

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE

Institutt for grønnsakdyrking

Stensiltrykk nr. 114

ISBN 82-576-5595-3

Lisensiatforelesning i faget grønnsakdyrking

10. mai 1978

GRØNNSAKENES ULIKE TEMPERATURKRAV

av

Olav Arne Bævre

Lisensiatforelesning ved
Norges landbrukshøgskole
10. mai 1978

GRØNNSAKENES ULIKE TEMPERATURKRAV

av

Olav Arne Bævre

INNHold

Innledning	s.	1
Spiring	"	2
Vegetativ og generativ vekst	"	4
Hvile	"	8
Biologiske forskjeller og biokjemiske reaksjoner hos grønnsaker med ulikt temperaturkrav	"	9
Protoplasmatisk strømming	"	9
Respirasjon	"	10
Membranene	"	10
Mekanismen bak kjøleskade	"	11
Litteratur	"	12
Tabeller	"	17
Figurer	"	23

INNLEDNING

Våre grønnsakslag er en stor og uensartet plantegruppe med vidt forskjellig opprinnelse og familiebakgrunn, tabell 1. Den matnyttige del av planten kan være alt fra rot til overjordiske vegetative deler, frukter og frø. Enkelte er ettårige, andre toårige og atter andre er flerårige. Opprinnelsesstedet kan gi oss et visst inntrykk av vedkommende plantes klimakrav.

Klimaet og miljøet forøvrig kan deles opp i en rekke faktorer som påvirker plantene, hvorav bare temperaturen skal behandles her. Dette gjør at det i størst mulig utstrekning blir sett bort fra samspillseffekter. Temperaturen virker inn på plantekulturtiltakene, på de fysiologiske prosessene i plantene som videre virker inn på

vekstfasene, tabell 2. På et oppgitt område må det velges en plante som med basis i temperaturkrav, vil klare seg. Tid for såing og høsting kan varieres noe, og mikroklimatiske variasjoner avgjør plassering innen området. Er stedets temperatur suboptimal eller fullstendig utilstrekkelig, kan miljøet reguleres ved bruk av plastdekking av jorda, solfangere, plasthus eller veksthus alt etter behov. Foredling mot mere temperaturtolerante sorter er vanlig og har gitt som resultat at grensen for dyrking av mange grønnsakslag er flyttet nordover. Særlig framtrædende har dette vært hos sukkermais og hodekål. Bruk av grønnsaker fra den tempererte sonen i varmere deler av verden, krever en tilsvarende foredling mot varmetoleranse. Tettheten av en bestand og dermed de mikroklimatiske forhold kan bestemmes ved etablering og reguleres ved tynning og beskjæring. Temperaturkravet til plantene virker inn på høstetidspunktet og produkter i lager krever ulike og bestemte temperaturer. Temperaturen virker videre inn på de fysiologiske prosessene som styrer utviklingen mellom og innen vekstfasene.

SPIRING

I den syklus som plantene gjennomgår, kan det være naturlig å begynne med spiringen. De fleste av våre grønnsakslag har ikke spesielle problemer med frøhvile og når fuktigheten er tilfredsstillende og forholdene ellers er normale, er temperaturen avgjørende for spiringen. Det skilles vanligvis mellom minimum-, optimal- og maksimal spiretemperatur. Minimumstemperaturen for spiring har betydning for valg av såtidspunkt om våren. Bremer (1927, 1957) kunne på basis av sine forsøk dele grønnsaksortimentet inn i fem grupper med hensyn til spiretemperatur, tabell 3. Minimumstemperaturen ble i dette tilfellet beregnet som sannsynlig minimum ut fra 4°C som laveste spiretemperatur. De fem gruppene for minimum spiretemperatur var $2 - 2,5^{\circ}\text{C}$, $3,5 - 4^{\circ}\text{C}$, $9 - 11^{\circ}\text{C}$, $14 - 14,5^{\circ}\text{C}$ og 16°C . Harrington og Minges (1954) delte grønnsaksortimentet inn i fire grupper ($0, 4,5, 10$ og $15,6^{\circ}\text{C}$) etter minimum spiretemperatur. Tabellen viser at Røeggen (1974) har funnet en lavere minimumstemperatur for spiring av de fleste grønnsakslag enn Bierhuizen og Wagenvoort (1974) og at den for våre vanlige frilandsgrønnsaker ligger under null. Forskjellige resultater kan i noen grad skyldes bruk av ulik metodikk, ulik ekstrapolering fra laveste temperatur til nullpunktet og ulike bereg-

ningsligninger. Ettersom det er kjent at ulike sorter innen samme art krever ulik temperatur, virker også sortsvalget inn på resultatet.

Ved heving av temperaturen over minimum spiretemperatur vil strekningsveksten inntil optimal temperatur er nådd, figur 1. Bremer (1927) mente at den optimale spiretemperaturen for planter i vårt klima er 25-30°C, mens den for varmekjære planter som sukkermais, bønne, gresskar, agurk og melon er noe høyere. Bremer (1927, 1957) delte også grønnsakslagene inn i fem grupper etter økonomisk optimal spiretemperatur (8-10°C, 12°C, 15°C, 18-20°C og 20-22°C), som han definerte som "den laveste temperatur som frøet gror jevnt og godt under uten å bruke relativt lang tid", tabell 4. Den økonomiske optimale temperatur vil avhenge av hvilke parametre som trekkes inn i de økonomiske vurderingene. Harrington og Minges (1954) delte også grønnsakene inn i fem grupper (21, 23,9, 26,7, 29,4 og 35°C) etter optimal spiretemperatur som da selvfølgelig blir høyere enn den økonomiske optimale. Røeggen (1975) legger respirasjonen til grunn for beregning av økonomisk optimal spiretemperatur, figur 2. Der hvor respirasjonen begynner å øke raskere enn strekningsveksten, er den økonomiske optimale spiretemperatur. En heving av temperaturen over denne grensen vil gjøre at frøets energibeholdning forbrukes på bekostning av spirens og rotens strekningsvekst. På dette grunnlaget er optimal temperatur for spiring av margerter funnet å være 18-20°C.

Økes temperaturen over det optimale, vil det inntre spirehemming og for de fleste grønnsakslag stoppe opp ved 35-40°C (Bremer 1927). For purre oppstår det spirehemming allerede ved 21-24°C (Dragland 1972), for selleri ved 20-25°C (Bjelland og Balvoll 1976), salat 25°C (bl.a. Borthwick og Robbins 1928, Berrie 1966, Gray 1974 og Takeba og Matsubara 1976), tomat 35°C (Tompson 1974). Hos salat kan spirehemmingen som induseres av for høy temperatur, overvinnes ved overføring til temperatur under 20°C (Berrie 1966), men tiden som kreves under 20°C øker med tiden ved høy temperatur (Takeba og Matsubara 1976). Kinintilførsel vil heve temperaturgrensen for spiring, mens abscisinsyre (ABA) vil senke den (Reynolds og Thompson 1971). Resultatene fra en undersøkelse av Takeba og Matsubara (1976) viste at springen ikke bare er regulert av fytokromsystemet, men også av en termolabil faktor bestående av proteiner. Røeggen (1974) fant at den maksimale spiretemperaturen for margert

var 36°C. Mancinelli et al. (1967), Berry (1969) og Thompson (1974) har vist at maksimal spiretemperatur for tomat var 35-38°C. Harrington og Minges (1954) har laget en oversikt over maksimal spiretemperatur for en rekke grønnsakslag, tabell 5.

VEGETATIV OG GENERATIV VEKST OG UTVIKLING

Den matnyttige del av våre grønnsaker er enten vegetative eller generative deler. De grønnsakene det høstes vegetative deler av (f.eks. salat og løk), må i størst mulig utstrekning få forhold som gir vegetativ vekst og undertrykker overgangen til generativ utvikling (stokkløping). Hos de med generativ matnyttig del (f.eks. bønner og tomat) blir det en balanse mellom vegetativ og generativ utvikling for å oppnå best mulig resultat. Både for svak og for sterk vegetativ vekst vil ha negativ effekt på utvikling av det generative produkt. Blomkål og brokkoli induseres til generativ utvikling, men blomsterstanden høstes før den når full utvikling.

