

STRÅLING OG PLANTEPRODUKSJON

Utvalde emne

Av

Arne Oddvar Skjelvåg

Kurs: PK 1

Ås-NLH, mai 1975

LANDBRUKSBOKHANDELEN

ISBN 82-557-0036-6

STRÅLING OG PLANTEPRODUKSJON

Utvalde emne

Av

Arne Oddvar Skjelvåg

Kurs: PK 1

Ås-NLH, mai 1975

LANDBRUKSBOKHANDELEN

ISBN 82-557-0036-6

F O R O R D

Dette kompendiet h rer til kurslitteraturen i PK 1. Det er skrive etter tiltak og rettleiing av professor dr. Birger Opsahl.

Kompendiet dekkjer berre utvalde emne om str ling som produksjonsfaktor i plantedyrkinga, og det er ikkje meint   vera utt mmande i denne utg va.

 s-NLH, mai 1975.

Arne Oddvar Skjelv g

I N N H A L D

	Side
I. FYSISKE EIGENSKAPAR OG MÅLETEKNISKE SPØRSMÅL	
A. Fysiske eigenskapar	1
B. Fysiologiske reaksjonar på lys hos plantar	1
C. Måletekniske spørsmål	3
II. REGIONAL FORDELING AV INNSTRÅLING	
A. Intensitet	6
B. Spektral samansetning	15
C. Daglengd	18
D. Lys frå månen	20
III. REFLEKSJON, TRANSMISJON OG ABSORPSJON	
A. Kvantitativ vurdering	21
B. Spektral vurdering	22
C. Målingar i plantesetnad	24
IV. POTENSIELL OG AKTUELL PLANTEPRODUKSJON	
A. Energiutnyttinga i fotosyntesen	27
B. Potensiell produksjon ut frå strålingsklimaet	30
C. Aktuell produksjon og utnyttinga av innstrålt energi	31
V. LYSUTNYTTING I PLANTESETNADER MED YMIS BYGNAD	
A. Innleiing	33
B. Fotosyntetisk kapasitet og nettoassimilasjons- snøgggleiken	35
C. Inntrenging av lys i plantesetnader	40
D. Bladarealindeksen	45
E. Romleg ordning av bladverket	55
1. Bladvinkelen	55
2. Orientering i horisontalplanet	62
3. Bladfordeling, storleik og form	62
VI. LITTERATUR	65

I. FYSISKE EIGENSKAPAR OG MÅLETEKNISKE SPØRSMÅL

A. Fysiske eigenskapar

Ein reknar med at dei grunnleggjande omgrepa med omsyn til strålingstilhøva på jorda er kjende frå meteorologien. I denne samanhengen skal ein likevel presisera nokre avgjerande punkt for drøftinga av tilhøvet mellom stråling og planteproduksjon.

Elektromagnetisk stråling er dualistisk forklart som samansett av både bølgerørsle og partikkel. Gangen og spreininga av denne strålinga er fullstendig skildra ved dei optiske lovene.

Energien i den elektromagnetiske strålinga må ein derimot tenkja seg som samansett av små energikvantar. Storleiken av energien i kvantane (fotona) ymsar med bølglengda. Han (Q) er proporsjonal med svingetalet (ν) og omvendt proporsjonal med bølglengda (λ) etter formelen:

$$Q = h \cdot c / \lambda = h \nu$$

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.

Bølglengda vert seinare nemnd i nm, nanometer (10^{-9} m), som svarer til nemninga μm . Det er ei tenleg nemning i dei fleste høve for dette emnet.

For å kunna gi utførlege opplysningar om og skildring av all variasjon i lystilhøva, trengst definisjonar og eintydige målingar. Her skal nemnast nokre sentrale punkt for måling av lysenergi i samband med plantedyrking, men først er det turvande å sjå litt på dei fysiologiske prosessane som er påverka av lys.

B. Fysiologiske reaksjonar på lys hos plantar

Ei klassifisering av strålingsverknader på plantar er gjord slik av Best (1962):

- 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 antocyanindanning.

Her vert først og fremst dei fotoenergetiske prosessane drøfte.

Frå plantefysiologien reknar ein som kjent dei grunnleggjande omgrepa "aksjonsspektrum" for ein fysiologisk prosess og "absorpsjonsspektrum" for eit plantepigment eller eit organ.

Eit nederlandsk utval for bruk av kunstig lys til planteproduksjon har skissert ei inndeling i spektralsoner som kan vera ei hjelp i drøftinga av lysverknader på plantar (Committee on Plant Irradiation 1958). Lista er elles noko utfyld med nyare granskingsresultat (Evans 1970).

Spektralområde

Verknader på plantar

<u>nm</u>	
>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/stenging av kløyvopningar, 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.

C. Måletekniske spørsmål.

På bakgrunn av alle dei spesifikke verknadene som er nemnde ovanfor, er det sjølvsagt at måling av lys for planteproduksjonsforsøk ikkje lett kan gjerast eintydig og relevant. For det første trong ein da inngående kunnskap om verknader av lys på dei ymse fysiologiske prosessane, og for det andre måtte ein kunna måla lyset etter same "mål" som dei fysiologiske prosessane.

Intensiteten av strålinga (Q) slik han er definert på side 1, er målt ved varmekverknaden av henne. Oftast bruker ein nemninga gramkaloriar per kvadratcentimeter og minutt ($\text{cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$), men stundom er brukt effektmål som watt (W) eller erg s^{-1} . Samanhengen mellom dei måleeiningane er slik:

$$1 \text{ W} = 0,24 \text{ cal s}^{-1} = 10^7 \text{ erg s}^{-1} = 1 \text{ joule s}^{-1}$$

Eit mye brukt mål for energitraum er langley (ly). Samanhengen med dei andre måleeiningane er slik:

$$1 \text{ ly} = 1 \text{ cal cm}^{-2} = 4,186 \times 10^7 \text{ erg cm}^{-2} = 4,186 \text{ W s cm}^{-2}$$

Mye meir vanleg enn energimålingar for å skildra lystilhøva er målingar av belysninga definert som lysstraum per flate-eining. Frå gammalt av kan ein skjøna at lys i plantesetnad vart målt på denne måten, for di turvande måleapparatur (lux-meter) er tolleg lett tilgjengeleg, og for di belysning er eit tenleg og mye brukt mål i andre samanhengar som til dømes ved fotografering og for tekniske lysanlegg.

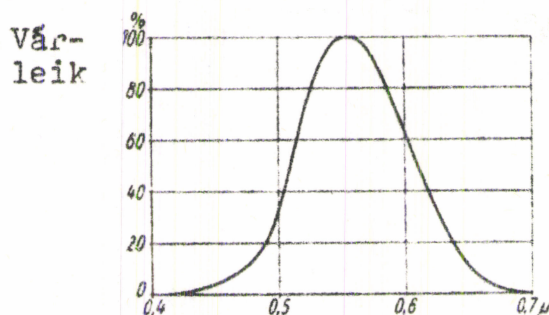
Måleeeininga for belysning er lux eller ofte i engelsk litteratur foot candle (ft.c.), men desse kan vera enno mindre dekkjande enn energistraum som mål for det lysklimaet plantane opplever og reagerer på.

Etter som belysning enno er og vil verta mye brukt som mål for lystilgang, er det verdt å sjå på samanhengar mellom energimål og belysningsmål for visse situasjonar.

1 lux er definert som belysninga på ei flate som tek mot ein lysstraum på 1 lumen per kvadratmeter normalt på flata. 1 foot candle er definert på tilsvarande måte som belysninga ved 1 lumen per kvadratfot. Såleis er:

$$1 \text{ foot candle} = 10,76 \text{ lux}$$

Ein lysstraum på 1 lumen er definert ut frå synsintrykket på menneskeauget, og styrken av det varierer med bølglengda. Tappane på netthinna er vårast for lys av 555 nm bølglengd, medan stavane syner maksimal vårleik ved 513 nm. Dette er per definisjon uttrykt slik at auget er maksimalt vårt for lys av 555 nm, og fullstendig upåverka av fjernraudt og ultrafiolett lys, slik det er framstelt i figur 1.



Figur 1. Relative verdier for lysverknad på menneskeauget av like energimengder monokromatisk stråling av ymse bølgjelengd (Sauberer & Härtel 1959).

Belysningseffektivitet av ei lyskjelde vert difor definert som høvet mellom lysstrøm (lumen) og strålingsstrøm (energimål). Belysningseffektiviteten av monokromatisk lys av bølgjelengd 555nm er tilrådd sett til 680 lumen watt⁻¹. Vidare er han sett til 400 lumen watt⁻¹ for 600 nm og 0 for bølgjelengder stuttare enn 400 og lengre enn 700 nm (Gates 1965).

For monokromatisk lys av bølgjelengd 555 nm er samanhengen mellom ymse energimål og belysningsmål slik:

$$1 \text{ ly min}^{-1} = 1 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} = 698 \cdot 10^3 \text{ erg cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

som svarer til $475 \cdot 10^3 \text{ lux} = 442 \cdot 10^2 \text{ foot candles}$

Belysningseffektiviteten for eit heilt spektrum får ein ved å summere belysningseffektivitetane for kvart band i spektret til lyskjelda.

Fotosyntetisk aktivt lys er også avgrensa til bølgjelengdområdet 400 til 700 nm. Når spektralfordelingskurva for ei lyskjelde er kjend i dette området, kan ein integrere belysningseffektane og få eit noko grovslått mål for samanhengen mellom energi- og belysningsmål for fotosyntetisk aktiv stråling frå kjelda. Omrekna etter denne framgangsmåten gir det denne samanhengen for sollys i spektralområdet 400 - 700 nm (Gates 1965):

$$1 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} = 183 \text{ 000 lux} = 17 \text{ 000 foot candles}$$

For sollys under eitt der også meir langbølgja stråling, som ikkje gir belysningsverknad, vert teken med i energimålinga, er samanhengen ved Washington D.C. slik: (sit. e. Chang 1968):

<u>Vêr</u>	1 ly <u>min⁻¹</u> svarer til i lux:
Overskya	79 900
Delvis skya	75 200
Klar dag, solhøgd 65°	75 300
Klar dag, solhøgd 11,3°	66 700

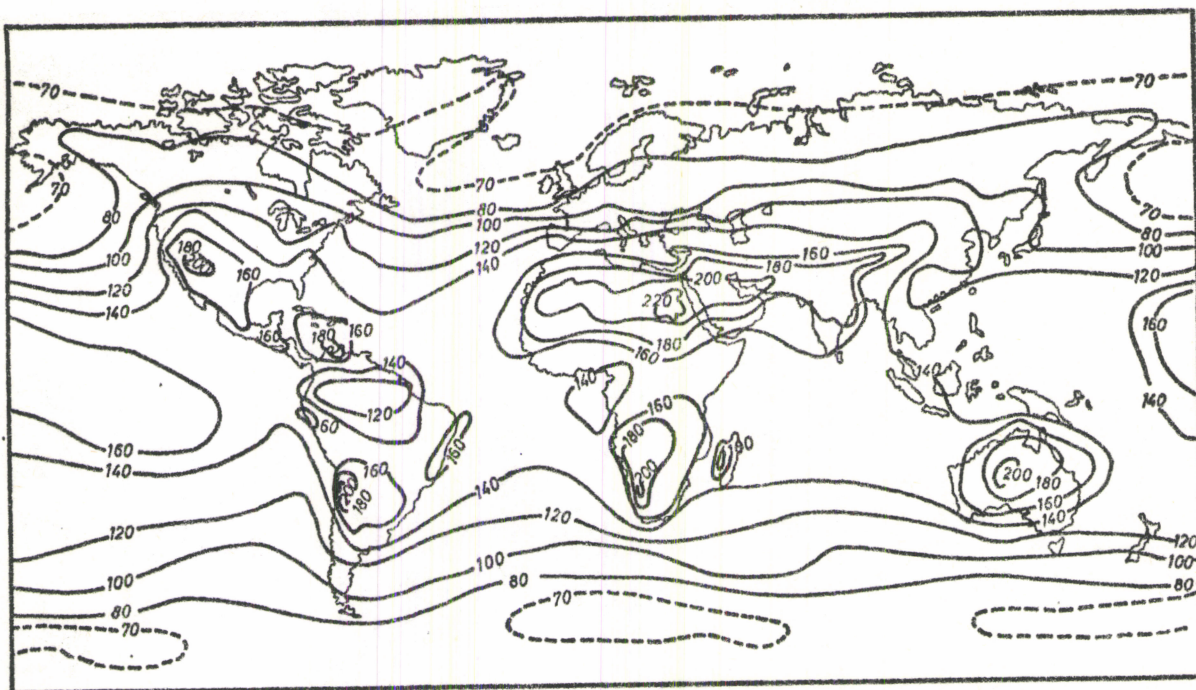
Same kva for mål ein nyttar, skal ein vera merksam på at det ikkje er belysningseiningar som til dømes lux som gir varme i blada. Vidare er det verken einingar som lux eller $\text{cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ som driv fotosyntesen. Likevel er desse måleeiningane brukande hjelperåder i arbeidet med å finna ut av tilhøve mellom stråling og planteproduksjon.

