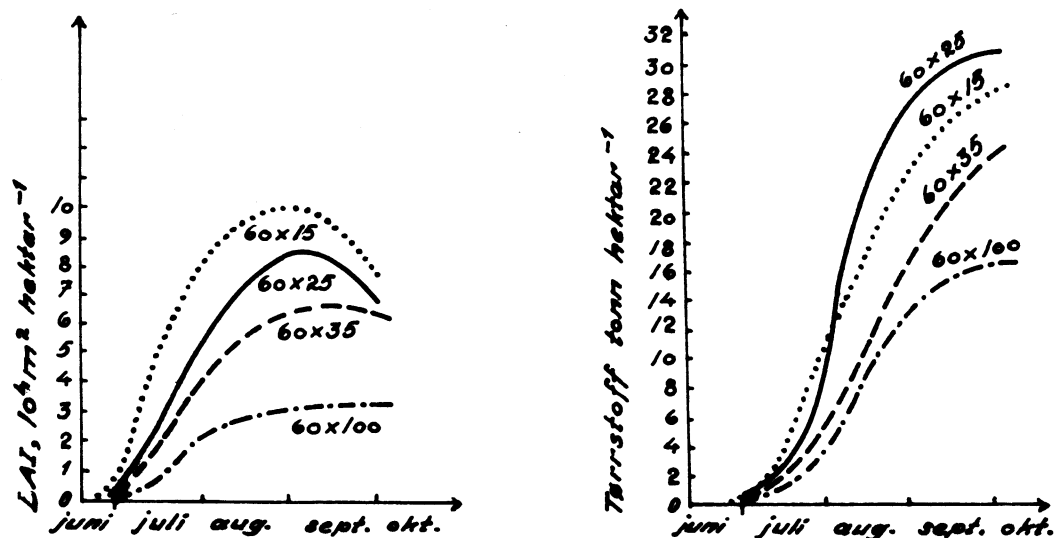
Fotosyntesemålingar og fleire produksjonsforsøk tyder klart på at samanhengen mellom NAR og LAI er krumlina (Nichiporovich 1967). Arsaka til dette er helst at andinga ikkje aukar lineært med LAI til ho er like stor som bruttofotosyntesen (fig. 3.6), men at ho aukar mindre med stigande LAI ved stor LAI enn ved låg (fig. 3.7). Respirasjonen som er knytt til vekst, er større enn i plantevev som treng berre vedlikehaldsanding. I kvitkløver fann McCree & Troughton (1966) verdiar på $0,04 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ved 20°C for vedlikehald og om lag $0,3 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ for vekst. Når den ståande massen vert større, utgjær vedlikehaldsandinga ein større del av totalandinga.



Figur 3.7.

Fotosyntese, respirasjon og nettoproduksjon ved ymis bladarealindeks hos kvitkløver ved 20°C (McCree & Troughton 1966).

Jamvel om det helst ikkje finst klart avgrensa optimumsverdi for LAI, er både under- og overoptimal storleik av bladarealet ein realitet. Det er også vist i feltforsøk (fig. 3.8).

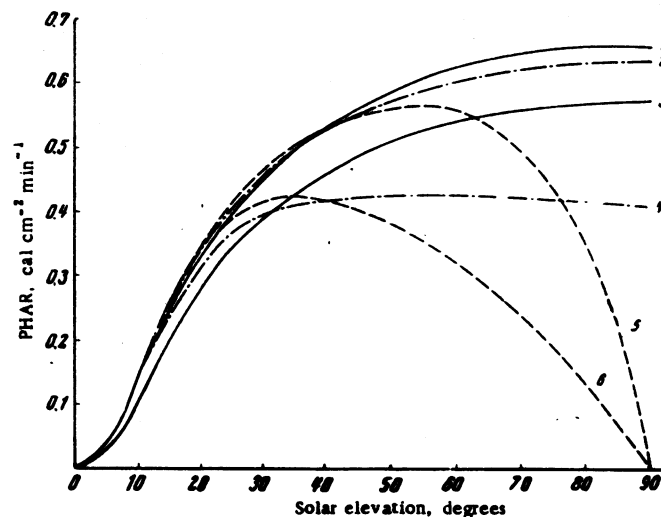


Figur 3.8. Bladarealindeks og total tørrstoffavling gjennom vekstetida hos sukkerbete dyrka med ymse planteavstandar frå 60 x 15 til 60 x 100 cm (Ničiporovič 1970).

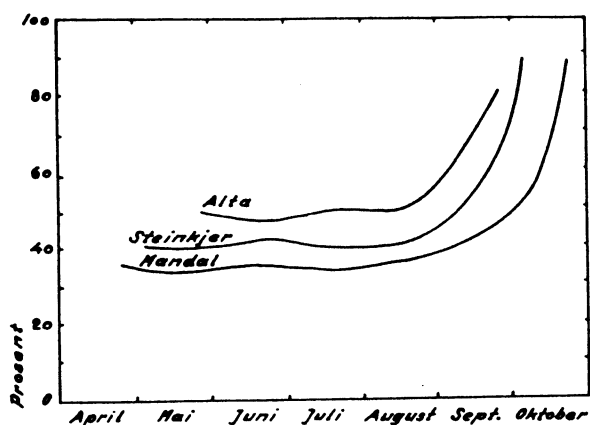
3.6. ROMLEG ORDNING AV BLADVERKET

3.6.1. Bladvinkelen

Teoretiske utrekningar av Ross (1967) syner at det er først og fremst når sola står høgt på himmelen, at plantesetnader med opprette blad fangar opp mindre direkte solstråling enn dei med meir horisontale blad (fig. 3.9). Ved låge solhøgder er det jamt små skilnader i lysoppfanging som kan først attende til bladvinkelen. Ved sommarsolsnu er middagsolhøgda i Mandal om lag 55° , og i Alta om lag 43° . I den mest produktive delen av veksetida her i landet er solhøgda lågare enn 20° frå ein tredel til halvta av soltimane (fig. 3.10). Dette jamnar ut skilnadene mellom bladverk med ymis bladvinkel. Dessutan fører den diffuse delen av strålinga til å minska skilnadene i oppfanga totalstråling.



Figur 3.9. Oppfanging av direkte, fotosyntetisk aktiv stråling (PHAR) i ulike plantesetnader ved ymis solhøgde (Ross 1967).
 1 og 3, horisontale blad
 2 og 4, slumpvist orienterte blad
 5 og 6, vertikalstelte blad, slumpvist orienterte med omsyn til himmelretninga
 1, 2 og 5, LAI = 6
 3, 4 og 6, LAI = 2



Figur 3.10.

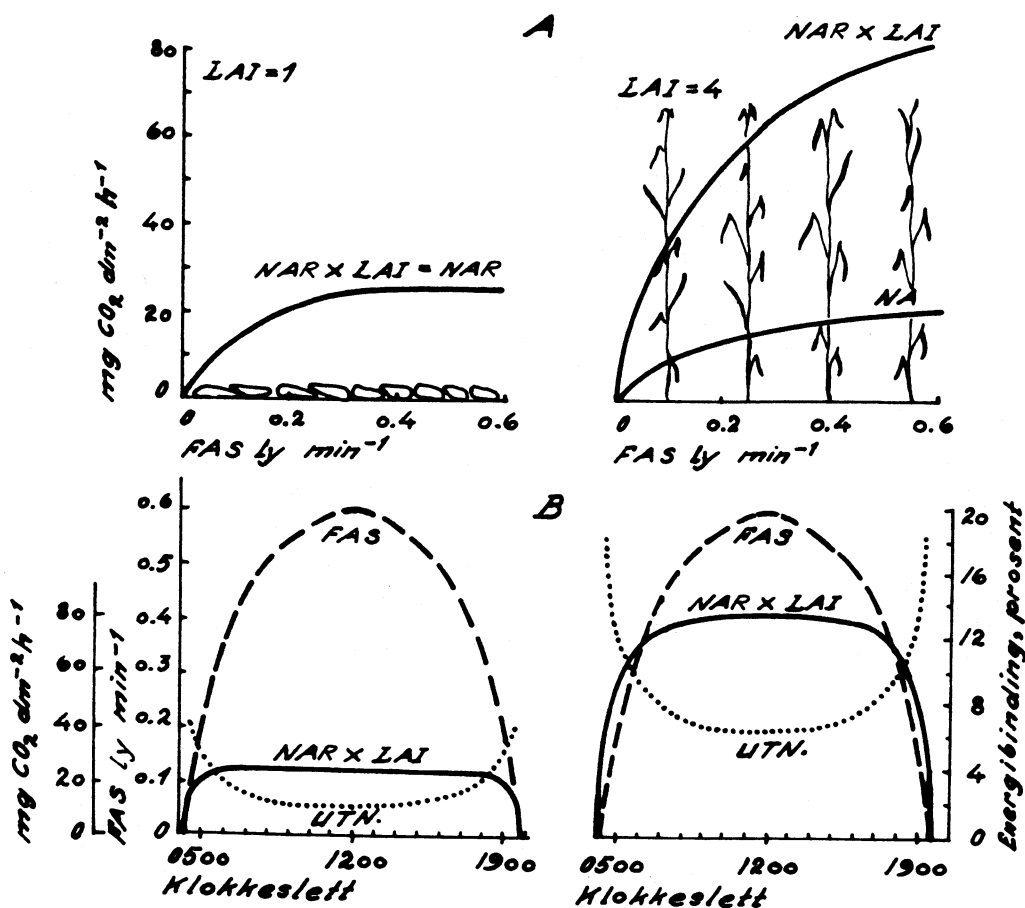
Prosent av soltimane kvart døgn med solhøgd på 20° eller mindre i teoretisk veksetid (døgnmiddeltemperatur over 6°C) ved Mandal, Steinkjer og Alta (Etter data hos Brahde 1970).

Når ein samlar dei utjamnande verknadene av ymis solhøgd gjennom dagen og av storleiken på bladverket, kan skilnadene i oppfanga, direkte stråling minka mye (tabell 3.3). Om sommaren fangar horisontale blad opp mest og vertikale blad minst direkte stråling. Skilnadene er monalege berre ved låg LAI. Om hausten er skilnadene framleis monalege ved ekvator, men ikkje på 59°N.

Tabell 3.3. Oppfanga, fotosyntetisk aktiv stråling i prosent av innkommande på ymis breiddegrad og av plantesetnad med ymis bygnad, jf. fig. 3.9 (Ross 1967).

Breidde- grad	Inn- kommande cal cm ⁻² d ⁻¹	LAI	Tid	Bladstilling		
				Hori- sontal	Slump- vis	Verti- kal
0°	335	2	1.7.	84	74	64
59°	427	2	1.7.	85	78	76
0°	335	6	1.7.	98	96	91
59°	427	6	1.7.	98	96	96
0°	349	2	1.9.	85	72	56
59°	297	2	1.9.	83	82	84
0°	349	6	1.9.	98	96	83
59°	297	6	1.9.	97	96	95

Jamvel om horisontale blad jamt over fangar opp meir innstråling enn opprette, kan ein plantesetnad med opprette blad vera meir produktiv. Det kjem av at enkeltblad vert lysmetta ved lågare intensitet enn fullt dagslys. Når blada så er skrånstelte i høve til lysretninga, vert lysintensiteten per eining bladareal mindre, og det vert plass til fleire blad, eller større bladflate, som kan assimilera CO₂. I dette ligg skilnaden mellom enkeltblad og plantesetnad i å utnytte innstrålt lysenergi (fig. 3.11).



Figur 3.11.

- A: Lyskurver for nettokarbondioksidassimilasjonen per eining bladflate (NAR) og per eining jordareal (NAR x LAI) i tenkte plantesetnader. LAI = 1: bladarealet liggjande i ei flo over jordyta. LAI = 4: vilkårleg vald plantesetnad med bladarealindeks på 4.
- B: Produksjonen av lagra karbohydrat og energiutnyttinga. FAS: fotosyntetisk aktiv stråling ein klar dag. NAR x LAI: netto-CO₂-assimilasjonen per eining jordyte. UTN.: FAS bunden i lagra karbohydrat, prosent (Etter data hos Nichiporovich 1967).

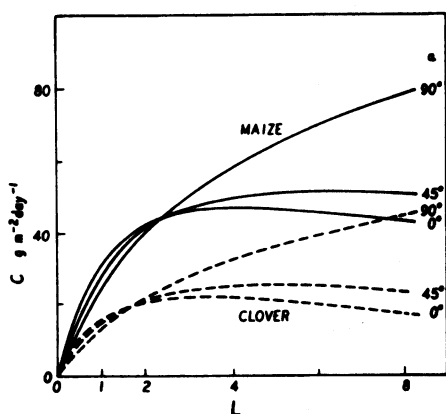
Dersom ein skal få ein plantesetnad med høgt lysmettingsnivå av plantar der enkeltblada har heller lågt lysmettingsnivå, må bladverket vera ordna slik at lyset kan trengja langt inn i og tynnast ut ned gjennom bladverket. Det er tilfellet hos artar med opprette blad, som har låg ekstinksjonskoeffisient (jf. fig. 2.2) og stor kritisk LAI. Det er likevel smått med innvendingsfrie forsøksresultat som kan kasta lys over verdien av foredling for opprette blad hos vekstar som er aktuelle under våre dyrkingsvilkår. Men det tykkjest klart at å foredla for typar med opprette blad ikkje er noka patentløyning i seg sjølv. I Canada har Tanner (1969) målt avlingstilvekst hos liner av bygg med ymis bladvinkel. Eit år da både erektofile og planofile liner hadde LAI over 9, var dei erektofile 20 prosent betre enn dei planofile. Eit anna år da tørke gjorde at LAI ikkje kom høgare enn 3,2 til 3,5, var det ingen skilnad i avlingstilvekst.

For desse bygglinene kan ein dra den slutninga at berre når veksevilkåra låg til rette for det, kunne opprette blad auka produksjonen. Den same konklusjonen har Winter & Ohlrogge (1973) komme til for mais i Indiana. Berre i ein tett plantesetnad, der ikkje næring, vatn eller sjukdommar sette produksjonen attende, fekk dei avlingsauke for opprette blad. I kveite har ein erektofil sort vore mindre tevfør andsynes ugras, og han tapte difor i produksjon jamført med ein planofil der det var mye ugras (Tanner 1969).

Fleire forsøk som er gjorde for å klarleggja verknaden av bladvinkelen på produksjonen, er ikkje innvendingsfrie, for di dei er gjorde berre ved eitt nivå av LAI. Når ein i mais stundom har fått større kornavling etter oppbinding av blada i ein planofil sort, kan årsaka også vera at det har komme meir lys inn til blada der kolbane sat (Loomis & Williams 1969).

I bete har ein brukt foredla sortar i jamføring med villformene som døme på korleis opprette blad i kulturformene har gitt grunnlag for auka produktivitet. Villformene er jamt

planofile. Dette forsøket er heller ikkje eintydig, for di LAI var heller låg (2 til 3), og den røynelege årsaka kunne like gjerne vera den større spreinga bladverket har i høgda hos kulturformene. Også det gjer at strålinga får betre høve til å trengja inn i plantesetnaden. Dessutan er ei større rot hos kulturformene eit sterkare karbohydratsluk ('sink'). I følgje simuleringsmodellar (fig. 3.12) skulle det heller vera ein liten føremonn med horisontale blad ved så låg LAI som 2 til 3. Modellen i figur 3.12 samstavar elles godt med forsøksresultata i bygg og mais som er refererte ovanfor.



Figur 3.12.

Simulert avlingstilvekst per dag i mais og kløver med ymis bladvinkel (α , rekna frå horisontalplanet) og ymis bladarealindeks. Modellen er laga for amerikanske tilhøve og gjeld for 1. juli på 38° nordleg breidd (Loomis & Williams 1969).

Teoretiske modellar for utforminga av den romlege ordinga til bladverket konkluderer med at ein variert bladvinkel frå toppen og ned mot botnen av bestanden vil gi grunnlag for mest produktive plantesetnader (Nichiporovich 1962, Kuroiwa 1970). Såleis har Nichiporovich (1962) skissert som ein ideell skipnad av bladverket at dei lågaste 13% av LAI har ein vinkel mellom 0 og 30° frå horisontalplanet, neste 37% mellom 30 og 60° og at den øvste halvta av LAI ligg mellom 60 og 90°.

3.6.2. Orientering i horisontalplanet

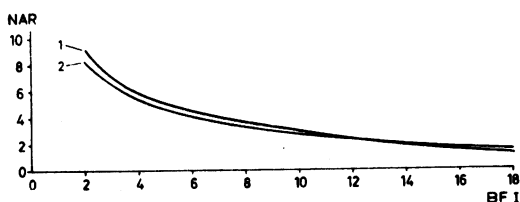
Det er noko motstridande resultat med omsyn til orientering av blada i himmelretninga, men det kan komma av variasjon mellom artar og sortar som er prøvde. Hos nokre sortar av mais og sorghum er det i alle fall observert ei klar aust-

vest-orientering av blada (retninga bladspissen peikar i) utan omsyn til retninga av såradene. Heliotropiske rørsler hos blada er kjende i solvendel (*Helianthus annuus*), men det er meir ukjent kva dette har å seia for produksjonsevna (Loomis & Williams 1969).

3.6.3. Bladfordeling, storleik og form

Det er ikkje det same for produktiviteten til ein plantesetnad om heile bladflata er samla i ei heller tynn flo eller om blada er spreidde langs heile høgda av plantane. For det første er det betre med eit lite (LAI/H)-høve (H = høgda) enn med eit stort, men attåt må samla bladflate helst vera tolleg jamt fordelt langs høgda av plantesetnaden (Nichiporovich 1967). I plantesetnader kan det vera stor skilnad i kor stor del av plantehøgda ei eining av LAI er spreidd over. Hos tjukt sådd kvitkløver kan ei eining LAI vera samla på 1 cm i høgda, medan det hos mais er spreidd over 50 cm eller meir (Monteith 1969). Ved foredling av særleg stuttstråa kornsortar kan det tenkjast ein lyt ta noko omsyn til fordelinga av bladflata langs høgda av bladverket.

Skilnader i bestandsmorfologien mellom timotei og engsvingel har spegla seg av i NAR, jamvel om utslaga var mindre enn det ein kunne ha venta (fig. 3.13).



Figur 3.13.

Nettoassimilasjonsrate, NAR $\text{gm}^{-2}\text{d}^{-1}$, ved ymis bladarealindeks, LAI, hos engsvingel (1) og timotei (2) (Kornher 1971).

Ved lågare bladarealindeks låg NAR hos engsvingel litt over den hos timotei. Det kan komma av at timotei hadde noko mindre opprette blad enn engsvingelen. Ved stor bladarealindeks var NAR størst hos timotei, og det kan komma av at

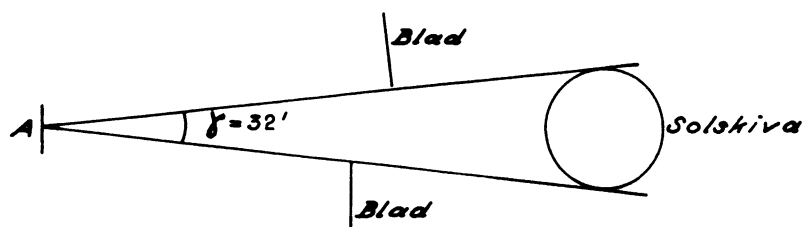
timoteien, som er eit strågras, ved skyting lyfte fleire av blada opp frå botnen av bladverket enn engsvingelen gjorde.

Eigenskygginga i plantesetnaden rettar seg etter storleiken av blada i høve til avstanden mellom dei. Frå ein synsstad i avstanden a frå sentrum av eit sirkelforma blad med breidda b fyller bladet desse romvinklane i steradianar ved ymis storleik av høvestalet b/a :

b/a :	∞	3	2	1	$\frac{1}{2}$
Romvinkel, sr	2π	$0,89\pi$	$0,59\pi$	$0,21\pi$	$0,06\pi$

Når avstaden er halve bladbreidda ($b/a = 2$), er mindre enn ein tredel av himmelen skjerma av bladet. Nedgangen i romvinkelen er absolutt sett stor inntil avstanden (a) er lik bladbreidda (b), medan vidare nedgang i høvestalet gir lita innskrenking i romvinkelen. Taldømet syner at bladstorleiken i høve til spreininga av blada påverkar inntrenginga av diffust lys i plantesetnaden mye. Dette er grunnlaget for at fordelinga av diffust lys i ein setnad av solvendel med store, breie blad, som er godt spreidde, er tolleg lik fordelinga i luserne, som har små blad og mye lågare plantar (Anderson 1966).

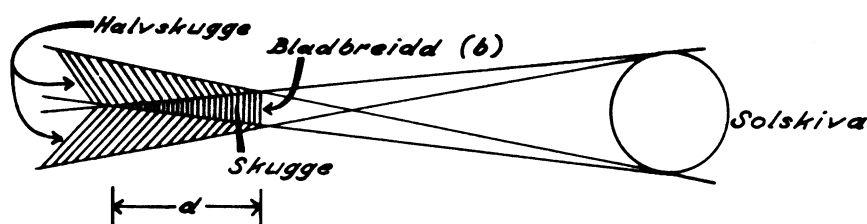
Eit liknande, geometrisk resonnement kan ein bruka for opningar mellom blada. Sola sedd frå jorda dekkjer ein vinkel på 32 minutt, og $\text{tg } 32' = 0,0093 \approx 1/100$.



Dersom opninga såleis er større enn $1/100$ av avstanden til synsstaden (A), vil heile lysstraumen kunna falla inn til solflekken på bladet (A). Dersom opninga er mindre, vil

solflekken få redusert innstråling jamført med direkte, fullt sollys. Dette skjer ofte i skog, og det same skjer i plante-setnader med tett bladverk av små eller mye oppdelte blad (t.d. gulrot).

Sola lagar også halvskugge rundt den verkelege skuggen frå eit blad.



Når sola dekkjer ein vinkel på $32'$, vil breidda av halvskuggen på kvar side av bladet vera om lag $1/100$ av avstanden frå bladet til observasjonsstaden. Det er mye av slike halvskuggar der blada er smale eller mye spreidde i høgda (t.d. bartre og asparges). I slike plantesetnader er skuggekantane svært uklare, og ein kan vanskeleg skilja mellom direkte og diffust lys.

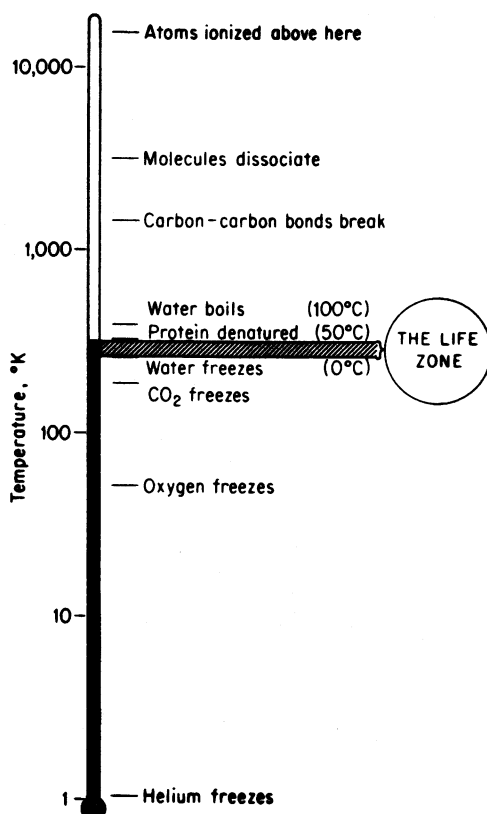
Det er ei følgje av det som er sagt ovanfor, at artar med store, runde blad anten bør ha ein stor bladvinkel (opprette blad, t.d. bete) eller at blada bør vera mye spreidde i høgda (t.d. solvendel). Setnader med små blad, med stort høvestal mellom lengd og breidd, eller med mye flika blad, kan vera svært produktive, jamvel om dei ikkje har stor spreing av bladmassen i høgda (t.d. gulrot, engvekstar) (Nichiporovich 1967).

4. TEMPERATUR

4.1 DEFINISJON OG VARIASJON

Ved nullpunktet på den absolute temperaturskalaen, 0° Kelvin, er alle molekyl i eit stoff i ro. Etter kvart som ein fører energi inn i eit system, vil molekyla ta til å svinga. Temperaturen er eit mål for energitilstanden i systemet eller med andre ord svingetilstanden i molekyla.

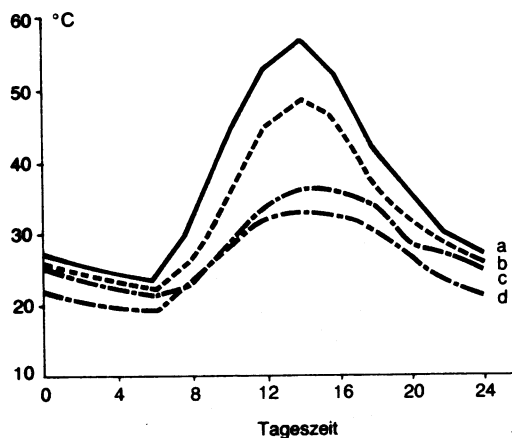
Figur 4.1 syner at heile temperaturskalaen dekkjer eit område på 10 000 gradar om lag. For plantar er berre ein liten del av denne temperaturskalaen av interesse. Det er først og fremst området frå om lag 0°C, eller frysepunktet for vatn, og opp mot 50°C, der proteina tek til å denaturera. Rett nok finst det særleg lågare organismar som toler høgare temperaturar, og temperaturar under null er det så avgjort av interesse for overvintring av fleirårige vekstar.



Figur 4.1.

Den delen av mogleg temperaturvariasjon som livsprosessar kan skje i, utgjer ein svært liten del av heile variasjonsbreidda (Leopold 1964).

Jamvel om den biologisk interessante delen av temperaturskalaen er relativt trong, så kan plantar verta utsette for nokså store svingingar i temperaturen. Figur 4.2 gir eit døme på slike svingingar gjennom eit døgn med lite skydekke. Lufttemperaturen 10 cm over jordyta varierte frå noko under 20 til godt og vel 30°C. I jordyta under ein grissen plantesetnad varierte temperaturen frå godt og vel 20 til opp imot 50°C. I tettare plantesetnad vart svingingane ved jordyta mindre.



Figur 4.2.

Døgnvariasjon i temperatur i det øvste jordsjiktet ned til 1,3 cm under ymist plantedekke

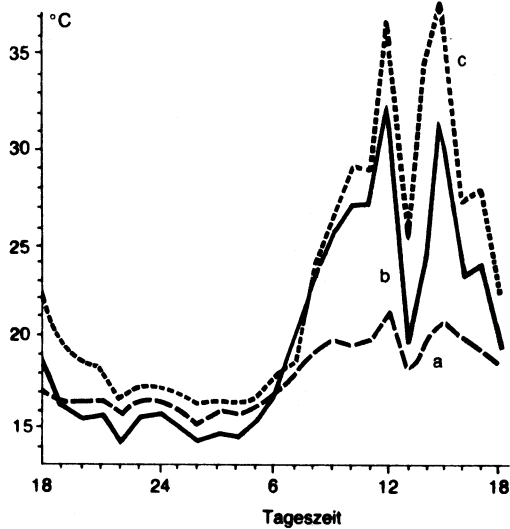
- a) utan plantedekke
- b) tynn plantesetnad
- c) tett plantesetnad
- d) lufttemperatur 19 cm over jordyta

(Frå Geisler 1980).

Figur 4.3 syner ein liknande døgnvariasjon som fig. 4.2, og at temperaturen i bladvevet på ein dag med lite skyer kunne variera frå under 15 til over 30°C, når lufttemperaturen varierte mellom 15 og 21°C. Ein gråvêrsdag varierer bladtemperaturen mye mindre, frå eit par gradar til 6-7°C.

I typiske utstrålings situasjonar kan bladtemperaturen verta mye lågare enn lufttemperaturen. Frå målingar i nåler hos sembrafuru er tekne desse tala (Geisler 1980):

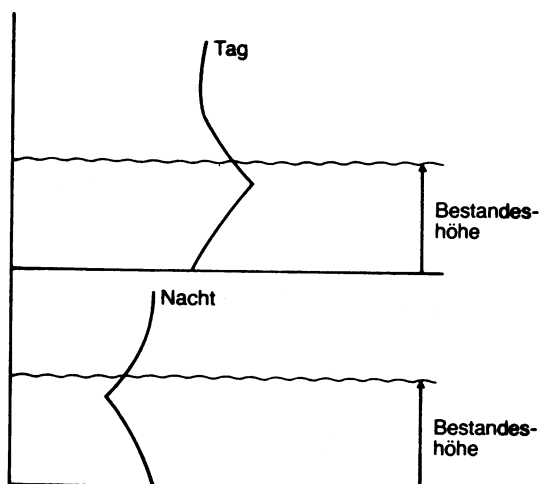
Lufttemperatur °C	Skydekke, i tidelar	Skilnad luft-nål, °C
-10,8	5	-4,0
-11,0	9	-2,0
-14,4	0	-6,5



Figur 4.3.