Stokkløping, som kjennetegnes ved at plantene blomstrer før de har utviklet det matnyttige produkt, er et velkjent problem blant ettårige og toårige frilandsgroennsaker. Hovedårsaken til stokkløpingen er bestemte temperatur- og lys (daglengde) -forhold, og ett- og toårige planter reagerer som regel noe ulikt (Bjelland og Balvoll 1976). Ettårige kulturer som salat, spinat og reddik reagerer gjerne sterkest på daglengden. Med hensyn til temperatur går salat og reddik raskest i blomst hvis de utsettes for høg temperatur i første del av veksttida, mens spinat reagerer tilsvarende på lav temperatur. Hos toårige planter som kål, gulrot, selleri, løk, purre, rødbete osv., er det først og fremst lav temperatur som fører til stokkløping, men daglengden kan også ha betydning, som f.eks. hos rødbete. Når toårige planter utsettes for lav temperatur over en viss tid, går de i blomst. Den mest effektive temperatur for blomstring hos flere planter er i området 4-8°C, men også temperaturer helt fra -4°C til over 16°C kan ha effekt. Virkningen av temperaturer ned mot null og lavere er liten, fordi livsfunksjonene hos plantene da går sakte. Noen netter med lav temperatur omkring null om våren har derfor ingen betydning for stokkløpingen. Induksjon til blomstring og blomstring er et samspill mellom vernaliseringstemperatur, temperaturpåvirkningens lengde, daglengde, plantens alder eller utvikling osv. Det finnes

vanligvis en optimal vernaliseringstemperatur og kritiske vernaliseringstemperaturer over og under den optimale. Temperaturgrensene for vernalisering kan variere noe etter forholdene forøvrig. Vernalisering ved den kritiske temperatur vil kreve lenger tid enn ved den optimale vernaliseringstemperatur. I figur 3 er det en skjematisk framstilling av vernaliseringstemperaturen for noen grønnsakslag.

Hodekål. Stokkløping hos tidligkål er beskrevet av Persson og Revhaug (1953), Persson og Hjelseth (1962) og av Hildrum (1967). Heide (1970) som også arbeidet med tidligkålssorter i Ditmarskergruppen, fant at 'N.F. 50' var mindre mottakelig for vernalisering enn de andre sortene. Det viste seg også at økende alder økte mottakeligheten for planter opp til 5-6 uker eller 7-9 blader. Daglig avbrudd av kuldebehandlingen eller 24°C i ett døgn hvert 7. døgn kunne fullstendig hindre den vernaliserende virkningen av lav temperatur. Høg temperatur etter kuldebehandlingen undertrykte blomstringen. Blant japanske sorter er det vist at optimal vernaliseringstemperatur er 9°C og at det kunne bli stokkløping ved temperaturer fra $0-4^{\circ}\text{C}$ og ved 17°C (Ito og Saito 1961).

Blomkål. Blomkålssortene som dyrkes i Norge er kvalitative m.h.t. vernalisering, og har altså et absolutt krav til lav temperatur (Rød 1976). Blomkål har en ungdomsfase og vernaliseringen kan ikke starte før den er avsluttet, dvs. ved ca. 20-30 blader, 4-6 blader over 2 cm eller er 4-6 uker gamle (Åmlid 1952, Bjelland og Balvoll 1976, Wiebe 1972). Optimal vernaliseringstemperatur er ca. 12°C (Wiebe 1972) og plantene blir da vernalisert i løpet av 1-2 uker, avhengig av tidligheten til sorten. Sene sorter krever lavere temperatur enn tidlige. Over $22-25^{\circ}\text{C}$ forblir plantene vegetative (Åmlid 1952, Wiebe 1972).

Rødbete. Store sortsvariasjoner, hvorav 'Egyptisk Flatrund' har vist seg motstandsdyktig mot vernalisering (Røeggen 1962, Samuelson 1970 og Heide 1973). Heide fant at økende temperatur reduserte stokkløpingen uansett daglengde og at temperaturen hadde mindre effekt ved lang dag. Kjølebehandling av 6 uker gamle planter ved 5°C viste seg å ha ulik effekt på stokkløping hos ulike sorter, men generelt øker prosentandelen av stokkløpere med lengden av kjøleperioden. Plantene viste seg å være mottakelige i

alle aldre fra 1-24 uker, og mottakeligheten økte noe med alderen.

Mange av våre frilandsgrønnsaker vokser og utvikler seg best ved en relativt lav temperatur. 15-20°C anses som passe temperatur for kålslagene, gulrot, purre, løk, rødbete, spinat og selleri. For reddik og salat er temperaturkravet enda lavere, og hos disse blir utviklingen best ved 12-16°C. Om høyere temperatur i mange tilfeller gir hurtigere vekst, kan kvaliteten forringes. Hos hodekål, rosenkål, kinakål og salat vil høy temperatur føre til at bladene blir lengre i forhold til bredden og hodedanningen blir dårlig. Høy temperatur kan føre til for rask vekst og sprekkdannelse hos grønnsaker. Et spesielt problem i blomkål er gjennomvoksing av blad i selve blomsterstanden ved høy temperatur like etter at hodeknoppen er dannet (Wiebe og Krug 1974, Rød 1976). Tiden til bladene vokser igjennom avtar og mengden øker med stigende temperatur. Temperaturer under 15°C i første del av hodeknopp utviklingen motvirker en høgtemperaturreffekt senere, men ved denne behandlingen har man faren for knappdannelse. For løk er det kjent at høy temperatur reduserer rotdanningen og gjør plantene lettere tilbøyelig til tidlig løkdanning og dermed mindre avling. Dragland (1972) fant at temperatur over 21°C ikke hadde noen positiv effekt på produksjonen hos purre. Av de to frøgrønnsakene som vanligvis dyrkes på friland, krever erter lavere temperatur enn bønner som bare kan salgsproduseres på de beste stedene i landet. Sukkermais, frilandstomat og frilandsagurk er også varmekrevende grønnsakslag. Alle disse må pollineres for å utvikle matnyttig produkt. For frilandsagurk er 15°C minimum for pollinering og optimal temperatur er 18-21°C (Bjelland og Balvoll 1976). For tomat er pollenet lite befruktningsdyktig ved temperaturer under 12°C. Disse grønnsakene krever generelt også en høy temperatur for normal vegetativ vekst og utvikling. Dyrkingsområdene for disse grønnsakene blir derfor svært begrenset her i landet.

Salat og reddik er to grønnsakslag som normalt dyrkes på friland om sommeren, men som tas inn i veksthus til andre tider av året. Hos begge disse er det registrert sterkere vekst av høyere jordtemperatur enn lufttemperatur og dette nyttes i den mørke årstiden. Temperaturen heves vanligvis i takt med bedre lysforhold, men gjennomsnittlig døgntemperatur bør ikke komme så høgt at det blir risiko for blomstring.

Agurk, tomat og paprika er typiske varmekrevende veksthuskulturer her i landet. Krug et al. (1974) har laget en sammenstilling av litteratur om optimal lufttemperatur, tabell 6. Disse temperatur-områdene er basert på et meget stort antall rapporter av forsøk utført under ulike forhold. Lav lufttemperatur, særlig om natten, kan hos agurk gi flere hunnblomster og flere fruktemner. Dette kan vise seg allerede ved 20°C, men øker sterkest under 18°C. Dette forårsaker mer tynningsarbeid, eller om det ikke blir utført, flere misdannede frukter (Jensen 1971). Lufttemperaturen bør også variere med årstiden. Det anbefales en høg temperatur i begynnelsen av kulturen og så senke den. Den høge temperaturen vil gi rask vekst og utvikling og få frukter som dermed sikres bedre utvikling. Høg nattetemperatur vil også motvirke for sterk senking av bladtemperaturen som følge av sterk utstråling på denne årstid. Jensen (1971) tilrår en gradvis senking av temperaturen 4-5°C i første del av kulturtiden, slik at det blir et samspill mellom temperatur og utviklingsstadium. Starttemperaturen må bestemmes etter sort og forhold forøvrig, figur 4. Rottemperaturen må minst være 18°C for at røttene ikke skal ta skade og redusere vann- og næringsopptaket. Økonomisk optimal jordtemperatur ligger i overkant av 20°C og optimaltemperaturen trolig ved ca. 25°C. Paprika danner frukter både parthenocarpisk og etter befruktning. Små flattrukte frukter dannes særlig ved lav temperatur. Normal blomsterutvikling, fruktsetting og fruktutvikling blir det først ved 18-20°C (Rylski 1973). Det er viktig at jordtemperaturen er over 18°C ved utplanting.