II. REGIONAL FORDELING AV INNSTRÅLING

Det går fram av det som er nemnt ovanfor, at både intensitet og spektral fordeling ("kvalitet") av strålinga er viktige karakteristika. Begge desse kriteria syner ein systematisk og ein slumpvis variasjon. Den systematisk variasjonen i direkte stråling er knytt til solhøgda (tid på dagen, årstid, breiddegrad), eksposisjon (sør-, nord-halling obs.) og til systematiske skilnader i skydekke mellom stader. Den slumpvise variasjonen kjem av vekslingar i vêret.

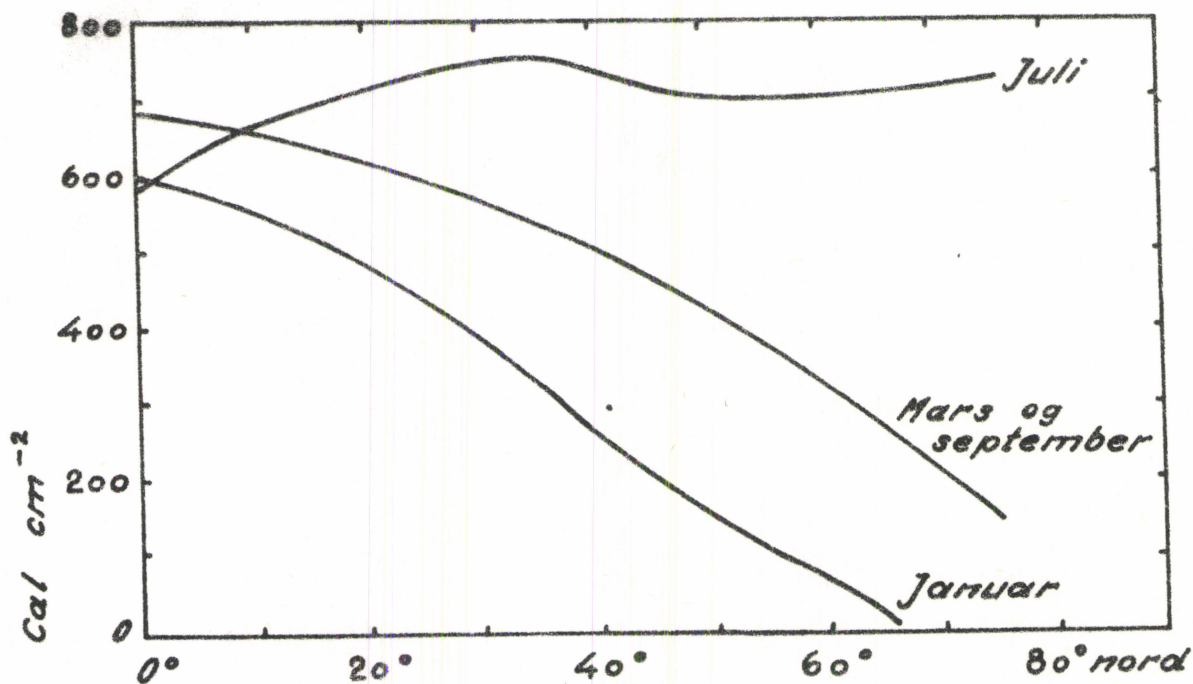
A. Intensitet

Figur 2 syner den totale innstrålinga per år til jorda. Den største innstrålinga ligg i strøk med lite skydekke ikkje alt for langt frå ekvator (øydemarker). Innstrålinga minkar mot polane.



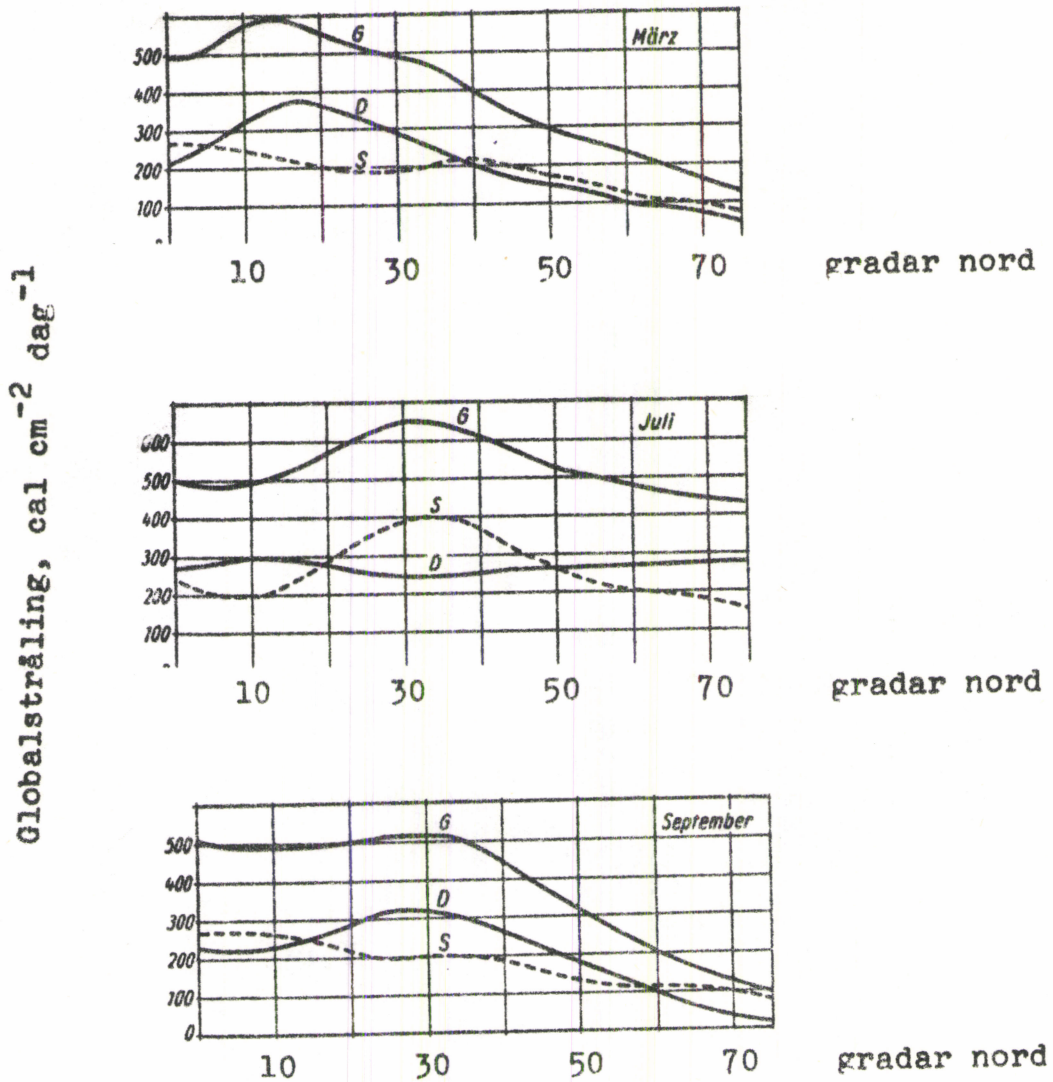
Figur 2. Total innstråling per år ved jordyta i kcal cm⁻²
(Trewartha 1968).

Skilnadene i innstråling mellom stader på yms breiddegrad er som rimeleg kan vera størst om vinteren. Over høgsommaren er det derimot liten skilnad i total, dagleg innstråling på ein klar dag (figur 3).



Figur 3. Dagleg innstråling ein klar dag på ymse breiddegradar på den nordlege halvkula (Sauberer & Härtel 1959).

Skydekke reduserer innstrålinga monaleg. Dersom ein reknar med den reduksjonen som middelskydekket for kvar breiddegrad fører til, vert det ein klar nedgang mot nord også på høgsummaren(fig.4).

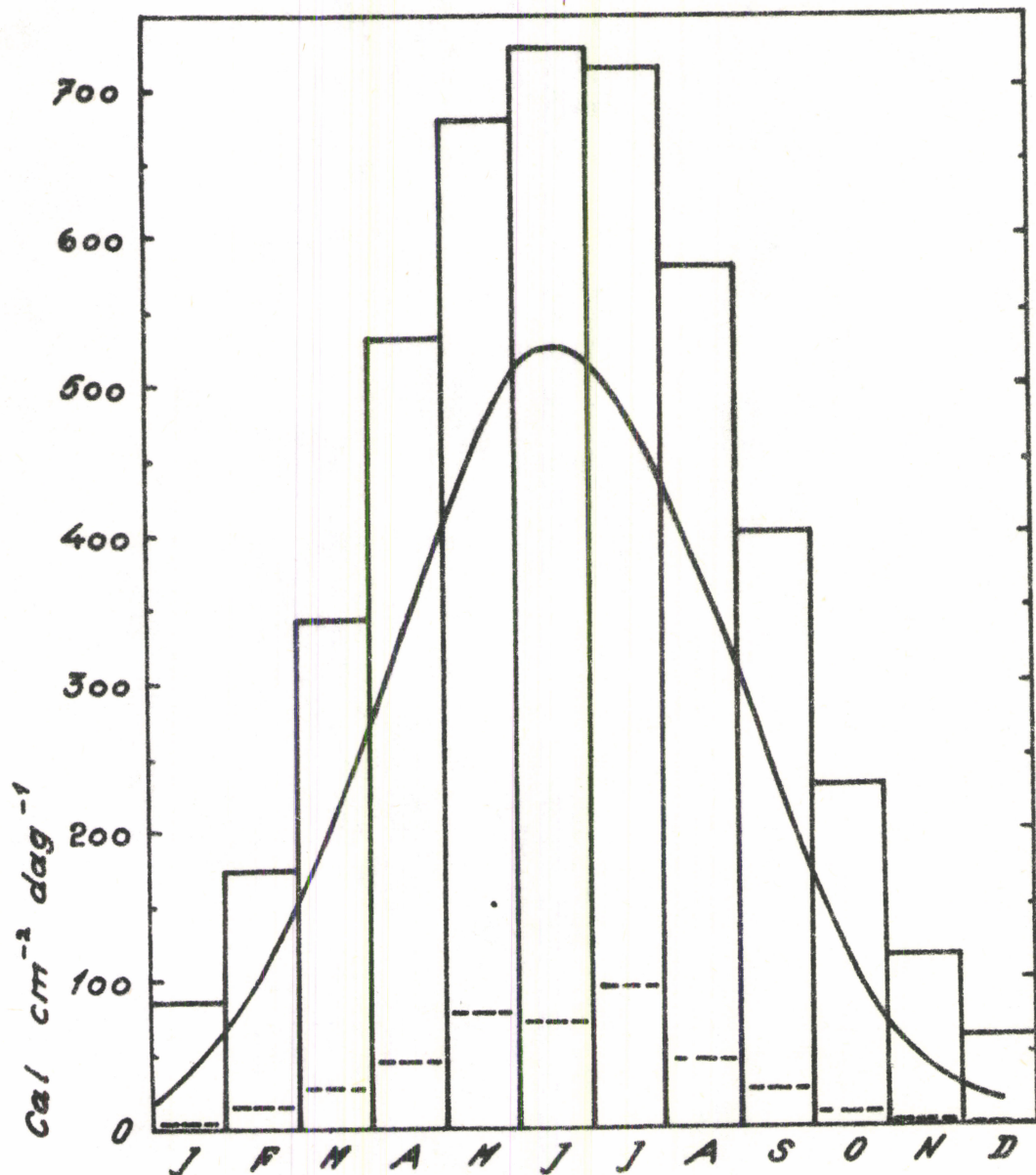


Figur 4. Dagleg globalstråling (G) og fordelinga av henne på direkte (S) og diffus (D) stråling ved ymis breiddegrad om våren, sommaren og hausten. Det er rekna med eit middels, aktuelt skydekke for kvar breiddegrad(Sauberer & Hartel 1959).