Temperaturgang i det øvste jordsjiktet (c), i bladvevet (b) og i lufta (a) (Frå Geisler 1980).

Om dagen er temperaturen høgast eit lite stykke nede i ein plantesetnad, eller der mesteparten av innstrålinga er fanga opp (fig. 4.4). Det er lågare temperatur ned mot jorda og lågare temperatur opp gjennom lufta over plantesetnaden. Om natta er dette omvendt. Temperaturen vert lågast i det området der han var høgast om dagen. Det er høgare temperatur ned mot jordyta og opp gjennom lufta i dei nærmaste laga over plantesetnaden.



Figur 4.4.

Prinsippskisser av temperaturgradient i plantesetnad om dagen og om natta (Geisler 1980).

4.2. BIOLOGISKE VERKNADER

4.2.1. Allment

Ein stor del av livsfunksjonane i ein plante er kjemiske reaksjonar. Farten (k) som slike reaksjonar går med, stig eksponentielt med temperaturen

$$k = A \exp(-E_a/RT) \quad (4.1)$$

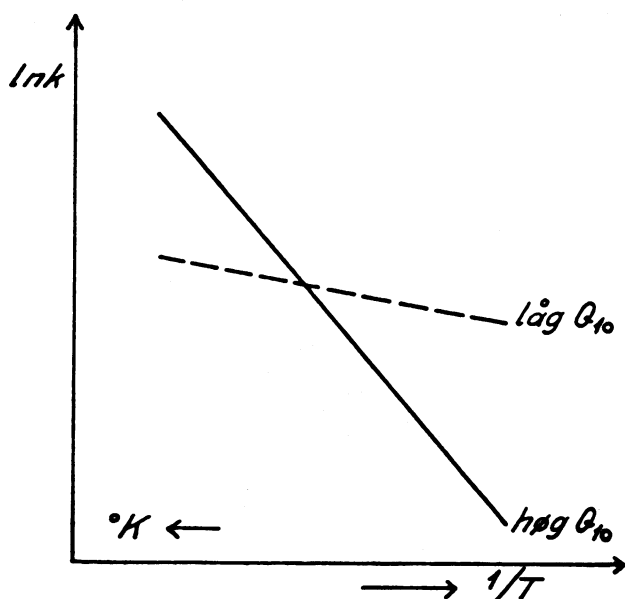
der E_a er aktiveringsenergien, R gasskonstanten og T absolutt temperatur.

Temperaturkoeffisienten, Q_{10} , for ein kjemisk reaksjon er definert som kvotienten mellom reaksjonsfarten (k_2) ved ein gitt temperatur og den (k_1) ved ein temperatur som er 10°C lågare

$$Q_{10} = k_2/k_1 \quad (4.2)$$

Etter omforming av (4.1) og kombinasjon med (4.2) får ein:

$$\ln Q_{10} = \ln k_2 - \ln k_1 = \frac{E_a}{R} \cdot \frac{10}{T_2 T_1} \quad (4.3)$$

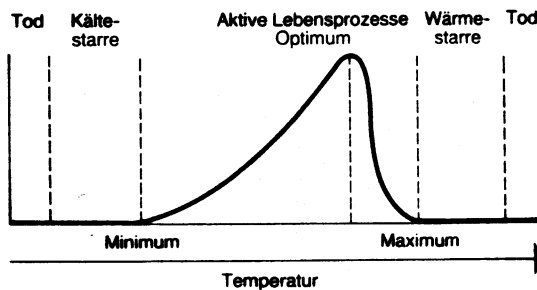


Figur 4.5.

Arrheniusdiagram som syner samanhengen mellom reaksjonsfarten (k) og temperaturen ($T^\circ\text{K}$) ved høg og låg Q_{10} .

Arrheniuslikninga (4.1) er brukande ikkje berre for reaktandar i løysing eller gassar, men òg for reaksjonar som går føre seg på yter av ymist slag. Mange enzymatiske reaksjonar i levande vev går føre seg på eller i tilknytning til membranar. Temperaturen verkar også på viskositeten i væsker og mekaniske eigenskapar ved faste stoff. Slike temperaturverknader er gjerne veikare enn verknader på kjemiske reaksjonar, dvs. Q_{10} er lågare.

I plantar er ei heil rad fysiologiske prosessar temperaturavhengige, t.d. karbondioksidassimilasjon, anding, translokasjon, celledeling, cellestrekking, vassopptak, joneopptak, fenologisk utvikling, herding, vernalisering, ettermogning av frø, daglengdreaksjonar, frostskaade, spiring. Dette samlar seg opp til eit generelt bilde av temperaturverknad på livsovringer hos plantar (fig. 4.6).



Figur 4.6.

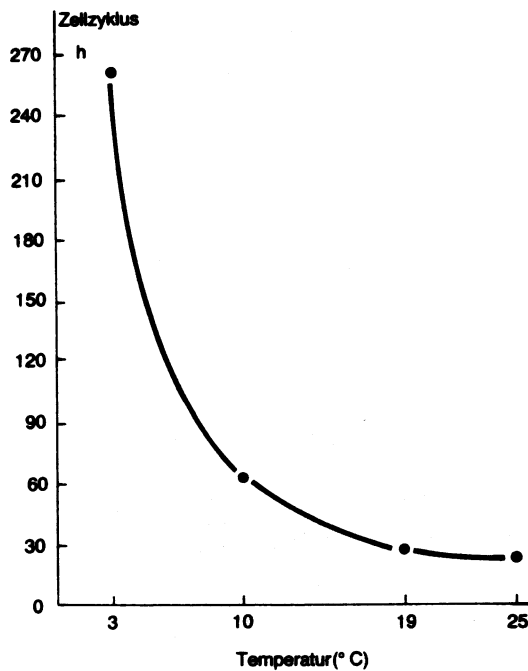
Generalisert framstilling av samanhengen mellom temperatur og livsovringer hos plantar (Geisler 1980).

4.2.2. Cellevekst

Ved stigande temperatur aukar farten i celledelinga slik at tida for ein cellyklus minkar (fig. 4.7).

Cellestrekkinga syner ein meir samansett reaksjon på temperaturen enn celledelinga. I grorotspissar av 'Eroica' kveite fann Burstrøm (1956) følgjande tal for ferdigstrekte celler.

	Cellelengd i μm		
Temperatur, $^{\circ}\text{C}$	10	20	30
Utan mannitol	<u>277</u>	246	216
Med mannitol	193	<u>212</u>	196
Dagar til full strekking	4	2	2



Figur 4.7.

Sambandet mellom temperatur og lengda av cellesyklusen i timar hos rotspiss av åkerbønne (Frå Geisler 1980).

Dette viser at cellestrekkinga varer lenger når temperaturen er låg, og det gav dei største cellene da veksemediet var utan mannitol. Med betre karbohydrattilgang vart cellene lengst ved høgare temperatur, jamvel om strekkinga varte berre halvt så lenge ved 20 som ved 10°C .

I intakte plantar kjem sjølvsagt verknader på både deling og strekking til uttrykk. Plantehøgda og storleiken på blad vert jamt størst ved låge temperaturar om plantane får tid nok. Forsøk med åkerbønne i klimaveksthus syner dét (Skjelvåg 1981a):

Temperatur, °C	12	15	18	21	24
Plantehøgd, cm	188	172	169	165	158
Tal blad	29,2	30,5	31,2	35,5	35,5
Internodielengd, mm	64	56	54	47	45
Dagleg strekkingsvekst hos halvaksne plantar, mm	25	25	33	36	38

Bladdanninga skil seg frå strekkingsveksten, og temperaturverknaden liknar på den i celledelinga (fig. 4.7).

Tilgangen på karbohydrat og strekkingsføre celler kan påverka korleis strekkingsveksten rettar seg etter temperaturen. Når innstrålinga ei veke føre det døgnet ein målte høgdevekst i, var låg, vart det lite og inkje utslag i høgdeveksten for temperaturen. Når innstrålinga på førehand hadde vore større, og det truleg var fleire strekkingsføre celler i planten, vart det òg stor auke i strekkingsveksten for stigande temperatur (Skjelvåg 1981a). Innstrålinga i måleperioden var den same i begge høve, $20 \text{ MJ m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

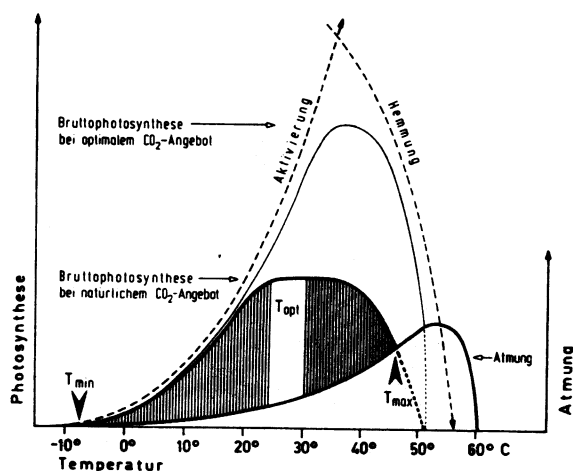
Innstråling ei veke føre, $\text{MJm}^{-2}\text{d}^{-1}$	10,5	10,5	21	21
Temperatur i måleperioden, °C	12	24	12	24
Høgdevekst, mm d^{-1}	27	27	28	46

I samandrag er temperaturverknadene på cellevekst slik: Celledeling og -strekking går snøggare ved stigande temperatur. Endeleg celledelingslengd kan verta større, og endeleg plantehøgd, internodielengd og bladstorleik, vert gjerne større ved lågare temperatur. Andre faktorar som stråling, sukker-tilgang, vasstilgang osb. må vera oppfylte for at temperaturverknaden skal komma til syne.

4.2.3. Karbondioksidassimilasjonen

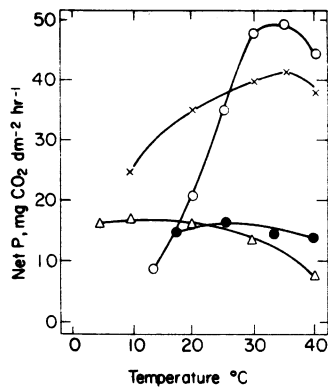
Den biokjemiske delen av fotosyntensen er styrt av enzymreaksjonar og følgjeleg temperaturavhengig. I kortvarige forsøk og ved høg konsentrasjon av karbondioksid kan CO₂-assimilasjonen auka til ein temperatur på 30°C og høgare også hos C₄-plantar. Med stigande temperatur og lengre tid aukar dei hemmande verknadene ved at fotorespirasjonen vert stimulert og truleg pga. deaktivering av enzym. Det kan òg vera at inntaket av CO₂ vert ein flaskehals når assimilasjonen går snøgt ved høg temperatur, jamvel om ein har auka karbondioksidkonsentrasjonen (Devlin & Witham 1983).

Ved naturleg CO₂-konsentrasjon i lufta vert den snøgt minimumsfaktoren. Difor flatar kurva for bruttofotosyntesen etter kvart ut (fig. 4.8). Andinga aukar eksponentielt med temperaturen over eit vidare område, men bryt saman ved høg temperatur. Også respirasjonen kan stiga til høge temperaturar i kortvarige forsøk, men han går da ned med tida. T.d. kan anding ved 45°C etter nokre timar vera jamstor med den ved 25°C, som heldt seg tolleg stabil hos frøplantar av ert (Devlin & Witham 1983). Skilnaden mellom bruttofotosyntese og anding, skravert i fig. 4.8, kan variera lite over fleire gradar, og såleis kan fleire artar visa liten reaksjon i nettofotosyntesen på temperatur (fig. 4.9).



Figur 4.8.

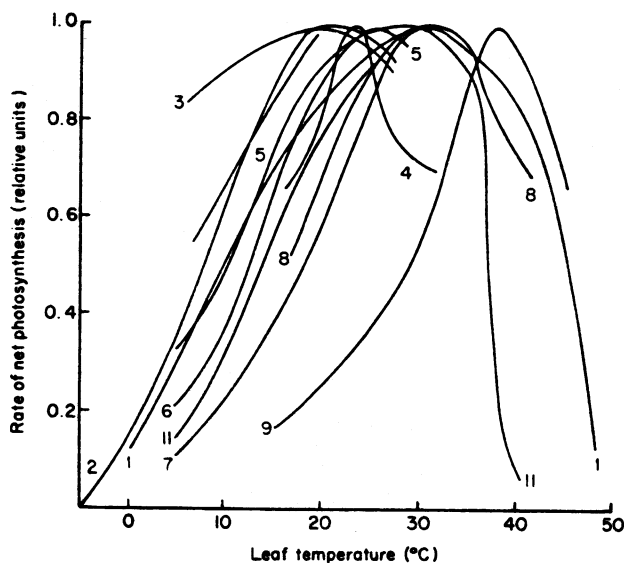
Prinsippfigur av sambandet mellom temperatur og karbondioksidassimilasjon (Larcher 1976).



Figur 4.9.

Sambandet mellom nettofotosyntese og temperatur hos C₄-plantane: mais (○) og bermudagrass (x), og C₃-artane: kveite (△) og tobakk (●). 300 ppm CO₂ og høg innstråling (Zelitch 1971).

Det veike sambandet mellom temperatur og nettofotosyntese hos C₃-artar vert forklart ved fotorespirasjonen, som aukar sterkt med temperaturen (Zelitch 1971). Det er elles verdt å merka seg at mais kan vera ein mindre effektiv tørrstoffprodusent enn kveite ved 15°C. Andre samanstillingar av ymse granskingar syner at også C₃-artar kan visa klar optimumstemperatur for nettofotosyntesen (fig. 4.10). Dessutan viser alle artar med unntak av røsslyng i fig. 4.10 ein sterk nedgang når temperaturen kjem under 15°C og stundom frå høgare nivå.

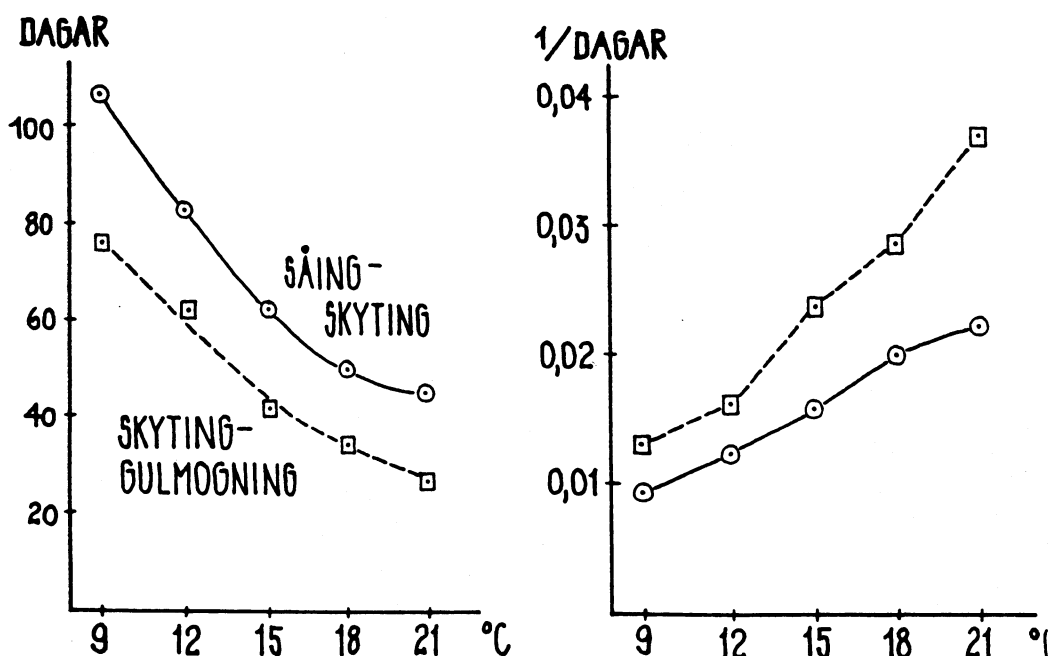


Figur 4.10.

Sambandet mellom nettofotosyntese og temperatur ved høg innstråling hos ymse artar. 1 *Mimulus cardinalis*, 2 sitkagran, 3 røsslyng, 4 hundegrass, 5 *Marchantia polymorpha*, 6 svine melde, 7 *Atriplex rosea*, 8 takrøyr, 9 *Pennisetum albicans*, 10 *Sesleria albicans*, 11 *Spartina townsendii* (Grace 1977).

4.2.4. Fenologisk utvikling

Stigande temperatur gir snøggare fenologisk utvikling. Det ser ein klarast hos faseskiftarar som t.d. korn. I 'Pol' havre dyrka ved konstant temperatur og 16 timars dag, tok utviklinga frå såing til skyting og frå skyting til gulmogning stadig kortare tid ved stigande temperatur (fig. 4.11.)



Figur 4.11 Tal dagar og utviklingsfart frå såing til skyting og frå skyting til gulmogning hos 'Pol' havre ved konstant temperatur og 16 timars dag; av dei 8 t fotosynteseperiode (Bleken & Skjelvåg 1986).

Varmesummen eller temperatursummen er ofte nytta som mål for temperaturkravet for fenologisk utvikling. Omgrepet byggjer på dei føresetnadene at berre temperaturar over ein treskelverdi verkar på utviklingsfarten, og at summen av effektive temperaturar utan omsyn til nivå er konstant for kvar fase.

Døgn er oftast nytta som tidseining, jamvel om ein kan bruka både lengre og stuttare periodar. Etter dette er:

$$\sum_{i=1}^n (t_i - t_b) = k \quad (4.4)$$

der:

- t_i = døgnmiddeltemperaturen i døgn i
- t_b = treskeltemperaturen
- n = tal døgn den aktuelle fasen har vart
- k = konstant

Likning (4.4) kan omformast slik:

$$\sum_{i=1}^n t_i - \sum_{i=1}^n t_b = k \quad (4.5)$$

$$n \cdot \bar{t} - n \cdot t_b = k \quad (4.6)$$

$$\frac{1}{n} = -\frac{1}{k} t_b + \frac{1}{k} \bar{t} \quad (4.7)$$

$$\frac{1}{n} = -a + b\bar{t} \quad (4.8)$$

der \bar{t} er middeltemperaturen for perioden på n døgn. t_b er rekna som konstant for den gjeldande fasen, og dermed kan ein finna $a = t_b/k$ og $b = 1/k$ ved enkel regresjon. Treskeltemperaturen er definert som den temperaturen der framgangen i fenologisk utvikling stoggar, dvs. $1/n = 0$. Frå (4.8) finn ein da:

$$t_b = \frac{a}{b} \quad (4.9)$$

Spiring hos åkerbønne frå 5 cm sådjupn og ved konstant temperatur gav denne likninga (Skjelvåg 1981a):

$$1/n = -0,0303 + 0,0103 \cdot \bar{t} \quad (r^2 = 0,99) \quad (4.10)$$

$$t_b = 0,0303/0,0103 \approx 2,9^\circ\text{C} \quad (4.11)$$

Varmesumregelen er brukande for temperaturar frå litt over minimumstemperaturen og til noko under optimumstemperaturen. Både minimum-, optimum- og maksimumstemperatur for spriring varierer med art og økotype. Skilnaden mellom kjende artar i minimums- og maksimumstemperaturen kan vera frå 13 til 18°C, medan skilnaden i optimumstemperatur kan vera om lag halvta av dette.

	°C:	Minimum	Optimum	Maksimum
Rug		1-2	25-30	30-37
Raudkløver		2-3	31-37	37-44
Mais		8-10	32-35	44-50
Ris		10-12	30-37	40-42
Agurk		16-19	31-37	44-52

(Frå Geisler 1980)

Utleilinga ovanfor syner at utviklingsfarten $1/n$ må vera ein rettlina funksjon av middeltemperaturen om varmesumregelen skal gjelda. Det vil seia at utviklinga må verta stadig sterkare påverka av prosessar med låg Q_{10} ved stigande temperatur, jf. likning (4.1) og (4.2). Spiring er eit godt døme på eit lineært samband mellom $1/n$ og \bar{t} . Det kan tyda på at diffusjon av vatn, som har lågare Q_{10} enn enzymatisk omdanning av karbohydrat, verkar meir avgrensande på spirefarten ved stigande temperatur.

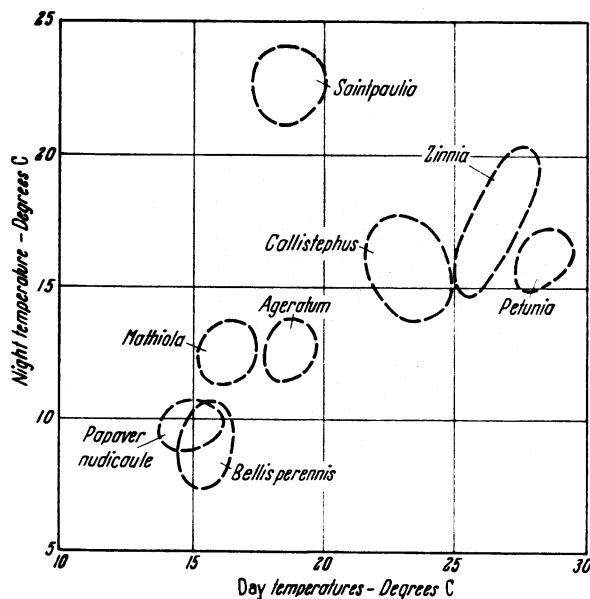
I fasen såing-skyting har utviklinga hos 'Pol' havre følgd varmesumregelen godt (fig. 4.11). Også i fasen skyting-gulmogning var sambandet vel forklart ved ein lineær funksjon, men ein anar eit visst avvik, som ikkje var statistisk sikkert.

Temperaturverknaden på fenologisk utvikling rettar seg etter daglengda (sjå kap. 5), og dessutan tyder granskingar på at verknaden av dag- og nattemperatur kan vera ulik (Robertson 1968, Skjelvåg 1981b).

4.2.5. Termoperiodisitet

Det er i hovudsaka to slag termoperiodisitet: (1) den årstidsbundne og (2) døgnvariasjonen i temperatur. Den førstnemnde er viktig for tre, buskar, ymse knollvekstar og fleirårige urter. Han har nær tilknytting til vernalisering og kuldekrav hos knoppar for å bryta. Den viktige rolla åt døgnvariasjon i temperatur har vore kjend blant veksthusgartnarar i lang tid, og føremonnen med lågare nattemperatur er eit svært utbreidd fenomen hos høgare plantar (Went 1961).

Saintpaulia i fig. 4.12 er eit unntak. Plantar frå temperert klima veks gjerne best om nattemperaturen er om lag 6°C lågare enn dagtemperaturen.



Figur 4.12.

Optimal dag- og nattemperatur for vegetativ vekst hos ymse artar (Went 1961).

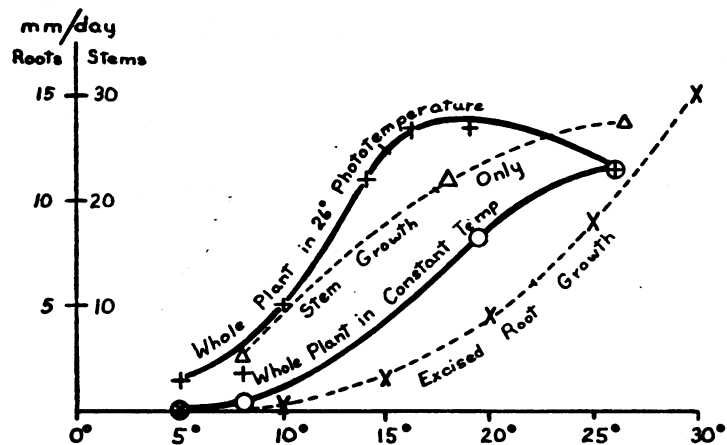
Ert som vart dyrka ved 10, 17 og 20°C konstant temperatur hadde mindre lengdevekst enn plantar som stod ved varierende dag/nattemperatur. Veksthemminga vart også ført over til neste generasjon, og ho auka di fleire generasjonar plantane fekk ved konstant temperatur. Det måtte tre generasjonar til i vekslande temperatur før hemminga var fjerna (Highkin 1958). Liknande hemming vart seinare vist ved 23°C konstant temperatur (Highkin & Lang 1966).

Eit døme frå kvitkløver syner at ein slett ikkje kan generalisera med omsyn til termoperiodiske reaksjonar. Tabellen nedanfor etter Beinhart (1962) viser at det var berre ved ekstreme temperaturar at plantane vart større ved ulik dag- og nattemperatur.

Dag ¹⁾ - \ Nattemperatur °C	Tørrvekt i mg / plante			
	10	17	23	30
10	178	252	223	<u>335</u>
17	412	<u>495</u>	478	437
23	477	481	<u>523</u>	395
30	<u>327</u>	310	312	290

1) 14,5 timars dag, 600 ft-c lysintensitet, i 6 veker.

Den stimulerande verknaden av lågare nattemperatur knyter seg til planten som ein heil organisme. Einskilde organ kan visa andre reaksjonar enn heile planten (fig. 4.13).



Figur 4.13. Strekking av stengel hos tomat ved ymis nattemperatur (Went 1957).

- o: planten ved same temperatur dag og natt
- + : planten ved 26°C om dagen og ymis nattemperatur
- Δ: berre strekkingssona av stengelen ved temperaturane i abscissen
- x: avskorne røter ved ymis temperatur

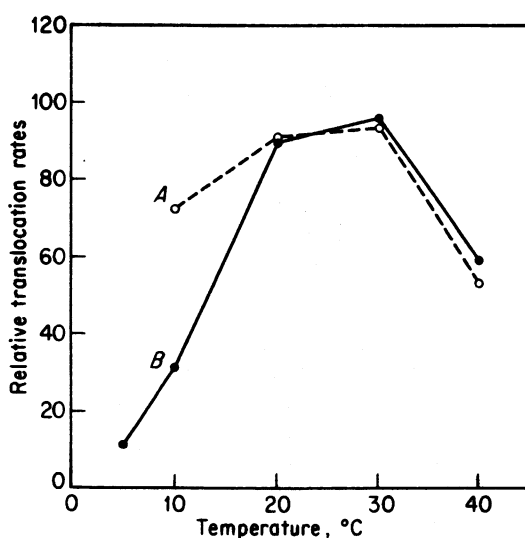
Låg nattemperatur er gjerne betre for plantar som veks under låg innstråling. Når ein aukar CO₂-innhaldet i lufta og gir rikeleg med lys, kan høgare nattemperatur enn vanleg brukt vera bateleg (Leopold & Kriedemann 1975).

Det synest ikkje vera noka samlande og einfelt fysiologisk forklaring på termoperiodisitet. Sukkerinnhaldet i plantar aukar gjerne ved lågare nattemperatur, men det kan ikkje vera på grunn av større translokasjon, for den aukar med temperaturen til omkring 25°C. Verknader gjennom hormonell regulering har vore drege fram som forklaring på temperaturverknader i andre forsøk (Leopold & Kriedemann 1975).

Andre fenomen som ein kan setja i samband med dette, er ei fleire gonger snøggare celledeling om natta enn om dagen (Bünning 1953). Jamvel ved konstant temperatur er strekingsveksten hos åkerbønne inntil tre gonger større mellom kl. 1800 og 0800 enn i resten av døgnet (Skjelvåg 1981c). Nokre peikar på større turgortrykk i plantane om natta som årsak til dette (Kristoffersen 1963), andre talar mot det (Burstrom 1976).

4.2.6. Innlagring

Karbohydrattransporten i silvev aukar med stigande temperatur (fig. 4.14).



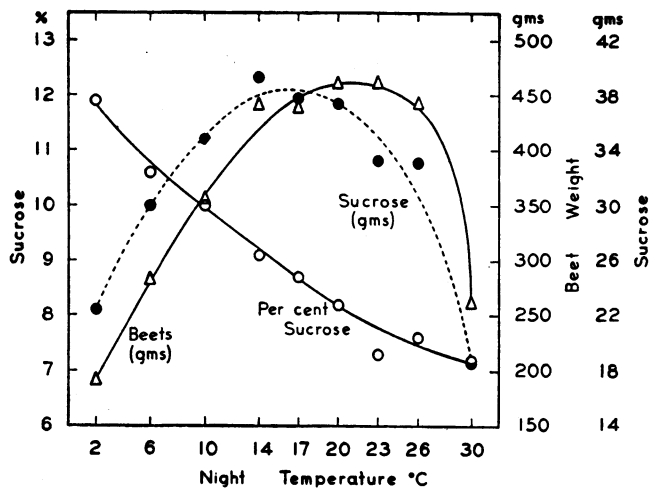
Figur 4.14.