Tomat har lavere temperaturkrav enn både agurk og paprika. For dette grønnsakslaget finnes det utallige forskningsrapporter angående temperatur. Lav temperatur under oppalingen vil gi færre blader opp til første klase og flere blomster pr. klase. Lav temperatur vil også fremme utviklingen av grenete klaser. Høg temperatur etter initiering av blomstene er forbundet med abort av hele klasen eller av enkeltblomster. Dette er et vanlig forekommende fenomen når den vegetative veksten skal reguleres ved hjelp av høg nattetemperatur (20-24°C) tidlig på året. For at pollenet skal være funksjonsdyktig, bør temperaturen holdes over 13-15°C og under 30°C. Selv om det er oppsatt mange temperatur-skjemaer (Hallig 1966, Kristoffersen 1965, Calvert 1967) for tomat er det uråd å følge disse slavisk uten å ta hensyn til klimaforholdene forøvrig og plantenes utvikling. Krav til rottemperatur

varierer også etter forholdene, men 25°C anses som optimalt.

Det er stor forskjell på de ulike grønnsakslag i evnen til å tåle lav temperatur. Grønnskål, rosenkål og purre er blant de mest frostresistente. -10 - -15°C gir grønnskålen en bedre smak etter- som karbohydratinnholdet blir høyere. I purre er det store sorts- variasjoner, og det finnes sorter som kan tåle ned i -20°C i kor- tere tid. Forsøk som for tiden utføres med høstsådd løk ved Statens forskingsstasjon Landvik har vist at en rekke japanske sorter og noen europeiske sorter (bl.a. Hiberna, Presto, SC 125) overvintrer fint. Rosenkål har det også vært vanlig å overvintre ute i de beste strøk av landet. Kinakål regner man med tåler -5 - -6°C og stilkselleri -4°C. De tropiske og subtropiske grønnsakslagene som vi dyrker får såkalt kjøleskade ved temperaturer over null grader. Bønne får skade ved 2°C og tomat, agurk, paprika og eggplante ved 10-12°C.

HVILE

Blant våre vanlige grønnsaker er det først og fremst de flerårige som grasløk og rabarbra vi forbinder med hvile. Grasløk er av- hengig av kortere dag enn 14 timer for å gå inn i hvile (Bjelland og Balvoll 1976), men kort dag fører likevel ikke til hvile hvis temperaturen er over 20°C eller under 6°C. Temperaturer omkring 14°C fremmer en rask overgang til hvile. Den fysiologiske hvilen varer normalt fram til januar. Den kan brytes med lav temperatur (-4 - +2°C) eller mer effektivt med høg temperatur (30 - 40°C) i et visst tidsrom. Rabarbra går inn i hvile når dagene blir korte om høsten. Hvileperioden kan reduseres dersom plantene oppbevares ved temperaturer mellom +9°C og -2°C en viss tid. Også alle de toårige plantene vil gå inn i hvile om høsten hvis de fikk anled- ning til å vokse. Som frø er de ettårige og toårige grønnsakene i en hviletilstand selv om de ikke har noen egentlig frøhvile. Frø er lagringsdyktig fra det ene året til det andre eller over flere år. Lagringsvilkårene virker sterkt inn på opprettholdelse av spireevnen. Mange grønnsakslag lagres godt ved lavere tempe- ratur enn 0°C under forutsetning at vanninnholdet er lavt (Wei- bull 1955, Reitan 1977). For hodekål er -20°C en god lagrings- temperatur. Ved stigende temperatur over null har Harrington et al. (1966) funnet at Harrington's tommelfingerregel om halvering

av spireevnen for hver 5°C heving av lagringstemperaturen gjelder fra 0 - 50°C.

BIOLOGISKE FORSKJELLER OG BIOKJEMISKE REAKSJONER HOS GRØNNSAKER MED ULIKT TEMPERATURKRAV

Det er vanskelig å skille mellom temperaturavhengige biologiske funksjoner hos planter som har små forskjeller i temperaturkrav. Derimot lar det seg gjøre å skille mellom flere biologiske ulikheter hos de tropiske og subtropiske grønnsakene på den ene siden og de mer tempererte på den andre. Som tidligere nevnt, tåler de aller fleste tempererte grønnsakene ca. 0°C eller lavere, mens mange av de tropiske og subtropiske kan ta skade av temperaturer over null. Kjølleskade som fenomenet kalles når plantene tar skade av temperaturer over 0°C, er vanligst beskrevet for frukter, men forekommer også vanlig på vegetative plantedeler (Spranger 1941) og hos frø (Harrington og Kihara 1960). Skadesymptomer varierer med planteart, plantedel og hvor kraftig kjøleskaden har vært. Vanlig symptom er nekrotiske prikker og flekker på overflaten eller ytre avfarging. Særlig hos agurk hvor overflatecellene ødelegges raskt, vil det snart bli angrep av mikroorganismer. Både for tomat (Smith og Millet 1964) og for agurk (Apeland 1966) er det funnet store sortsforskjeller i evnen til å tåle lav temperatur. Apeland (1966) fant også at kulturforholdene virket inn på skaden og at dyrking i veksthus gjorde agurk mindre motstandsdyktig enn om samme sort ble dyrket på friland.

For bedre å forstå ulikhetene i temperaturkrav hos forskjellige grønnsakslag kan man ta utgangspunkt i plantenes følsomhet for kjøleskade og de forstyrrelser som er påvist skjer i en rekke fysiologiske prosesser hos kjølefølsomme planter ved påvirkning av temperaturer mellom 0°C og 12°C.

Protoplasmatisk strømming. Kanskje en av de mest spekulative virkningene av kjøletemperatur på følsomme plantedeler er effekten på protoplasmatisk strømming. Sachs (1865) observerte at den protoplasmatiske strømmingen opphørte ved 10-12°C i rot-hår hos agurk og tomat, mens den hos kjøleresistente arter fort-

satte helt til eller nær null. Lewis (1956) fant også at den protoplasmatiske strømmingen opphørte eller ble merkbart redusert etter 1-2 minutt ved 10°C hos planter som var følsomme for lav temperatur, mens strømmingen hos kjøleresistente planter fortsatte til 0-2,5°C. Tilsvarende resultater er også funnet av Wheaton (1963). Den nøyaktige mekanismen bak protoplasmatiske strømning er ikke kjent, men det er klart at den krever energi og er avhengig av de fysiske egenskapene hos protoplasmaet.

Respirasjon. Uregelmessig respirasjon er vanlig å registrere under eller etter kjølebehandling hos følsomme plantedeler. Foruten frukter med klimakterium, er det normalt en gradvis nedgang i respirasjonen etter høsting og dette er tilfelle hos kjøleresistente plantedeler ved alle temperaturer (Ryall og Lipton 1972) og for kjølefølsomme plantedeler så lenge temperaturen holdes over den kritiske. For bl.a. tomat, agurk og paprika er det vist at respirasjonen øker kraftig under og etter kjølebehandlingen. Om kjølebehandlingen har vart tilstrekkelig lenge, vil respirasjonen fortsette å være høy etter at fruktene er overført til høy temperatur, i motsatt fall vil den bli som normalt ved den gitte temperatur. Dette tyder på at kjøletiden må være av en viss lengde for å forårsake irreversible degenererende forandringer i vevet.

Aktiviteten hos mitokondriene som spiller en så sentral rolle i respirasjonen, har vist seg å avta med kjølebehandling og de kan ved sterk nok behandling bli inaktivert. Lyons og Raison (1970) studerte temperatureffekten på den oksydative aktiviteten hos mitokondriene i intakte planter. Hos kjøleresistente planter var aktiviseringsenergien konstant fra nær 1-25°C, mens den hos kjølefølsomme planter viste seg å øke betydelig ved temperaturen 10-12°C og lavere. Dette tyder på at den øyeblikkelige og direkte effekten av lav temperatur hos disse plantene er en undertrykking av mitokondrisk respirasjon. Resultatene viste også at fosfor-yleringseffektiviteten ikke ble påvirket av noen temperatur for noen av plantegruppene.