Dei middelværdiane for skydekke som er brukte i figur 4, er sjølvstgatt ikkje dei rette for alle stader på same breiddegrad. Verknaden av skydekke på innstrålinga kan figur 5 gi eit inntrykk av. Av den går det fram at ein gråvêrsdag i juni trass i lengre dag ikkje har nemnande større innstråling enn ein klar dag i desember. Nedgangen i innstråling med aukande skydekke er ikkje lineær med dekningsgraden. Verknaden av skydekket på månadssummar for innstråling går fram av følgjande regresjon (Chang 1968):

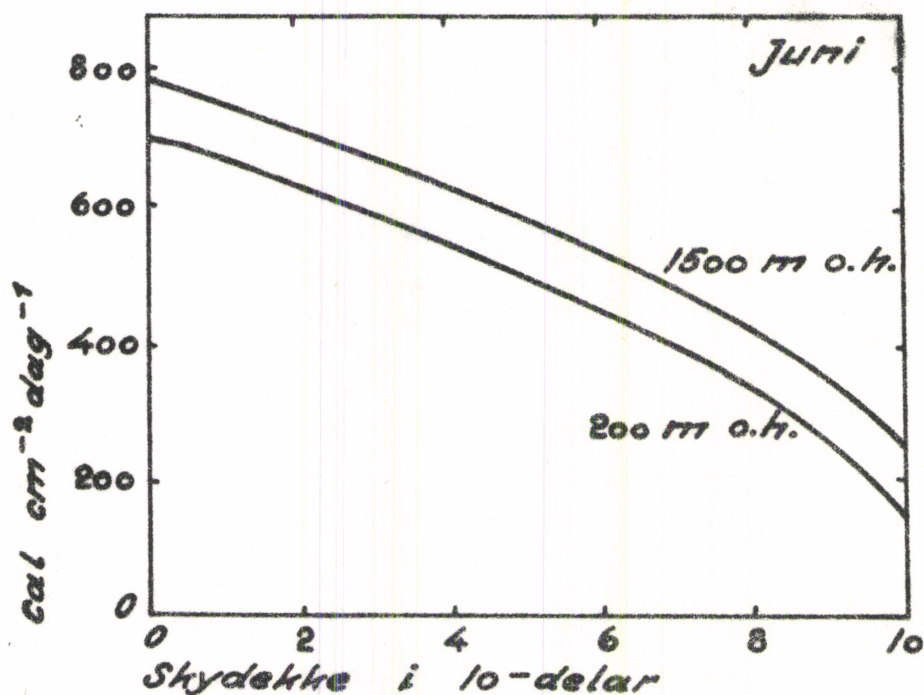
$$Q/Q_A = 0,803 - 0,340 C - 0,458 C^2$$

Q = aktuell innstråling, Q_A = innstråling ved jordtyta om atmosfæren ikkje fanst, C = skydekke i ti-delar.



Figur 5. Globalstråling på Ås 1950-59 som månadsmiddel for klare dagar (høge søyler), middel av alle dagar (kurve) og middel av dei to gråaste dagane kvar månad i heile perioden. Etter data frå Heldal & Kvifte (1963).

Innstråling i høglende strøk er større enn i låglandet til same tid på grunn av mindre absorpsjon og spreing av strålinga. Verknaden av nokre hundre meter høgdeskilnad er likevel langt mindre enn verknaden av ymist skydekke (figur 6).

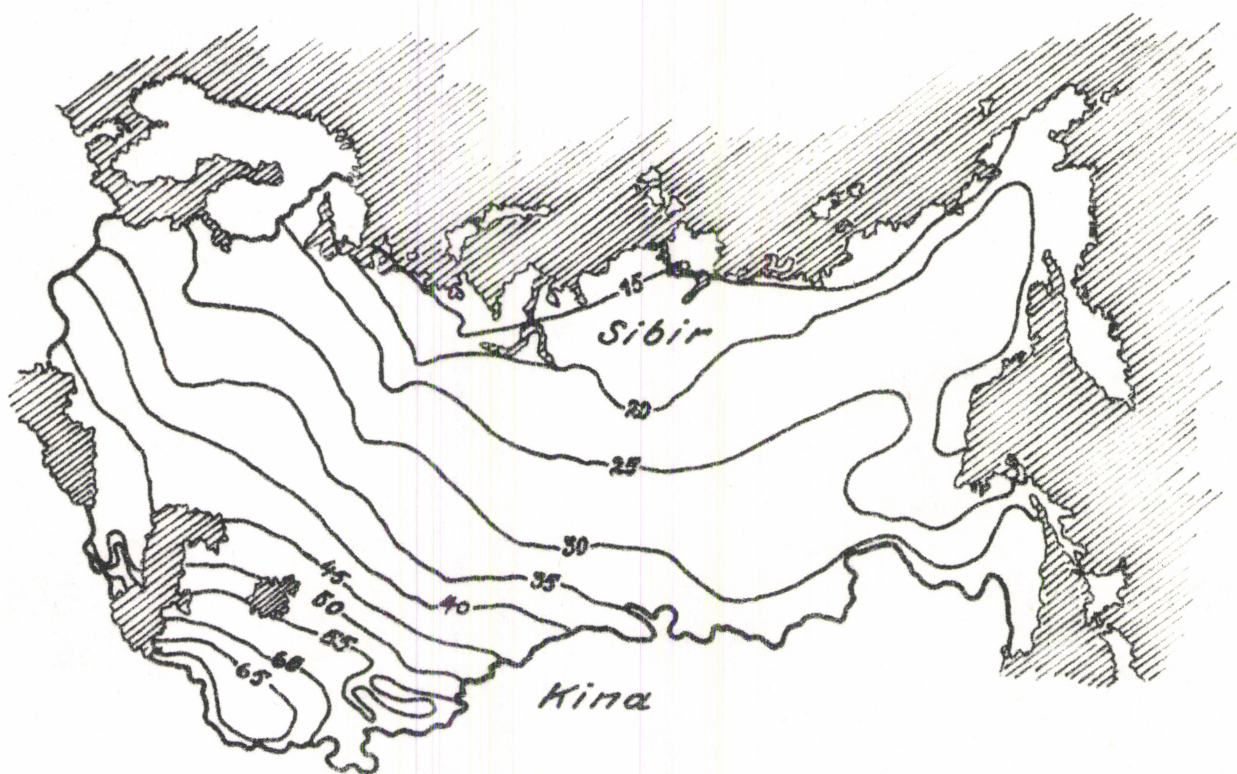


Figur 6. Globalstråling per dag ved skyfri himmel og ved ymist skydekke i to høgdslag i Alpane i juni (Sauberer & Härtel 1959).

Med sikte på planteproduksjon har den fotosyntetisk aktive strålinga (FAS) i veksetida like stor interesse som globalstrålinga. Det er sjølvstøtt nær samheng mellom desse to måla, og han kan uttrykkjast ved ein multippel regresjon som funksjon av direkte og diffus stråling.

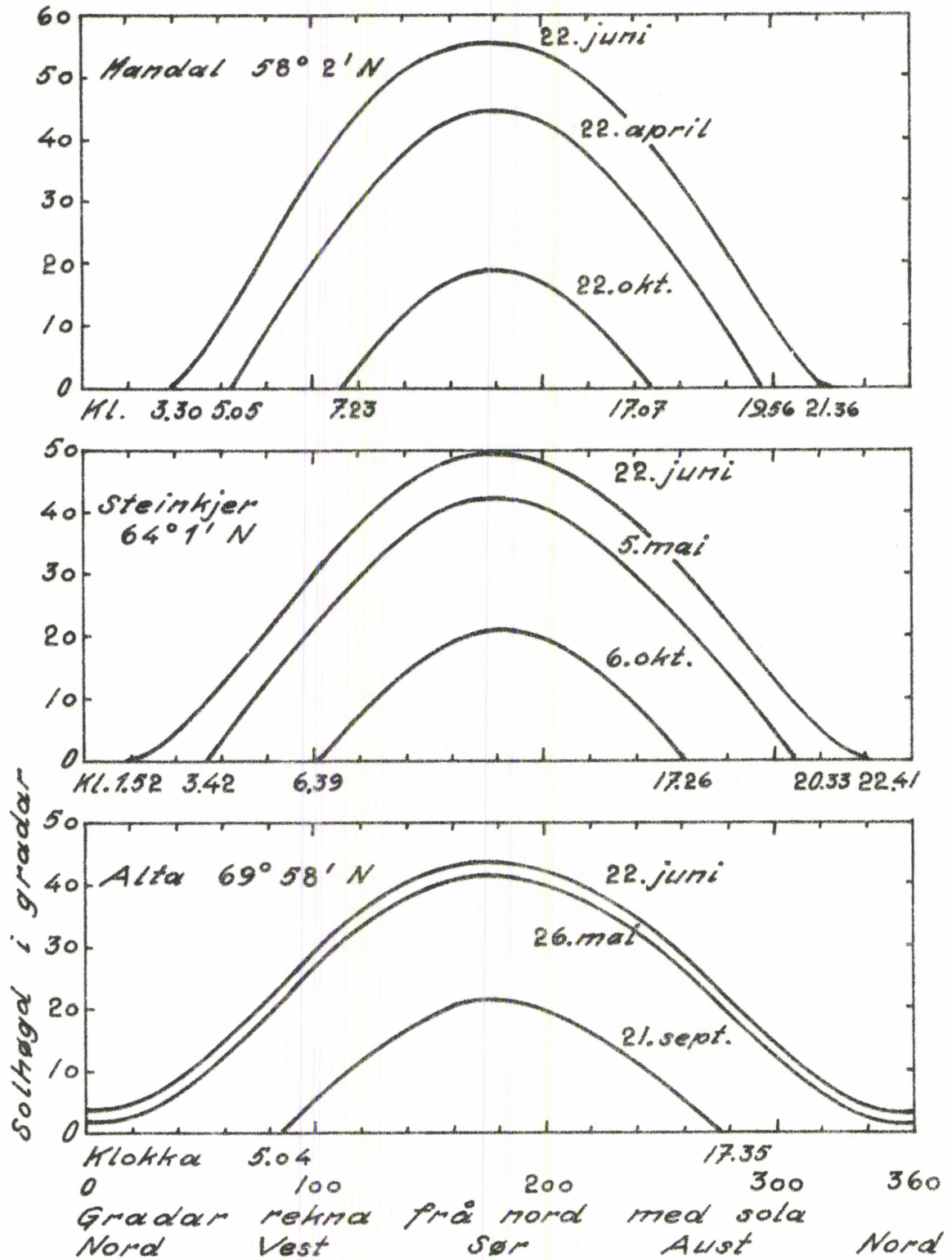
Figur 7 syner eit døme på slik utrekning av fotosyntetisk aktiv stråling over Sovjet-Samveldet i veksetida. Utrekninga er noko usikker, men visseleg rett i store drag.

Over høgsommaren, juni og juli, var det minst skilnad i fotosyntetisk aktiv innstråling mellom stadene. Da varierte innstrålinga mellom 7 og 9 kcal cm⁻² per måned, og kom ned på 6 kcal cm⁻² berre på dei mest skya områda i nordvest og i monsunområda i aust.

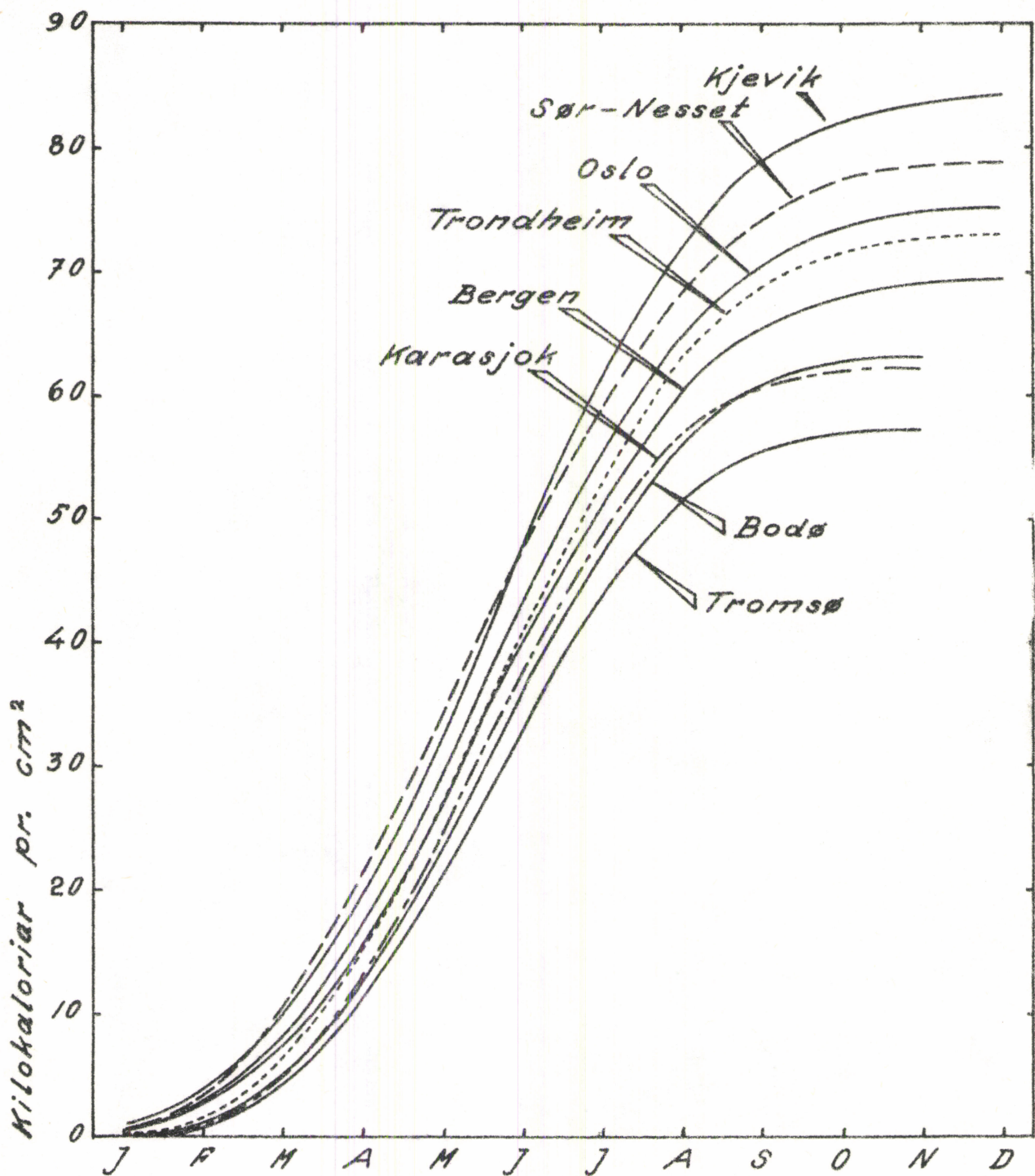


Figur 7. Fotosyntetisk aktiv stråling i veksetida (lufttemperatur over 5°C) i kcal cm⁻² (Efimova 1966).