Translokasjon av karbohydrat frå blad hos bønne ved ymsis temperatur. (Frå Leopold & Kriedemann 1975).

A: temperaturstyring berre omkring bladstilken

B: heile planten ved same temperatur

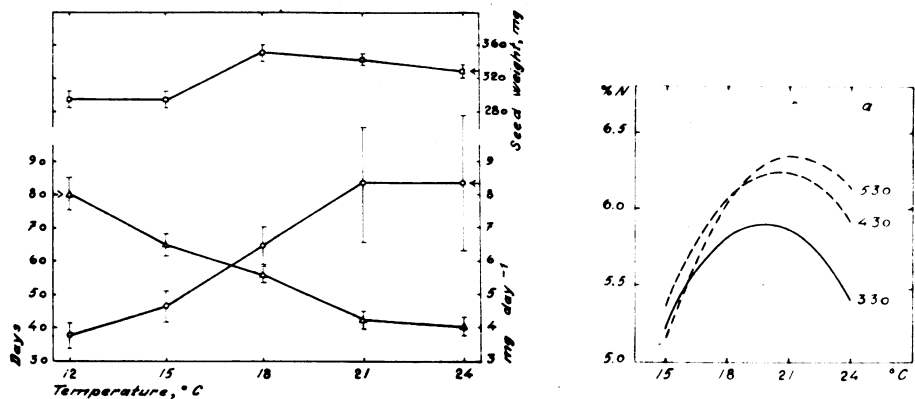
Fleire prosessar enn translokasjon er med og gir sluttresultatet. I sukkerbete har sukkerkonsentrasjonen auka med fallande nattemperatur, medan friskvekt av rot auka til 23°C. Sukkeravlinga auka til 14°C (fig. 4.15).



Figur 4.15.

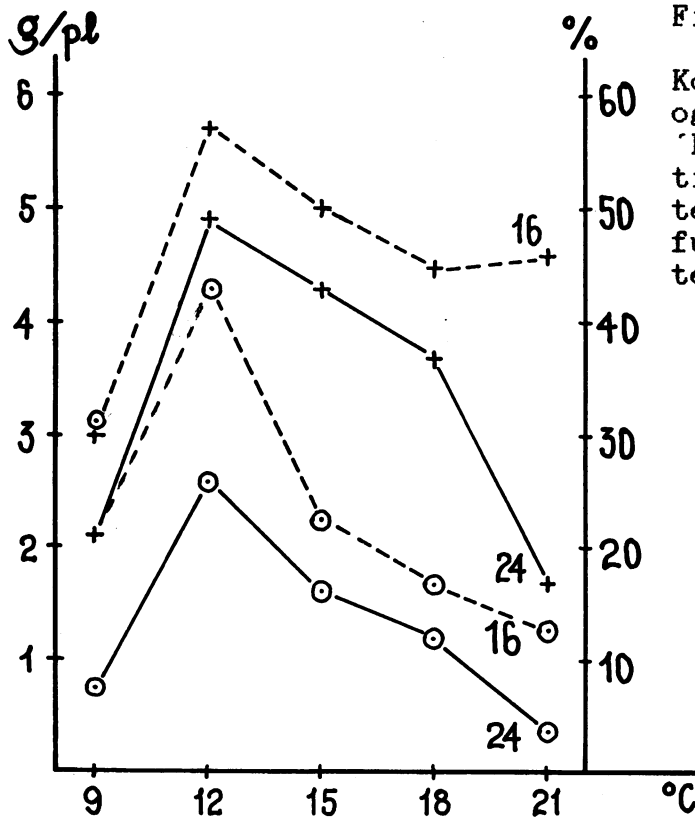
Sukkerinnhald, friskvekt av røter og sukkeravling pr. rot i sukkerbete dyrka ved ymis nattemperatur. Middel av dagtemperatur på 20, 23 og 26°C, 8 timars dag, 800 ftc, i 4 mdr. (Ulrich 1952).

Samstundes som translokasjonsfarten aukar med stigande temperatur, aukar òg farten på mogningsprosessen, og den tida som innlagringa kan vara, vert stuttare. Såleis har frøstorleiken hos åkerbønne vorte større ved 18°C enn ved både høgare og lågare temperatur, medan proteininnhaldet auka til



Figur 4.16. Verknad av konstant temperatur på frøstorleik, innlagringsfart, innlagringstid (venstre) og N-innhald i frø på 330, 430 og 530 mg (høgre) hos 'Pirhonen' åkerbønne. Naturleg daglengd og dagslys på Ås i juli-september (Skjelvåg 1981 a, d).

21°C (fig. 4.16). Jamt lågare temperatur gir den største kornavlinga, så sant translokasjonen ikkje vert alt for sterkt hemma, og det er tid nok til å nå full mogning (fig. 4.17).



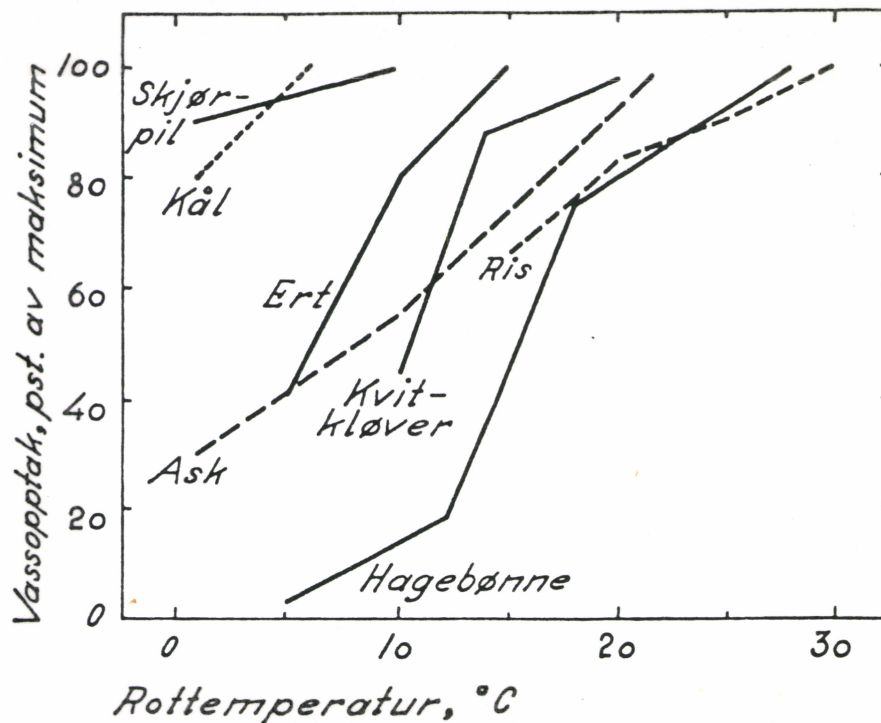
Figur 4.17.

Kornavling pr. plante (0) og kornprosent (+) hos 'Pol' havre ved 16 og 24 timars daglengd og konstant temperatur. Hausting ved fullmogning på alle temperaturnivå (unpubl.).

4.2.7. Vassopptak

Vasshushaldet hos plantar rettar seg etter balansen mellom opptak, transport og transpirasjon. Transpirasjonen er den drivande krafta for opptak og transport, men opptaket er oftast den delprosessen som er mest avgrensande. Det er jamt ein sterk auke med stigande temperatur opp til eit nivå som varierer frå art til art (fig. 4.18). Deretter er auken i vassopptaket mindre for kvar grad, og i dei fleste tilfella har det ikkje vore tekn til nedgang jamvel ved høge temperaturar. Det er verdt å merka seg at vassopptaket held seg godt oppe jamvel ved låge temperaturar hos til dømes kål og skjørpil. I meir varmekrevjande artar går vassopptaket mye ned når temperaturen fell.

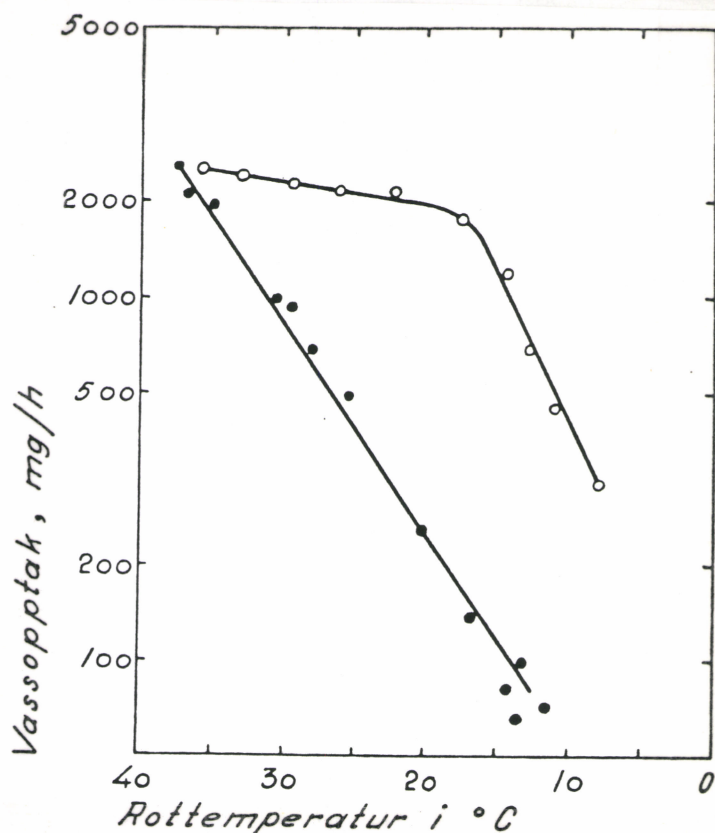
Plantar som står i jord, vil kunna auka vassopptaket ved høgare temperatur blant anna ved større rotvekst og opptak frå nye vasslager. Elles er permeabiliteten eller gjennomslappsevna hos membranar og viskositeten i vatnet to sentrale eigenskapar temperaturen verkar på.



Figur 4.18. Sambandet mellom vassopptak og rottemperatur hos ymse artar (Data frå fleire kjelder: Kuiper 1964, Cooper 1973, Precht et al. 1973.).

Hos hagebønne oppalen ved 17°C var det ein sterk auke i vassopptaket med stigande temperatur frå 8 til 17°C, medan det steig mindre for kvar grad ved høgare temperaturar. Plantar som var oppalne og haldne ved 25°C derimot, synte ikkje slik knekk i kurva, men opptaket låg på eit lågare nivå (fig. 4.19). For dei førstnemnde kan dette forklarast ved permeabilitetsendring med høg Q_{10} som avgrensande mekanisme mellom 8 og 17°C. Ved høgare temperatur har viskositetsendring med låg Q_{10} vore avgrensande. I plantar oppalne ved

25°C var den totale gjennomsleppsevna hos membranar mindre, og ho var avgrensande i heile det prøvde temperaturområdet.



Figur 4.19.

Vassopptak ved ymis rottemperatur hos hagebønneplantar som føre forsøket var oppalne og haldne ved 17°C(○)og 25°C(●)(Kuiper 1964).

Transporten i vedrøra er passiv, og temperaturverknader på transportsnøggleiken der skjer såleis direkte gjennom endra viskositet. Dette kan likevel snautt nok ha avgjerande verknad på vasshushaldet hos plantar så lenge vatnet ikkje har frose, for di opptak og transpirasjon oftast er dei avgrensande delprosessane.

Transpirasjonen frå blad er nøye avhengig av dei fysiske lovene for fordamping, men det skjer ei regulering ved opning og stenging av spalteopningane. Det er først og fremst gjennom direkte og indirekte verknader på spalteopningane og gjennom reguleringa av damptrykket at temperaturen i luft og blad verkar på transpirasjonen. Desse samanhengane er mangesidige og innfløkte, og dei vert ikkje gått nærmare inn

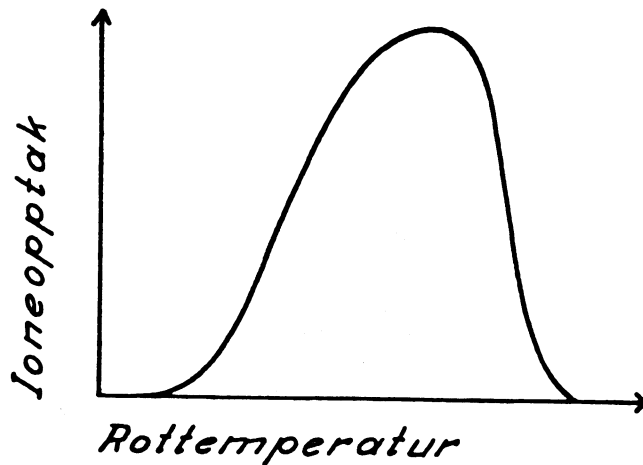
på her. Når karbondioksidassimilasjonen går snøgt, vert CO₂-konsentrasjonen i bladet gjerne lågare og spalteopningane større. Dette kan gi ein omveges temperaturverknad med større spalteopningar ved høg temperatur. Høgare temperatur fører vanlegvis til større skilnad i damptrykk mellom blad og luft. Det aukar transpirasjonen, og det kan utsetja bladet for ein intern skort på vatn, som i sin tur fører til stenging av spalteopningane.

4.2.8. Opptak og frigjering av næring

Ioneopptak er stundom korrelert med transpirasjonen. Det gjeld først og fremst når det er høg konsentrasjon av næringsemne omkring rota, det er god tilgang på energirike emne i rota, og når den generelle næringstilstanden i planten er god (Dragland 1978). Såleis påverkar temperaturen ioneopptaket omveges gjennom transpirasjonen, men det er òg beinveges verknader av temperaturen på ioneopptaket.

Opptaksvegane for ionar er dei same som for vatn, men fordelinga av mengdene på apoplast og symplast er ulik, og drivkreftene har stort sett anna opphav. Symplastvegen må i alle høve brukast frå rotborken gjennom endodermis til sentralsylindern. Truleg skjer innlagringa i vedrøra aktivt. Væskestraumen i vedrøra er sterkt påverka av transpirasjonen, og såleis vert ionetransporten i dei overjordiske delane av planten i ein viss monn avhengig av lufttemperaturen.

Ei generalisert temperaturkurve for ioneopptak ville helst te seg som ei generalisert temperaturkurve for mange andre livsfunksjonar, nemleg samansett av to sigmoide kurvegreiner omkring eit optimum, truleg om lag 25°C, (fig. 4.20).

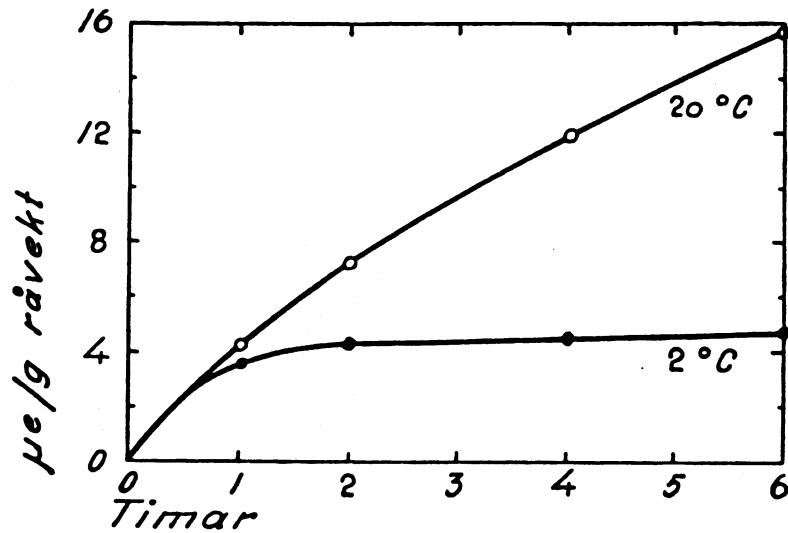


Figur 4.20.

Generalisert temperaturkurve for ioneopptak som funksjon av rottemperatur (Cooper 1973).

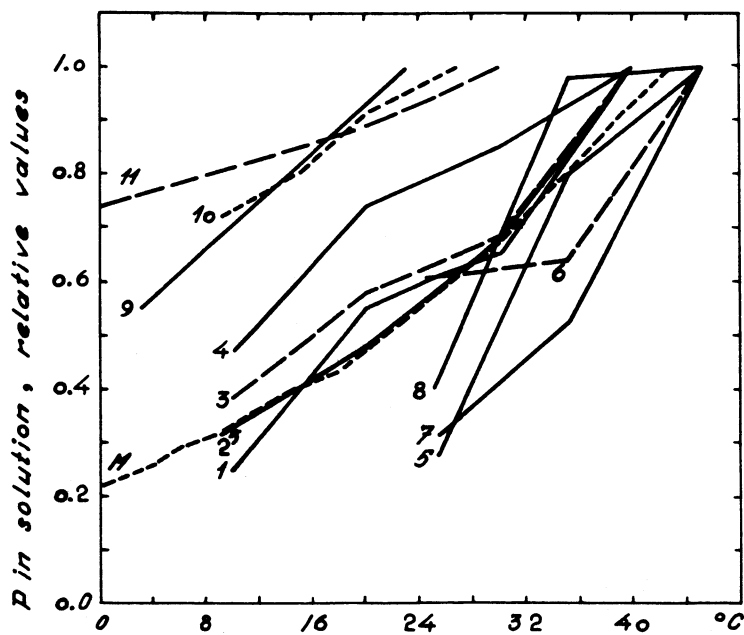
Sutcliff (1962) fann ein jamn auke i kaliumopptaket hos gulrotvev frå temperaturar litt over 0 til 40°C. Deretter minka opptaket sterkt, særleg etter lang opptakstid. Årsaka til nedgangen er helst denaturering av enzym som tek del, og ein større passiv lekkasje, som kjem av at cytoplasmaet vert meir gjennomsleppelig. Sutcliff (1962) deler det totale mineralopptaket hos enkeltceller og heile plantar i to komponentar, ein med Q_{10} omkring 1,2 og ein annan med Q_{10} på 2 til 3 eller høgare. Ein reknar med at opptak etter stutt forsøksstid ved låg temperatur skjer ved fysiske prosessar som diffusjon, massestrøyming, ombyting og adsorpsjon, medan opptak ved høgare temperatur i større monn er avhengig av ein komponent som er påverka av andinga. I figur 4.21 ser ein at opptak ved 2°C, som er dominert av dei fysiske prosessane, nokså snart nådde ei metting, medan opptak ved 20°C heldt fram i lengre tid.

Jordtemperaturen påverkar næringsforsyninga også gjennom frigjering av næringemne og diffusjon av dei til røtene; forutan ved å påverka sjølve utbreiinga av røtene. Figur 4.22 syner at konsentrasjonen av fosfor i jordvaska er sterkt påverka av temperaturen i ymis slag jord. Stigninga på temperaturkurva er likevel ikkje heilt ulik frå den eine til den andre jordtypen.



Figur 4.21.

Opptak av kalium i gulrotvev ved ymis vevstemperatur og etter ymis tid (Sutcliff 1962).



- | | |
|---|--------------------------------|
| 1, 2, 3: Typical agricultural soils | Cooke and Hislope, 1963 |
| 4: Fen peat soil | |
| 5: Light loam | Arambarri and Talibudeen, 1959 |
| 6: 'Exhaustion land' | |
| 7: Rothamsted Highfield | |
| 8: Medium loam | |
| 9: ? | Gunary, 1963 |
| 10: Mean of six English soils | |
| 11: Harwood Piece soil | Aslyng, 1950 |
| 12: Smoothed curve, 17 Australian soils | Barrow and Shaw, 1975 |

Figur 4.22. Verknad av jordtemperatur på konsentrasjonen av fosfor i jordvæska. Ordinativertiane er relative til konsentrasjonen ved den høgaste temperaturen som vart brukt i kvar gransking.

Temperaturverknaden på frigjering av ombyteleg kalium til jordväska er truleg noko lunde den same som er vist ovanfor for fosfor.

Mineraliseringa av organisk bunde nitrogen til ammonium- og nitratar rettast seg etter temperaturen og mengda av organisk N.

$$N_t = N_o [1 - \exp(-k_N t)] \quad (4.12)$$

der: N_t er mengd mineralisert N ved tida t i veker; N_o er mengd umineralisert N, i hovudsaka organisk bunde, $g (g \text{ jord})^{-1}$; og k_N er ein funksjon av temperatur, T :

$$k_N = 3,08 \cdot 10^{-4} (Q_{10}^{0,1T}) \quad (4.13)$$

Q_{10} er i dette høvet vanlegvis 2. Funksjonen gjeld for jord nær feltkapasitet og mellom 0 og 25°C (Milthorpe & Moorby 1979).

Diffusjonen av næringsemne i jordväska er påverka av temperaturen ved auka kinetisk energi og minka viskositet. Diffusjonskoeffisienten kan reknast ut etter Stoke-Einsteinlikninga:

$$D = kT / 6 \pi r \eta \quad (4.14)$$

der k , T , r og η er i sin tur: Stefan-Boltzmanns konstant, absolutt temperatur, ioneradius og viskositet (Barber 1980). Viskositeten minkar med stigande temperatur.

4.2.9. Ymse verknader

Når bløytt frø ligg ved låg temperatur, 0-10°C, men gjerne ned mot 0°C, kan det skunda på etterfølgjande spiring hos somme artar. Dette har vorte gitt den inkjeseiande nemninga stratifisering, som truleg kjem frå hagebruket. Ettermogning av lauk vart gjord ved låg temperatur, og lauken vart lagd mellom lag av sand og mose, som vart vatna (Cardwell 1984). Slik medferd ved låg temperatur fjernar frøkvile, helst ved å endra balansen mellom emne som er spirehemmande (t.d. abcisinsyre) og spirefremmande (t.d. gibberellinsyre). Kravet til låg temperatur for å gjera frøkvila om inkje er typisk for mange artar frå temperert klima, og ein kan sjå det som ein mekanisme for å hindra spiring om hausten.

Høg temperatur fjernar frøkvile i tørre frø. Hos ris gir lagring ved 40-47°C i inntil sju dagar ei normal spiring etterpå ved temperaturar under 30°C (Cardwell 1984). Spiretrege frø av bygg vert spirevilligare etter lagring ved høg temperatur (Strand 1965). Når ein kjenner opphavsområdet til kornartane, kan ein sjå dette som ei tilpassing til ein varm og tørr sommar føre haust med nedbør og vilkår for spiring og vekst.

Somme artar og økotypar må utsetjast for låg temperatur, vernalisering, for å skifta fase og blomstra. Kravet til låg temperatur kan vera absolutt, t.d. kål, bete, kålrot, gulrot og vanleg raigras, eller reaksjonen kan vera kvantitativ, t.d. haustkorn (Dennis 1984). Da vert blomstringa fremma av låg temperatur. Oftast er 0-5°C mest effektivt i vernalisering, men 'Petkus' rug vert velvernalisert ved temperaturar på -3 til 9°C, medan ein japansk reddik (Raphanus sativus) kravde 0°C (Leopold & Kriedemann 1975). Artar med nemnande vernaliseringskrav må ha 4-6 veker ved låg temperatur.

Vernaliseringa kan verta oppheva av høg temperatur. Ein dag ved 35°C var nok til å avvernalisera haustkorn. Varm lagring

av stikklauk føre utplanting tener til å avvernalisera han (Leopold & Kriedemann 1975).

I somme fleirårige gras frå nordlege område (vanleg raigras, hundegras og engrapp) og i haustrug kan anten låg temperatur eller kort dag gi vernaliseringsverknaden. Dette har stundom vorte kalla kortdagsvernalisering, men no vel ein heller å kalla det primærinduksjon. Etter denne primære induksjonen krev plantane lang dag for å utvikla blomsterstand og bløma (Heide 1980).

Plantar som skal overvintra, må herdast for å tola frost og verta sterkare mot andre vinterpåkjenningar som isdekke og soppåtak. Herdinga krev energi anten frå fotosyntesen eller reservar. Det første steget i herdinga skjer ved temperatur kring 2°C, og det set plantane i stand til å tola litt frost, men berre få gradar under frysepunktet. På dette stadiet stoggar cellestrekkinga, vassinnhaldet minkar, tilgangen på ATP aukar og det same gjer konsentrasjonen av enkle sukkerartar, visse aminosyrer og vassløyselege protein.

Det andre steget i herdinga byrjar ved temperatur mellom 0 og -3°C. Da vert det nedgang i innhald av flyktige fosfolipid og fleire endringar i enzyminnhald og membranar. Det tredje steget i herdinga, som delvis kan falla saman med det andre, tek til når lengre frostperiodar fører til delvis dehydrering av cellene. Da oppnår plantane størst frostherdsle. For å verta fullstendig herda mot frost treng plantane helst samanhengande frost (-2 til -3°C) i opptil eit par månader, avhengig av vêret (Gusta 1986).

I motsetnad til trevorne vekstar har ikkje urter noka djup kvile, og dei kan ta oppatt veksten om vinteren om tilhøva tillet det. I mildvêr vert plantane avherda, og dei toler mindre påkjenning seinare. I middel for tre timoteisortar var avherdinga fullstendig etter tre dagar ved 16°C. Jamvel 4°C i ei veke var nok til å ta mesteparten av frostherdsla utor dei (Sjøseth 1971).

Når plantar er velherda og i fysiologisk ro, kan dei tola etter måten låge temperaturar. Dei temperaturane som drap 50% av plantane, var i fryseforsøk av Sjøseth (1969) følgjande. Variasjonen kjem av at det vart nytta fleire sortar av kvar art.

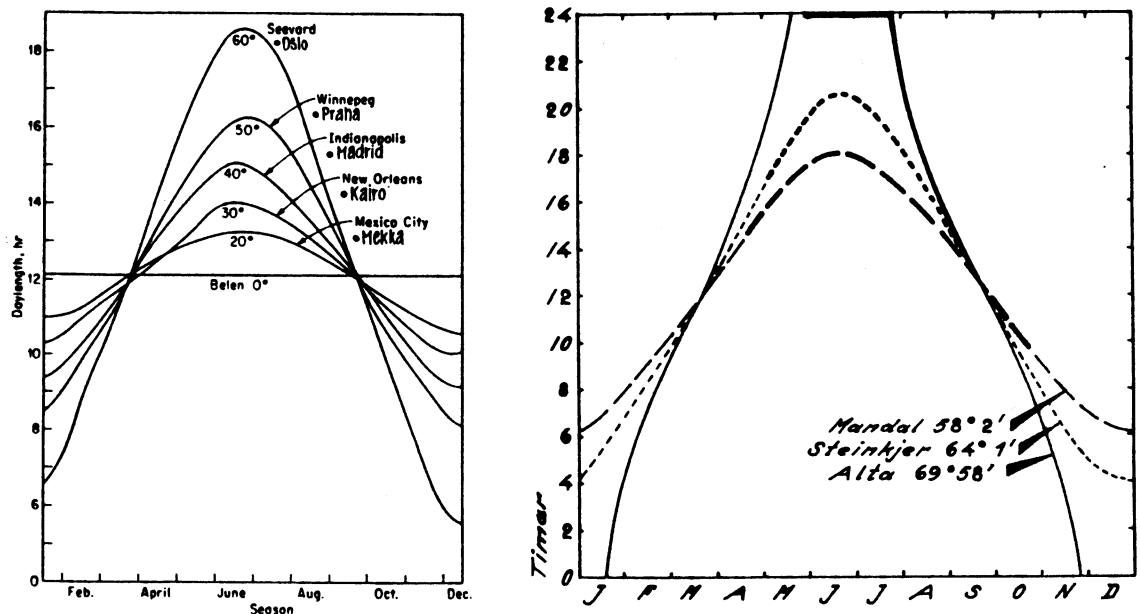
Art	°C
Timotei	-15 til -20
Engsvingel	-12 " -15
Hundegras	-13 " -16
Fleirårig raigras	-11 " -14
Raudkløver	- 8 " -10
Alsikekløver	- 7 " - 9

Geisler (1980) nemner -25°C for haustrug, -20°C for haustkveite, -12°C for haustbygg og -7°C for bete som grense for frosttoleranse hos herda plantar i fysiologisk ro.

5. DAGLENGD

5.1 GEOGRAFISK OG ARLEG VARIASJON

Daglengda varierer nesten ikkje gjennom året på ekvator og monaleg i veksetida på høgare breiddegradar (fig. 5.1). Det følgjer av dette at daglengda er ein sterkare styringsfaktor på middels og høgare breiddegrad, og truleg er ho meir vanleg som fysiologisk signal for plantar der (Leopold 1964).