Membranene. Forandringer i membranens permeabilitet er ofte blitt betraktet som resultat av kjøleskade. Kramer (1942) fant at kjølefølsomme planter som ble dyrket i den varme årstid, reduserte vannopptaket mye mer ved reduksjon av temperaturen enn de som ble dyr-

ket i den kalde årstid. Også transporten av vann og ioner ble på tilsvarende måte redusert (Drew og Biddulph 1971, Jensen og Taylor 1961). Membranstudier med måling av lekkasje av løsning eller ioneakkumulasjon viser at kjøling øker membranens permeabilitet, og at det er forskjell mellom de to plantegruppene. Det har lenge vært kjent at plantene i varmt klima har en tendens til å ha mere mettede fettsyrer i lipidene og det er antatt at koagulering av de protoplasmatiske lipidene forårsaker død eller skade ved lav temperatur over null. Studier av mitokondriene (Lyons og Raison 1970, Lyons et al. 1964, Raison et al. 1971) har klart vist at membranen gjennomgår fysiske faseoverganger fra en fleksibel væskekrystalinsk til en fast gelstruktur ved 10-12°C. Ettersom lipidene kontrollerer den fysiske tilstand i membranene vil det gi en bygningsforandring i de membranbundne enzymene. Ingen av disse faseovergangene hos membranene eller membranbundne enzymer er observert i kjøleresistente arter.

Mekanismen bak kjøleskade. Lyons (1973) har laget en skjematisk framstilling av det som skjer i membranen hos kjølefølsomme planter som utsettes for lav temperatur, figur 5. Etter som temperaturen senkes, vil membranlipidene hos kjølefølsomme planter koagulere ved den kritiske temperaturen (f.eks. 10-12°C for følsomme arter av tropisk opprinnelse). Forandringen i tilstand forventes å føre til en sammentrekning som medfører brudd eller kanaler og som leder til økt permeabilitet. Den raske forandringen i permeabiliteten vil føre til en forstyrrelse i ionebalansen. Faseovergangen vil ikke bare øke permeabiliteten, men også øke aktiviseringsenergien hos membranbundne enzymsystemer som leder til en undertrykt reaksjonshastighet og etablering av ubalanse med ikke-membranbundne enzymsystemer. Etter som temperaturen avtar, vil f.eks. reaksjonen i de løslige enzymsystemer slik som glykolysen, avta med en konstant aktiviseringsenergi og en Q10 på ca. 2. På lignende måte vil reaksjonshastigheten hos membranbundne enzymer i den mitokondrielle respirasjon avta med en Q10 på ca. 2 inntil den kritiske temperaturen hvor faseoverganger forekommer. Under denne kritiske temperaturen viser de membranbundne enzymsystemer en markert økning i aktiviseringsenergi og etablerer en større ubalanse i de to systemer. Metabolitter slik som pyrodruesyre, acetaldehyd og etanol forventes å akkumuleres i interfasen mellom glykolysen og det mitokondrielle system. Disse metabolittene akkumuleres svært tidlig

under påvirkning av kjøletemperatur. Et lignende forløp kan også framstilles for kloroplaster, hvor faseovergangen fører til undertrykt aktivitet og forandring i metabolittene etter kort kjølepåvirkning. De ytre symptom på skade og til slutt død av vev avspeiler cellenes umulighet i det å motstå økende konsentrasjon av slike metabolitter som funksjon av tiden. I tillegg til opphopning av disse uheldige metabolittene kommer sterkt redusert energi som følge av undertrykt mitokondrisk respirasjon og dermed en svekking av cellenes motstandskraft.

LITTERATUR

- Apeland, J. 1966. Factors affecting the sensitivity of cucumbers to chilling temperatures. Int. Inst. Refrig. Bull 46, Annexe 1: 325-33
- Balvoll, G. og B. Holst. 1977. Kinakål. Gartneryrket 67: 472
- Berrie, A. M. M. 1966. The Effect of Temperature and Light on the Germination of Lettuce Seeds. Physiol. Plant., 19: 429-36
- Berry, S. Z. 1969. Germinating responses of the tomato at high temperature. Hort. Sci. 4: 218-19
- Bierhuizen, J. F. and W. A. Wagenvoort. 1974. Some aspects of seed germination in vegetables. 1. The determination and application of heat sums and minimum temperature for germination. Sci. Hort. 2: 213-19
- Bjelland, O. 1972. Grønnsakdyrking i regulert klima. Landbruksforlaget A/S Oslo 1972, pp 247
- og G. Balvoll. 1976. Grønnsakdyrking på friland. Landbruksforlaget A/S Oslo 1976, pp 292
- Borthwich, H. A. and W. W. Robbins. 1928. Lettuce seed and its germination. Hilgardia 3: 275-304
- Bremer, A. H. 1927. Opspiring av hagefrø under ulike temperaturer. Nordisk jordbr.forskning 8-9: 377-90
- 1957. Temperatur og planteavl. Landbruksdepartementets Film og Billedkontor Oslo 1957
- Calvert, A. 1967. Sitert "Grønnsakdyrking i regulert klima, del I", forelesninger ved Norges landbrukshøgskole, 1968

- Dragland, S. 1972. Germination of leek seed at different temperatures. Meld. Norg. Landbr Høgsk. 51(20) : 1-10
-
- Effect of Temperature and Day-length on Growth, Bulb Formation and Bolting in Leeks (*Allium porrum* L.). Meld. Norg. Landbr Høgsk. 51(21): 1-24
- Drew, M. C. and O. Biddulph. 1971. Effect of Metabolic Inhibitors and Temperature on Uptake and Translocation of ^{45}Ca and ^{42}K by Intact Bean Plants. Plant Physiol. 48: 426-32
- Gray, D. 1974. High temperature induced 'dormancy' in lettuce seed. The Grower, June 1, 1972-73
- Hallig, V. Aa. 1966. Sitert "Grønnsakdyrking i regulert klima, del I", forelesninger ved Norges landbrukshøgskole, 1968.
- Harrington, J. F. and P. A. Minges. 1954. Vegetable Seed Germination. Univ. of Calif., Agric. Extension Service. Mimco
-
- and G. M. Kihara. 1960. Chilling Injury og Germinating Muskmelon and Pepper Seed. Amer. Soc. Hort. Sci. 75: 485-89
-
- and S. Setyati-Harjadi. 1966. The longevity of vegetable seeds under high temperature and high humidity. Proc. 17th. int. hort. Congr. Md. 1966, 1 Abst: 626-27
- Heide, O. M. 1970. Seed-stalk Formation and Flowering in Cabbage. I. Day-length, Temperature, and Time Relationships. Meld. Norg. Landbr Høgsk. 49(27): 1-21
-
1973. Environmental control of bolting and flowering in red garden beets. Meld. Norg. Landbr Høgsk. 52(15): 1-17
- Hildrum, H. 1967. Temperatur og stökkrenning hos tidligkål. Gartneryrket 57: 518-19
- Holst, B. 1976. Blomstring og stökkrenning hos kinakål. Hovedoppgave, NLH. 1976 pp 34
- Huus-Bruun, T. 1977. Kinakål - ei gamal kultur med ny aktualitet. Gartnaryrket 67: 322-24
- Ito, H. and T. Saito. 1961. Time and temperature factors for the flower formation in cabbage. Tohoku J. agr. Res. 12: 297-316
- Jensen, E. 1971. Agurkene og temperaturen. Gartnertidende 1971: 495-98