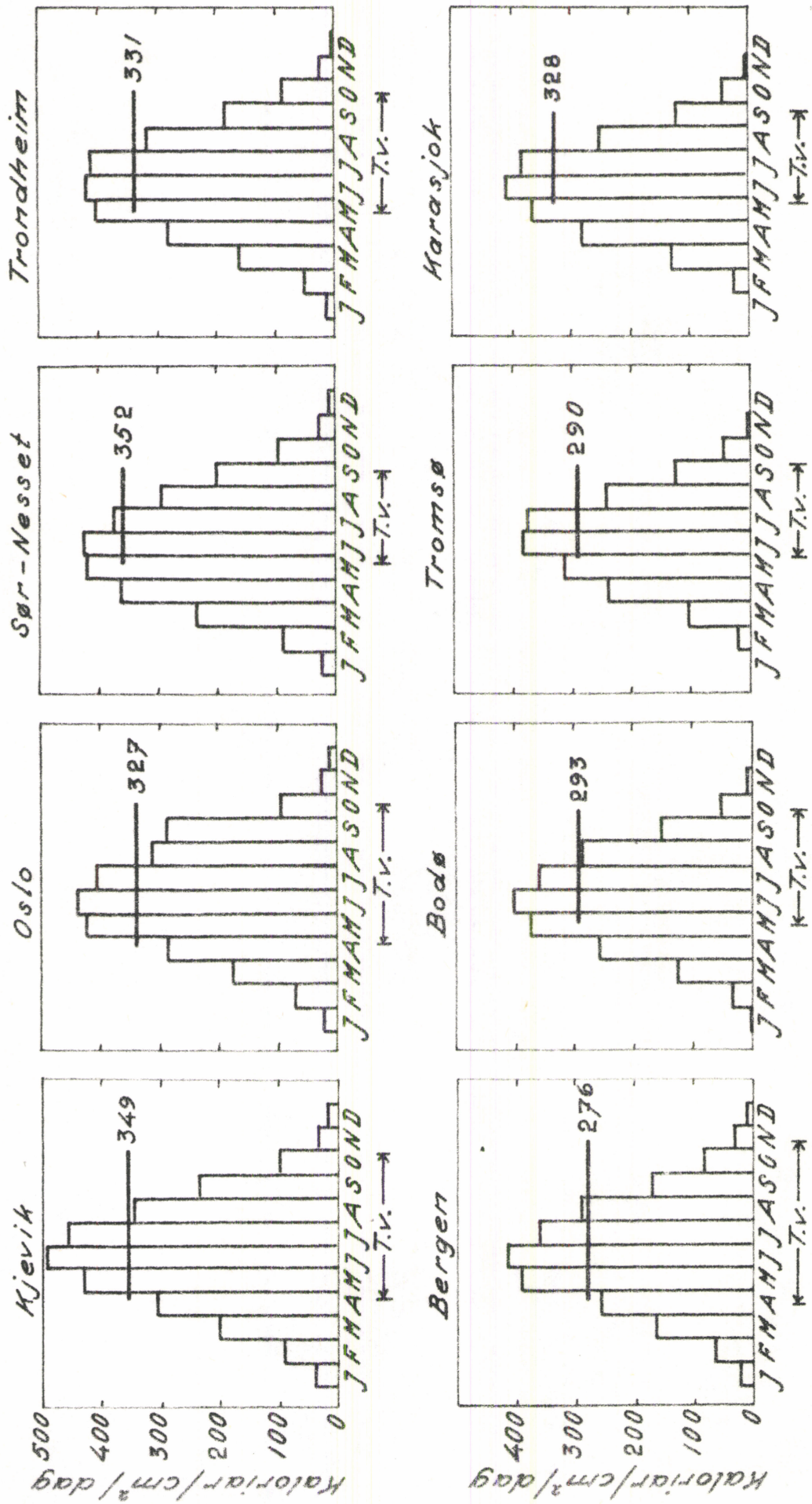
For Noreg har ein ikkje tilsvarande kartlegging, men lysklimaet kan skildrast ved andre mål. Avgjerande for innstrålinga er solhøgda, daglengda og skydekket. I figur 8 er gangen til sola på tre stader framstelt for byrjinga og slutten av teoretisk veksetid (døgnmiddeltemperatur høgare enn 6°C) og sommarsolsnu.



Figur 8. Solgangen over himmelen (astronomisk horisont) ved byrjinga og slutten av teoretisk veksetid og sommar-snu i Mandal, på Steinkjer og i Alta. Utrekningane er gjorde mot sentrum av solskiva, og tidsforskyvinga på grunn av refraksjon er rekna med. Data frå Klimatabeller for landbruket(1955) og Bråhde(1970).



Figur 9. Sommert globalstråling i kilokaloriar per cm^2 gjennom året på ymse stader i Noreg. Sør-Neset ligg i Atnadalen (Nord-Østerdal). Etter data frå Werner Johannessen (1970) og nyare upubliserte målingar frå Det norske meteorologiske institutt.



Figur 10. Globalstråling i kalorier per cm² per dag i middel for kvar måned på ymse stader i Noreg. Middels innstråling per dag i teoretisk veksetid er avmerkt på kvar figur.

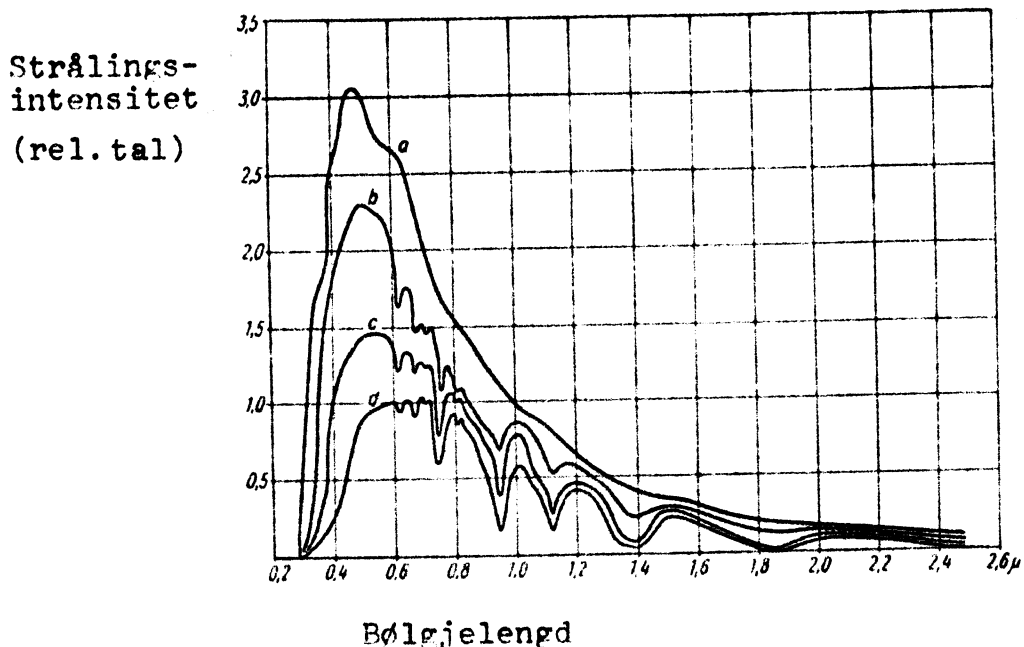
På grunnlag av data for solganngen over himmelen, skydekke-observasjonar og nokre strålingsmålingar er innstrålinga rekna ut for nokre stader i landet (figurane 9 og 10). Det er verdt å merka seg:

1. Den totale innstrålinga per år minkar nordetter (figur 9), men det er ein del variasjon på grunn av ulikt mye skydekke og ymis høgd over havet.
2. Innstrålinga per dag i teoretisk veksetid varierer langt mindre mellom stadene enn totalinnstrålinga for året. Kjevik og Sør-Neset har størst innstråling. Deretter følgjer Oslo, Trondheim og Karasjok med om lag same middels innstråling i veksetida. Bergen og Tromsø er nokolunde jamne. Det kjem av at skydekke og daglengd delvis kan vega opp for variasjon i solhøgd.

B. Spektral samansetning

Solhøgd, skydekke og høgd over havet verkar på den spektrale samansetninga av innstrålinga til ein stad. Med fallande solhøgd aukar optisk luftmengd, og det verkar på spreining og absorpsjon av innstrålinga.

Absorpsjonen går føre seg i luftmolekyla, vassdamp og -dropar, små isbitar, støv og karbondioksyd. Han er særleg sterk for visse band av infraraud og langbølgja stråling på grunn av selektiv absorpsjon i vassdamp, karbondioksyd og oson. Den selektive absorpsjonen i atmosfæren for spektralområdet 300 - 800 nm er svært liten, og det er spreininga som verkar sterkast til forskyving mot relativt meir gult og raudt i det synlege lyset (figur 11).

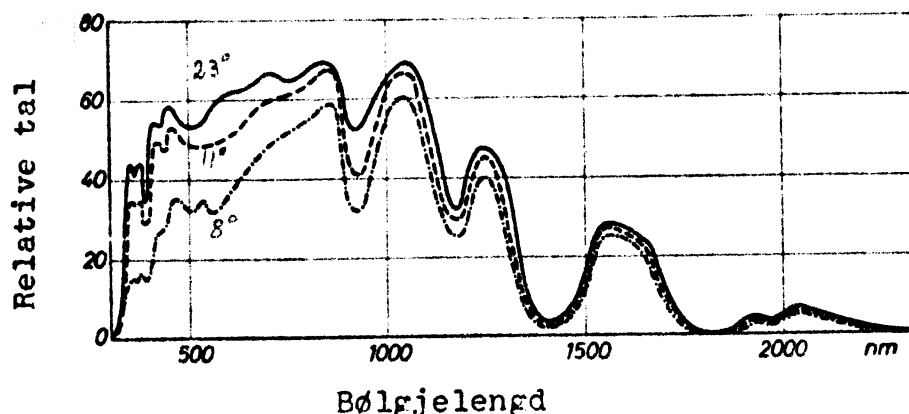


Figur 11. Spektral fordeling av direkte stråling utanfor atmosfæren (a) og på jordyta ved solhøgder på 60 (b), 35 (c) og 15° (d) (Sauberer & Härtel 1959).

Spreiinga kjem delvis frå luftmolekyla og delvis frå svivande partiklar. For spreing på grunn av luftmolekyla gjeld Rayleighs lov som seier at spreinga er omvendt proporsjonal med fjerde potens av bølglengda. Ved stigande partikkelinnhald i lufta vert denne regelbundne spreinga skipla, og potensverdien kan komma ned mot 1,2 (Dirnhirn 1964).

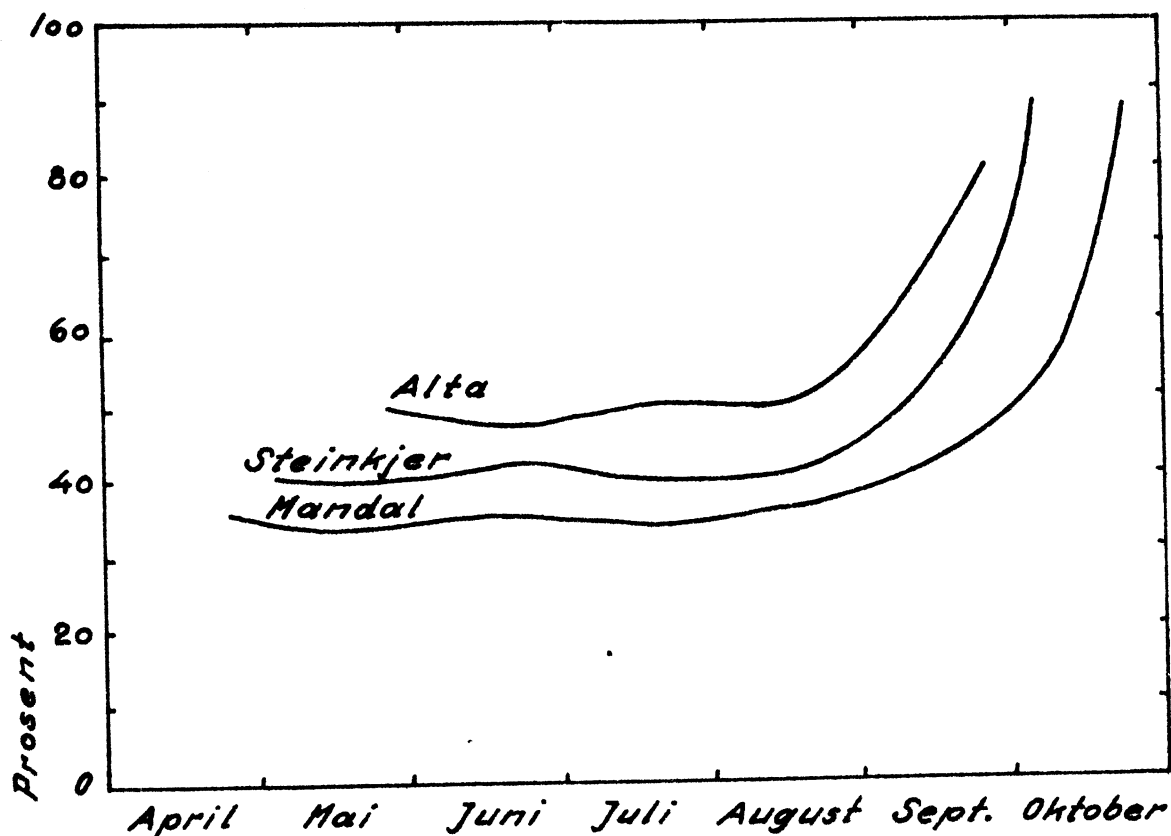
Ved lågare solhøgde aukar den diffuse delen av globalstrålinga på grunn av større optisk luftmengd. Det fører til ein relativ auke i strålinga av stutte bølglengder. Vidare minkar innstrålinga på ei horisontal flate proporsjonalt med sinus til solhøgdevinkelen.