Figur 5.1. **Venstre:** Tid frå soloppgang til solnedgang på ymse breiddegradar på nordleg halvkule (Leopold 1964). **Høgre:** Dagbogen frå soloppgang til solnedgang i Mandal, på Steinkjer og i Alta gjennom året. Det er rekna med astronomisk horisont, og tidsforskyvinga på grunn av refraksjon er teken med. Kurvene er dregne med tjukkare strek gjennom teoretisk veksetid (døgnmiddeltemperatur over 6°C) for kvar stad (Etter data hos Brahde 1970).

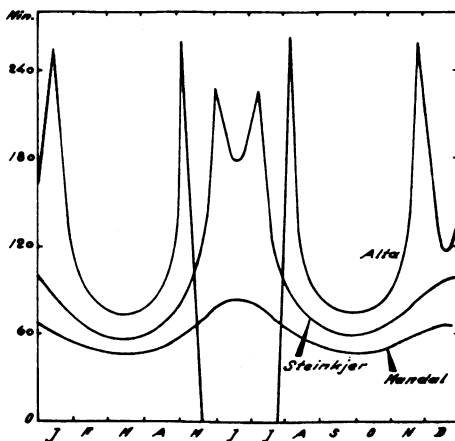
Daglengd, også kalla fotoperiode, er det tidsrommet av kvart døgn da lysintensiteten er høg nok til å gi daglengdreaksjonar hos plantane. Blomstringsinduksjon kan skje i lys ned til mellom 0,1 og 1,0 lux. Fotoperiodisk styring av vekstavslutning hos bjørk er funnen å krevja frå 15 til 500 lux gløde-

lampelys ved nattemperatur på 13°C (Håbjørg 1972). På ca. 50° nord (Frankfurt am Main) er lyset frå skyfri himmel etter solnedgang målt til desse verdiane i lux (Bullrich 1948):

Skydekke (10-delar)	S O L H Ø G D				
	0°	-4°	-8°	-12°	-16°
0 - 2	550	15	0,19	0,0047	0
3 - 8	420	13	0,18	0,0048	0
9 -10	75	1,4	0,03	0,0010	0

I fjellet er lyset noko sterkare enn det ovannemde, om lag 20 prosent i 1000 m o.h. (Dirnhirn 1964).

Det er fleire og til dels uklare definisjonar av når skymingstida byrjar om morgonen og sluttar om kvelden. Den astronomiske skymingstida reknar ein for slutt når sola er 16° under horisonten. Da minkar ikkje nattlyset meir når sola går ned. Det er hallinga til solgangskurva ved oppgang og nedgang som avgjer lengda av skymingstida (fig. 5.2). Såleis aukar ho mot nord, når det ikkje er midnattssol, og varierer med årstida. Elles vert skymingstida stuttare der horisonten er høg, og skydekket verkar òg til innkorting.



Figur. 5.2.

Lengda av morgon-og kveldsskyming i sum kvart døgn for stader på 58, 64 og 70° N gjennom året. Skyminga er her definert som tid mellom når sentrum av solskiva står 4° under horisonten og øvre kant av henne ligg i horisonten (Etter data hos Mohn 1908).

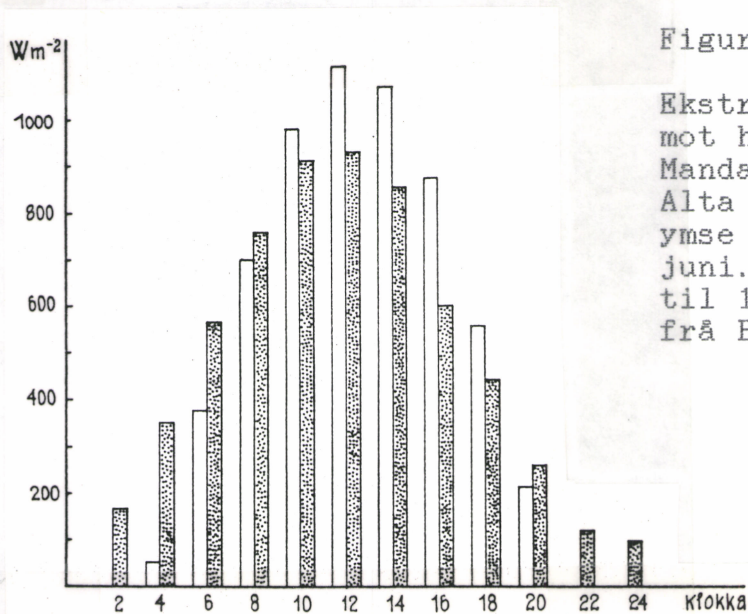
Også lys frå månen kan vera sterkt nok til å verka på formskapande prosessar hos plantar. I følgje Bullrich (1948)

er globalbelysninga i lux slik ved fullmåne og varierende skydekke:

Skydekke i 10-delar:		0-2	3-8	9-10
Månehøgd: 60°		0,68	0,31	0,10
	40°	0,39	0,25	0,08
	20°	0,15	0,10	0,04

Den spektrale fordelinga av månelysset er ikkje nemnande ulik den til solstrålinga (Sauberer & Härtel 1959).

Lengre dag kompenserer for mindre innstråling på grunn av lågare solhøgd i nord (fig. 5.3). Mellom klokka 8 og 18, har Alta om lag 15% mindre innstråling ved ytterkanten av atmosfæren enn Mandal, men i resten av døgnet har Alta 2,5 så mye. For heile døgnet er ekstraterrestrisk innstråling om lag den same på dei to stadene.



Figur 5.3.

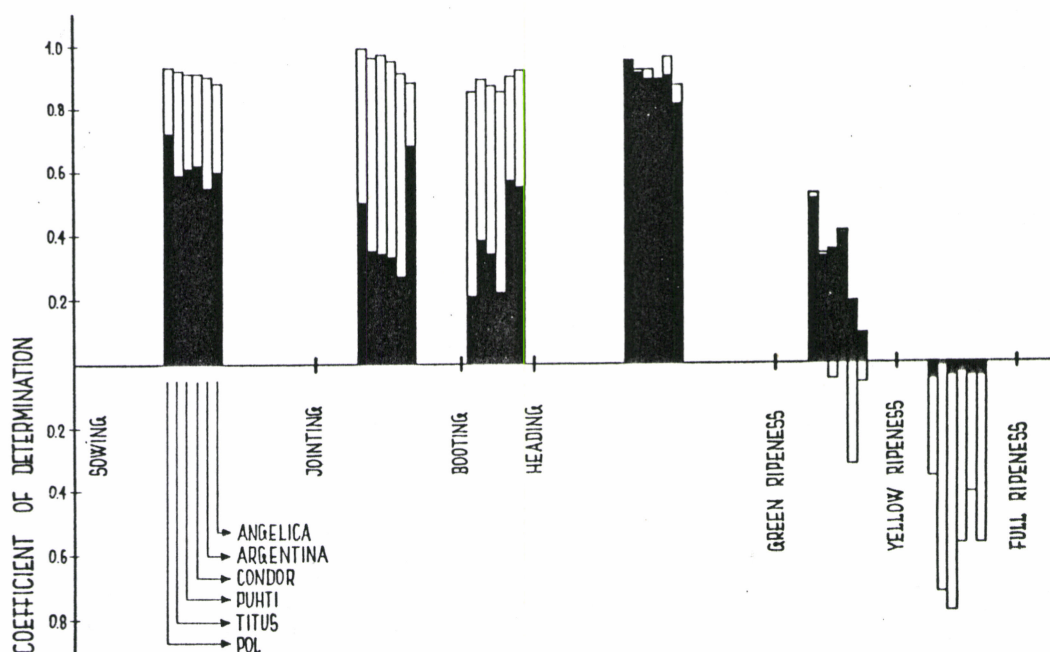
Ekstraterrestrisk stråling mot horisontal flate ved Mandal (opne søyler) og Alta (fylte søyler) til ymse tider i døgnet 22. juni. Solarkonstant sett til 1360 Wm^{-2} og solhøgder frå Brahe (1971).

Innstrålinga ved jordyta vert modifisert av lengda på vegen gjennom luftlaget og av skydekket. I sum for juni er innstrålinga ved Kristiansand om lag 173 kWhm^{-2} og i Karasjok om lag 144 kWhm^{-2} (Olseth & Skartveit 1985).

5.2. BIOLOGISKE VERKNADER

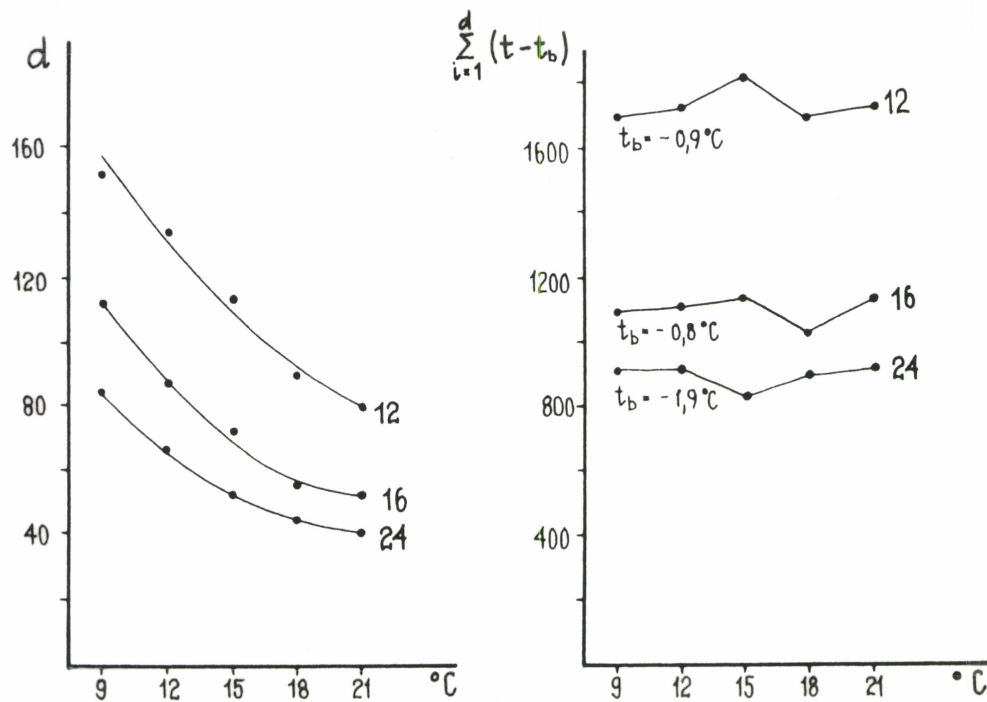
5.2.1. Fenologisk utvikling

Ved sida av temperaturen er daglengda den viktigaste ytre faktoren som påverkar utviklingsfarten. Hos kornartane våre fører lengre dag til at plantane bruker kortare tid på tidlege utviklingsfasar; og i den aller siste mogningsfasen kan lengre dag seinka utviklinga (fig. 5.4).



Figur 5.4. Del av variasjonen i utviklingsfart som vart forklart av daglengd (opne søyler) og temperatur (fylte søyler) i eit forsøk med havre ved fem konstante temperaturar frå 9 til 21°C og 12, 16 og 24 timars dag. Ståande søyler tyder større og hangande søyler mindre utviklingsfart ved aukande daglengd og temperatur. Relativt mål for faselengder langs den vassrette aksan (Bleken og Skjelvåg 1986).

Varmesumregelen (kap. 4.2.4) er ikkje gjeldande over daglengder, for di daglengda også verkar på utviklingsfarten (fig. 5.5).

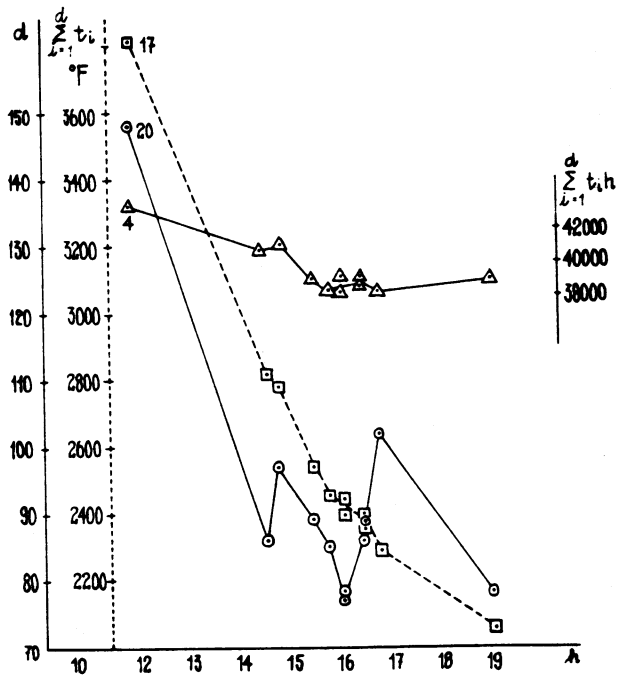


Figur 5.5. Venstre: Tal dagar (d) frå såing til skyting hos 'Titus' havre dyrka ved 12, 16 og 24 timars daglengd og konstant temperatur. Høgre: Varmesum for same plantane som i venstre figuren (Bleken & Skjelvåg 1986).

I Trøndelag har korn mindre krav til varmesum i døgngradar enn det har for å nå mogning på Austlandet. Same sortane vart brukte i begge landsdelane (Eikeland 1936).

	Kveite	Havre	Bygg
Austlandet	1550	1530	1330
Trøndelag	1500	1415	1275

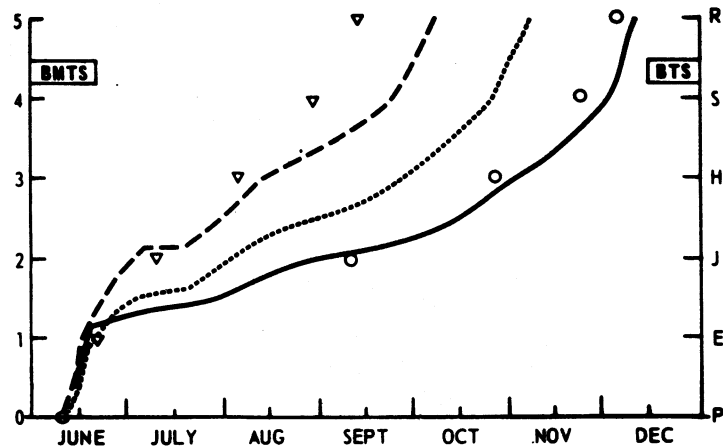
Etter som utviklingsfarten er ein funksjon av både daglengd og temperatur har ein laga ein fototermal indeks for den samla verknaden (fig. 5.6). Denne indeksen er produktet av varmesum og daglengd. Variasjonskoeffisienten gjekk ned til 3,9% for indeksen mot 16,9% for varmesummen og 20,0% for tal dagar frå spiring til mogning.



Figur 5.6.

Tal dagar, varmesum og varmesum x daglengd for perioden spiring-mogning av 'Marquise' kveite dyrka på ymse stader i Amerika frå 19 til 64°N. Variasjonskoeffisient for kvart uttrykk. Dagleigd i middel for perioden (Nuttonson 1948).

Dette er utvikla vidare til ein omstendeleg modell for fenologisk utvikling som funksjon av daglengd og dag- og nattemperatur (Robertson 1968). Modellen tillèt krum reaksjon på alle tre drivvariablane og nyttar treskelverdiar for alle,



Figur 5.7.

Fenologisk utvikling hos 'Marquise' kveite i Buenos Aires forklart ved modellar utvikla i kanadisk taltilfang. BMTS = biometeorologisk tidsskala og BTS = biologisk utviklingssteg. BMTS = 0 svarer til BTS = P = såing. E = spiring, J = byrjande stråstrekking, H = skyting, S = mjukt deigstadium, R = mogning. 0: observerte tidspunkt, ▽: tal dagar etter kanadiske middelerdiar, ---: varmesummodellen,: Nuttonson's modell varmesum x daglengd, —: BMTS-modellen (Robertson 1968).

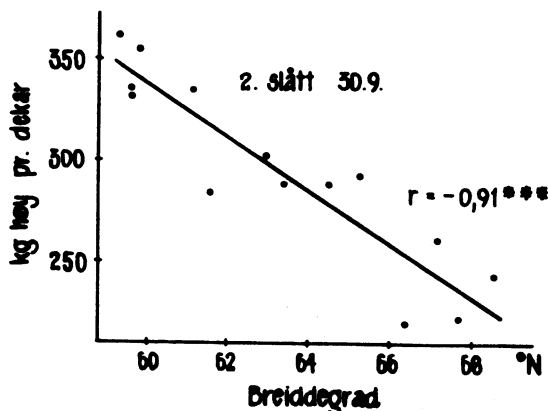
og han har vist seg å kunna forklara utviklinga godt i uavhengig taltilfang (fig. 5.7).

Somme plantar har krav til to-steps induksjon for å skifta frå vegetativ til generativ fase. Ofte kjem den primære induksjonen på grunn av låg temperatur, jf. vernalisering, men somme artar eller økotypar har eit samtidig krav til kort dag, t.d. engrapp, hundegras og strandsvingel. Hos bladfaks er det eit særskilt krav til kort dag for å gjennomføra primærinduksjonen (Heide 1984). Den sekundære induksjonen og utviklinga av blomsterstanden krev deretter lang dag.

5.2.2. Morfologisk utvikling

Strekingsveksten hos langdagsplantar vert stimulert av lengre fotoperiode, men av di cellestrekkinga raskare tek slutt, vert gjerne den endelege plantehøgda, bladstorleiken osv. mindre hos plantar som veks i lang dag.

I fleirårige vekstar vert vekstavslutning og førebuing til herding sterkt styrt av daglengda (Håbjørg 1978). Nordlege økotypar stoggar veksten ved lengre dag enn sørlege. Dette har også komme klart til uttrykk i håavling av timotei. Etter førsteslått 14. juli minka håavlinga 30. september med 13 kg/daa for kvar grad lenger nord opphavsstaden åt sorten var



Figur 5.8.

Håavling 30. september etter førsteslått 14. juli av timoteisortar med opphav på ymis breiddegrad og dyrka på Voll ved Trondheim (Foss 1968).

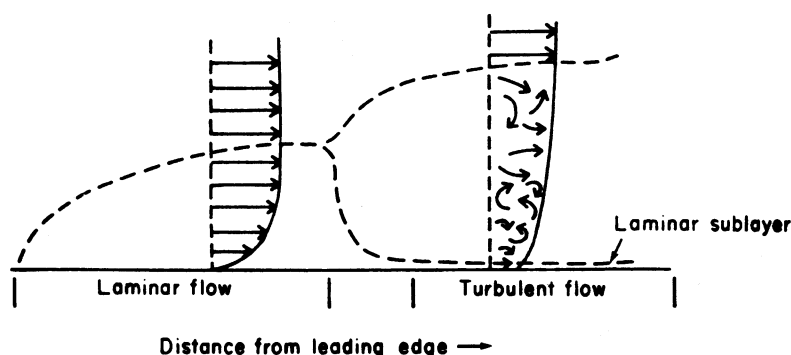
(fig. 5.8). Dette tyder ikkje at nordlegare økotypar assimilerer mindre karbondioksid, men heller at dei nyttar assimilata til å leggja opp reservar framfor til strekkingsvekst.

Ein særskilt stimulerande verknad av lang dag på tørrstoffproduksjonen i kortvarigare forsøk er påvist hos timotei, hundegras, bladfaks og engrapp. Det er klart at stimuleringa har med bladstrekkinga i den vegetative veksten å gjera, og at gibberellin verkar med. Det er ikkje klart i kva monn nettoassimilasjonsraten er påverka (Heide et al. 1985). Stimuleringa av tørrstoffproduksjonen ved lang dag kompenserer for fleire gradar lågare temperatur (Heide 1985).

6. VIND

6.1. Allment

Ein luftstraum vert bremsa nær overflater på grunn av friksjon. Ved yta er snøggleiken null, og overgangssona med redusert vindstyrke vert kalla grensesjiktet. Diffusjon av gassar og varme mellom blad og omgjevande luft rettar seg i ein viss monn etter tjukna på og tilhøva i dette grensesjiktet (fig. 6.1). Ved låg vindstyrke er grensesjiktet tjukt, i stille luft nokre mm (Larcher 1976), og vassdamp og karbondioksid får lengre diffusjonsveg. Når vindstyrken er større, vert grensesjiktet tynnare; så godt som borte i sterk vind. Transporten av gassar og vatn vert også letta om luftstraumen nær bladyta er turbulent. Elles må nemnast at vind er ein viktig faktor for spreinga og veksevilkåra åt plantepatogen.



Figur 6.1.

Skifte frå laminært til turbulent grensesjikt (Grace 1976).

Vindstyrken i høgda z (V_z cms^{-1}) kan uttrykkjast ved likninga:

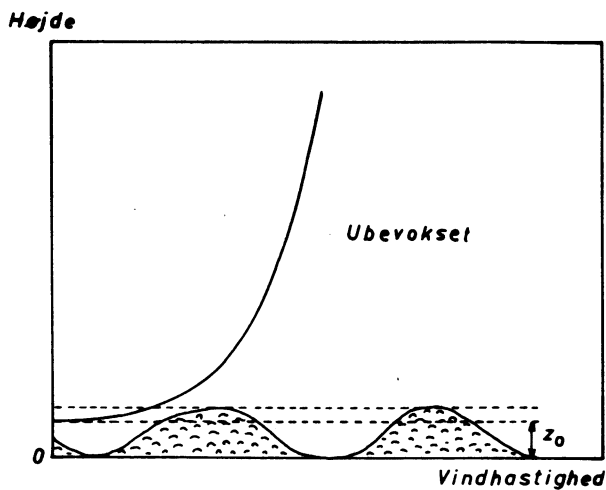
$$V_z = \frac{V^*}{k} \ln \frac{z}{z_0} \quad (6.1)$$

der: V^* er friksjonssnøggleik, cms^{-1} , som varierer frå t.d. 16 på glatt is til 45 over tett, 10 cm høgt gras; k er von Karmans konstant, ca. 0,4; z er høgda i cm; z_0 ruleikslengda,

som kan variera frå 0,001 cm på glatt is til 2,3 cm i tett, 10 cm høgt gras (Aslyng 1968). Over ein plantesetnad vert profilet forskove slik at likninga kan skrivast:

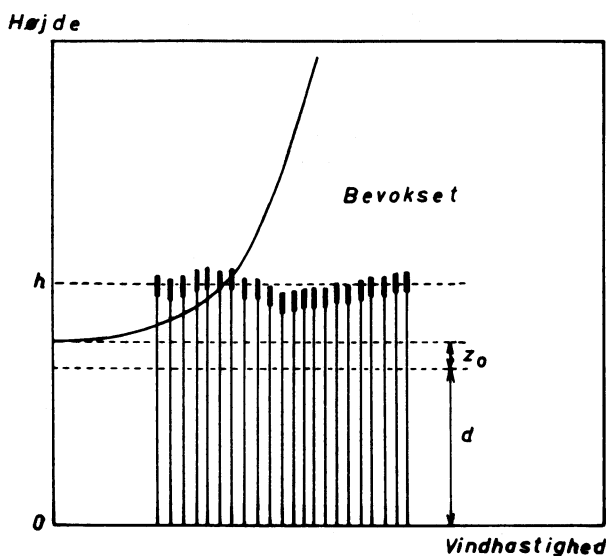
$$V_z = \frac{V^*}{k} \ln \frac{z - d}{z_0} \quad (6.2)$$

når $z \geq (z_0 + d)$, jf. fig. 6.2.



Figur 6.2.

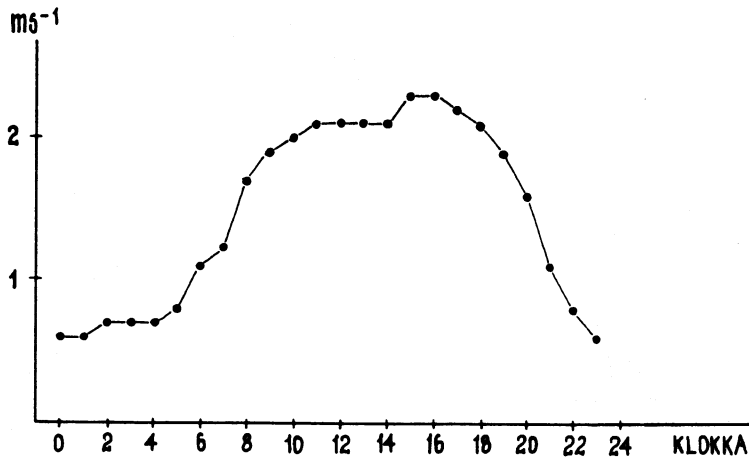
Vindstyrkeprofil over berr mark og over ein plantesetnad med høgda h . $z_0 + d$ er den effektive høgda av grøda. Over den effektive høgda er luftstraumen turbulent (Aslyng 1968).



Eit blad nær toppen av eit velutvikla bladverk er sjeldan utsett for sterkare vind enn 3 ms^{-1} enda i sterk kuling, om

lag 17-20 ms^{-1} . Oftast er vindstyrken der mellom 0 og 1 ms^{-1} , og inne i bladverket enda mindre (Grace 1976).

I veksetida er vinden gjerne sterkast om dagen (fig. 6.3).



Figur 6.3.

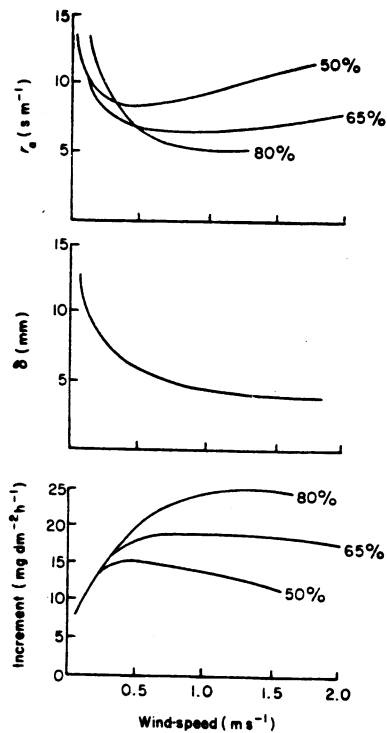
Døgnvariasjon i
middels vindstyrke i
juni 1988 på Volle-
bekk, Ås (unpubl.).

6.2. BIOLOGISKE VERKNADER

6.2.1. Diffusjon av CO_2 og vassdamp

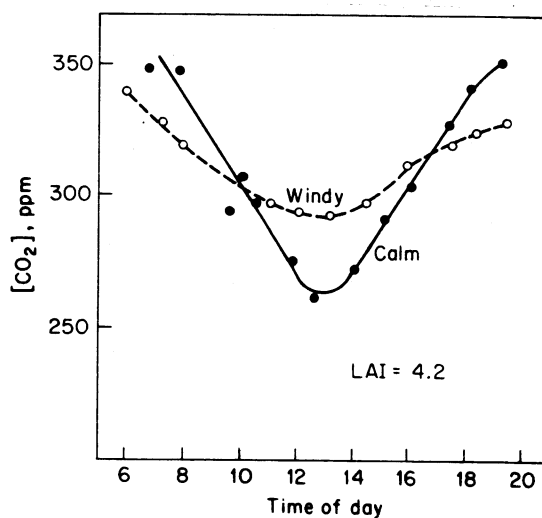
Verknaden av vind på fysiologiske ovringar hos plantar er samansett, for di fleire mekanismar vert påverka samstundes. Grensesjiktmotstanden minkar når vindstyrken aukar, og dette kan føra til auka fotosyntese, om vasstapet ikkje vert for stort (fig. 6.4.). Tjukna på grensesjiktet minka jamt med vindstyrken og grensesjiktmotstanden likeins, men totalmotstanden auka på grunn av at spalteopningane etter kvart lukka, særleg ved låg luftråme.

Vinden påverkar i alle høve tilførsla av CO_2 til plante-setnader (fig. 6.5). Ein stille, men solrik dag nådde CO_2 -konsentrasjonen midt i bladverket på ein maisåker ned i 70% av middelkonsentrasjonen på 300 ppm, medan han ein vindrik dag låg omkring 90% av midlet (Uchijima 1970).



Figur 6.4.