- Jensen, R. D. and S. A. Taylor. 1961. Effect of temperature on water transport through plants. *Plant Physiol.* 36: 639-42
- Kramer, P. J. 1942. Species differences with respect to water absorption at low soil temperature. *Amer. J. Bot.* 29: 828-32
- Kristoffersen, T. 1965. Tiltrekking av tomat. Lys, temperatur og CO₂. *Gartneryrket* 55: 1197-1201
- Krug, H., Fölster, E. und M. Kling. 1974. Ansprüche einiger Gemüsearten an die Temperatur in Gewächshäusern I. Führung der Lufttemperatur. *Gemüse* 10: 319-23
- Lewis, D. A. 1956. Protoplasmic Streaming in Plants Sensitive and Insentive to Chilling Temperature. *Science* 124: 75-76
- Lyons, J. M., Wheaton, T. A. and H. K. Pratt. 1964. Relationship between the Physical Nature of Mitochondrial Membranes and Chilling Sensitivity in Plants. *Plant Physiol.* 39: 262-68
- and J. K. Raison. 1970. Oxidative Activity of Mitochondria Isolated from Plant Tissues Sensitive and Resistant to Chilling Injury. *Plant Physiol.* 45: 386-89
- 1973. Chilling Injary in Plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 24: 445-66
- Mancinelli, A. L., Yanic, Z. and P. Smith. 1967. Phytochrome and seed germination. 1. Temperature dependance and relative PFR levels in the germination of dark germinating tomato seeds. *Plant Physiol.* 42: 333-37
- Persson, A. R. og S. Revhaug. 1953. Stokkløping hos Ditmarsker. *Gartneryrket* 43: 743-44
- og O. Hjelseth. 1962. Stokkrenning i tidligkål og rosenkål. *Gartneryrket* 52: 1032-34
- Raison, J. K., Lyons, J. M., Mehlhorn, R. J. and A. D. Keith. 1971. Temperature-induced Phase Changes in Mitochondrial Membranes Dete cted Spin Labeling. *J. Biol. Chem.* 264: 4036-40
- Reitan, A. 1977. Lagring av kålfrø. *Forskn. Forsøk Landbr.* 28: 488-95
- Reynolds, T. and P. A. Thompson. 1971. Characterisation of the High Temperature Inhibition of Germination of Lettuce (*Lactuca sativa*). *Physiol. Plant.*, 24: 544-47

- Rylski, I. 1973. Effect of Night Temperature on Shape and Size of sweet Pepper (*Capsicum annuum* L.). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98(2): 149-52.
- Rød, H. K. 1976. Temperaturavhengige kvalitetsproblem hos blomkål med hovedvekt på feilen gjennomvokste blad. Hovedoppg. NLH, pp 80.
- Røeggen, O. 1962. Stokkrenning i rødbeter. *Gartneryrket* 52: 1035
- 1974. Frø og spring. Stensiltrykk nr. 84 fra Inst. for grønnsakdyrking
- 1975. Grønnsakslagenes spiretemperatur i relasjon til dyrkingsmulighetene. *Nordisk jordbr. forskn.* 57: 433-40
- Ryall, A. L. and W. J. Lipton. 1972. Handling, Transportation, and Storage of Fruits and Vegetables. Vol. 1: Vegetables and Melons. Westport, Conn.: Avi. 473 pp
- Sachs, J. von. 1865. *Handbuck der Experimental - Physiologie der Pflanzen.* Leipzig: Engelman. pp 514
- Samuelsen, R. T. 1970. Stokkløping hos rødbeter i Nord-Norge. Forsøk med noen sorter og behandl. *Forskn. Fors. Landbr.* 21: 321-29
- Shishido, Y. and T. Saito. 1975. Studies on the Flower bud Formation in Onion Plants. I. Effects of Temperature, Photoperiod and Light Intensity on Low Temperature Induction of Flower Buds. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 44: 122-30
- Smith, P. G. and A. H. Millett. 1964. Germinating and Sprouting Responses of the Tomato at Low Temperature. *Amer. Soc. Hort. Sci.* 84: 480-84
- Spranger, E. 1942. Das Erfrieren der Pflanzen über 0° mit besonderer Berücksichtigung der Warmhauspflanzen. *Gartenbauwissenschaft* 16: 90-128
- Stokes, P. and K. Verkerk. 1951. Flower Formation in Brussels Sprouts. *Medd. van de Landbouwhogeschool te Wageningen, Nederland.* Deel 50, verhandeling 9. 143-160
- Takeba, G. and S. Matsubara. 1976. Analysis of temperature effect on the germination of New York lettuce seeds. *Plant and Cell Physiol.* 17: 91-101
- Thompson, P. A. 1974. Characterisation of the germination responses to temperature of vegetable seeds. I. Tomatoes. *Sci. Hort.* 2: 35-54

- Verkerk, K. 1954. The influence of low temperature on flower initiation and stem elongation in Brussels sprouts. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C 57: 339-46
- Weibull, G. 1955. The cold storage of vegetable seed further studies. Fourteenth Int. Hort. Cong., Amsterdam pp 647-67
- Wheaton, T. A. 1963. Physiological comparison of plants sensitive and insensitive to chilling temperatures. PhD thesis. Univ. California, Davis. pp 93
- Wiebe, H.-J. 1972. Wirkung von Temperatur und Licht auf Wachstum und Entwicklung von Blumenkohl. I. Dauer der Jugendphase für die Vernalisation. Gartenbauwissenschaft 37: 165-78
- Wirkung von Temperatur und Licht auf Wachstum und Entwicklung von Blumenkohl. II. Optimale Vernalisationstemperatur und Vernalisationsdauer. Gartenbauwissenschaft 37: 293-303
- 1974. Zur Bedeutung des Temperaturverlaufes und der Lichtintensität auf den Vernalisationseffekt bei Blumenkohl. Gartenbauwissenschaft 39: 1-7
- and H. Krug. 1974. Wirkung der Temperatur auf Qualität und Erntedauer von Blumenkohl. Gemüse 10: 34-37
- Amlid, K. 1952. A study of cauliflower (*Brassica oleracea* Linn. var. *botrytis* D. C.). Thesis. Univ. of Maryland, USA

TAB. 1. GENERELL OVERSIKT OVER DE VANLIGSTE GRØNNSAKENE

Matnyttig del	Grønnsakslag	Familie	Vekstsyklus år	Opprinnelse	
Rot	Gulrot	Skjermplante	2	Afganistan	
	Rotpersille	"	2	Middelhavslanene	
	Reddik	Korsblomst	1	Øst-Asia	
Rot/ Stengel	Knollselleri	Skjermplante	2	"	
	Rødbete	Melde	2	"	
	Kålrot	Korsblomst	2	Middelhavslanene	
Stengel/ Bladstilk	Knutekål	"	2	Nord- og Mellom-Europa	
	Stilkselleri	Skjermplante	2	Middelhavslanene	
Blader	Rabarbra	Syre	flerårig	Sentral-Asia	
	Kruspersille	Skjermplante	2-flerårig	Middelhavslanene	
	Spinat	Melde	1	Nære-Østen	
	Kinakål	Korsblomst	1	Øst-Asia	
	Salat	Korgplante	1	Middelhavslanene og For-Asia	
	Grasløk	Lilje	flerårig	Sør- og Mellom-Europa	
	Purre	"	2	Middelhavslanene	
	Kepaløk	"	2	Midt- og Vest-Asia	
	Bladknopp	Rosenkål	Korsblomst	2	Belgia
		Hodekål	"	2	Mellom-Europa / Middelhavsl.
Bl. stand	Blomkål/Brok.	"	1	Middelhavslanene	
Frø	Erter	Erteblomst	1	Middelhavslanene og For-Asia	
	Bønner	"	1	Sentral- og Sør-Amerika	
	Sukkermais	Gras	1	Mellom-Amerika	
Frukt	Tomat/Paprika	Søtvier	1	Sør-Amerika	
	Agurk	Gresskar	1	India	
	Melon	"	1	Afrika, Sør-Asia	
	Gresskar/Squash	"	1	Tropisk Amerika / Asia	

TAB. 2. SAMMENHENGEN MELLOM TEMPERATUR, PLANTEKULTUR OG PLANTENES UTVIKLING

Plantekulturtiltak	Fysiologiske prosesser	Vekstfaser
Valg av plante	Opptak	Spiring
Valg av tid	Utskilling	Veg. vekst
Valg av sted	Transport	Gen. vekst
Regulering av miljøet	Stoffomsetning	Hvile
Vedlikehold, forbedring og formering av plantematerialet	Energiomsetning	
Etablering og regulering av bestand	Vekst	
Høsting	Utvikling	
Lagring	Reproduksjon	
	Regulering	

Etter Baugerød (upubl.)