Ut frå slike åtgåingar har ein drege den slutninga at spektralfordelinga av globalstrålinga innan vide grenser skulle vera ubunden av årstid, tid på dagen og breiddegrad. Dette gjeld likevel berre innan visse grenser. I det minste for solhøgder under 20° er det synt at lågare solhøgde verkeleg må føra til ei forskyving i spektret mot langbølga stråling (figur 12).



Figur 12. Spektral fordeling av globalstråling frå klar himmel for solhøgder på 23, 11, og 8° (Dirnhirn 1964).

Av figur 8 går det fram at i ein monaleg del av tida står sola lågare enn 20° på himmelen i Noreg. Figur 13 nedanfor syner at den delen av dagbogen til sola da ho står lågare enn 20°, aukar mot nord. I den mest produktive delen av veksetida er solhøgda mindre enn 20° frå 1/3 til 1/2 av soltimane kvart døgn.

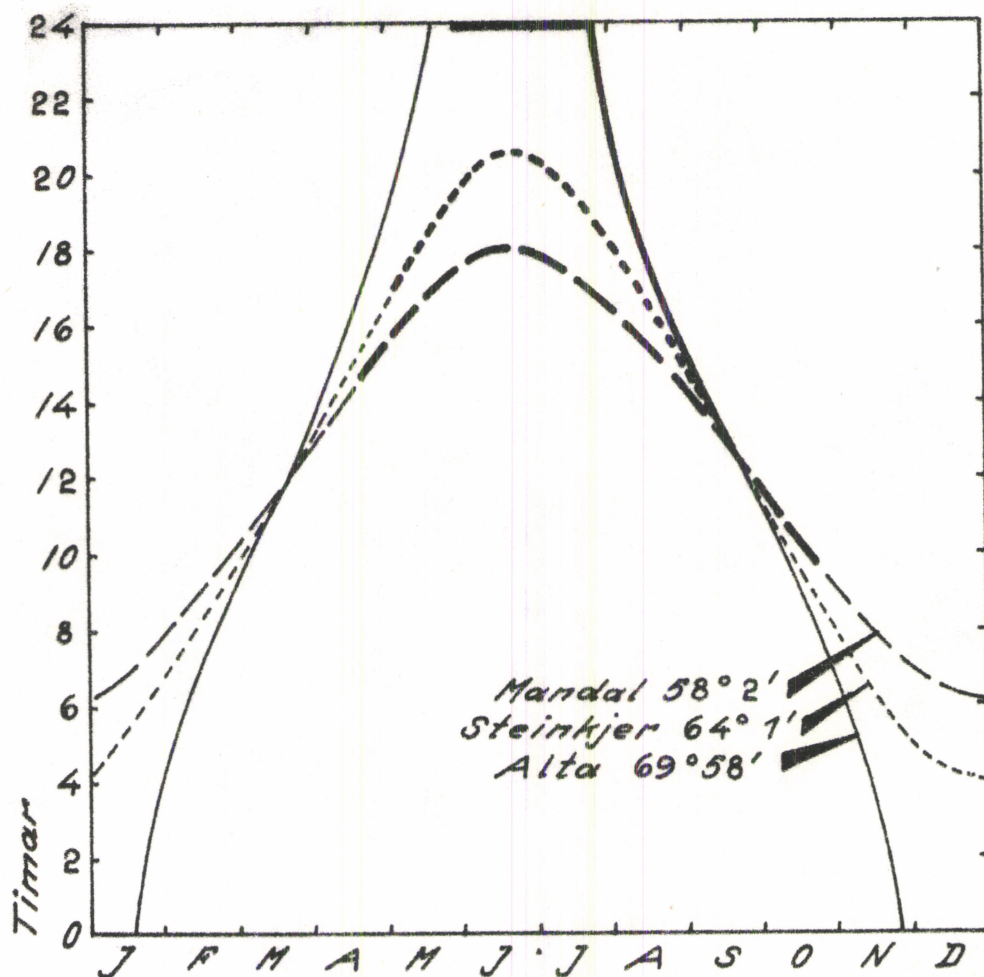


Figur 13. Prosent av soltimane kvart døgn med solhøgde på 20° eller mindre for Mandal, Steinkjer og Alta i teoretisk veksetid (døgnmiddeltemperatur over 6°C). Etter data frå Brahde (1970).

Vassdamp i skyene absorberer svært mye av infraraud stråling, og ultrafiolett stråling vert meir spreidd enn ved skyfri himmel. Dette fører til at spektret konsentrerer seg om midta i den synlege delen; og skyene gir inntrykk av å vera gråe.

C. Daglengd

Daglengd - også kalla fotoperiode - er det tidsrommet av kvart døgn da lysintensiteten er høg nok til å gi daglengdreaksjonar hos plantane. Frå sør- til nordenden av Noreg er det ein monaleg variasjon i daglengd. Det er også ein stor variasjon gjennom veksetida (figur 14).



Figur 14. 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 (døgn-middeltemperatur over 6° C) for kvar stad. (Etter data hos Brahde 1970).

Etter at sola har kvorve bak synsrande, er det i stuttare eller lengre tid lys nok til daglengdreaksjonar hos plantar. Det har på seg at skymingstida morgon og kveld også må reknast med i daglengda.

Blomstringsinduksjon skjer ved belysning ned til mellom 0,1 og 1 lux. Fotoperiodisk styring av vekstavslutning hos bjørk er funnen å krevja frå 15 til 500 lux glødelampelys ved natt-temperatur på 13° C (Håbjørg 1972). For ein stad på ca. 50° nord (Frankfurt am Main) er belysninga ved skyfri himmel etter solnedgang målt til desse verdiane i lux (Bullrich 1948):

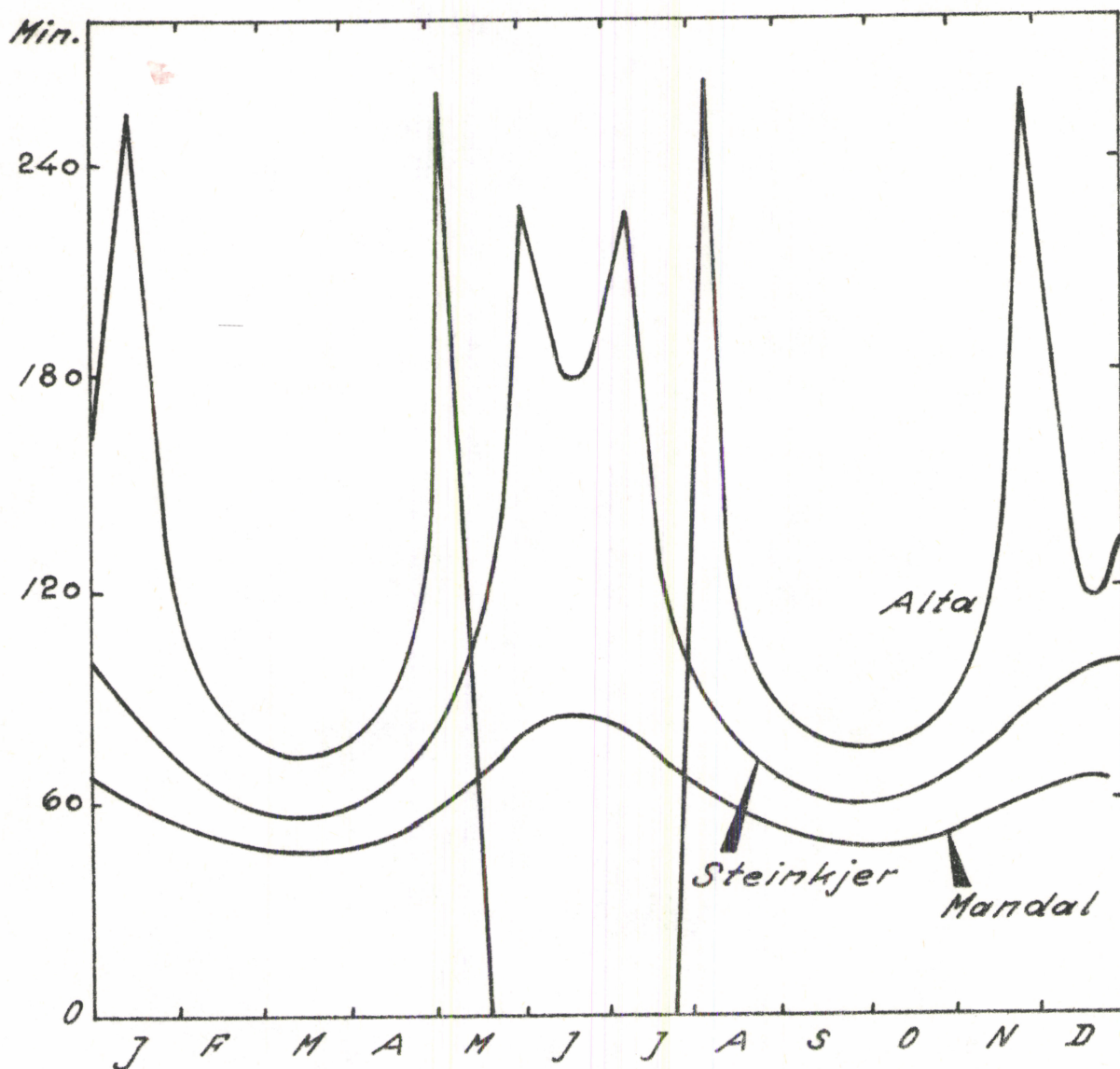
S O L H Ø G D

Skydekke (10-delar)	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 høgglende strøk er belysninga noko større enn det som er ført opp i tabellen; om lag 20 prosent i 1000 meter over havet (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. Av figur 15 går det fram at skymingstida aukar mot nord, når det ikkje er midnattssol. Vidare varierer skymingstidsrommet med årstida, men ulikt mye på ymis breiddegrad. Endeleg vert skymingstida stuttare der horisonten er høg på grunn av høgglendt landskap. Skydekke verkar òg til innkorting av skymingstida.



Figur 15. Lengda av morgon- og kveldsskyning i sum kvart dogn for stader på 58, 64 og 70° nordleg breidd gjennom året. Skyninga er her definert som tida mellom når sentrum av solskiva står 4° under horisonten og øvre kant av henne ligg i horisonten. (Etter data hos Mohn 1908).

D. Lys frå månen

Også lys frå månen kan vera intenst nok til å verka på formskapande prosessar i plantane. I følgje Bullrich (1948) er globalbelysninga i lux slik ved fullmåne i varierende skydekke:

Skydekke i 10-delar:	0-2	3-8	9-10
Månehøgde: 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).

III. REFLEKSJON, TRANSMISJON OG ABSORPSJON

A. Kvantitativ vurdering.

Berre stråling som vert absorbert av plantane, kan omsetjast til bunden energi. I plantesetnad er absorpsjonen av stråling annleis enn for enkelblad. Både reflektert og transmittert stråling frå eit blad kan nemleg fangast opp av andre blad. Dei grunnleggjande mekanismene i det som hender, er likevel dei same som for enkelblada.

Refleksjonen kan anten vera reint speglende frå bladyta eller spreidd refleksstråling. Hos plantar er den største delen spreidd refleksjon av stråling som har trengt stuttare eller lenger inn i plantevevet. Speglande refleksjon er særleg sterkt påverka av innfallsvinkelen, og aukar når vinkelen aukar. For ei ideell yte for diffus refleksjon skulle ikkje innfallsvinkelen ha noko å seia, men slike yter finst snautt nok i naturen, og til vanleg skil ein ikkje mellom speglende og diffus refleksjon.