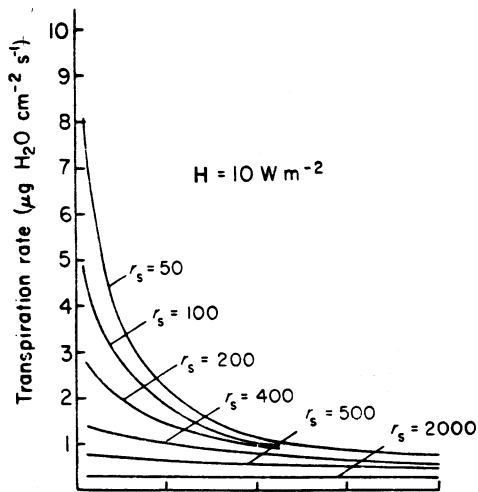
Verknad av vindstyrke på grensesjikt motstand (r_a), tjukna av grensesjiktet (δ) og fotosynteseraten ved 50, 65 og 80% relativ råme, 25°C og 400 Wm⁻² hos agurk (*Cucumis sativus*) (Frå Grace 1976).



Figur 6.5.

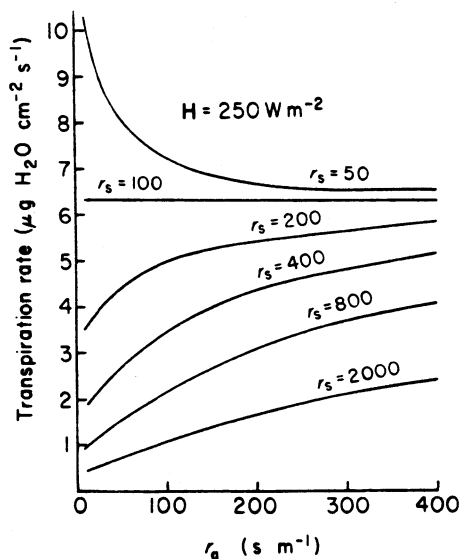
CO₂-konsentrasjon ved toppen av ein maisåker ein dag med stilt vær og ein dag med vind (Uchijima 1970).

CO₂-diffusjonen er helst sterkare styrt av diffusjonsmotstand i spalteopningar og bladjøtt enn av den i grensesjiktet. Det må ikkje tolkast som om grensesjikt motstanden er uviktig, for han er i alle høve ein del av samla motstand. Likevel vil det vera slik at det helst er hos blad med liten intern motstand at vindstyrken påverkar fotosyntesen, medan CO₂-assimilasjonen er lite eller inkje påverka hos blad med stor intern motstand (Grace 1976).



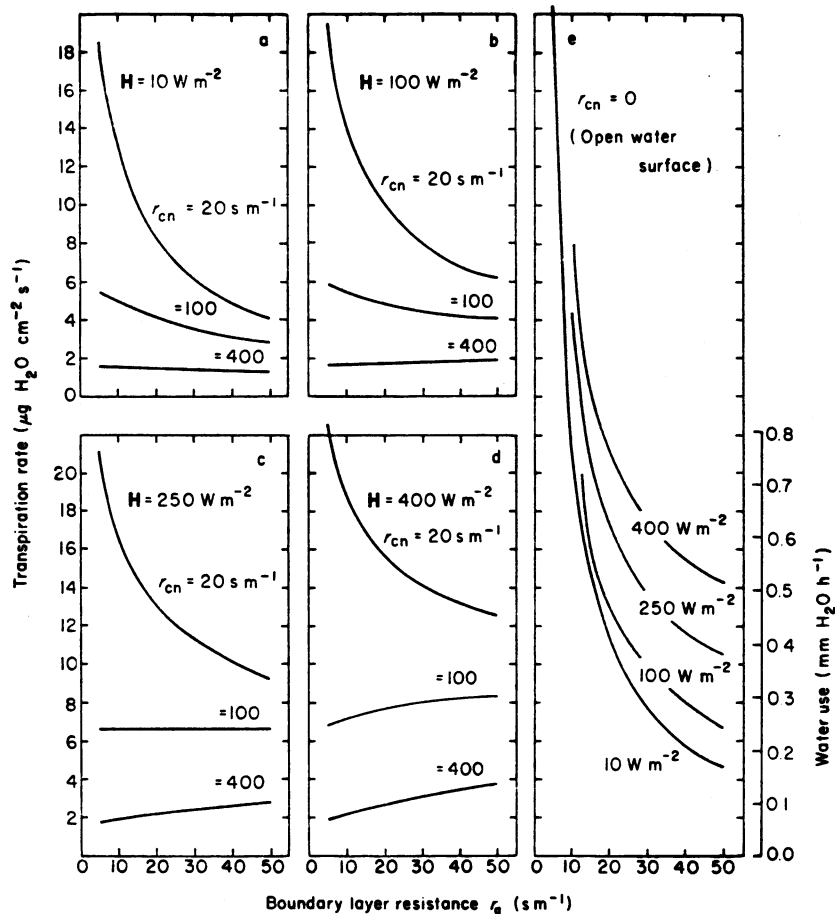
Figur 6.6.

Utrekna transpirasjon ved ymis innstråling, spalteopningsmotstand, r_s , og varierende grensesjikt motstand, r_a . Minkande r_a svarer til større vindstyrke. Mettingsdefisitt på 8 mb og lufttemperatur 15°C (Grace 1976).



Fordampinga frå eit blad rettar seg etter energitilgangen og mettingsdefisitten i lufta. Verknaden av vind er samansett, for di han verkar på både varmemushaldet, grensesjikt motstanden og indirekte gjennom opning og stenging av spalteopningane (fig. 6.6). Når energitilgangen er liten, $H = 10 \text{ W m}^{-2}$, aukar transpirasjonen med fallande grensesjikt motstand, r_a , dvs. med aukande vind, men auken er nemnande berre når spalteopningane er opne, eller når r_s er låg. Når energitilgangen er større, $H = 250 \text{ W m}^{-2}$, minkar transpirasjonen med aukande vind i fall spalteopningsmotstanden er stor. Berre når han er liten, aukar transpirasjonen med vindstyrken.

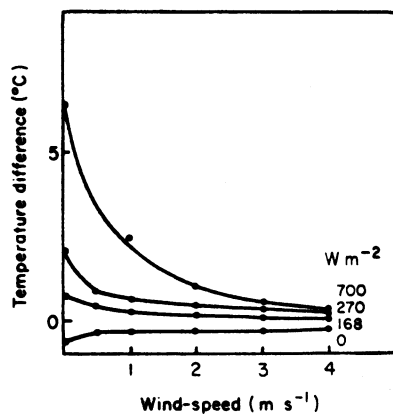
Utrekningane ovanfor kan tilpassast heile grøder. Figur 6.7 syner at liknande samanhengar som for enkeltblad finst. Figuren syner også at fordamping frå fri vassflate aukar med vindstyrken ved alle nivå av innstråling, medan dette varierer i ein plantesetnad alt etter spalteopningsmotstanden. Når han er låg, aukar transpirasjonen med vindstyrken. Når spalteopningsmotstanden er middels ($r_{cm} \geq 100 \text{ sm}^{-1}$), påverkar vinden ikkje transpirasjonen sterkt. Han aukar litt med vinden ved låg innstråling og minkar litt ved høg innstråling. Når spalteopningsmotstanden er stor ($r_{cm} \geq 400 \text{ sm}^{-1}$), minkar transpirasjonen med vinden, særleg ved høg innstråling.



Figur 6.7.

Utrekna fordamping frå grøde ved ymis innstråling (H) og spalteopningsmotstand (r_{cn}) som funksjon av grensesjikt motstand (r_a) i bladverket. Fordamping også frå fri vassflate. Mettingsdefisitt på 8 mb og lufttemperatur på 15°C (Grace 1976).

Vind verkar som nemnt på varmemushaldet, og figur 6.8 viser at temperaturen hos enkeltblad fell med aukande vindstyrke. Når det ikkje er innstråling til bladet, kan bladet få tilført varme frå lufta, og litt meir ved større vindstyrke. Jf. elles kapittel 1.

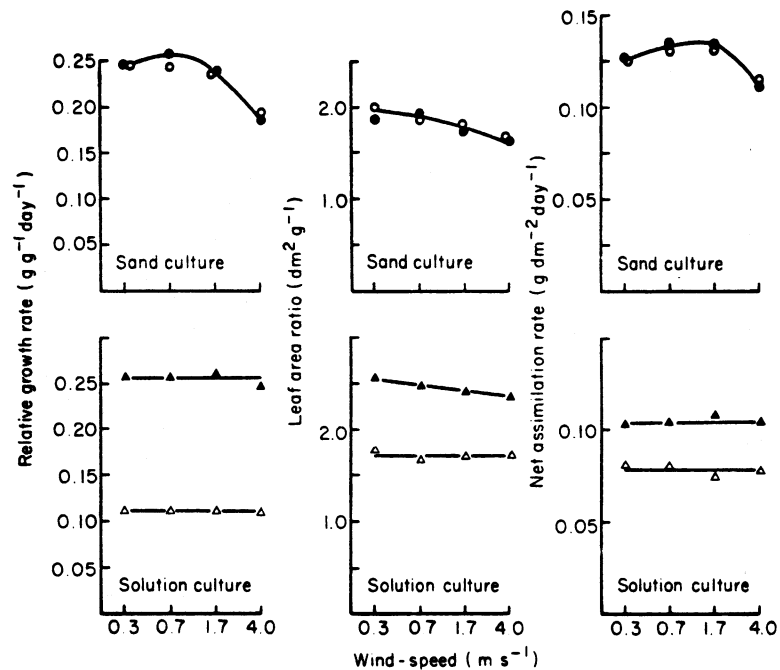


Figur 6.8.

Bladtemperatur hos *Cryptomeria japonica* som avvik frå lufttemperatur, 20°C, ved ymis innstråling og luftråme på 60% (Grace 1976).

6.2.2. Tørrstofftilvekst

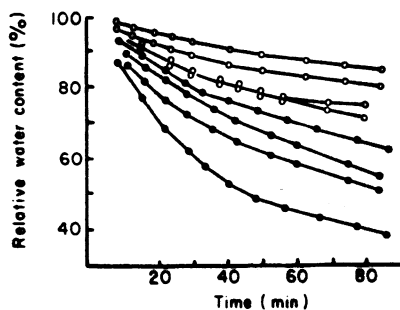
Forsøk i vindtunnel har vist at ein vindstyrke på 0,7 ms⁻¹ sette ned den relative tilvekstraten så mye at det vil gå ut over den endelege avlinga. Storleiken av blada i høve til tørrvekta gjekk ned, og da hjelpte det ikkje om netto-assimilasjonsraten auka noko heilt til vindstyrke 1,7 ms⁻¹. Andre forsøk i lusern, tomat og kløver har synt liknande resultat, men dei fekk størst relativ avlingstilvekst alt ved 0,3 ms⁻¹. Skort på samband mellom vindstyrke og tilvekst i vasskultur er tolka som uttrykk for at plantane ikkje greidde vassforsyninga i sandkultur, når vindstyrken auka mye (fig. 6.9.).



Figur 6.9. Verknad av vindstyrke på tilvekst, bladareal og nettoassimilasjonsrate hos nepe i sandkultur og raps (fylt trekant) og ert i vasskultur (Frå Grace 1976).

6.2.3. Vindslit

Blad får skadar i epidermis berre på grunn av den rørsle vinden fører til. Lågare diffusjonsmotstand i kutikula er målt som følgje av at blad har vore utsett for vind, og vasstapet frå bladet har vorte større (fig. 6.10).



Figur 6.10.

Verknad av å utsetja blad av strandsvingel for vind på 1 ms^{-1} (opne symbol) og 3,5 ms^{-1} (fylte symbol) i 36 timar føre målinga av vassinnhald hos bladbitar i veik luftstraum (Grace 1976).

Plantar vert også utsette for vindslit ved jordfokk. Jordpartiklar tek jamt til fyka når vindstyrken når 10 ms^{-1} . Dette er elles avhengig av jordråmen, ruleiken på jordyta og strukturstabilitet. Jord med einsarta partiklar på 0,10-0,15 mm er mest utsett for vinderosjon, $4-5 \text{ ms}^{-1}$ i 15 cm høgd er nok til å setja erosjonen i gang (Aslyng 1968). I tobakk er vindslit på blada ein kvalitetsfeil.

6.2.4. Ymse verknader

Større skadar på plantane som bladdtap o.l. får ein helst ved større vindstyrke, 8 ms^{-1} og meir. Det er elles skilnader mellom artar i toleevne. Ømtolige plantar reagerer gjerne negativt på vind over 2 ms^{-1} , medan dei meir toluge kan greia $5-6 \text{ ms}^{-1}$.

I plantedyrkinga er det elles mange verknader av vind som påverkar vekse- og arbeidsvilkåra: spreing av plantesjukdommar og skadedyr, opptørking av jorda og tørking av avling, vinderosjon, pollenspreing og frøsetjing hos vindfrøarar.

Vind er den fremste, ytre faktoren som valdar legde, men også regn spelar ei viktig rolle. Ein legdingsindeks for korn er utarbeidd slik:

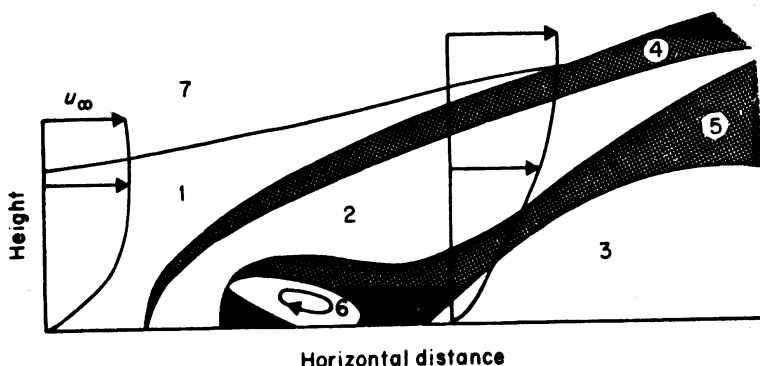
$$LI = l^2W/wM \quad (6.1)$$

der: l er strå lengda, W friskvekta av skottet, w tørrvekta av strået og M den krafta som trengst for å bryta strået i ein standardisert test (Grace 1976). Sprøyting med vekstregulatorar reduserer l og aukar strå diameteren og vegg-tjukna. Akset fangar opp 50% av heile vindkrafta som ligg i byggplantar, medan det tek opp berre 10% hos kveite. Regn fremmer legde ved at den kinetiske energien bøyer strået, og vatnet aukar W i legdingsindeksen (Grace 1976).

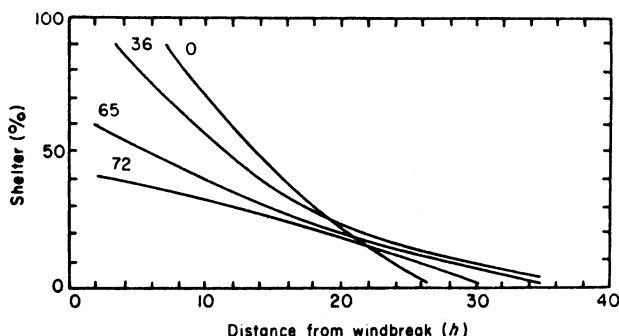
6.3. L E

Ved å setja eit tett livdarhegn opp mot vinden vert vindprofillet med grensesjikt mot jorda skipla, og ein får ei evje straks bak léet. Litt lenger unna vert det eit område med turbulent strøyming og nedsett vindstyrke (fig. 6.11).

På grunn av den sterke evjedanninga bak eit tett le høver hegn med opningar betre til praktisk bruk (fig. 6.12). Den største, samla verknaden fekk ein ved ein holprosent på 36. Holprosent under 35 gir fare for kverveldanning, og 35-50% holareal er funne å vera høveleg for jordbruksvekstar.



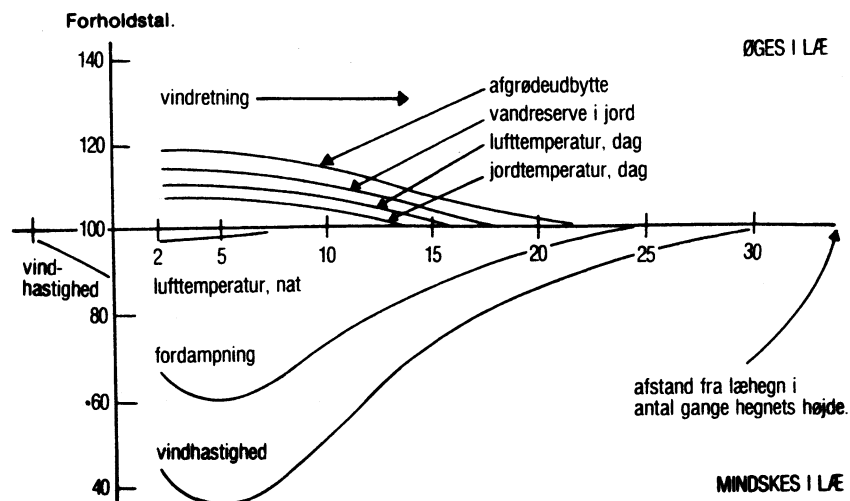
Figur 6.11. Luftrørsler omkring eit kileforma le (svart trekant) og vindprofil der styrke og retning er synte med pil. 1: uskipla grensesjikt, 2: le-påverka område, 3: område med reetablering av grensesjikt, 4 og 5: blandingsområde, 6: ståande evje, 7: ytre luftstraum (Frå Grace 1976).



Figur 6.12.

Verknad av holareal i léet (0-72%) på vindstyrken $0,4 h$ over bakken og i ymis avstand på léet som hadde høgda h (Frå Grace 1976).

Følgjene av nedsett vindstyrke bak léet er fleire (fig.6.13). Vinden blès med full styrke alt frå om lag 20 gonger lehøgda, og det er svært sjeldan at verknaden på lufttemperaturen er måleleg lenger unna. I middel for døgnet reknar ein jamt med 1°C høgare lufttemperatur bak léet, men i sjeldne høve kan det verta 3-4°C. Dei største temperaturutslaga om dagen kan vera 4-5°C, medan det om natta kan komma opp i 1-2°C lågare temperatur enn utanfor léet. Utslaget i nattemperatur er stuttvarigare enn utslaget i dagtemperaturen. Jordtemperaturen vert alltid litt høgare. Tilførsla av karbondioksid vert helst noko nedsett med vindstyrken, men det kan verta vege opp av andre verknader.



Figur 6.13. Skjematisk framstilling av verknader av lé på klimatiske faktorar og avling (Frå Olesen 1979).

I danske forsøk over ein tiårsperiode har ein funne desse tala for nedgang i potensiell fordampning i ymis avstand frå léet (Olesen 1979).

Avstand i lehøgder, h	2	5	10	30
Nedgang, prosent	25	20	10	0

Ei mindre potensiell fordamping har også spegla seg av i det aktuelle vassforbruket og vassinnhaldet i jorda, slik at tørken har vorte utsett (Olesen 1979).

Dag	mm vatn i 0-60 cm	
	I le	Utan le
25. mai	107	106
2. juli	52	43
19. juli	6,7	5,1

Leforsøk med nesten alle vanlege jordbruksvekstar i Europa og Nord-Amerika har i middel for nokre år så godt som alltid gitt avlingauke for le, men det er stor variasjon mellom artar og stader (Grace 1976). På Jylland har vårkornavlingar i middel for 37 forsøk auka med 6% i middel for området 1 til 20 gonger lehøgda. I avstandar på 0-5 gonger lehøgda var avlingsauken over 10% og frå 15 til 20 gonger lehøgda var han 2%. I 58 forsøk med andre artar var middels avlingsauke slik: haustrug 4%, bete 15%, kálrot 6%, potet 9%. I gras, kløver og lusern synest avlingsauken å vera større enn hos korn og rotvekstar (Olesen 1979).

I Russland har ein stundom fått størst avlingsutslag for le i tørre år, men det kjem helst av at léet har fanga snø som har hjelpt på jordråmen. Slik 'léeffekt' er kjend også her i landet frå skigardane på Lesja (Vigerust et al. 1969). Der ein ikkje har slike spesielle léeffektar, er utslaget for le vanlegvis størst i våte år (Grace 1976). I Danmark har ein den røynsla at betra vasshushald i le får ein ikkje verken i dei aller tørraste eller i dei våtaste åra (Aslyng 1968).

Verknadene av le er ikkje alle positive, trass i den generelle avlingsauken som jamt er påvist. Léet kastar skugge, og om våren seinkar det opptørking, attåt at snøen helst ligg

lenger. I veksetida minkar innstrålinga til plantane og tilførsla av CO₂ vert litt mindre på grunn av mindre rørsle i lufta. I visse høve, ved tett le som er uhøveleg plassert i hallande lende, kan ein få samla kaldluft til frostlommer (Olesen 1979). Mogninga hos korn kan komma nokre dagar seinare nett inntil léet (Thue-Hansen & Skjelvåg 1987).

Infeksjonsfare og utvikling av sjukdommar aukar gjerne som følgje av mindre vind og større luftråme i plantesetnaden (Geisler 1980). Insektpopulasjonar, særleg bladlus, byggjer seg ofte opp i livd (Grace 1976).

Ein smal teig langs lehegnet skil seg frå storparten av jordet, og det byr på praktiske vanskar både i jordarbeiding og hausting. Sjølve léet tek 2-3% av arealet. Trass i slike ulemper er avlingsutslaga jamt positive.

I hagebruk med varmekjære og ømtolige kulturar er le svært verdifullt. Da vert i mange høve gitter, gjerde eller andre eittårige grøder brukte som legjevar (Olesen 1982). Leverknader kan også vera viktige for utnyttinga av nærings-tilgang. Vindtunnelforsøk med strandsvingel gav ein avlingsnedgang på 20% for auke i vindstyrken frå 0,6 til 3,5 ms⁻¹; men berre hos plantar som fekk rikeleg nitrogentilgang. Verknaden var mye mindre hos plantar utan god nitrogentilgang. Dette kan tolkast som at le er særleg viktig for utnytting av veksevilkåra i intensiv dyrking med god nærings-tilgang (Grace 1976).

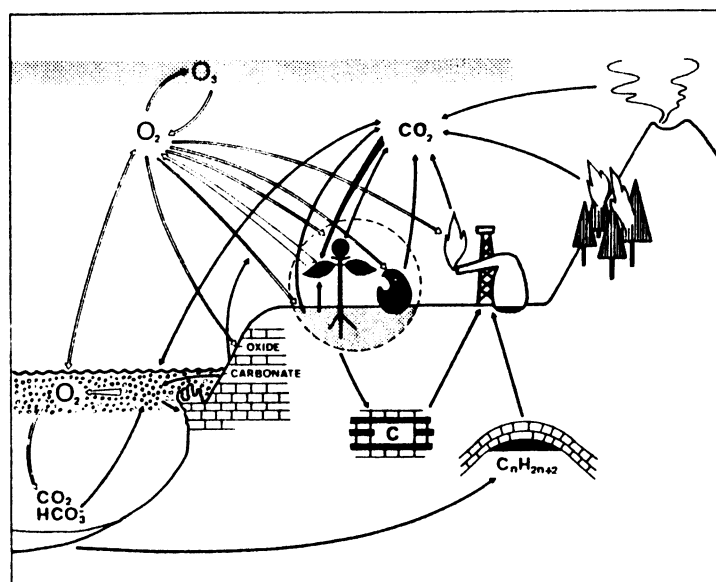
7. KARBONDIOKSID

7.1. KJELDENE OG KRINSLAUPET

Karbonmengdene i verda er rekna til å vera om lag som følgjande i 10^{10} t C (Larcher 1976):

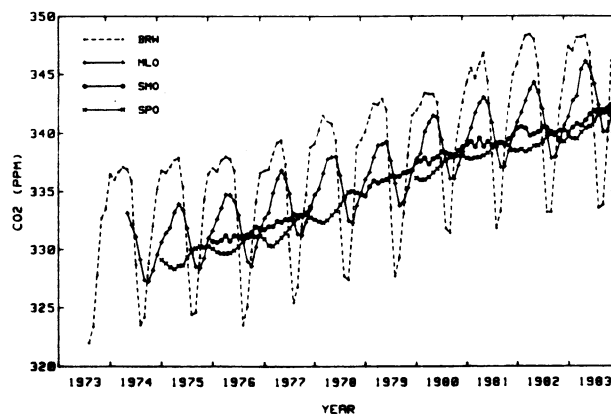
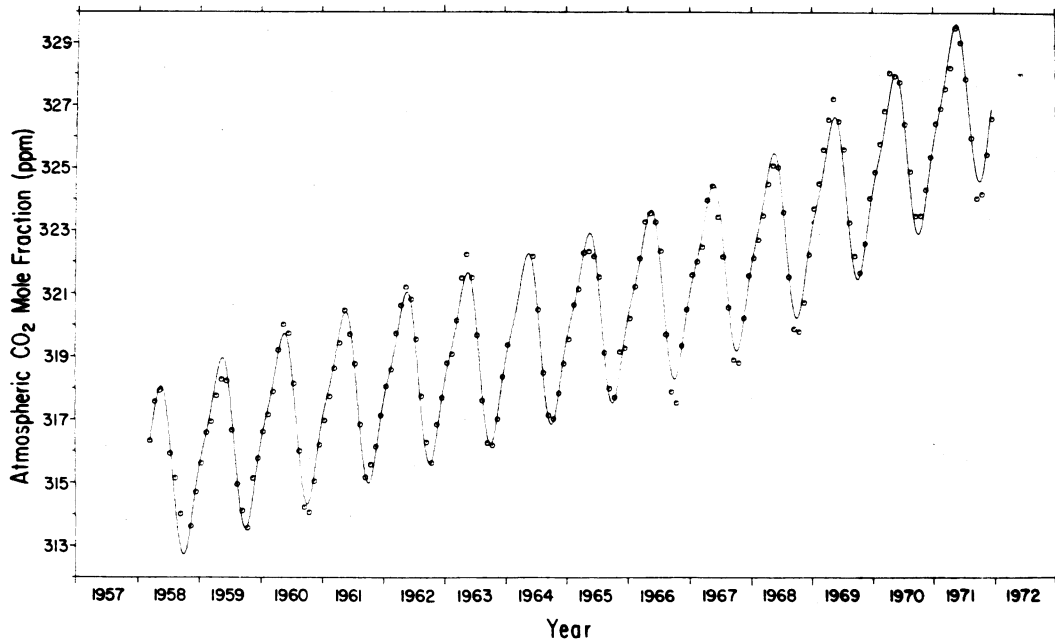
Atmosfæren	70
Hydrosfæren	
Ferskvatn	25
Hav, overflatevatn	50
Hav, djupvatn	3.450
Litosfæren	
Kol og jordolje	750
Fjell	2.500.000
Landorganismar, biomasse	40
Havorganismar, biomasse	>1
Organisk avfall og i jorda	71
Botnfall og havsediment	300

Samla utgjer dette om lag $26 \cdot 10^{15}$ t karbon. Av dette er om lag 0,05% organisk bunde. Snautt 2/3 av dette er bunde i kol, torv og jordolje, snautt 1/3 i organisk avfall og om lag 4% er bunde som biomasse. Av biomassen tel landplantane for



Figur 7.1. Karbon- og oksygenkrinslaup på jorda i skjematisert form (Larcher 1976).

storparten, og av fytomassekarbon ligg meir enn 3/4 i skogar. I hav og ferskvatn finst 0,14% av alt uorganisk karbon som HCO_3^- , CO_3^{--} og løyst CO_2 . Storparten er i djuphavet. I atmosfæren er det om lag like mye karbon som i ferskvatn og overflatelaget av hava til saman. CO_2 i overflatevatn står stadig i intens utveksling med CO_2 i lufta (fig. 7.1).



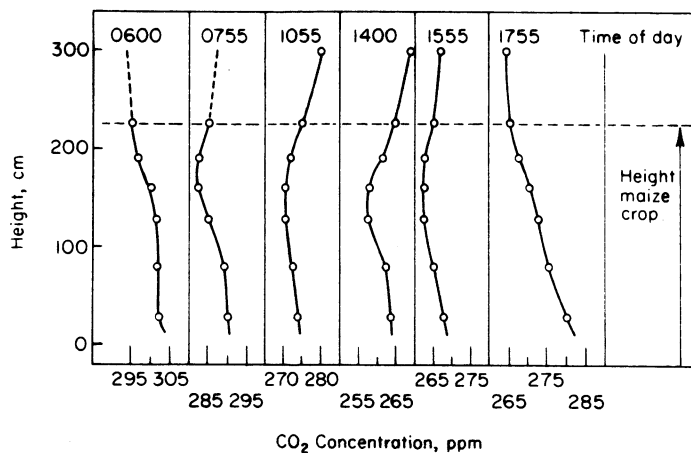
Figur 7.2. Øvst: Månadsmiddel av karbondioksidinnhald i lufta ved Mauna Loa, Hawaii, frå 1958 til 1972 (Keeling et al. 1976). Nedst: Månadsmiddel av karbondioksidkonsentrasjon i lufta ved Barrow (Alaska?) (BRW), Mauna Loa, Hawaii (MLO), Samoa i Stillehavet (SMO) og Sørpolen (SPO) frå 1973 til 1983 (WMO udat.).