TAB. 3. MINIMUM SPIRETEMPERATUR FOR NOEN GRØNNSAKSLAG, °C

Grønnsak	Bremer (1927, 1957)	Harrington og Minges (1954)	Bierhuizen og Wagenvoort (1974)	Røeggen (1974)
Hodekål	2 - 2,5	4,4	1,0	- 0,5
Rosenkål			1,1	- 0,7
Grønncål			1,2	- 0,5
Blomkål		4,4	1,3	- 0,3
Kålrot	2 - 2,5			- 0,5
Nepe	2 - 2,5	4,4	1,4	- 0,4
Reddik	2 - 2,5	4,4	1,2	- 0,5
Gulrot	3,5 - 4	4,4	1,3	
Selleri	4	4,4		
Persille	3,5 - 4	4,4	0,0	
Løk		0	1,4	- 0,6
Purre	3,5 - 4		1,7	- 0,5
Bete		4,4	2,1	
Spinat	2 - 2,5	0	0,1	- 2,0 ?
Salat	2 - 2,5	0	3,5	
Hageert	2 - 2,5	4,4	3,2	- 1,0
Bønne	10,5 - 11	15,6	7,7	8,0
Tomat	11	10	8,7	9,0
Paprika		15,6	10,9	
Agurk	14 - 14,5	15,6	12,1	12,0
Melon	16		12,1	
Gresskar/Squash	14 - 14,5	15,6		
Sukkermais	9 - 11	10		

TAB. 4. OPTIMAL SPIRETEMPERATUR (°C) OG NORMAL SPIRETID VED NOEN TEMPERATURER

Grønnsak	Bremer * (1927, 1957)	Harrington og Minges (1954)	Bjelland (1972), Bjelland og Balvoll (1976)
Hodekål	8-10	29,4	} 10°C (15d), 20°C (5-7d) Blomkål spirer noe senere
Rosenkål			
Grønnkål			
Blomkål		26,7	
Kålrot	8-10		
Nepe	8-10	29,4	
Reddik	8-10	29,4	12°C (5-6d), 16-18°C (2-3d)
Gulrot	12	26,7	10°C (15-17d), 15°C (10d), 20°C (6-7d)
Selleri	12	21	<20°C eller 20-25°C D og 12-15°C N
Persille	12	26,7	20-25°C (10-12d)
Løk		26,7	12°C (16-18d), 18°C (8-10d) > 20°C (6-7d)
Purre	12		12°C (17-20d), 18-20°C (8-10d)
Bete		29,4	12°C (ca. 12d) 18°C (6-8d) > 18°C (4-6d)
Spinat	8-10	21	12-18°C
Salat	8-10	23,9	10°C (14d), 15°C (6-8d), 20-25°C (3-4d)
Hageert	8-10	23,9	15°C (10-11d), 20°C (5-6d)
Bønne	15	29,4	
Tomat	15	29,4	24-25°C (3d)
Paprika		29,4	25°C (10d)
Agurk	18-20	35,0	14°C (ca. 18d), 18°C (7d), 22-25°C (3d)
Melon	20-22	35,0	25-30°C
Gresskar/Squash		35,0	
Sukkermais	15	29,4	15°C (ca. 10d), 20°C (ca. 5d)

* Økonomisk optimal spiretemperatur

TAB. 5. MAKSIMAL SPIRETEMPERATUR FOR NOEN GRØNNSAKSLAG

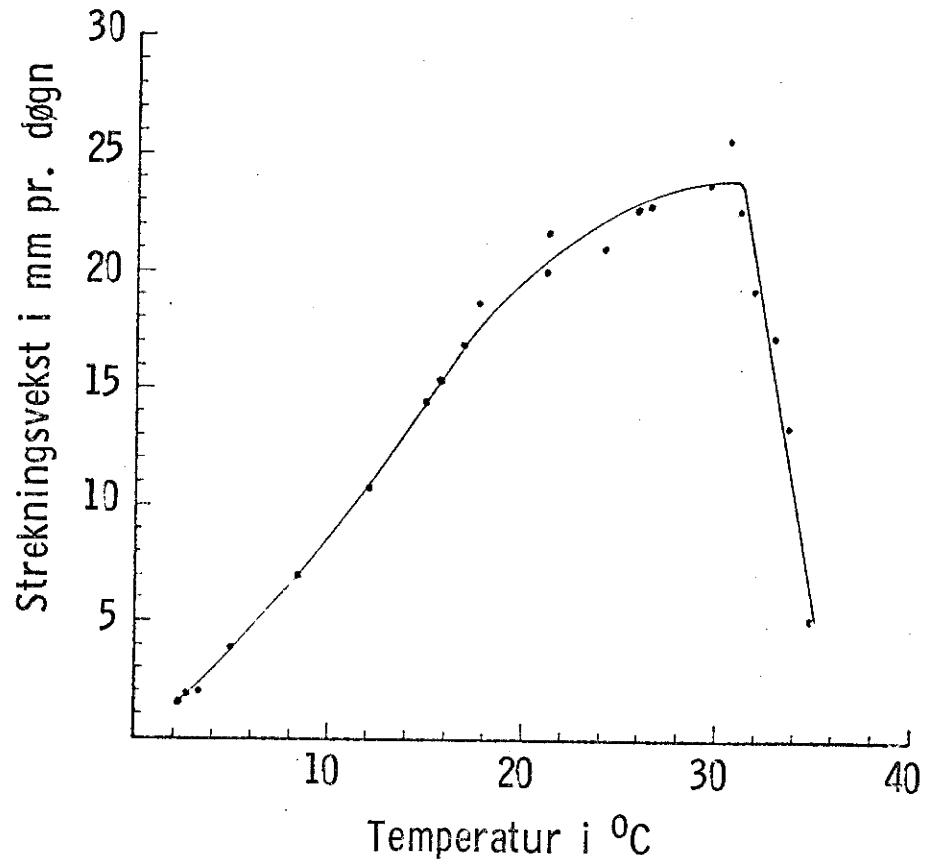
°C	GRØNNSAKSLAG
23,9	SELLERI, SALAT, SPINAT
29,4	ERT
35,0	HODEKÅL, BLOMKÅL, BROKKOLI, REDDIK, PERSILLE, GULROT BETE, BØNNE, LØK, TOMAT, EGGPLANTE
40,6	NEPE, AGURK, MELON, SQUASH, SUKKERMAIS

ETTER HARRINGTON OG MINGES (1954)