Ein fullstendig rekneskap med strålingsbalansen til eit blad er avhengig av innstrålinga, refleksjonen og transmisjonen. Vidare kompliserer det at balansen må fastleggjast for over- og underside kvar for seg, og balansen på den eine sida er

ikkje uavhengig av tilstanden på den andre. Endeleg er det ein måler som refleksjon frå til dømes oversida, avhengig av bakgrunnen til undersida. Reflektert stråling frå bakgrunnen vil delvis gå gjennom bladet på nytt og komma med som målt refleksjon frå oversida.

Strålingsbalansen til eit blad kan setjast opp som summen av balansane for kvar av sidene:

$$Q_{bl} = Q_1 + Q_2$$

der:

$$Q_1 = Sk_1 - R_1 + L_1 - E_1$$

og på tilsvarande måte for Q_2 der:

Sk = kortbølgja innstråling (300 - 3000 nm)

R = refleksjon

L = langbølgja innstråling (3000 - 10 000 nm)

E = langbølgja utstråling

Refleksjonen (R) er i røynda slik samansett:

$$R_1 = Sk_1 \cdot r_1 + T_2$$

$$R_2 = Sk_2 \cdot r_2 + T_1$$

der:

r = verkeleg refleksjonskoeffisient

T = tilleggsstråling til verkeleg refleksjon.

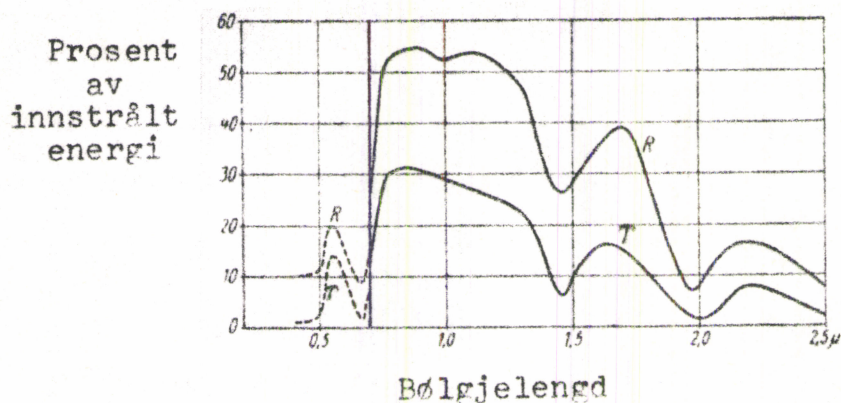
Kjem som transmisjon frå motstående side.

Måling av einskildkomponentane i strålingsbalansen er venteleg mogleg, men noko brysam (Sauberer & Härtel 1959).

B. Spektral vurdering.

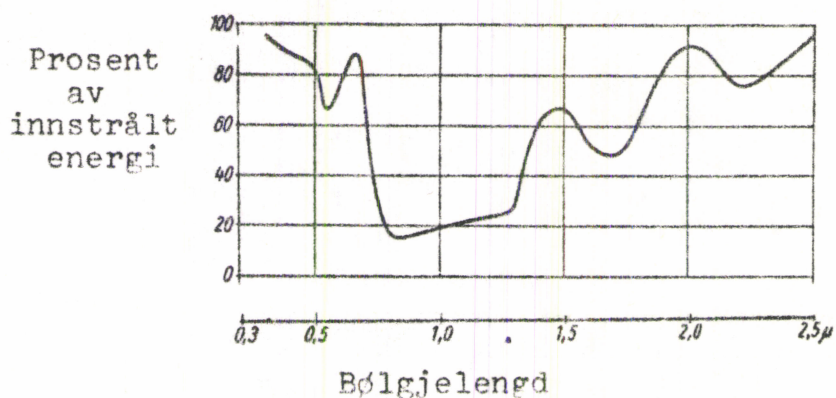
Refleksjonen og transmisjonen syner i store drag same spektrale variasjonsmønstret. Det kjem av at storparten av refleksjonen frå plantevev er diffus frå vevsdelar som ligg stuttare eller

lenger under kutikula. På den måten skjer det ein selektiv absorpsjon også i den strålinga som vert reflektert (figur 16).



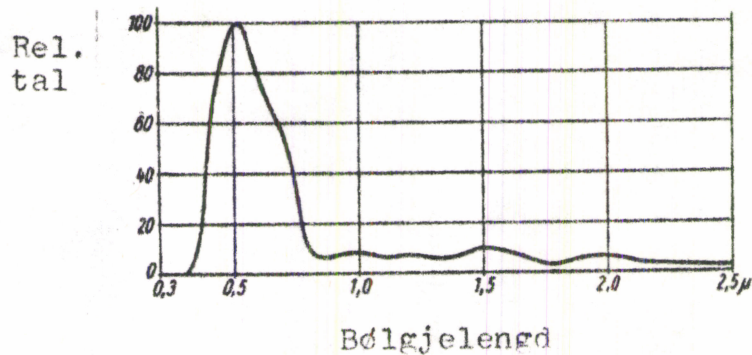
Figur 16. Refleksjon (R) og transmisjon (T) i blad av ymse planteartar. Same innstrålt energimengd i monokromatisk lys i alle bølgjelengder (Sauberer & Härtel 1959).

Maksima og minima i refleksjons- og transmisjonskurvene er i synleg lys og opp til 1200 nm først og fremst fastlagde av absorpsjonen til klorofyll, og i området for langbølgja infraraud stråling kjem variasjonen først og fremst av ymis absorpsjon i vatn. Etter den fordelinga av refleksjon og transmisjon som er framstelt i figur 16, vert absorpsjonskurva når det vert gitt like energimengder av dei ymse bølgjelengdene, slik som synt i figur 17.



Figur 17. Generalisert absorpsjonskurve for blad av ymse artar når det vert gitt like energimengder av alle bølgjelengdene (Sauberer & Härtel 1959).

Absorpsjonsspektret i figur 17 gir eit uttrykk for kor sterkt stråling av ymis bølgjelengd vert absorbert av blad, men seier ikkje noko om kor i spekteret energien verkeleg kjem frå. Dersom ein held absorpsjonskurva i figur 17 saman med spektralfordelinga av innstrålinga (t.d. figur 11), vil ein få eit bilde av den verkelege fordelinga av energiabsorpsjonen (figur 18).



Figur 18. Relativ fordeling av absorbert globalstråling ved solhøgd på 45° , maksimum ved vèl 500 nm er sett til 100 % (Sauberer & Härtel 1959).

C. Målingar i plantesetnad

Strålingsbalansen for ein setnad av plantar kan i mange høve fastleggjast tolleg godt ved å måla innstrålingskomponentar og refleksjonen. Som eit døme på slik måling kan ein referera den prosentvise fordelinga av strålingsenergien i ein tett maisåker frå Ithaca, New York, ein solskinsdag i august (Lemon 1963).

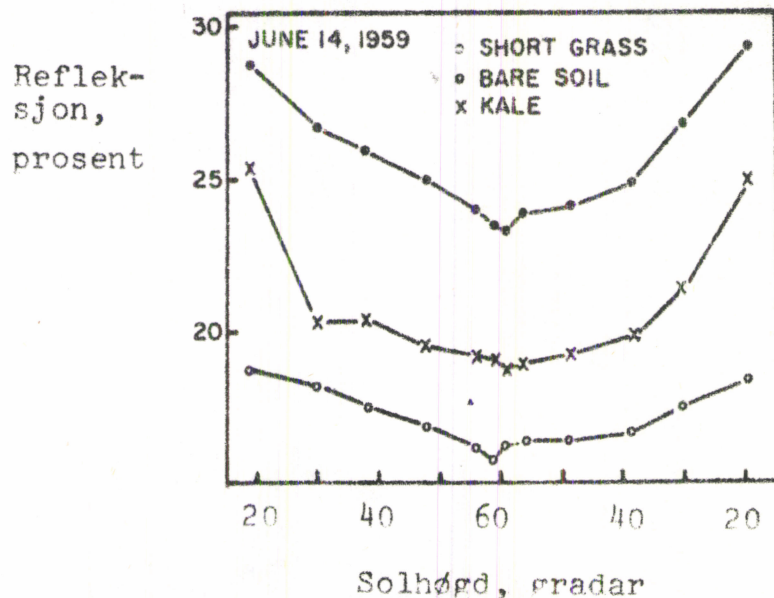
Spektralområde, nm	300-700	700-3000	300-3000
Reflektert	3,5	13,5	17,0
Transmittert	3,5	10,0	13,5
Absorbert	46,0	23,5	69,5
Totalstråling	53,0	47,0	100,0

Det går fram av tabellen at ca. 50 prosent av den totale innstrålinga kjem som synleg lys. Av det absorberte lyset kjem om lag 2/3 i det same spektralområdet, jamfør med figur 18. Både refleksjon og transmisjon er relativt større i den infraraude delen av spektret, jamfør med figur 17.

I ein plantesetnad er refleksjonskoeffisienten avhengig av mange faktorar som farge, råmetilstand, tettleik av setnaden, bladstilling og solhøgda. Gras med lys farge kan ha ein refleksjonskoeffisient på 0,32, medan han etter regn kom ned i 0,22 (Ångstrøm 1925).

Det same gjeld for jord, som til vanleg har lågare refleksjonskoeffisient enn plantedekke, men det gjeld ikkje alltid (figur 19).

Refleksjonskoeffisienten for ein plantesetnad varierer med solhøgda. Difor får ein dagleg variasjon i refleksjon frå morgon til kveld (figur 19). Skydekke vil redusera direkte stråling, og dermed også den daglege variasjonen i refleksjonen. Monteith (1959) har gått inn for å bruka "refleksjonskoeffisient" om all kortbølgs stråling, og "albedo" om refleksjonen av synleg lys.



Figur 19. Dagleg variasjon i refleksjonskoeffisienten ved Rothamsted, England, 14.6.59 (Monteith & Szeicz 1961).

I tabellen nedanfor er samla ein del resultat av observasjonar over refleksjon frå plantesetnader av ymse artar (Chang 1968).

Stad	Planteslag	Refleksjons- koeffisient
England	Gras, luserne, potet sukkerbete, vårkveite	0,25 - 0,27
SSSR	Rug	0,10 - 0,25
	Potet	0,15 - 0,25
	Enggras	0,15 - 0,25
	Bomull	0,20 - 0,25
New Jersey	Spinat	0,24 - 0,28
Canada	Mais	0,12 - 0,21
New York	Mais	0,235
Australia	Vatna bomull	0,17 - 0,20
England	Stutt gras	0,25 - 0,27
	Langt gras	0,26
	Fôrkål	0,19 - 0,28
Hawaii	Sukkerrør	0,05 - 0,18
	Ananas	0,05 - 0,08

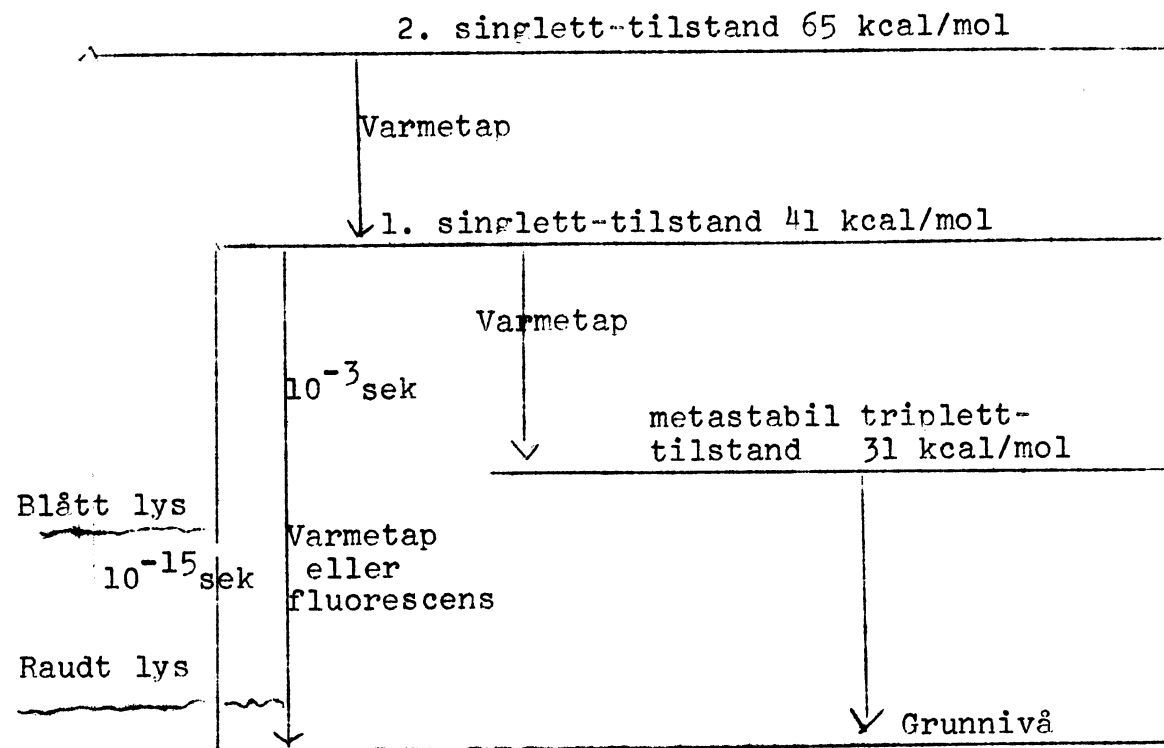
Den maksimale refleksjonskoeffisienten når plantane dekkjer marka, er om lag 0,25 på høgare breiddegradar. I tropane er han monaleg lågare, og det heng delvis saman med solhøgda, men òg med planteslaga.