Arleg vert om lag 6-7% av CO₂ i atmosfæren bunde i fotosyntesen. Om lag ein tredel av dette går tilbake ved anding hos plantane sjølve, og 0,1% vert sedimentert eller lagra som torv. Resten vert nytta av heterotrofe organismar (Larcher 1976).

Dei siste 30 åra har CO₂-konsentrasjonen i lufta auka med 0,4% per år (fig. 7.2), og det siste hundreåret har auken vore om lag 15% (WCP 1981, WMO udat.). Av den totale CO₂-produksjonen frå anding, brenning av kol og olje, skog- og præriebrannar og frå fjell m.a. ved vulkanutbrott, utgjer brenninga av fossilt brensel og naturbrannar kvar om lag 1/30. Resten kjem stort sett frå anding (Geisler 1980). Den auken som no skjer, vert tilskriven brenninga av fossilt brensel. I industriområde er det t.d. målt opptil 500 ppm CO₂ i utelufta (Larcher 1976), og det vert rekna med at auken i atmosfærisk CO₂ frå 1958 til 1978 svarer til 55% av CO₂-produksjonen ved brenning av fossilt brensel (WCP 1981).

7.2. ASSIMILASJONEN

Jamvel om bruttoassimilasjonen ikkje tek ut meir enn 6-7% av CO₂ i heile atmosfæren per år, fører det til årstidssving-

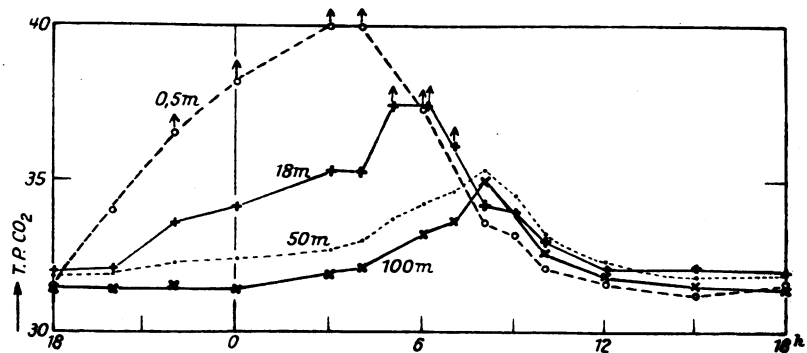


Figur 7.3.

Karbondioksidkonsentrasjon til ymse tider på dagen i ein maisåker med 6,42 plantar m⁻² og LAI = 4,48 (Frå Zelitch 1971).

ingar i konsentrasjonen (fig. 7.2). På den nordlege halvkula er CO₂-konsentrasjonen 8 ppm lågare om sommaren enn om vinteren. På den sørlege halvkula er skilnaden 2 ppm (Larcher 1976).

I og over plantesetnader er døgnvariasjonen i karbondioksidinnhaldet monaleg (fig. 7.3 og 7.4). Om morgonen er konsentrasjonen høg nede i plantesetnaden på grunn av anding i jord og plantar. Turbulens som følgjer med soloppgang, fører CO₂ utor bladverket og i alle fall 100 m opp i lufta over. Konsentrasjonen minkar mest utetter dagen der bladverket fangar opp mesteparten av strålinga, og det skjer ei tilførsle av CO₂ frå lufta over plantedekket.



Figur 7.4. Karbondioksidkonsentrasjon i lufta (T.P. = tusendels volumprosent) i yms høgde over jordbruksareal ved Freising (0,5 m over jordyta i potetåker). Middell av 10 målingar mellom 20.6. og 1.8. 1952 (Huber 1952).

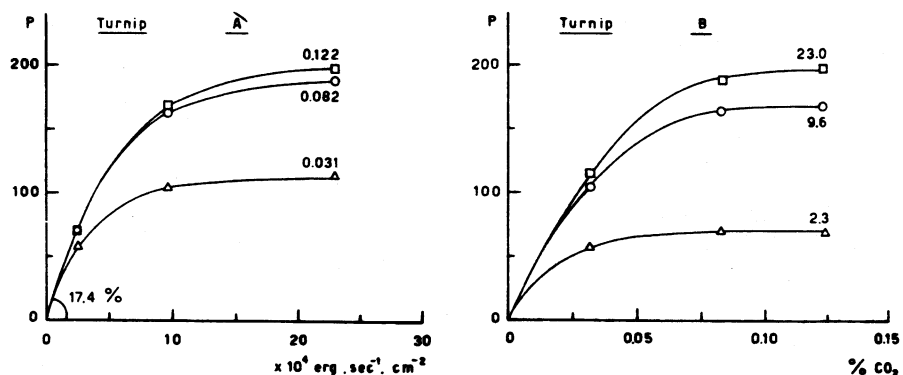
Dei mengdene CO₂ som kjem frå andinga i jorda, varierer mye alt etter plantesamfunnet. Geisler (1980) gir desse tala for ymse samfunn:

	mg CO ₂ m ⁻² h ⁻¹
Sandjord utan plantar	89
Granskog	360
Beteåker	419
Gullhavreeng	866

Ved ein middels assimilasjonsintensitet på $2000 \text{ mg CO}_2\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$ i ei jordbruksgrøde representerer ei jordanding på $300 \text{ mg CO}_2\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$ 15% av den assimilerte mengda. Geisler (1980) held 10-15% for å vera rimeleg, medan Larcher (1976) reknar med 10% i skog og inntil 20% i jordbruksvekstar.

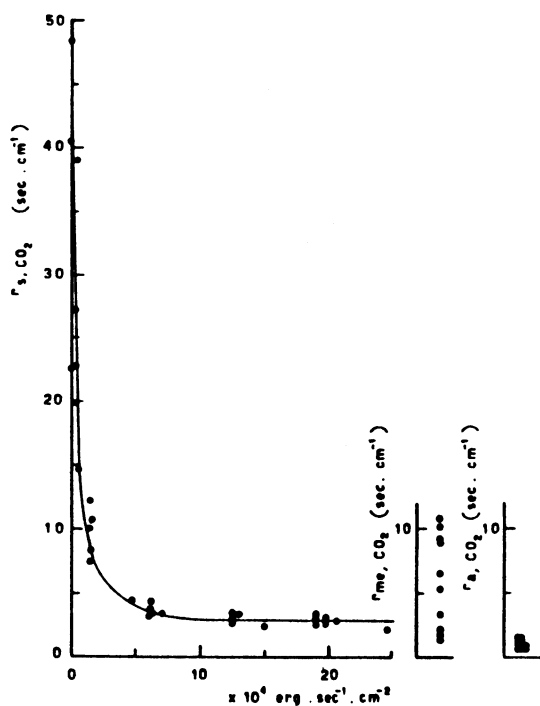
7.3. FAKTORAR SOM PÅVERKAR CO_2 -ASSIMILASJONEN

Både lystilgang og temperatur påverkar karbondioksidassimilasjonen sterkt (fig 7.5), men det er òg tydeleg at CO_2 -konsentrasjonen sjølv delvis er avgrensande faktor for opptaket av CO_2 .



Figur 7.5. Karbondioksidassimilasjon (P i $\text{mm}^3 \text{CO}_2\text{cm}^{-2}\text{h}^{-1}$) hos nepe slik han var påverka av lysintensitet ($10 \cdot 10^4 \text{ erg cm}^{-2}\text{s}^{-1} = 100 \text{ Wm}^{-2}$) og CO_2 -konsentrasjon ($0,05\% = 500 \text{ ppm}$). Venstre: 0,031, 0,082 og 0,122% CO_2 . Høgre: 2,3, 9,6 og $23,0^\circ\text{C}$ (Gaastra 1959).

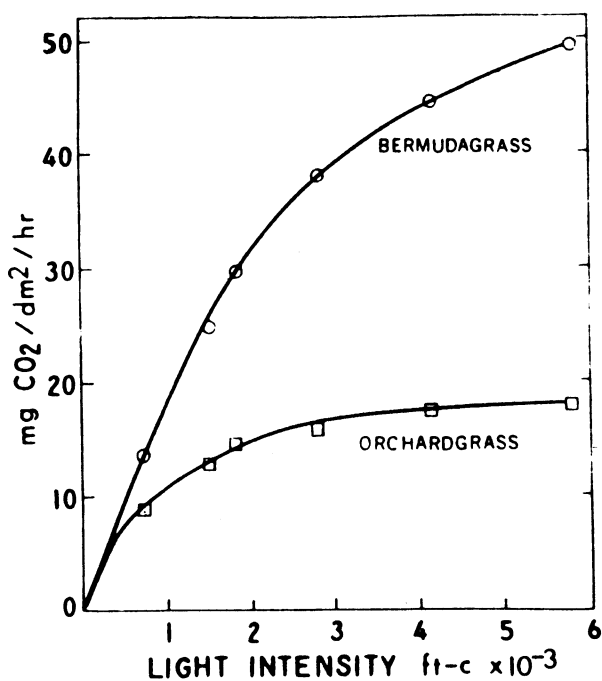
Kurvane i fig. 7.5 syner at ein har nådd metting for lys, venteleg var nær metting for karbondioksid, og truleg ville temperatur over 23°C ikkje verka positivt. Det vil seia at det var andre avgrensande faktorar som assimilasjonen retta seg etter. Gaastra (1959) har peika på diffusjonsmotstanden i bladkjøttet som den viktigaste i så måte (fig. 7.6).



Figur 7.6.

Diffusjonsmotstand i spalteopningar (r_s) hos nepe ved ymis lysintensitet, 300 ppm CO_2 og lufttemperatur på $20,3^\circ\text{C}$. Grensesjiktmotstand (r_a) og mesofyllmotstand (r_{me}) i egne kolonner (Gaastra 1959).

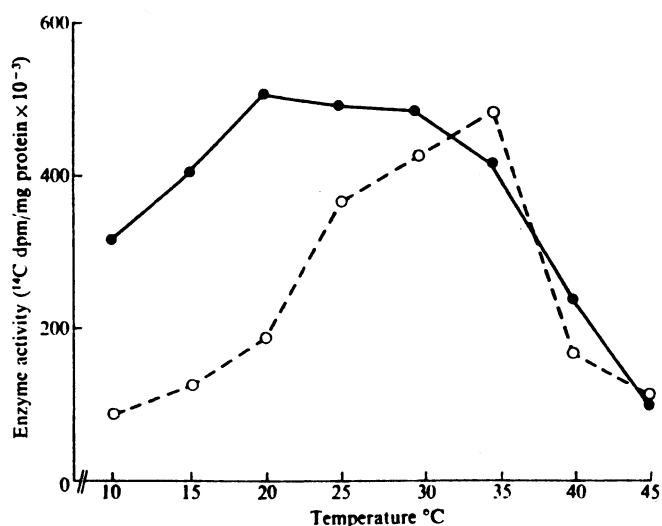
Det er ein klar skilnad i assimilasjonskapasitet mellom C_3 - og C_4 -plantar (fig. 7.7). Fosfoenolpyruvat-karboksyase hos C_4 -plantane har ein større affinitet til CO_2 enn ribulose-



Figur 7.7.

Karbondioksidassimilasjon hos blad av C_4 -planten bermudagrass og blad av C_3 -planten hundegrass ved ymis lysintensitet (Chen et al. 1969).

1,5-difosfatkarboksylase hos C₃-plantane. Det fører til at C₄-plantane kan assimilera meir effektivt også ved nedsett CO₂-konsentrasjon, som ofte er tilfellet i plantesetnader. Vidare viser fig. 7.7 at C₄-plantane har større krav til lysmetting, og såleis kan nytta høg innstråling. C₄-plantane har dessutan høgare temperaturoptimum (jf. fig. 4.9), men ved lågare temperaturar er PEP-karboksylasen mindre effektiv enn RuDP-karboksylasen (fig. 7.8). Viktigare ved høg temperatur er at C₄-plantar ikkje viser fotorespirasjon, dvs. har evna til å reassimilera fotorespirert CO₂ frå slirene omkring leiingsstrengene ved den aktive PEP-karboksylasen i bladkjøttet.



Figur 7.8.

Aktivitet hos ribulosedifosfat-karboksylase frå C₃-gras (middel av havre og vanleg raigras) og fosfoenolpyruvat-karboksylase frå tropiske C₄-gras (middel av mais og *Cenchrus ciliaris*) (Treharn & Cooper 1969).

Etter som karbondioksidkonsentrasjonen ofte kan vera ein minimumsfaktor, kan ein venta ein produksjonsauke på grunn av aukande CO₂-innhald i atmosfæren. I karforsøk med 16 vanlege jord- og hagebruksvekstar auka dei aller fleste bladarealet med 20-75% ved ei dobling av CO₂-konsentrasjonen jamført med normal konsentrasjon (Morrison & Grifford 1984a). Tørrvekt per plante auka med 26-132%, 65% i middel, i ein periode med god vassforsyning (Morrison & Grifford 1984b). Analysar av andre forsøk med mange artar konkluderte med at avlingar truleg kan auka med om lag 1/3 ved dobling av CO₂-konsentrasjonen (Kimball & Idso 1983).

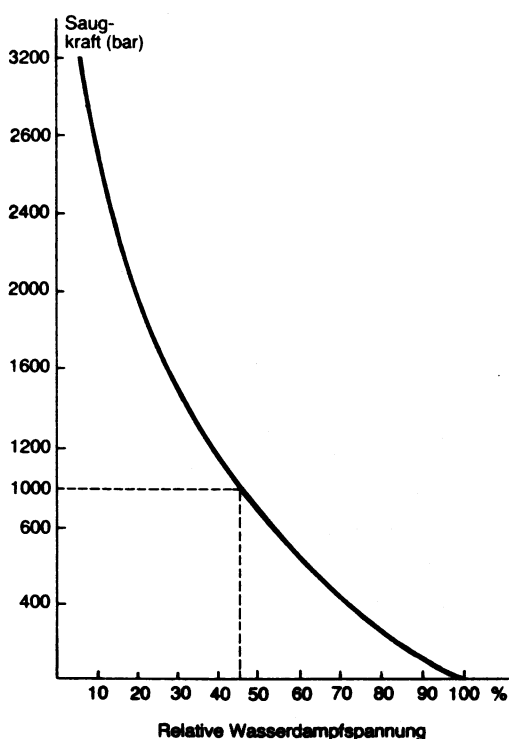
8. VATN

8.1 ALLMENT

Livsprosessane i plantar går føre seg i vatn, og berre vassfylt protoplasma kan funksjonera. Protoplasmaet inneheld i middel 85-90% vatn, og enda lipoidrike organellar som kloroplastar og mitokondriar inneheld 50%. Vassrike frukter har 85-95% vatn, medan tørre frø kan liggja på 10-15%, og mange feittrike frø enda nede i 5-7% vatn (Larcher 1976).

Vatn i jorda som er tilgjengeleg for plantar er bunde med fruktspenning mellom 0 og 7-30 bar. Urtevorne plantar med stort krav til vasstilgang, visnar varig ved fuktspenning på 7-8 bar, dei fleste jordbruksvekstane ved 10-20 bar og plantar på tørre veksestader og ymse tre ved 20-30 bar. I praksis reknar ein 15 bar som grensa for jordbruksvekstar (Larcher 1976). Lufta tek unna vatn frå plantane så lenge ho er umetta. Fruktspenninga i lufta er oftast mange gonger

Figur 8.1.



Sambandet mellom relativ luftråme i prosent og fuktspenninga i lufta ved 20°C (Frå Geisler 1980).

den for tilgjengeleg vatn i jorda (fig. 8.1). Det vil seia at plantar står i ein svært sterk fuktspenningsgradient. Vassopptaket er i hovudsaka passivt og vert drive av denne gradienten.

Når røtene har teke opp det tilgjengelege vatnet i rotsona, kan nytt vatn strøyma til. I jord med store porer brotnar kapillærstrengene ved låg fuktspenning, og i jord med smærre porer går den kapillære leiinga svært sakte. I hovudsaka må utnyttinga av vatn i jord som ikkje er gjennomrøtt, skje ved at nye røter veks inn i henne. Dette set òg grenser for utnytting av grunnvatn, som ofte kan vera overvurdert. Taloppgåvene kan variera ein god del etter føresetnadene, men eit tolleg representativt døme kan alt etter jordart vera ei kapillær tilførsle på 0,5 til 3 mm per døgn med ei stigehøgde på 30 cm (Aslyng 1956).

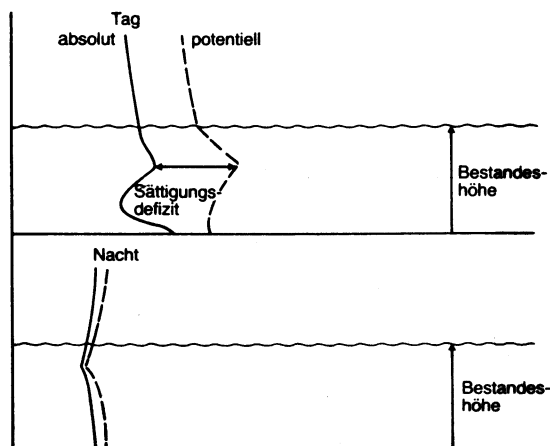
Luftråmen i plantesetnader er påverka av mange faktorar. Vanlegvis har eit tettare bladverk ein høgare luftråme (Geisler 1980). Dette kjem av både større transpirasjon og mindre luftveksling og bortføring av vassdamp.

cm ² bladflate/cm ³ luftrom	1,81	0,82	0,38	0
Relativ luftråme, %	73	64	51	40

Variasjon i luftråmen ned gjennom plantesetnaden rettar seg også etter temperaturen på grunn av det nære sambandet mellom mettingstrykk og temperatur. Med unntak for luftlaget aller nærmost jordyta varierer det aktuelle vassdampinnhaldet jamt med det potensielle etter mettingstrykket. I hovuddraga er det ein gradient ut or plantesetnaden, men med eit lokalt maksimum der temperaturen er høgast (fig. 8.2). Om natta gir gradientane i hovudsaka vassdampdiffusjon frå lufta og frå jordyta til den kaldaste delen av bladverket. Det kan stundom føra til metting og doggfall der. Enda kraftig doggfall tilfører ikkje plantane store vassmengder; 0,1 til

0,3 mm pr. gong. Doggfall frå lufta skjer i netter med lite vind, men ikkje vindstille. Kondensasjon av vassdamp frå jorda på plantane skjer særleg i stille netter. Denne forma for doggfall ser ein oftast. Doggfall frå lufta er ved København målt til 4-7 mm i april-november (Aslyng 1980).

Doggfall har såleis lite å seia for det totale vasshushaldet, men det fører til ei seinare stenging av spalteopningane og dermed lengre tid til CO₂-assimilasjon.



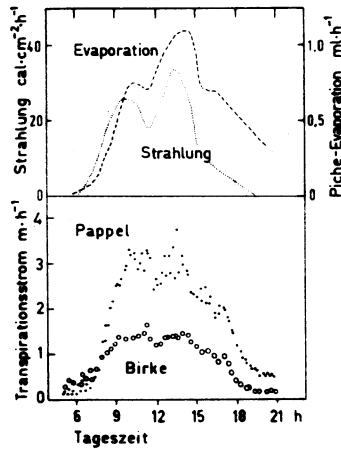
Figur 8.2.

Skjematisert framstilling av luftråmegradientar i plantesetnad om dagen og om natta (Geisler 1980).

8.2. TRANSPIRASJON

Transpirasjonen rettar seg i ein viss monn etter mettingsdefisiten hos lufta i plantesetnaden. Berre unntaksvis når bladtemperaturen er høgare enn lufttemperaturen, kan vassdamp gå frå blad til metta luft. Elles rettar transpirasjonen seg i hovudsaka etter energitilgangen (fig. 8.3).

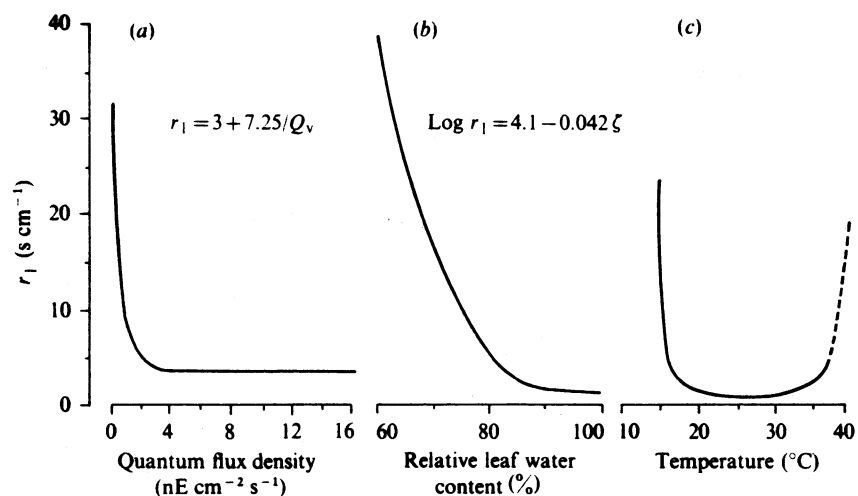
Verknad av vind på transpirasjon er omtala i kapittel 6. Der er også verknaden av ymis stomatamotstand illustrert.



Figur 8.3.

Stråling, fordamping frå Piche-evaporimeter og transpirasjon frå poppel og bjørk gjennom dagen (Frå Larcher 1976).

Den fremste regulatoren av transpirasjon er spalteopningane, som er påverka av ytre og indre faktorar. Dei treng lys for å opnast, og data bakom figur 8.4 viste at full opning hadde skjedd ved ein intensitet på 2% av fullt sollys. Den absolute talverdien kan det vera tvil om, men han er i alle høve låg. Når det er ei gradvis og ikkje brå stigning i spalteopningsmotstand ved minkande vassinnhald i bladet, kan det komma av aukande motstand i kutikula og cellevegger. Det er ikkje mye kunnskap om korleis temperaturen verkar på spalteopningane, men truleg er det liten eller ingen verknad over eit vidt område av vanlege temperaturar for plantevekst, jf. også kapittel 4.



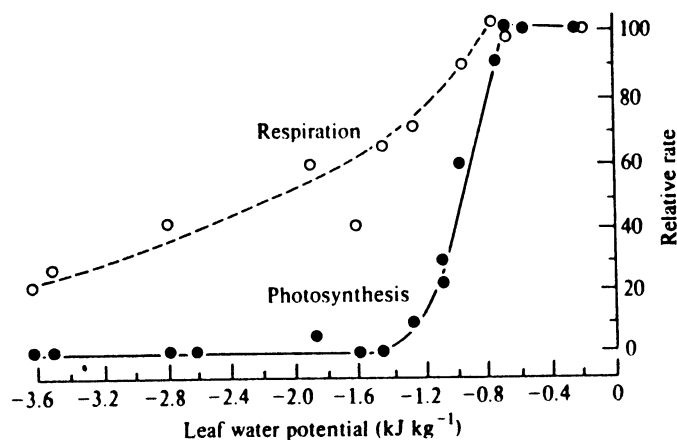
Figur 8.4. Samband mellom spalteopningsmotstand og lysintensitet, vassinnhald i blad og temperatur (Frå Milthorpe & Moorby 1974).

Transpirasjonen bind mye energi i fordampingsvarmen, men fordampinga treng likevel ikkje alltid vera den viktigaste regulatoren av bladtemperatur. Konveksjonen kan òg føra bort mye varme.

8.3. VASSTILGANG OG PRODUKSJON

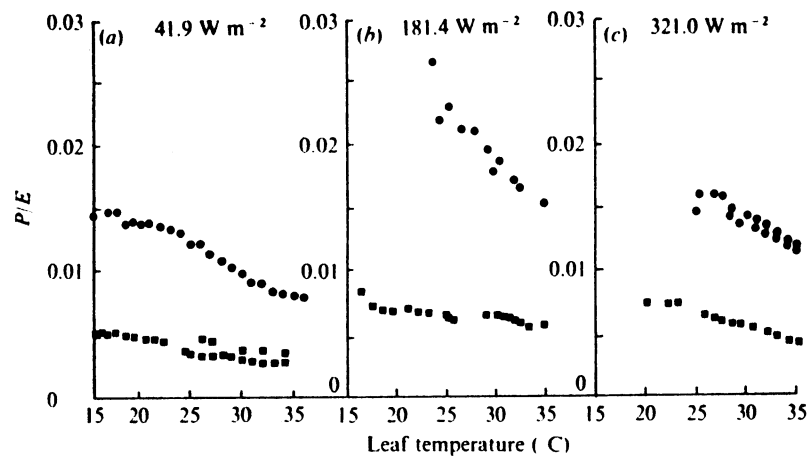
For at plantar skal kunna assimilera CO_2 , må dei samtidig kunna transpirera. Vanlegvis er gradienten i CO_2 -trykk mellom kloroplastar og utelufta mye mindre enn gradienten i vassdamptrykk mellom luftromma i mesofyllet og utelufta. Ved 20°C og relativ luftråme på 50% er vassdamptrykkgradienten 20 gonger så stor som CO_2 -trykkgradienten. Berre av den grunn er fordampinga mye større enn karbondioksidopptaket (Larcher 1976).

Sambandet mellom transpirasjon og karbondioksidassimilasjon er likevel samansett, for di det er påverka av varmeushaldet, temperaturen og diffusjonsmotstand i grensesjikt og mesofyll (Milthorpe & Moorby 1979). Elles er det ein sterkare verknad av vassunderskott på fotosyntesen enn på andinga, og det vert eit sterkt fall i nettoproduksjonen (fig. 8.5).



Figur 8.5. Sambandet mellom vasspotensial hos blad og relative verdier for fotosyntese og anding (Frå Milthorpe & Moorby 1979).

Stomatamotstanden hos sorghum er med unntak for situasjonar med høg lysintensitet jamt høgare enn hos kveite, og transpirasjonsraten er difor jamt lågare. Den lågare CO₂-konsentrasjonen i cellene hos sorghum gir vanlegvis ein snøggare diffusjon og ein meir intens fotosyntese enn hos kveite. Assimilert CO₂ per eining transpirert vatn vert difor større hos sorghum (fig. 8.6). Dette er ein av dei største føremonnene som C₄-plantar har framom C₃-plantar.



Figur 8.6. Høvestal mellom fotosynteserate (P) og transpirasjonsrate (E) hos kveite (firkantar) og sorghum (sirklar) ved yms temperatur og lysintensitet (Frå Milthorpe & Moorby 1979).

Transpirasjonskoeffisienten uttrykkjer høvet mellom vassforbruk og tørrstoffproduksjon (g vatn/g tørrstoff). Frå gammalt av og framleis vert han oppgitt til følgjande verdiar (Geisler 1980):

Art	l vatn/kg tørrstoff
Luserne, soya, lin, kålrot	> 700
Raps, ert, havre, raudkløver	600-700
Potet, kål, solvendel	500-600
Bygg, rug, kveite	400-500
Mais, bete	300-400
Hirse	200-300

Talverdiane ovanfor gir helst uttrykk for ei rangering og kan ikkje vera absolutte. Ei k alrotavling p  1000 kg t rrstoff per dekar (t.d. Lein 1987) skulle krevja meir enn 700 mm vatn, som er rundt rekna heile  rsnedb ren. Tala byggjer truleg mye p  fors k i varmt og t rt klima (Briggs & Shantz 1914, Black 1971, Larcher 1976). Der syner t rrstoffproduksjonen n rmare samanheng med h vestalet av aktuell overpotensiell evapotranspirasjon, medan han syner n rmare samanheng med den aktuelle evapotranspirasjonen i maritimt klima (de Wit 1958). Ved hjelp av modellar som er bygde p  fysiologiske m lingar og verifiserte mot fors ksdata, har ein funne at vanlege jordbruksvekstar bruker 110-140 g vatn for kvart g produsert t rrstoff. Om ein rekna dette om til vassforbruk per eining hausta avling, fall tala for  ra 1968-76 ved Karup p  Jylland slik ut (Aslyng & Hansen 1982):

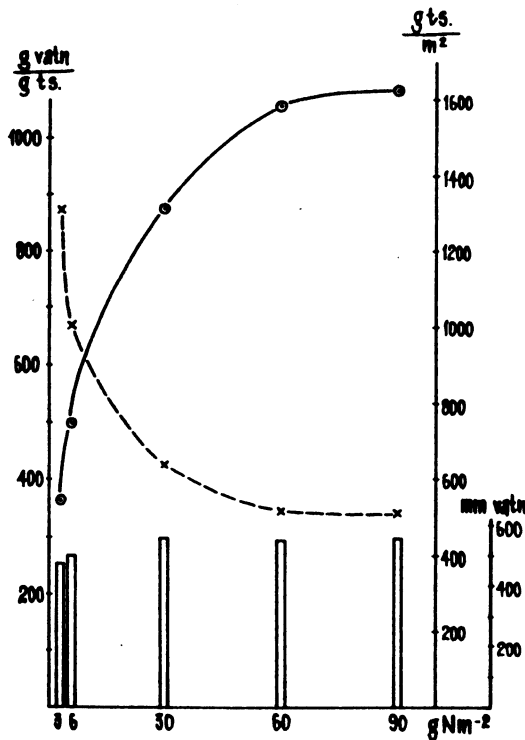
Art	g vatn/g t�rrstoff
Vanleg raigras, beita	320
" " , 4-5 sl�ttar	300
Haustkveite	250
V�rbygg	260
Potet	200
F�rbete	170

Aukande CO₂-konsentrasjon i atmosf ren vil setja ned transpirasjonen. Ei dobling er rekna   redusera transpirasjonen med 34%, og pga. samtidig auke i t rrstoffproduksjon vert utnyttingsgraden av vatnet dobla (Kimball & Idso 1983).