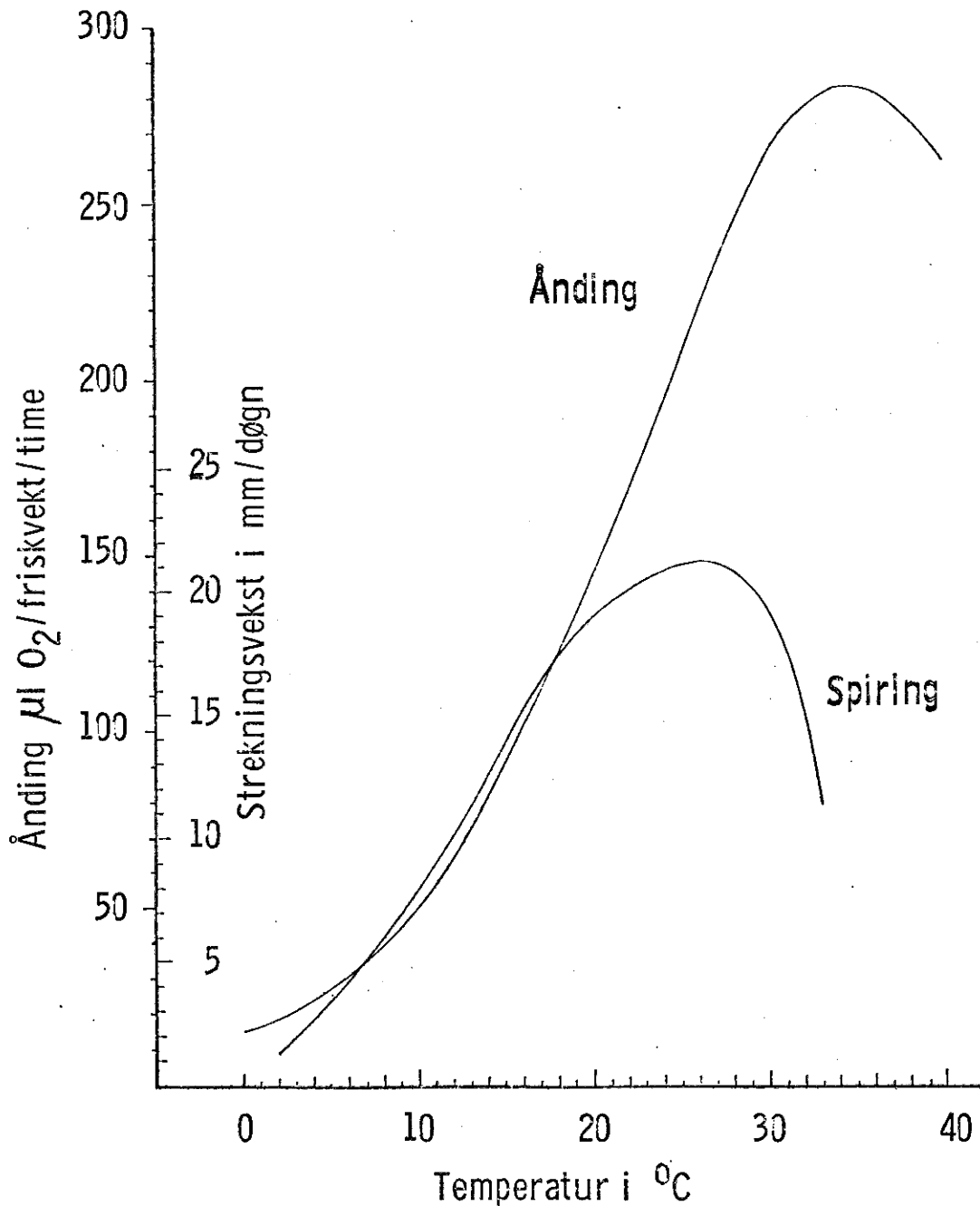
TAB. 6. "OPTIMAL" TEMPERATUROMRADE (°C) FOR NOEN GRØNNSAKSLAG DYRKET I VEKSTHUS

GRØNNSAKSLAG	SMÅPLANTER			I KULTURTIDEN		
	DAG	NATT	"OPT." DAGLIG TEMP. AMPLITUDE	DAG	NATT	"OPT." DAGLIG TEMP. AMPLITUDE
AGURK	22-28	20-22	4	20-30	17-21	6
PAPRIKA	20-24			20-30	15-21	8
TOMAT	16-24	12-20	5	16-28	11-20	7
SALAT	12-15			10-28	6-12	6 (10)
REDDIK				8-15	5-8	5

ETTER KRUG ET AL. (1974)



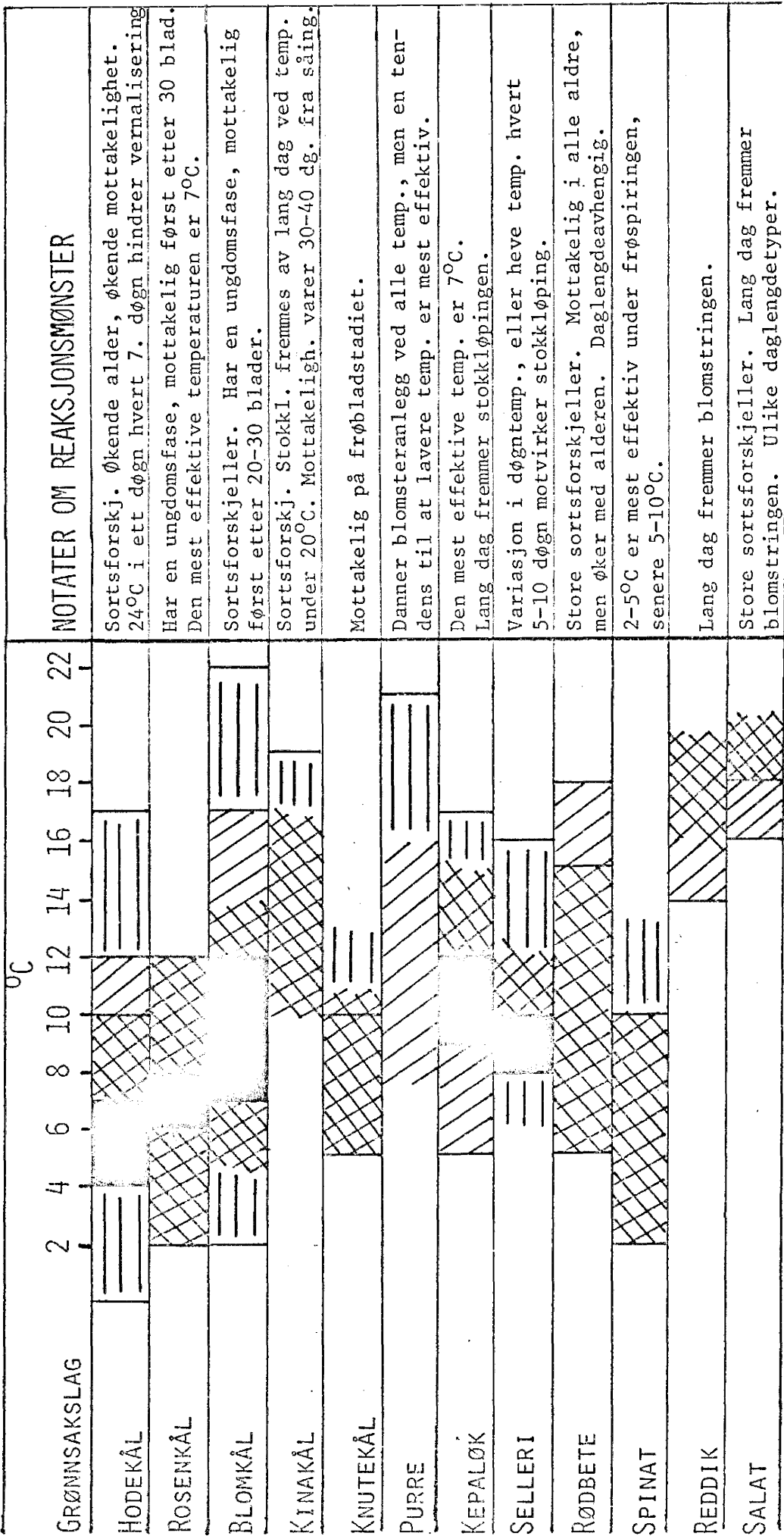
Figur 1. Rotens strekingsvekst mellom 10 og 40 mm ved ulike temperaturer hos margertsorten 'Alma'.
(Røeggen 1974).



Figur 2. Temperaturens innvirkning på strekningsvekst og åndingsintensitet hos margertsorten 'Alma'.
(Røeggen 1974, upubliserte resultater fra 1965-66).

FIG. 3. TEMPERATUROMRADET FOR VERNALISERING HOS NOEN GRØNNSAKER

(Kilder: Jfr. litteraturliste).



NOTATER OM REAKSJONSMØNSTER

Sortsforskj. Økende alder, økende mottakelighet. 24°C i ett døgn hvert 7. døgn hindrer vernalisering.

Har en ungdomsfase, mottakelig først etter 30 blad. Den mest effektive temperaturen er 7°C.

Sortsforskjeller. Har en ungdomsfase, mottakelig først etter 20-30 blader.

Sortsforskj. Stokkl. fremmes av lang dag ved temp. under 20°C. Mottakeligh. varer 30-40 dg. fra såing.

Mottakelig på frøbladstadiet.

Danner blomsteranlegg ved alle temp., men en tendens til at lavere temp. er mest effektiv.

Den mest effektive temp. er 7°C. Lang dag fremmer stokkløpingen.

Variasjon i døgn temp., eller heve temp. hvert 5-10 døgn motvirker stokkløping.

Store sortsforskjeller. Mottakelig i alle aldre, men øker med alderen. Daglengdeavhengig.