IV. POTENSIELL OG AKTUELL PLANTEPRODUKSJON

A. Energiutnyttinga i fotosyntesen

Det fotosyntetisk aktive lyset er berre eit lite band av heile spekteret i solstrålinga, men innstrålinga i dette bandet er mange gonger større enn i dei andre spektralområda (jfr. fig. 11). Det er likevel ikkje berre mengda av innstrålt energi i dette området som gjer dette spektralbandet så biologisk viktig. Energiinnhaldet i lyskvantane er høveleg stort til å gi resonans i molekylære bindingar. Elektron frå 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 kvantane for stort til å gi høveleg auke i energitilstanden hos molekyla. Kvantane 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 karbondioksydassimilasjonen er ein av dei mest grunnleggjande avgrensingane for utnyttinga av strålingsenergien. Energien frå ein lyskvant som er for liten til å eksitera klorofyllmolekyl, går etter absorpsjonen over til varme eller fluorescerande stråling. Dersom kvanten er energirik 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 lyskvantar. Denne kvantemengda som er kalla 1 einstein, inneheld meir energi (E) di stuttare bølglengda er.

$$E = h \cdot c \cdot A / \lambda$$

der h, c og λ er definerte som på side 1, og A er Avogadros tal ($6,023 \times 10^{23}$).

Klorofyllmolekyl vert eksiterte på 10^{-15} s til eit energinivå på 65 kcal/mol av lyskvantar i blått, men berre til 41 kcal/mol av kvantar i raudt lys. Frå den andre singlett-tilstanden fell dei straks ned til den første singlett-tilstanden og taper 24 kcal/mol som varme. Den første singlett-tilstanden er noko varigare, men på 10^{-9} s kan klorofyllmolekylet gå attende til grunnivået. Det gir frå seg energien som varme eller fluorescens. Frå første singlett-tilstanden kan også energien 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 karbondioksyd. Skilnaden i fri energi mellom 1/6 mol heksose og 1 mol karbondioksyd 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 kvantar 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 no dei fleste med at det trengst 8 - 10 einstein/mol karbondioksyd ved optimale vilkår (Halldal 1966). Rekna etter 10 einstein/mol vert utnyttinga i karbondioksydassimilasjonen:

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

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.

B. Potensiell produksjon ut frå strålingsklimaet.

Dersom ein reknar at 45 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:

$$1,00 \times 0,45 \times (1 - 0,15) \times 0,20 = 0,077$$

eller 7,7 prosent av total innstråling (globalstråling).

Aslyng (1968) reknar vidare med at om lag halvta av dette går tapt i anding og ufullstendig hausting. Maksimalutbyttet vert såleis 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.

Ut frå slik maksimal utnytting skulle strålingsklimaet i Noreg gi grunnlag for store avlingar, som reknedømet nedanfor syner. Unyttinga er rekna til 3 prosent i teoretisk veksetid, og eit gram tørrstoff er rekna å svara til 4250 cal (Cooper 1970).

Stad	Teoretisk veksetid		$t_{døgn > 6^{\circ}\text{C}}$ kcal cm ⁻²	Omrekna til kg tørrstoff	
	Tidsrom	Dagar		dekar ⁻¹	dag ⁻¹
Kjevik	23/4-25/10	189	66	4600	24
Oslo	23/4-25/10	177	58	4000	23
Bergen	17/4-8/11	206	57	4000	20
Sør-Neset	21/5-19/9	122	43	3000	24
Trondheim	5/5-11/10	160	53	3700	23
Bodø	15/5-11/10	150	44	3100	21
Tromsø	21/5-28/9	131	38	2600	20
Karasjok	23/5-15/9	116	38	2600	23

Desse tala må ikkje takast for meir enn det dei er, men dei gir eit utgangspunkt for drøftinga om kvifor ein ikkje kan rekna med å få slike avlingar.

Dagsproduksjonspotensialet kan i følgje tabellen liggja på same nivået nord som sør i landet. Dei stadene som ligg på nivået 20-21 kg tørrstoff/dekar/dag, ligg alle på kysten mot vest. Jamt over fleire overskya dagar på desse stadene set ned den daglege innstrålinga. Desse stadene vinn inn att det dei taper i dagleg innstråling, ved lengre veksetid jamført med innlandsstader på same breiddegrad.

C. Aktuell produksjon og utnyttinga av innstrålt energi.

Den aktuelle produksjonen og dermed utnyttinga av innstrålt energi er som kjent langt lågare enn i reknedømet ovanfor. Nokre resultat frå forsøk med engvekstar er valde på slump frå ymse delar av landet, og dei gir eit døme på den aktuelle utnyttinga. Det er rekna på tida frå døgnmiddeltemperaturen passerte 6° C om våren til siste haustedatoen. Eit gram tørrstoff er rekna til 4250 cal.

Referanse	År	Plante- setnad	Tørrstoff- avling kg/dekar ved ymist tal haustingar ()		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 Hundegr.		749(3)			0,54	Ås og Romerike
Torpen 1971	1971	Bladfaks + litt engsv. og kløver		921(3)			0,67	Nes og Brumundal

(Strålingsdata: Meteorologiske data for Ås, Fysisk institutt, NLH. Årbok nr.7 frå Strålingsobservatoriet, Geofysisk institutt, Bergen. Upubliserte data frå sistnemde og frå Det norske meteorologiske institutt, Oslo)

Tala for utnyttingsgrad i tabellen ovanfor ligg på same nivået som dei Wassink (1948) gir opp for Nederland. Dei er: Potet 0,55, haustkveite 0,56, sukkerbete 0,99, førbete 0,99, kålrot 0,68, gulrot 0,42, lauk 0,20 og mais 0,98.

I dei mest produktive periodane av veksetida vil utnyttinga av innstrålt energi vera større enn midlet for heile produksjonstida. I tabellen nedanfor er det rekna på tilveksten mellom første slått ved tre haustingar og første slått ved to haustingar per år; som oftast kjem seinare. Tala frå Tromsø er frå eit reint tilvekstforsøk.

Referanse	År	Plante- setnad	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	Trøn- de- lag
Hovde 1971, 1972	1971 -1972	Timotei+ engsving+ markrapp	13/6-27/6	225	16	1,92	Bergens- distr.
Grønnerød 1972	1966	Timotei Bladfaks Hunderr.	14/6-24/6	146	15	1,08	Ås
Torpen 1971	1971	Bladfaks + litt engsv. og kløver	10/6-16/6	121	20	1,61	Nes og Romerike
			17/6-24/6	72	10	0,91	
			27/6- 2/8*	57	10	1,03	
			3/8- 9/8*	95	16	2,11	

* håvekst

Ein minner om at det i tabellane er rekna med hausta avling, og produksjonen i stubb, røter og visne blad er ikkje teken med.

Det er faktorar som temperatur, vasstilgang, gjødsling, planteslag og strukturen i plantesetnadene som er avgjerande for utnyttingsgraden. Her vert berre den siste drøft vidare.

V. LYSUTNYTTING I PLANTESETNADER MED YMIS BYGNAD

A. Innleiing

Den låge utnyttinga av innstrålinga som taldøma ovanfor syner, har for ein stor del opphav i fysiske tilhøve i sjølve plantedekket, men også fysiologiske. I ein større eller mindre del av veksetida går mye innstråling til spille for di det ikkje er utvikla plantedekke til å fanga opp strålinga. Til andre tider kan innstrålinga verta minimumsfaktoren, for di plantesetnaden er for tett til at heile bladarealet kan lysmettast.

Mange av dei vanlege dyrkingstiltaka i planteproduksjonen tek sikte på å få ei best mogleg utnytting av innstrålinga. Det gjeld tiltak som såtid, radavstand, såmengd, gjødsling og haustetid, for å nemna nokre, som alle kan reknast som tiltak for å nytta ut innstrålinga best mogleg i kombinasjon med andre veksefaktorar.

Dei fysiologiske avgrensingane for utnyttinga av strålingsenergien grunnar seg på fleire prosessar. For det første er det avgjerande for utnyttinga av høge strålingsintensitetar om plantane har C_4 - eller C_3 - karbondioksydassimilasjonssyklus. Dinest er karbondioksydkonsentrasjonen i det assimilerande plantevevet avgjerande. Han er i sin tur styrt av diffusjonsmotstanden i og omkring blada. Vidare er det skilnader mellom artar i affinitet til CO_2 hos dei karbondioksydbindande enzymba.

Endeleg er translokasjonen av assimilert karbohydrat til veksande vev og lagringsorgan svært viktig for produksjonen. Diffusjon, enzymatiske reaksjonar og translokasjonar er alle prosessar som er temperaturavhengige, og etter som temperaturen i sin tur er avhengig av stråling, vil det vera samanheng mellom desse fysiologiske ovringane og stråling.

Det er to eigenskapar som fastset produksjonsevna til ein plantesetnad. Det er assimilasjonsskapasiteten til sjølve plantane (dei grøne plantedelane) og mengda av slik assimilierende plantevev. Den stoffproduserande evna til plantematerialet kan uttrykkjast slik:

$$(NAS) = (dV/dt) \cdot (BA)^{-1}$$

NAS er stutt for nettoassimilasjonsnøggleik, og nemninga er vekteining tørrstoff (V) per eining bladflate (BA) og tid (t).

Storleiken av den assimilierende plantemassen er oftast uttrykt i samla bladareal (BA) per arealeining jord (J) (bladarealindeksen, BAI).

$$(BAI) = (BA) \cdot J^{-1}$$

Bladarealet (BA) representerer oftast storparten av fotosyntetisk aktiv plantevev. Indeksen (BAI) er eit tal utan nemning.

Det er ikkje tvil om at assimilasjonen i strå, stilkar, aks og andre grøne plantedelar i mange høve monnar mye på totalproduksjonen. Som brøkdel av arealet kan arealet av strå/stilk variera 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). No vil stilk- og stråflata til vanleg vera fordelt oppetter plantesetnaden som ei kjegle, og storparten av yta vil liggja lågt i bestandet, der lystilgangen er minst. Men der ligg òg ein del av sjølve bladarealet. Det finst nokre forsøk som syner at resultata kan gjerast betre ved å korrigera bladarealet for ikkje assimilierende vev (bladnervar) og ta med assimilierende flate på strå

eller stilk, men slike forsøk er unntak, og hittil får ein nøya seg med å slå fast dette (Loomis & Williams 1969).

Bruken av dei to omgrepa NAS og BAI slik dei er definerte ovanfor, har likevel vore tenlege hjelperåder i analysen av korleis strålinga vert oppfanga og omsett til tørrstoff. Avlings-tilveksten per areal- (J) og tidseining er produktet av nettoassimilasjonssnøgggleiken og bladarealindeksen.

$$AT = (NAS) \cdot (BAI) = \frac{dV}{dt} \frac{(BA)}{J} = \frac{1}{J} \cdot \frac{dV}{dt}$$

B. Fotosyntetisk kapasitet og nettoassimilasjonssnøgggleiken.

Nettoassimilasjonssnøgggleiken (NAS) er eit mål for stoffproduksjonsevna per eining bladflate over eit gitt tidsrom i middel for ein plantesetnad. Nemninga kan som nemnt vera gram tørrstoff $\text{dm}^{-2} \text{dag}^{-1}$, men stundom vert NAS uttrykt i $\text{mg CO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$. Produksjonsevna til bladflatene under eitt i ein plantesetnad vert i sin tur fastlagd av den spesifikke evna til å assimilera karbondioksyd hos vedkommande art eller sort og vidare av korleis miljøet verkar på assimilasjonsevna til kvart einskild blad i setnaden. Den spesifikke evna til karbondioksydassimilasjon hos enkelblad kan uttrykkjast i fotosyntese-snøgggleiken (FS), som kan ha nemninga $\text{mg CO}_2 \text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$. Her har ein freista bruka NAS om produksjonsevna til blada i ein plantesetnad under eitt og FS om assimilasjonsevna til enkelblad. I litteraturen er desse to omgrepa stundom brukte om kvarandre og nemningane likeins.

Når temperaturen er lagleg, og det ikkje skortar på andre veksefaktorar, vil karbondioksydassimilasjonen (FS) auka med aukande innstråling. Kurvene i figur 20 syner korleis samanhengen kan vera. Det er rekna med ei maksimal fotosyntetisk utnytting av lysenergien på 24 prosent (jfr. utrekning side 29). Det er ikkje gjort frådrag for anding. Dersom denne utnyttingsgraden heldt seg konstant ved alle lysintensitetar, skulle lyskurva for fotosyntesen følgja maksimumslina i figuren.