For   f  god utnytting av vatnet er det viktig at det ikkje skortar p  n ringsemne eller andre vekstfaktorar. Plantane bruker vatn i alle h ve, og difor vert utbyttet av det brukte vatnet st rst n r n ringstilgangen er tilstrekkeleg (fig. 8.7).

Omvendt er det n dvendig med tilstrekkeleg vasstilgang om utnyttinga av n ringsemna skal verta god. Utslag for auka N-gj dsling har ein stundom f tt berre ved   sikra vasstilgangen (Dragland 1984).

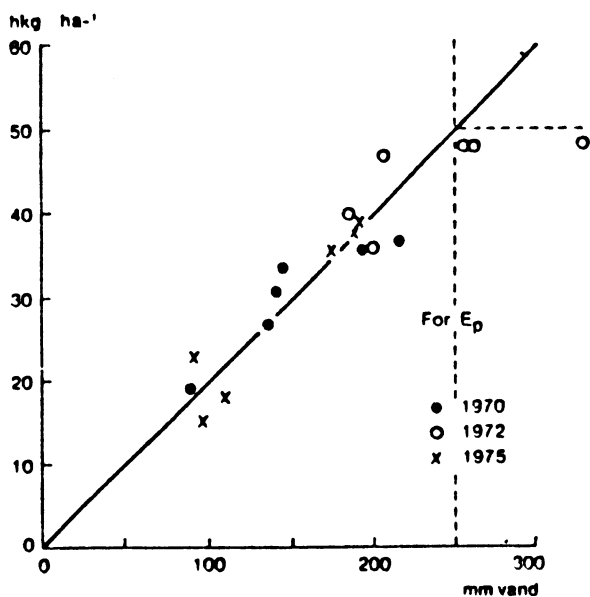
	Uvatna		Vatna	
kg N/daa	6	10	6	10
kg korn/daa (havre)	364	+24	579	+127



Figur 8.7.

Tørrstoffproduksjon (ts), vassforbruk og transpirasjonskoeffisient (g vatn/g ts) hos vanleg raigras dyrka i lysimeter ved ymis N-tilgang og hausta seks gonger (Data frå Friis Nielsen 1963).

Tala ovanfor, som mange andre vatningsforsøk, viser at det ofte er stor avlingsauke for vatning. I meir eller mindre tørre strøk av verda er dette sjølvst, men også i maritimt,

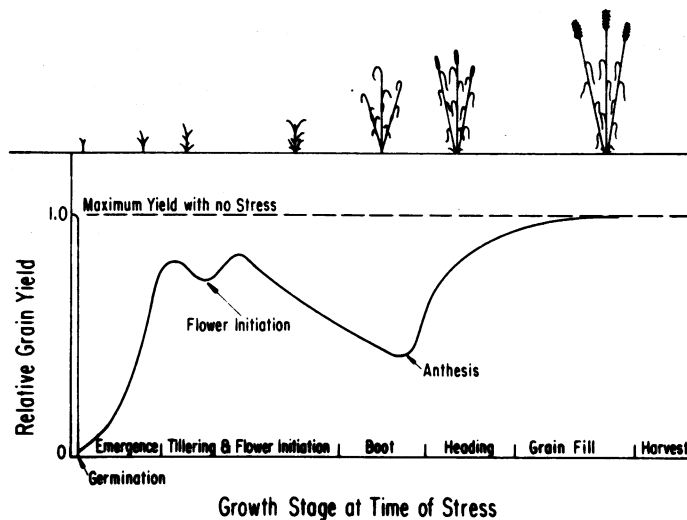


Figur 8.8.

Sambandet mellom kornavling hos bygg og vasstilgang (nedbør i mai og juni pluss rotsonekapasitet i jorda) ved forsøksstasjonar på Jylland i dei to tørre åra 1970 og 1975 og det våte året 1972 (Aslyng 1984).

vesteuropeisk klima er nedbøren ein avgrensande faktor (fig. 8.8).

Kravet om tilgang på vatn er likevel ikkje stort på alle utviklingssteg. Korn er eit typisk døme på dette (fig. 8.9), men liknande variasjon er funnen i andre artar. Hos potet har 3 vekers tørke straks etter spiring seinka knollutviklinga, men ikkje sett ned avlinga ved avslutta vekst. Tørke frå byrjande knolldanning og i knollveksten gav stor avlingsnedgang (Dragland 1978b). I kvitkål vart det ikkje avlingsnedgang av tre vekers tørke straks etter utplanting, men tørke i juli og i september sette avlinga mye ned (Dragland 1976). I gulrot gav tre vekers tørke frå plantane hadde to lauvblad, større sluttavling og salsavling, medan tørke i juli og august gav stor avlingsnedgang (Dragland 1978a).

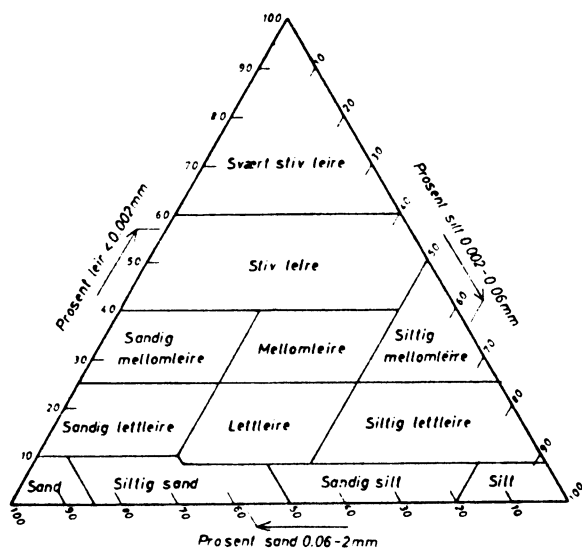


Figur 8.9. Relativ avling hos ei korngrøde som følgje av ein tørkeperiode på ymse utviklingsstadium. Kurva er generalisert og ikkje uttrykk for absolutte tal (Hanson & Nelsen 1980).

9. JORD

9.1. MATERIALET

Med jorda meiner ein den delen av lausavleiringar som røtene veks i. Ho er samansett av mineralpartiklar, organisk materiale, vatn og luft. Mineraljord vert klassifisert etter storleiken på mineralpartiklane (fig. 9.1).

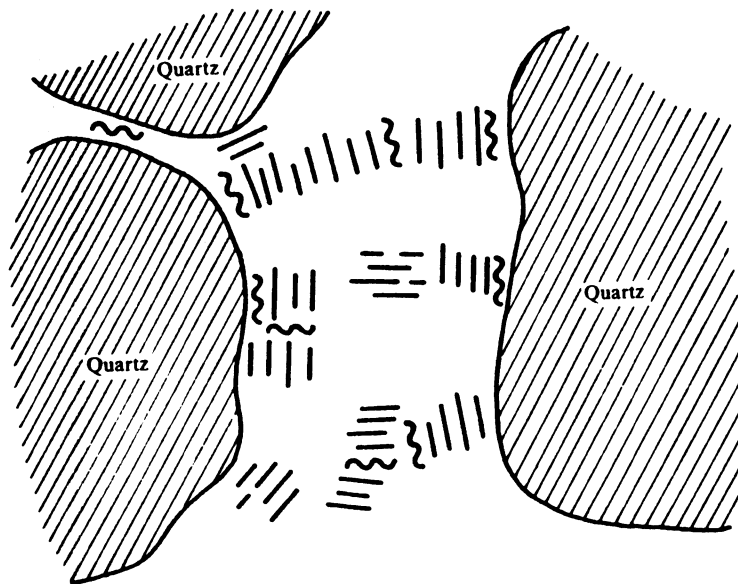


Figur 9.1.

Jordartar grupperte etter mekanisk samansetnad (Njøs & Sveistrup 1977).

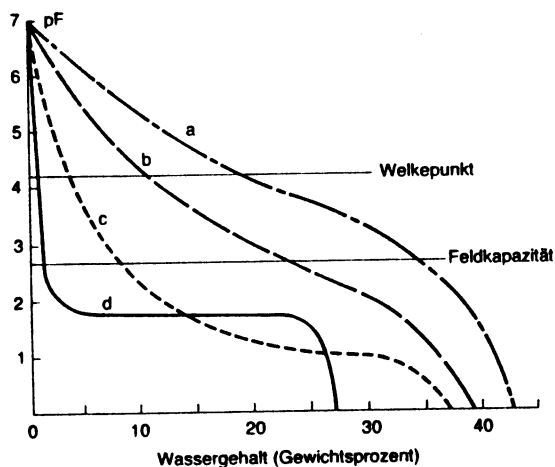
Den organiske delen er alt frå plante- og dyrerestar til stabile former av humus. Det organiske materialet spelar saman med leirmineral ei viktig rolle i strukturdanninga (fig. 9.2). Ei middels mineraljord med tettast mogleg pakking ville gi eit porevolum på ca. 26%, medan porevolumet til vanleg er omkring 35% i ei sandjord og omkring 60% i ei leirjord med mye organisk materiale (Milthorpe & Moorby 1979).

Porevolumet fordeler seg på store porer ($> 30\ \mu\text{m}$ i tverrmål), som ikkje held vatn, over mellomstorleiken og til dei små ($< 0,2\ \mu\text{m}$), som held vatn sterkare bunde enn vanlege jordbruksvekstar kan ta. Dette gir grunnlag for ulike fuktspenningskurver hos ymse jordartar (fig. 9.3).



Figur 9.2.

Skjematisert framstilling av strukturforming med store kvartskorn eller andre mineral, leirpartiklar (rette liner) og organisk materiale (krokute liner) (Frå Milthorpe & Moorby 1979).



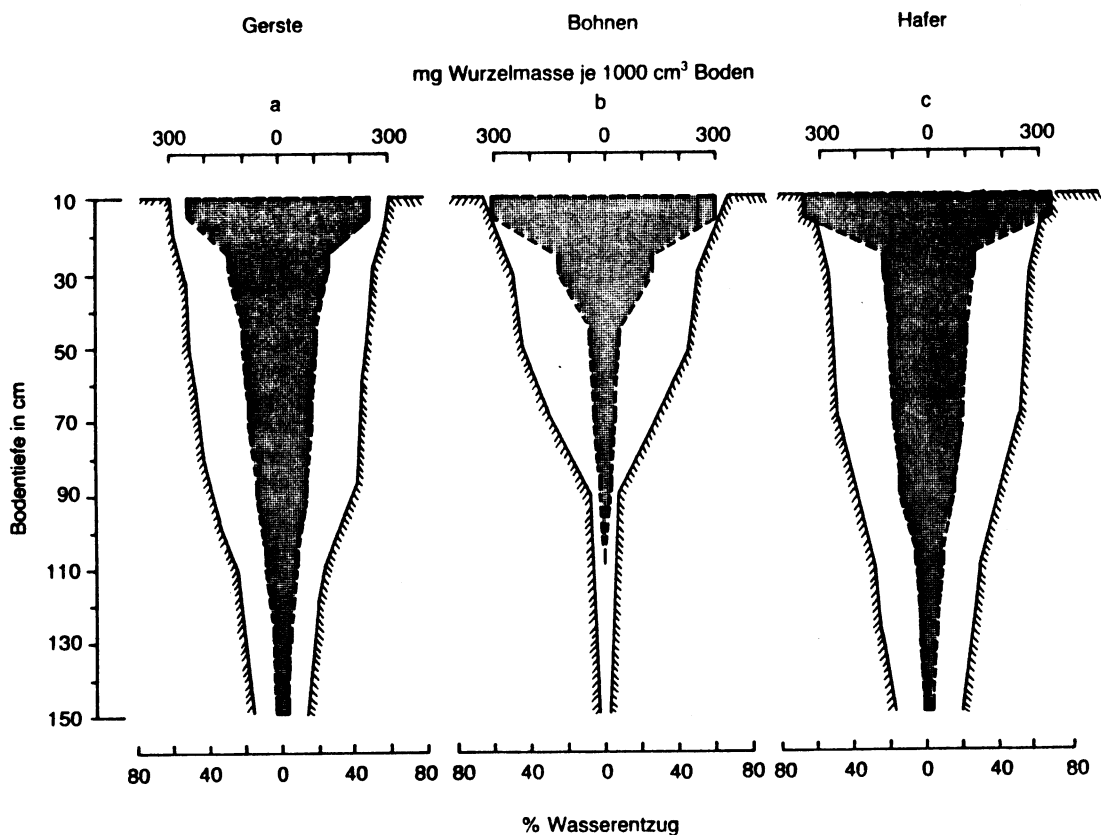
Figur 9.3.

Sambandet mellom vassinnhald og fuktspenning hos ei leirjord (a), lettleire (b), sandjord (c) og kvartssand utan struktur (d) (Geisler 1980).

9.2. LEVANDE ORGANISMAR

Røtene fyller sjeldan meir enn 0,3 - 1,5% av jordvolumet, enda i dei øvste jordlag; jf. med at bladverket sjeldan fyller meir enn 1% av volumet av plantesetnaden (Milthorpe & Moorby 1974, 1979). Overflata av røtene kan vera 100-800 gonger større enn yta på overjordiske plantedelar, jamvel om berre 20-50% av totaltørrstoffet ligg i røtene. Hos eittårige plantar er berre 1-10% av rotyta å rekna som aktiv (Geisler 1980).

Røter hos eittårige plantar er gjerne frå 50-500 μm tjukke og med rothår på om lag 10 μm . Dei veks jamnast ikkje gjennom porer mindre enn 200 μm i tverrmål, og dei trengjer seg ikkje fram om skjærstyrken er over $3\text{Mgm}^{-2} = 0,3\text{kg cm}^{-2}$. Ei følgje av det som er nemnt ovanfor, er at store delar av jordvolumet er fritt for røter, at det er dei store porene som er fylte med røter, og at fordelinga av røtene er ujamn (Milthorpe & Moorby 1979) (jf. fig. 9.4).



Figur 9.4. Sambandet mellom fordeling av rotmengda hos bygg, åkerbønne og havre nett føre hausting og vassforbruk på ei parabrunjord av løss (Frå Geisler 1980).

Utbreiinga av røtene spelar ei viss rolle for næringsopp-taket, jamvel om større delar av næringsforsyninga skjer ved massestrøying og diffusjon. Tal frå mais på lettleire illustrerer dette (Barber & Olson 1968).

kg næringsemne per daa tilført ved:

	Rotvekst	Massestr.	Diffusjon	Sum
N	0,2	19,0	0	19,2
P	0,1	0,2	3,6	3,9
K	0,4	4,0	15,4	19,8
Ca	6,8	16,9	0	23,7
S	0,1	2,2	0	2,3
Mo	0,0001	0,002	0	0,002

Jordorganismene utgjør helst mindre enn 10 vektprosent av det organiske materialet. Eit døme på samansetnaden kan vera (Geisler 1980):

Vektprosent av:

	Jorda	Org. masse	Jord.org.
Humus	2,0	90,5	
Jordorganismar	0,16	7,2	100
Bakteriar og strålesopp		2,9	40
Soppar og algar		2,9	40
Meitemakk		1,1	15
Andre organismar		0,3	5
Røter	0,05		

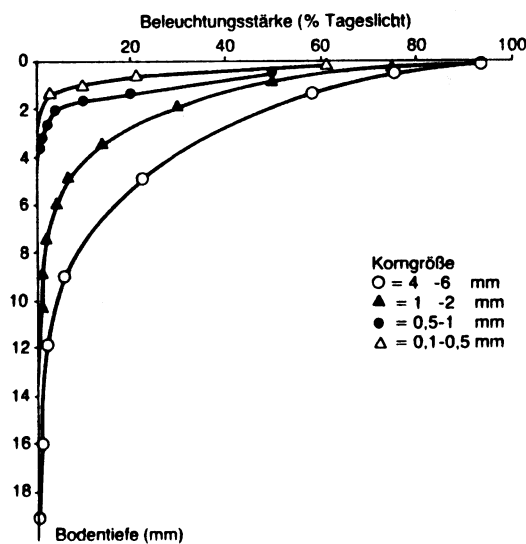
Kontakten mellom røter og jordpartiklar vert letta av eit slimlag som er om lag 1 μm tjukt. Det vert til ved sekresjon frå rota, og det fremmer aktiviteten til bakteriar og soppar i eit lag på 1-2 mm. Seinare kjem protozooar og nematodar inn i rhizosfæren. Det er jamt tevling mellom rot og mikroflora om næring, men òg symbiotiske høvehav, Rhizobium og mykor-rhiza.

9.3. STRALING OG VARMEHUSHALD

Strålingsbalansen er omtala i kap. 1. Refleksjonen frå berr jord varierer med fargen, som rettar seg mye etter humus- og vassinnhald. Refleksjonskoeffisienten kan vera om lag 0,1 hos

humusfri jord og mellom 0,2 og 0,25 hos ei jord med 20% organisk materiale. Liknande skilnad kan det vera mellom ei våt ($r = 0,1$) og ei tørr ($r = 0,2$) jord (Milthorpe & Moorby 1979).

Lysset trengjer berre få mm ned i jordyta (fig. 9.5). Men dette er nok til å gi lysimpuls for spiring hos frø som krev det. Det gjeld mange ugrasartar og småfrøa engvekstar.



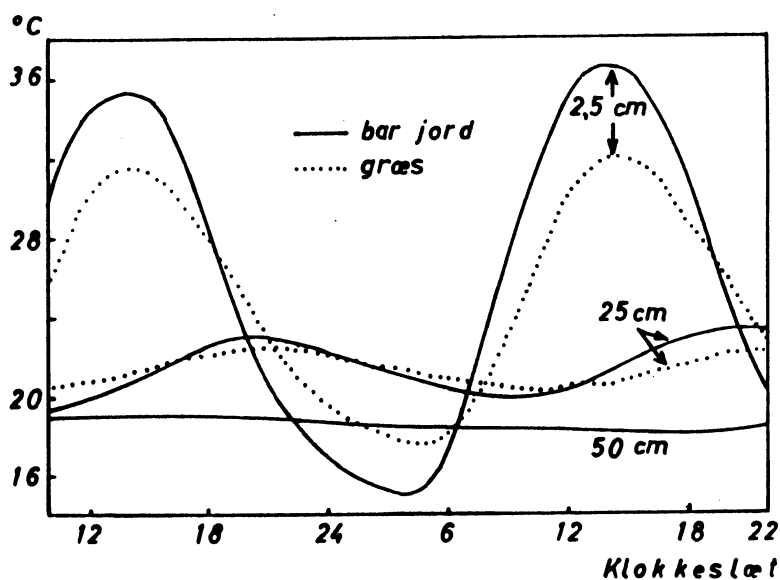
Figur 9.5.

Lysintensitet i dei øvste laga av ei sandjord (Frå Geisler 1980).

Varmetilgangen til jorda kjem så godt som fullstendig frå innstrålinga, og varmetapet er i hovudsaka langbølgja utstråling og fordampingsvarme. Massestrøyming gir også noko tilskott til både tilførsle og tap. Som eit grovslått overslag vert 10-30% av nettostrålinga absorbert av jorda om dagen, medan ein større del av den langbølgja utstrålinga om natta kjem frå jorda. Omkring 2% av globalstrålinga vert lagra i jorda om sommaren, og nettotapet i resten av året er stort sett det same (Milthorpe & Moorby 1979).

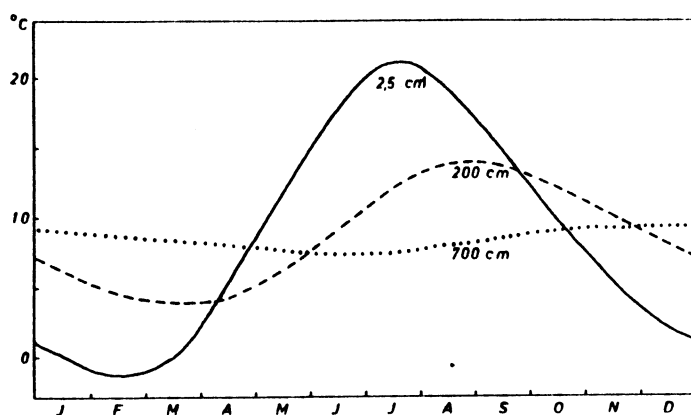
Jordtemperaturen har ein døgnleg og ein årleg variasjonssyklus (fig. 9.6). Variasjonen er størst i yta, og han minkar eksponentielt med djupna. På berr mark når døgnsvinginga ned til ca. 50 cm, medan det oftast er lite variasjon att på 30 cm djupn i ei vegetasjonsdekt mark (Larcher 1976). Arsvaria-

sjonen når fleire meter ned i jorda, men omkring 7 m er han ofte berre ca. 2°C. Det er ei tidsforskyving av maksimum og minimum med djupna.



Figur 9.6.

Øvst: Døgnvariasjon i jordtemperatur i yms djupn på berr mark og under gras. **Nedst:** Årsvariasjon i jordtemperatur i yms djupn. Begge målingane i Tåstrup ved København (Aslyng 1968).



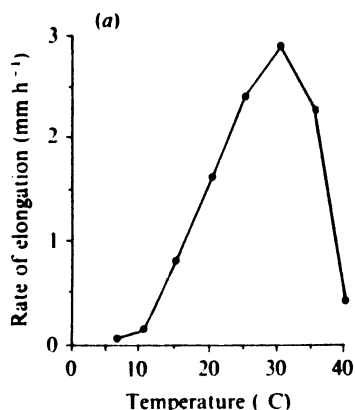
Varmekapasitet og varmeleiingsevne vert sterkt påverka av vassinnhaldet (fig. 9.7).

Figur 9.7.

Varmeleiingsevne (λ), varmekapasitet (C) og temperaturleiingsevne (λ/C) som funksjon av vassinnhald (Frå Geisler 1980).

Verknader av jordtemperatur på nærings- og vassopptak er omtala i kap. 4.2.7 og 4.2.8. Spiring er heilt styrt av jordtemperaturen når vasstilgang og fysiologiske føresetnader er oppfylte. Rotvekst er påverka av temperatur på same måte som vekst hos overjordiske organ (fig. 9.8, 4.6, 4.7) med eit optimum og sterkare fall i den øvre kurvegreina enn i den mot lågare temperatur. Det vert stundom sagt at optimumstemperaturen for vekst hos røter er lågare enn for skottvekst, men det byggjer helst på at stigande temperatur stimulerer overjordiske plantedelar til vekst, som krev ein større del av assimilata, og røtene får ein mindre del (Troughton 1957).

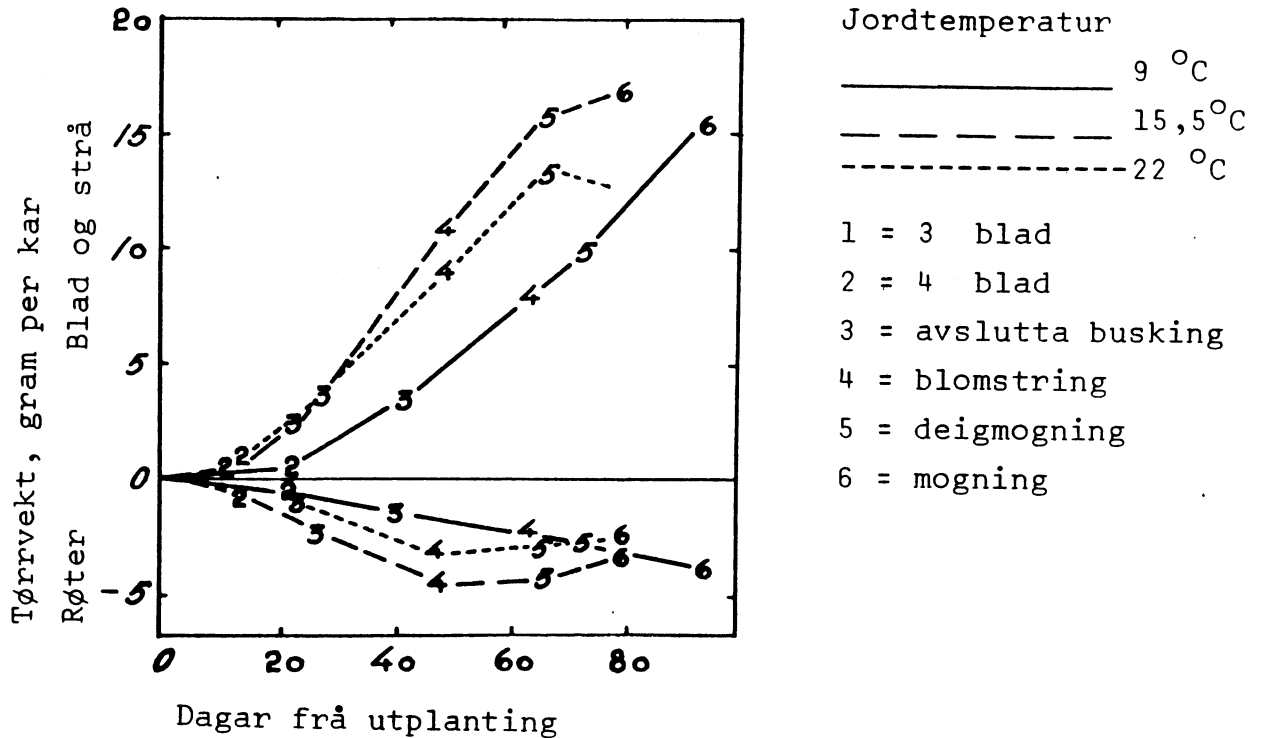
Låg temperatur synest å føra til framvekst av korte og etter måten tjukke røter, som er utbreidde i eit mindre jordvolum, enn røter som har vakse fram ved høgare temperatur (Milthorpe & Moorby 1979).



Figur 9.8.

Sambandet mellom temperatur og lengdevekst hos grorøter av mais (Frå Milthorpe & Moorby 1979).

Hos byggplantar som stod ved konstant lufttemperatur på 22°C og fekk rottemperatur på 9, 15,5 eller 22°C, var rotveksten avslutta ved blomstring når jordtemperaturen var 22°C (fig. 9.9). Ved 9°C auka rotvekta heilt fram til mogning, og både nærings- og vassopptak heldt fram. Ein jordtemperatur på 15,5°C var nærmare optimum enn både 9 og 22°C i dette forsøket. Den låge jordtemperaturen seinka den fenologiske utviklinga, medan plantar på 15,5 og 22°C mogna like snøgt.



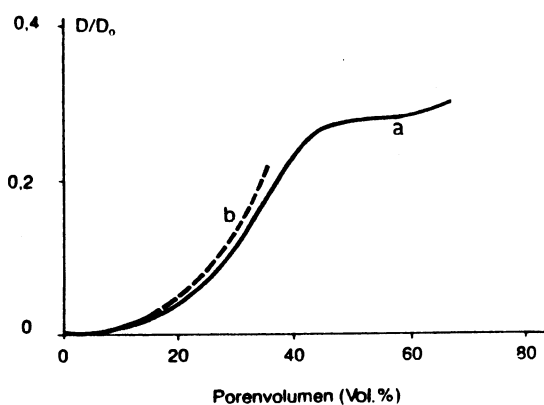
Figur 9.9. Tørrstoffmengd i røter og overjordiske plantedelar på ymse utviklingsstadium. Igangsetjing på tobladstadiet og konstant lufttemperatur på 22 °C (Power et al. 1970).