2-5°C er mest effektiv under frøspiringen, senere 5-10°C.

Lang dag fremmer blomstringen.

Store sortsforskjeller. Lang dag fremmer blomstringen. Ulike daglengdetyper.

Optimal vernalisering Effektiv vernalisering

Mindre effektiv vernalisering

Vernalisering bare i spesielle tilfeller

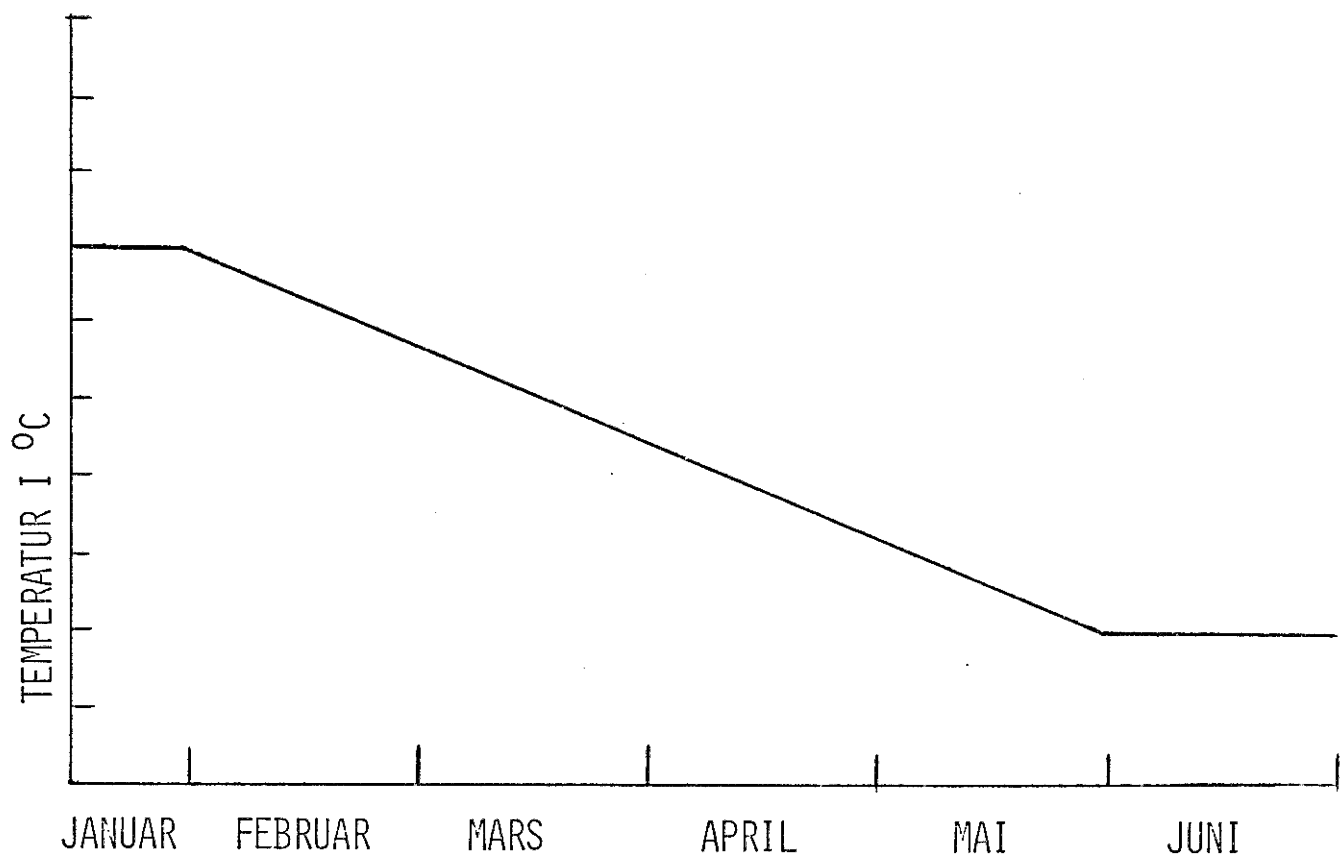


FIG. 4. OPTIMUM-TEMPERATURENS FORLØP I AGURKKULTURENS FØRSTE MANEDER.

ETTER JENSEN (1971)

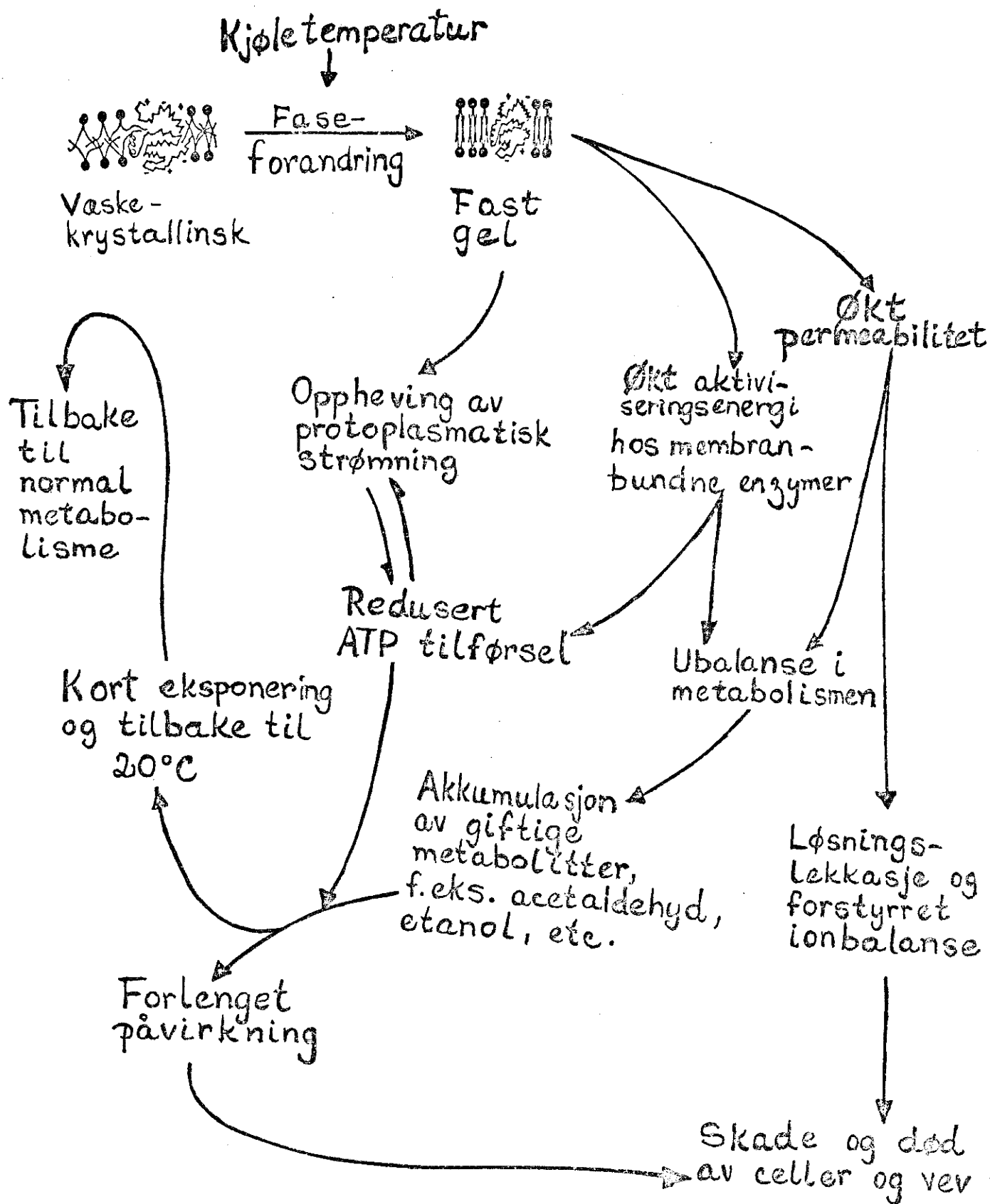


FIG. 5. SKJEMATISK FORLØP SOM LEDER TIL KJØLESKADE HOS FØLSOMME PLANTEDELER.

ETTER LYONS (1973).