9.4. JORDLUFTA

Vanlegvis er konsentrasjonen i jordlufta 10 gonger så høg som i atmosfæren av CO₂, 2 gonger av vassdamp og berre litt lågare av oksygen og nitrogen (Milthorpe & Moorby 1979). Karbondioksidkonsentrasjonen er lågast om seinvinteren, ca. 1500 ppm i matjordlaget, og høgast seint om våren eller på forsommaren. Da kan konsentrasjonen vera 100 gonger den i atmosfæren, og i djupare lag 200 gonger. Oksygenkonsentrasjonen varierer motsett, men i matjorda er han helst ikkje under 3/4 av konsentrasjonen i atmosfæren (Geisler 1980). Jordorganismane står for mesteparten av CO₂-produksjonen i jorda. I tett gjennomrøtt jord kan inntil 10% av CO₂-mengda komma frå rotandinga (Larcher 1976). Andre tal kan tyda på at rotandinga gir ein større del, i alle fall i veksetida. Potet, tobakk og førmergkål bruker 3-6 l O₂ m⁻²d⁻¹, medan

jordorganismene bruker 2-11 l (Aslyng 1968).

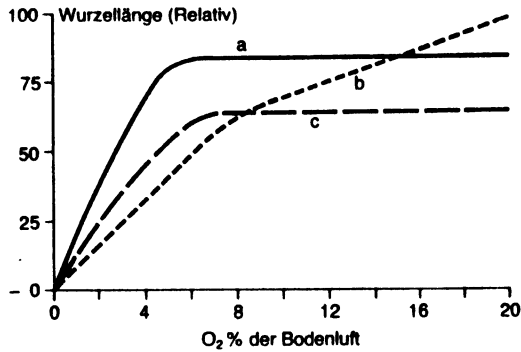
Nede i jorda er diffusjon viktigast for CO₂-transporten, medan massestrøyming tel for ein større del opp mot jordyta. Massestrøyminga kjem i stand pga. temperatur- og trykkending, vind og nedbør. Ikkje meir enn 10% av den samla luftvekslinga skjer ved massestrøyming (Njøs 1965). Diffusjon av både O₂ og CO₂ rettar seg mest etter storleiken på vassfritt porevolum (fig. 9.10). I ei jord med rimeleg god struktur minkar diffusjonskoeffisienten etter måten lite medan dei minste porene vert fylte med vatn. Når dei større porene tek til å fyllast, går diffusjonskoeffisienten snøgt ned. I ein rein sand går diffusjonskoeffisienten rett ned på grunn av manglande aggregatstruktur. Når omkring 10% og mindre av porevolumet er fylt med luft, er det snautt samanhengande porer til yta, og diffusjonen 'stoggar' pga. den mange gonger lågare diffusjonskoeffisienten i vatn.



Figur 9.10.

Sambandet mellom diffusjonskoeffisienten i jord (D) over den i luft (D₀) og luftfylt porevolum i jord med aggregatstruktur (a) og i sand (b) (Frå Geisler 1980).

Oksygeninnhaldet i jordlufta verkar på planteveksten gjennom mange mekanismar: næringsopptaket, redokspotensialet og tilgangen på ymse næringsemne, pH, danning av toksiske emne ved ekstrem O₂-skort, nitrifiserande, denitrifiserande og N-bindande bakteriar. Ein sumverknad på lengdevekst hos røter syner at ved 8-10% oksygen i jordlufta får ein full lengdevekst hos fleire artar (fig. 9.11).



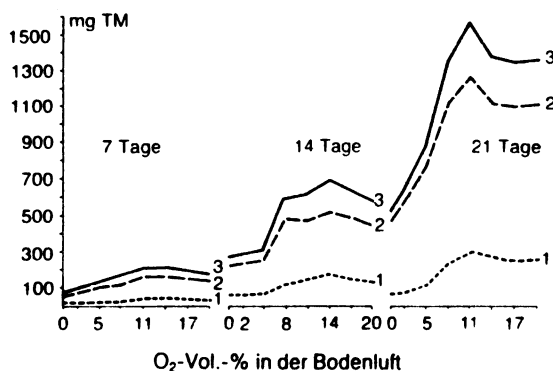
Figur 9.11.

Sambandet mellom oksygeninnhald i jordlufta og lengdevekst hos røter av mais (a), åkerbønne (b) og bygg (c) (Geisler 1980).

Det er elles vist at lengdeveksten går brått ned ved oksygenmangel, og at nedsett strekking ved låg O_2 -konsentrasjon varer ved. Røter kan i ein viss monn venjast til lågt oksygeninnhald i lufta, og vitaliteten åt rota vert ikkje skadd av O_2 -skort. Dette er vist av Geisler (1980) ved følgjande tal for rot- og lengdevekst hos ert.

O_2 -konsentrasjon i forsøktida, %	21	21	3	3
O_2 -konsentrasjon i førebuingstida, %	21	3	21	3
28 timars forsøk, mm/28t	21	19	10	9
10 dagars forsøk, mm/døgn	21	22	3	5

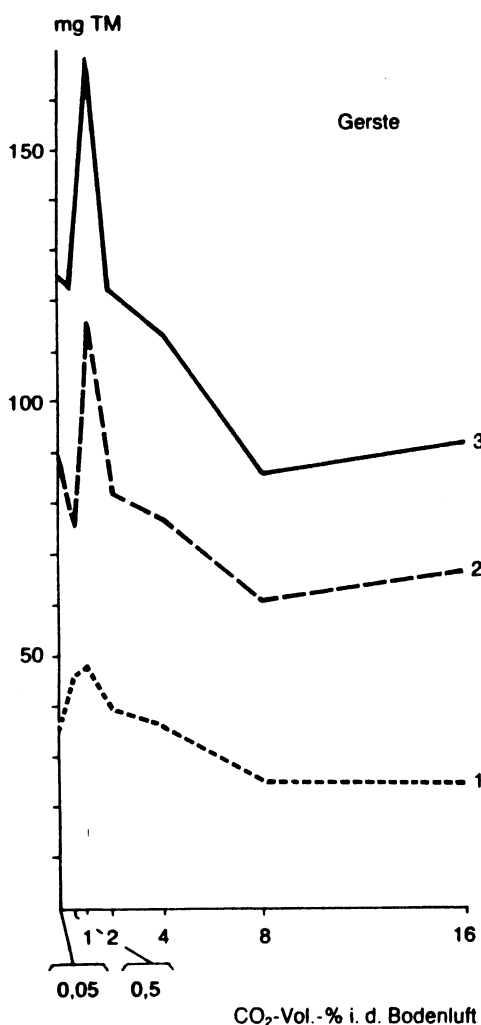
Tørrstoffproduksjonen per plante aukar for både skott og røter til mellom 10 og 15% O_2 i jordlufta (fig. 9.12). Liknande er også vist for bygg (Geisler 1980). Om ein jamførte 10 og 20% O_2 -konsentrasjon, hadde plantar ved 10% O_2 tjukkare røter og fleire røter per cm^3 . Rotnettet er med andre ord meir ekstensivt ved høg O_2 -konsentrasjon. Av det ovanstående kan ein dra den slutninga at for laus jord og høg oksygenkonsentrasjon ikkje er heldig.



Figur 9.12.

Sambandet mellom oksygenkonsentrasjon i jordlufta og tørrstoffproduksjon i røter (1), skott (2) og samla (3) (Geisler 1980).

Det er nærmast ei følgje av det som er sagt om verknaden av oksygenkonsentrasjonen på planteveksten, at også reaksjonen på ymis karbondioksidkonsentrasjon i jordlufta syner eit optimum (fig. 9.13). Lengdevekst hos røter og total tørrstoffproduksjon hos planten var størst ved 1-2 volumprosent CO₂ i jordlufta. Høg oksygen- og låg karbondioksidkonsentrasjon følgjer med tilhøve som gir ringare tilgang på både vatn og næringsemne. Det motsette er likevel heller problemet i moderne jordbruk. Dessutan er jorda tettare i undergrunnen enn i matjorda, men storparten av næringsemna er i matjorda.



Figur 9.13.

Sambandet mellom karbondioksidkonsentrasjon i jordlufta og tørrstoffproduksjon i røter (1), skott (2) og samla (3) hos bygg (Geisler 1980).

10. LITTERATUR

- ANDERSON, M.C. 1956. Stand structure and light penetration. II. A teoretical analysis. *J.appl. Ecol.* 3:41-54.
- ARAMBARRI, P. and O. TALIBUDEEN 1959. Factors influencing the isotopically exchangeable phosphate in soils. III. The effect of temperature in some calcareous soils. *Plant and Soils* 9: 364-376.
- ASLYNG, H.C. 1950. The lime and phosphoric acid potentials of soils, their determination and practical applications. Ph.D. Thesis, University of London.
- ASLYNG, H.C. 1956. Vandbevægelse i jorden over grundvandet. *Grundförbättring* 9: 72-89.
- ASLYNG, H.C. 1968. Klima, jord og vandbalance i jordbruget. DSR Forlag. Den Kgl. Vet. og Landbohøjskole, Kbh. 303 s.
- ASLYNG, H.C. 1984. Samspillet mellem klima, jord og planter. Kursnotat i 'Jordbrugsmeteorologi og planteproduktion', Tøne Landboskole 30.4.-4.5. 1984. 17 s.
- ASLYNG, H.C. & S. HANSEN 1982. Water balance and crop production simulation. Hydrotechnical Laboratory, The Royal Vet. Agric. Univ. Copenhagen 200 s.
- BARBER, S.A. 1980. Soil-plant interactions in the phosphorus nutrition of plants. s. 591-615 i M. Stelley & R.C. Dinauer (red.) The role of phosphorus in agriculture. Proc. Symp. 1-3 July 1976, National Fertilizer Development Center, Tennessee Valley Authority, Muscle Shoals, Alabama.
- BARBER, S.A. & R.A. OLSON 1968. Fertilizer use on corn I R.E. Danielson: Nutrient supply and uptake in relation to soil physical conditions. s. 193-221 i D. Hillel (ed.) 1972. Optimizing the soil physical environment toward greater crop yields. Acad. Press.
- BARROW, N.F. & T.C. SHAW 1975. The slow reaction between soil and anions: I. Effects of time and temperature on the decrease in phosphate concentration on the soil solution. *Soil Sci.* 119: 167-177.
- BEINHART, G. 1962. Effects of temperature and light on CO₂-uptake, respiration and growth of white clover. *Plant Physiol.* 37: 709-715.
- BEST, R. 1962. Production factors in the tropics. *Neth. J. agric Sci.* 10: 347-353.
- BLACK, C.C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. s. 87-114 i J.B. Cragg: Advances in ecological research 7. Acad. Press.

- BLACK, J.N. 1963. The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) Aust. J. agric. Res. 14: 20-38.
- BLEKEN, M.A. & A.O. SKJELVAG 1986. The phenological development of oat (*Avena sativa* L.) cultivars as affected by temperature and photoperiod. Acta Agric. Scand. 36: 353-365.
- BONNER, J. 1962. The upper limit of crop yield. Science 137: 11-15.
- BRAHDE, R. 1970. Solas stilling i Norge. Universitetsforlaget. upag.
- BRIGGS, L.J. & H.L. SHANTZ 1914. Relative water requirement of plants. J. agric Res. 3: 1-77.
- BROUGHAM, R.W. 1956. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture. Aust. J. agric. Res. 7: 377-387.
- BROWN, R.H., R.B. COOPER & R.E. BLASER 1966. Effect of leaf age on efficiency. Crop. Sci. 6: 206-209.
- BULLRICH, K. 1948. Die Leuchtdichte des Himmels und die Globalbeleuchtungsstärke während der Dämmerung und in der Nacht. Ber. des Deutschen Wetterdienstes in der US-Zone. 4. 28s.
- BUNNING, E. 1953. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie 3. Aufl. Springer (sit. e. Geisler 1980).
- BURSTRØM, H. 1956. Temperature and root cell elongation. Physiologia Pl. 9: 682-692.
- BURSTRØM, H.G. 1976. Growth and transpiration of *Pisum* stems under water stress. Z. PflPhysiol. 79: 419-427.
- CARDWELL, V.B. 1984. Seed germination and crop production. s. 53-92 i M.B. Tesar: Physiological basis of crop growth and development. Am. Soc. Agron. & Crop Sci. Soc. Am., Madison.
- CHANG, Jen-Hu 1968. Climate and agriculture. Aldine publ. comp. Chicago. 304 s.
- CHEN, T.M., R.H. BROWN & C.C. BLACK Jr. 1969. Photosynthetic activity of chloroplasts isolated from bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.), a species with a high photosynthetic capacity. Plant Physiol. 44: 649-654.
- COMMITTEE ON PLANT IRRADIATION. Nederlandse Stichting voor Verlichtingskunde. 1953. Specification of radiant flux and radiant flux density in irradiation of plants with artificial light. J. Hort. Sci. 28: 177-184.

- GAASTRA, P. 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. s. 113-140 i L.T. Evans: Environmental control of plant growth. Acad. Press.
- GATES, D.M. 1965. Heat, radiant and sensible. Chapter 1. Radiant energy, its receipt and disposal. Met. monographs 6: 1-26.
- GEISLER, G. 1980. Pflanzenbau. Paul Parey 480 s.
- GRACE, J. 1977. Plant response to wind. Acad. Press. 204 s.
- GRØNNERØD, B. 1970. Forsøk med grasarter i blanding med rødkløver eller luserne ved tre nitrogenmengder og tre gangers høsting. Forsk. Fors. Landbr. 21: 253-267.
- GRØNNERØD, B. 1972. Engvekster og høsteintensitet. Norsk Landbruk 91(6): 9-11.
- GUNARY, D. 1963. Behaviour of carrier-free phosphorus-32 in natural soils in relation to the measurement of the labile soil phosphorus. J. Sci. Food Agric. 14: 319-324.
- GUSTA, L.V. 1986. The induction and maintenance of cold hardiness in winter cereals. Lantbruksväxternas övervintring. NJF-seminar nr. 84: 9-27.
- HALLDAL, P. 1966. Fotosyntesen. Natur och kultur, Stockholm 119 s.
- HANSON, A.D. & C.E. NELSEN 1980. Water: Adaption of crops to drought-prone environments. s. 77-152 i P.S. Carlson: The biology of crop productivity. Acad. Press.
- HEIDE, O.M. 1980. Studies on flowering in *Poa pratensis* L. ecotypes and cultivars. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 59(14). 27s.
- HEIDE, O.M. 1985. Physiological aspects of climatic adaptation in plants with special reference to high-latitude environments. s. 1-21 i Å. Kaurin, O. Junttila & J. Nilsen (red.): Plant growth in the North. Norw. Univ. Press. Oslo.
- HEIDE, O.M., R.K.M. HAY & H. BAUGERØD 1985. Specific daylength effects on leaf growth and dry matter production in high-latitude grasses. Am. Bot. 55: 589-586.
- HIGHKIN, H.R. 1958. Temperature-induced variability in peas. Am. J. Bot. 45: 626-631.
- HIGHKIN, H.R. & A. LANG 1966. Residual effect of germination temperature on the growth of peas. Planta 68: 94-98.
- HOVDE, A. 1971. Stigande mengder fullgjødsel F og ulike haustetider på eng. Arsmelding frå forsøksringane i Hordaland, Sogn og Fjordane, Sunnmøre 1971: 33-37.

- HOVDE, A. 1972. Stigande mengder fullgjødsel F og ulike haustetider på eng. Årsmelding frå forsøksringane i Hordaland, Sogn og Fjordane, Sunnmøre 1972: 32-42.
- HUBER, B. 1952. Über die vertikale Reichweite vegetationsbedingter Tagesschwankungen im CO₂-Gehalt der Atmosphäre. Forstwiss. Centralblatt 71: 372-380.
- HABJØRG, A. 1972. Effects of light quality, light intensity and night temperature on growth and development of three latitudinal populations of *Betula pubescens* Ehrh. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 51(26). 16 s.
- HABJØRG, A. 1978. Photoperiodic ecotypes in Scandinavian trees and shrubs. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 57(33). 19 s.
- KEELING, C.D., R.B. BACASTON, A.E. BAINBRIDGE, C.A. EKDAHL Jr., P.R. GUENTHER & L.S. WATERMAN 1976. Atmospheric carbon dioxide variations at Mauna Loa Observatory, Hawaii. Tellus 28: 538-551.
- KIMBALL, B.A. & S.B. IDSO 1983. Increasing atmospheric CO₂: effects on crop yield, water use and climate. Agric. Water Management 7: 55-72.
- KORNHER, A. 1971. Untersuchung zur Stoffproduktion von Futterpflanzenbeständen. I. Wachstumsanalytische Untersuchungen an Beständen von Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) und Wiesenlieschgras (*Pleum pratense* L.). Acta Agric. Scand. 21: 215-236.
- KRISTOFFERSEN, T. 1963. Interactions of photoperiod and temperature in growth and development of young tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Physiologia Pl. Suppl. I. 98 s.
- KUIPER, P.J.C. 1964. Water uptake of higher plants as affected by root temperature. Meded. LandbHoogeschool, Wageningen 64(4). 11 s.
- KUROIWA, S. 1970. Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. I "Prediction and measurement of photosynthetic productivity". Proc. IBP/PP Techn. Meeting, Trebon 1969: 79-89.
- LANGER, R.H. 1971. How grasses grow. Studies in Biology No. 34. 60 s.
- LARCHER, W. 1976. Ökologie der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart, 320 s.
- LEACH, G.J. & D.J. WATSON 1968. Photosynthesis in crop profiles, measured by phytometers. J.appl. Ecol. 5: 381-408.
- LEIN, H. 1987. Direkte sådd og planta kälrot og förbete eller nepe med to planteavstander, to plantetyper eller to såtider. Norsk LandbrForsk. 1: 103-111.

- COOKE, I.J. & J. HISLOPE 1963. Use of anion-exchange resin for the assessment of available soil phosphate. *Soil Sci.* 96: 308-312.
- COOPER, A.J. 1973. Root temperature and plant growth. *Research Rev. No. 4. Commonw. Bur. Hort. and Plantation Crops.* 73s.
- COOPER, J.P. 1970. Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. *Herb. Abstr.* 40: 1-15.
- DENNIS, F.G.Jr. 1984. Flowering s. 237-264 i M.B. Tesar: *Physiological basis of crop growth and development. Am. Soc. Agron. & Crop Sci. Am., Madison.*
- DEVLIN, R.M. & F.H. WITHAM 1983. *Plant physiology. Fourth edition. Willard Grant Press. Boston.* 577 s.
- DIRMHIRN, I. 1964. *Das Strahlungsfeld im Lebensraum. Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.* 426 s.
- DRAGLAND, S. 1976. Nitrogen- og vassbehov hos kvitkål. *Forsk. Fors. Landbr.* 27: 355-374.
- DRAGLAND, S. 1978a. Nitrogen- og vassbehov hos gulrot. *Forsk. Fors. Landbr.* 29: 139-159.
- DRAGLAND, S. 1978b. Virkninger av tørkeperioder og to nitrogenmengder på potetsorten 'Saphir'. *Forsk. Fors. Landbr.* 29. 277-299.
- DRAGLAND, S. 1984. Virkninger av plantetetthet, nitrogentilførsel og vasstilgang på havre. *Forsk. Fors. Landbr.* 35: 59-66.
- EIKELAND, H.J. 1936. Forsøk med vørkveite, havre og bygg på forsøkgarden Voll og på 43 gardsfelt i Trøndelag og Møre og Romsdal i åra 1926-1936. *Melding fra Statens forsøks-gård på Voll. Landbruksdirektørens årsmelding, tillegg H.* 8-72.
- EVANS, L.T. 1973. The effect of light on plant growth, development and yield. I R.O. Slatyer (ed.) *Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala Symp. UNESCO:* 21-31.
- FOSS, S. 1968. Veksrytme hos timoteisortar. *Forsk. Fors. Landbr.* 19: 487-518.
- GAASTRA, P. 1958. Light energy conversion in field crops in comparison with the photosynthetic efficiency under laboratory conditions. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen* 58(4): 12 s.
- GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen* 59(3). 68 s.

- LEOPOLD, A.C. 1964. Plant growth and development. McGraw-Hill. 466 s.
- LEOPOLD, A.C. & P.E. KRIEDEMANN 1975. Plant growth and development. Second edition. McGraw-Hill. 545 s.
- LOOMIS, R.S. & W.A. WILLIAMS 1969. Productivity and the morphology of crop stands: Patterns with leaves. I J.D. Eastin et al. (red.): Physiological aspects of crop yield. ASA & CSSA, Madison, Wisconsin: 27-51.
- MASON, B. 1976. The nature and prediction of climatic changes. Endeavour 35: 51.57.
- MCCREE, K.J. & J.H. TROUGHTON 1966. Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. Pl. Phys. 41: 1615-1622.
- MILTHORPE, F.L. & J. MOORBY 1974. An introduction to crop physiology. Cambr. Univ. Press. 202.s.
- MILTHORPE, F.L. & J. MOORBY 1979. An introduction to crop physiology. Second ed. Cambr. Univ. Press. 244 s.
- MOHN, H. 1908. Dæmringen i Norge. Skrifter udgivne af Videnskabs-Selskabet i Christiania. I. Matematisk-Naturvidenskabelig Klasse. 76s.
- MONSI, M. & T. SAEKI 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. Journ. Bot. 14: 22-52.
- MONTHEITH J. 1969. Light interception and radiative exchange in crop stands. I J.D. Eastin et al. (red.): Physiological aspects of crop yield. ASA & CSSA, Madison, Wisconsin: 89-115.
- MONTHEITH J. 1973. Principles of environmental physics. Edw. Arnold. Lond. 241 s.
- MORRISON, J.I.L. & R.M. GIFFORD 1984a. Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration. Austr. J. Pl. Physiol. 11: 361-374.
- MORRISON, J.I.L. & R.M. GIFFORD 1984b. Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations. II. Plant dry weight, partitioning and water use efficiency. Austr. J. Pl. Physiol. 11: 375-384.
- MORTENSEN, L. & R. MOE 1982. Growth responses of greenhouse plants to environment. IV. Effects of carbon dioxide on photosynthesis and growth of *Chrysanthemum morifolium* Ramat in daylight. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 61(22). 11 s.
- MOSS, R.A. & W.E. LOOMIS 1952. Absorption spectras of leaves I. The visible spectrum. Plant Physiol. 27: 370-391.

- NICHIPOROVICH, A.A. 1967. Aims of research on the photosynthesis of plants as a factor in productivity. I A.A. Nichiporovich (red.): Photosynthesis of productive systems. Israel Progr. Sci. Transl. Jerusalem. 3-36.
- NIČIPOROVIČ, A.A. 1970. Biological basis of plant productivity. Die Kulturpflanze. Beiheft 6: 71-109.
- NIELSEN, B. FRIIS 1963. Plant production, transpiration ratio and nutrient ratios as influenced by interactions between water and nitrogen. Doktoravhandling, Den Kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København. 162 s.
- NJØS, A. 1965. Jordfysikk og jordarbeiding. Kompendium 116 s.
- NJØS, A. & T.E. SVEISTRUP 1977. Kornstørrelsesgrupper i mineraljord. Forslag til klassifisering. Jord og myr 1: 29-43.
- OLESEN, F. 1979. Læplantning. Dyrkningssikkerhed. Klimaforbedring. Landskabspleje. Landhusholdningsselskabets Forlag. København. 138 s.
- OLESEN, F. 1982. Urteagtige lægivere. Responsum vedrørende énårige planter til beskyttelse af vindfølsomme kulturer. Landboorganisationernes Faglige Landscenter. Stensilprint. 46 s.
- OLSETH, J.A. & A. SKARTVEIT 1985. Strålingshandbok. Klima 7. 57s.
- POWER, J.F. D.L. GRUNES, G.A. REICHMAN & W.O. WILLIS 1970. Effect of soil temperature on rate of barley development and nutrition. Agr. J. 62: 567-571.
- PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN, B. HENSEN & W. LARCHER 1973. Temperature and life. Springer-Verlag. 779s.
- ROBERTSON, G.W. 1968. A biometeorological time scale for a cereal crop involving day and night temperatures and photoperiod. Int. J. Biometeor. 12: 191-223.
- ROSS, Yu.K. 1967. Role of solar radiation on the photosynthesis of crops. I A.A. Nichiporovich (red.): Photosynthesis of productive systems. Israel Progr. Sci. Transl. Jerusalem. 44-52.
- ROSS, Yu.K. T. NILSON 1967. The vertical distribution of biomass in crop stands. I A.A. Nichiporovich (red.): Photosynthesis of productive systems. Israel Progr. Sci. Transl. Jerusalem. 75-85.
- SAUBERER, H. & O. HARTEL 1959. Pflanze und Strahlung. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig. 268 s.
- SJØSETH, H. 1969. Overvintringsforhold hos eng- og beitevekster. Stensilprint 55 s.

- SJØSETH, H. 1971. Vinterhardførhet hos ulike eng- og beitevekster. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 50(3). 39s.
- SKJELVAG, A.O. 1981a, Effects of climatic factors on the growth and development of the field bean (*Vicia faba* L. var. minor). I. Phenology, height growth and yield in a phytotrone experiment. Acta Agric. Scand. 31: 358-371.
- SKJELVAG, A.O. 1981b. Effects of climatic factors on the growth and development of the field bean (*Vicia faba* L. var minor) II. Phenological development in outdoor experiments. Acta Agric. Scand. 31: 372-381.
- SKJELVAG, A.O. 1981c. Effects of climatic factors on the growth and development of the field bean (*Vicia faba* L. var minor) V. Height growth. Acta Agric. Scand. 31: 402-409.
- SKJELVAG, A.O. 1981d. Effects of climatic factors on the growth and development of the field bean (*Vicia faba* L. var minor) IV. Chemical composition of the seeds. Acta Agric. Scand. 31: 395-401.
- SUTCLIFF, J.F. 1962. Mineral salt absorption in plants. Pergamon Press.
- TAGEEVA, S.V. & A.B. BRANDT 1961. Optical properties of leaves. I. B.C. Christenson (red.): Progress in Photobiology. Elsevier, Amsterdam.
- TANNER, J.W. 1969. Productivity and morphology, discussion. I J.D. Eastin et al. (red.): Physiological aspects of crop yield. ASA & CSSA, Madison, Wisconsin: 50-51.
- THORNE, G.N. 1960. Variation with age in net assimilation rate and other growth attributes of sugar beet, potato, and barley in controlled environment. Ann. Bot. (NS) 24: 356-371.
- THUE-HANSEN, V. & A.O. SKJELVAG 1987. Virkning av le på klima og byggavling i Rakkestad, Østfold. Norsk Landbr-Forsk. 1: 23-30.
- TORPEN, H. 1971. Forskjellig slåttetid. Hedmark forsøksring, Melding nr. 29: 14-15.
- TRANMEL, T. 1973. N-gjødsling og haustetider til eng. Landbrukstidende 79(9): 188-190.
- TREHARN, K.J. & J.P. COOPER 1969. Effect of temperature on the activity of carboxylase in tropical and temperate Gramineae. J. exp. Bot. 20: 170-175.
- TROUGHTON, A. 1957. The underground organs of herbage grasses. Bull. 44 Commonw. Bur. Past. Field Crops. 163 s.

- UCHIJIMA, Z. 1970. Carbon dioxide environment and flux within a corn crop canopy. s. 179-196 i Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP Technical Meeting, Trebon 14-21 September 1969. Pudoc. Wageningen.
- ULRICH, A. 1952. The influence of temperature and light factors on the growth and development of sugar beets in controlled climatic conditions, Agr. J. 44: 66-73.
- VIGERUST, E., Y. VIGERUST & B. ROGNERUD 1969. Skigardene på Lesja. Ny Jord 3: 73-88.
- WASSINK, E.C. 1948. De lichtfaktor in de fotosynthese en zijn relatie tot andere milieufaktoren. Meded. Der Tuinbouw 11: 503-513.
- WCP 1981. On the assessment of the role of CO₂ on climate variations and their impact. Joint WMO/ICSU/UNEP meeting of experts, Villach, Austria, November 1980. World Climate Programme. Publication No 3. 29 s.
- WENT, F.W. 1957. The experimental control of plant growth. Chronica Botanica, Waltham. 343 s.
- WENT, F.W. 1961. Temperature. s. 1-23 i Handbuch der Pflanzenphysiologie XVI.
- WIT, C.T.de 1958. Transpiration and crop yields. Versl. landbouwk. Onderz. Ned. 64.6. 88 s.
- WIT, C.T. de, R. BROUWER & F.W.T. PENNING de VRIES 1970. The simulation of photosynthetic systems. I "Prediction and measurement of photosynthetic productivity". Proc. IBP/PP Techn. Meeting, Trebon, 1969: 47-70.
- WMO, udatert. The global climate system A critical review of the climate system during 1982-1984. Uoffisiell rapport. 52 s.
- ZELITCH, I. 1974. Photosynthesis, photorespirations and plant productivity. Acad. Press. 347 s.
- ØSTGÅRD, O. 1970. Stubbehøgder og slåttetider i timoteieng og natureng. Norden 74: 338-340.