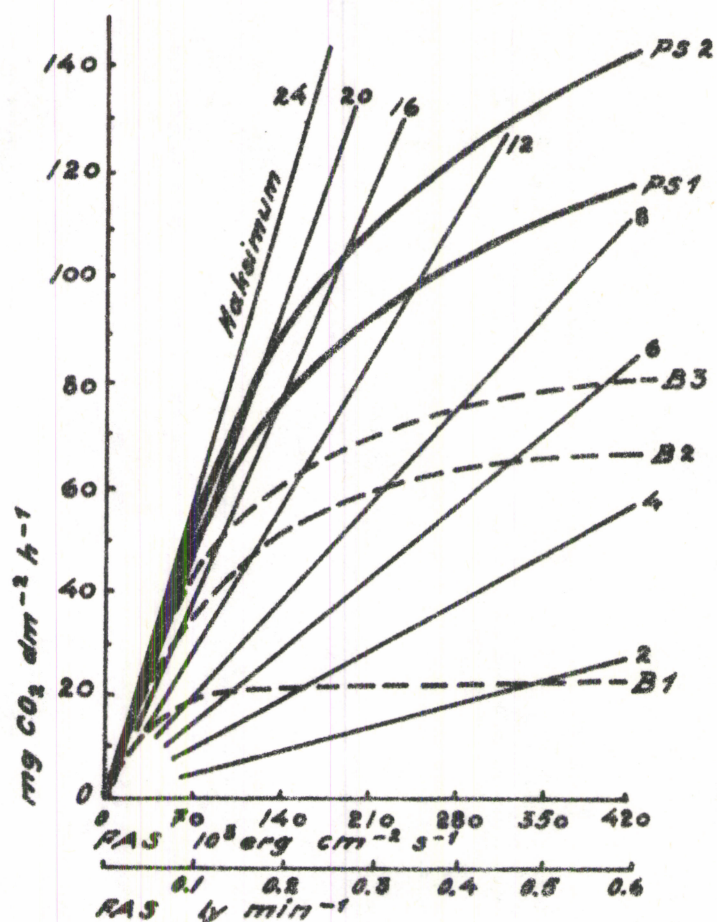


Fig. 20. Bruttofotosyntesekurver og utnyttning av innstrålt energi hos enkelblad og plantesetnader. Tala (2,4--24) i strålebunten syner den prosentvise utnyttinga av innstrålinga (abscissen) ved motsvarande bruttoassimilasjon (ordinaten). (Nichiporovich 1967).

B1, B2 og B3 = lyskurver for bruttoassimilasjonen hos blad av yms fotosyntetisk aktivitet (jfr. s. 36).

PS1 og PS2 = lyskurver for bruttoassimilasjonen hos to plantesetnader (jfr. s. 39).

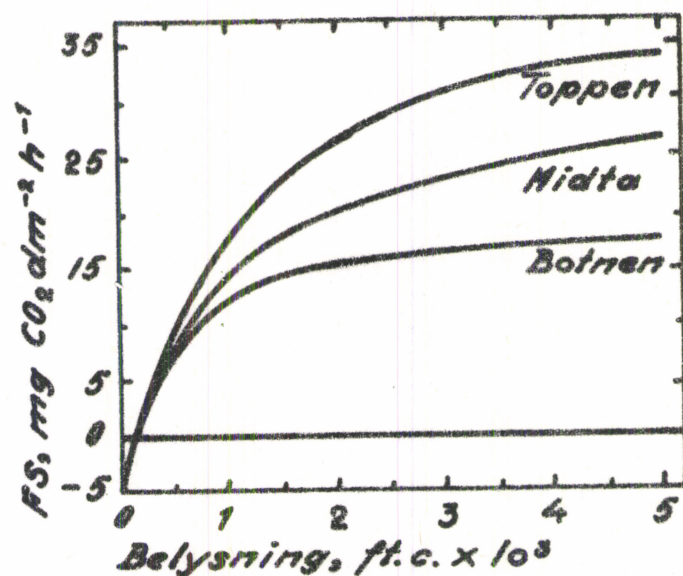
Kurvane B1, B2 og B3 følgjer ikkje maksimumslina lenger enn eit lite stykke når lysintensiteten aukar. Den forma dei har, syner at effektiviteten (den prosentvise utnyttinga) minkar ved aukande energitilgang og særleg mye ved høge lysintensitetar. Det kjem av flaskehalsar i det fotosyntetiske apparatet som kapasiteten til enzymsystema og diffusjonsmotstand for CO₂ både innanfor, i og utanfor kløyvopningane.

Kurvene B1 til B3 er ulike både med omsyn til lysmettingsnivå og maksimal fotosyntese. Slike skilnader i lyskurvene kan ha mange årsaker. Såleis vil artar eller økotypar som er tilmåta skuggefulle veksestader følgja kurve B1 medan artar eller økotypar frå fristelte veksestader med rikeleg lystilgang har lyskurver som følgjer B2 eller B3. C₃- artar står i same høvet til C₄-artar, som kan nytta høgare lysintensitetar. Enkelblad av gras og andre forvekstar frå tempererte strøk er oftast lysmetta ved 20.000 - 30.000 lux. Da assimilerer dei i netto gjerne mellom 20 og 30 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹. I forsøk med frøplantar av vanleg raigras (Lolium perenne) har dette svart til ein NAS på 1,5 - 2,0 mg tørrstoff cm⁻² dag⁻¹. Subtropiske grasartar og andre med C₄-syklus (t.d. mais og sukkerrør) aukar karbondioksyd-assimilasjonen enda ved belysningar på meir enn 60.000 lux, og dei assimilerer ved optimal temperatur da gjerne meir enn 70 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (Cooper 1970). Klare dagar om sommaren kan ikkje sjeldan ha belysning på meir enn 70.000 lux midt på dagen.

I følgje Cooper (1970) er det innan artar både frå tropane og frå tempererte strøk funne store skilnader i lysmettingsnivå og følgjeleg maksimal fotosyntesesnøggleik. Dette er påvist i vanleg raigras, mais og sukkerrør, og skilnadene kan ofte førast attende til ulikskapar i oppbygginga av bladkjøttet eller skilnader i kapasiteten til dei karbondioksydbindande enzymba.

Om slike skilnader i FS eksisterer, er det likevel ikkje gitt at det fører til utslag i avlingane. Det er nemleg bunde av korleis bladverket er skapt for å ta vare på innstrålinga. Vidare er det avhengig av korleis plantane kan ta vare på større mengder assimilat; eller kor stor evne dei har til å føra assimilata over til økonomisk viktige produkt av totalproduksjonen. Enno er det mye uklart om korleis balansen mellom assimilerande organ og lagringsorgan er påverka av både arvelege faktorar og miljøet.

FS hos blada minkar med alderen, og eldre blad vert lysmetta ved lågare strålingsintensitetar enn yngre (figur 21).



Figur 21. Nettofotosyntesesnøggleik i blad av luserne frå toppen, midta og nedre delen av plantane ved ymis lysintensitet (Brown, Cooper & Blaser 1966).

Kurvane i figur 21 kunne også verta såvorne på grunn av større anding i dei eldste blada. Det er likevel ikkje slik; men heller omvendt, andinga er gjerne lågare i eldre blad (Evans 1970).

I veksthusforsøk har ein funne at NAS fall 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 NAS nede på helvta av NAS 11 dagar etter setjing. Hos bygg heldt NAS seg nesten konstant dei fire første vekene rekna frå første prøvetakinga 11 dagar etter såing, men fall til helvta på dei fire neste vekene (Thorne 1960). Dette er eit sluttresultat av assimilasjonen i eit bladverk samansett av eldre og yngre blad. Hos gras er det funne at FS er størst straks bladet bryt fram, og FS held seg på topp inntil bladet er fullstrekt. Også i den første tredelen av den levetida bladet da har att, held FS seg nesten på dette høgste nivået, men så fell han raskt di meir bladet aldrar og nærmar seg død (Langer 1971).

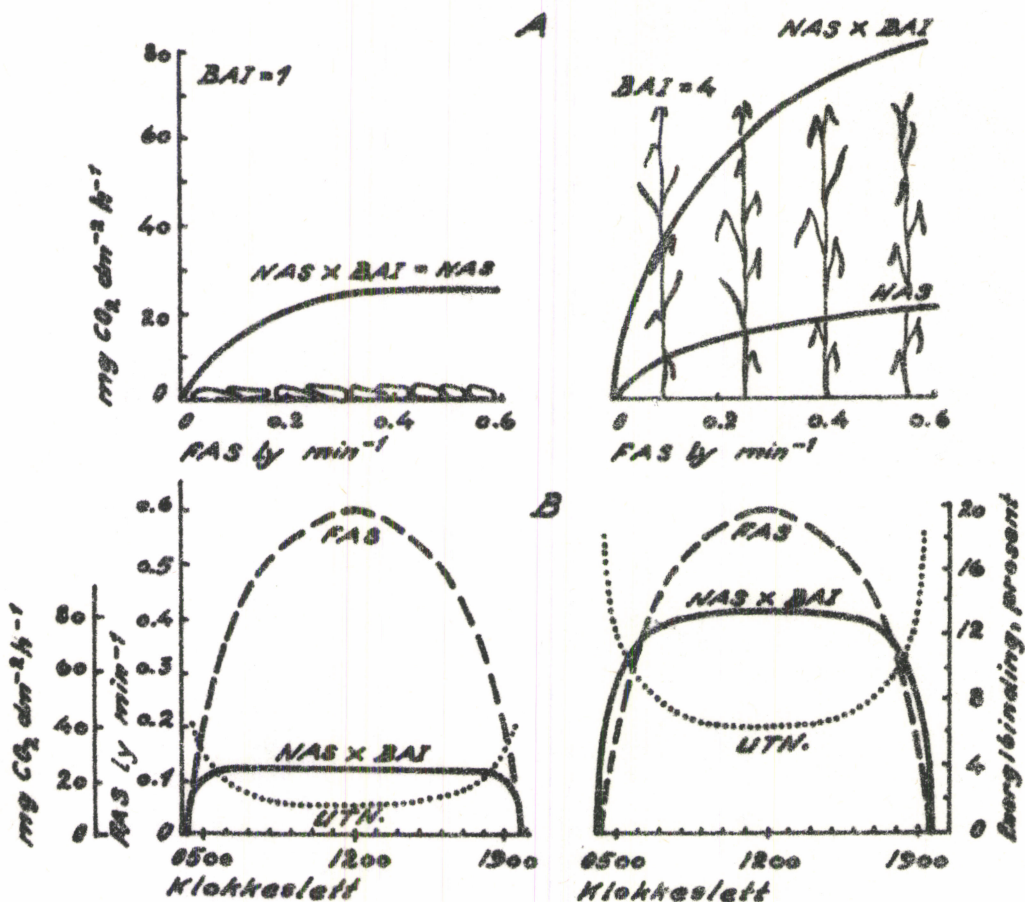
Den fotosyntetiske aktiviteten (FS) til eit blad er påverka av temperaturen. Dei fleste kulturplantane frå temperert klimasone har eit optimum for fotosyntese omkring 20 - 25° C, medan tropiske artar gjerne syner optimum over 30° C.

Fall i vasspotensialet til blada set FS mye ned, men det er store skilnader mellom artar i evna til å halda fotosyntesen gåande ved nedsett vasstilgang. Likeins vil nedsett karbon-
dioksydkonsentrasjon i ein plantesetnad føra til lågare FS.

Dersom ein plantesetnad får innstråling med nett den intensiteten som settar eit enkelblad ved loddrett innstråling, er det sjølv- sagt at storparten av blada i bestandet ikkje er lysmetta. Anten skuggar dei kvarandre gjensidig slik at ikkje alle blada får full innstråling, eller så vil dei stå så mye på skrå mot innstrålingsretninga at dei ikkje får mettande innstråling. Det følgjer av dette at ein plantesetnad først når lysmetting ved høgare lysintensitetar enn enkelblad, som får loddrett innstråling på seg. Lyskurver for plantesetnader er teikna inn i figur 20 for jamføring med enkelblad. Merk at det i dette høvet er bruttofotosyntesesnøgggleiken som er avsett langs ordinaten, men figuren syner like fullt den prinsipielle skilnaden mellom enkelblad og plantesetnad.

Innstrålinga vert fordelt på større bladareal og enkelblada utsette for veikare lys når strålinga trengjer inn i ein plantesetnad, enn når same innstrålinga vert fanga opp av eit enkelblad. På grunn av dette kan enkelblada i ein setnad lagra absorbert energi meir effektivt. Trass i mindre produksjon pr.eining bladflate (NAS), vert totalproduksjonen og følgjeleg energiutnyttinga jamt over best i ein setnad av plantar. Dette er synt i ein teoretisk modell i figur 22.

I modellen er NAS uttrykt i $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Bruttofotosyntesekurva for "einbladsetnaden" ligg mellom B1 og B2 i figur 20, og som kurve for den andre plantesetnaden er vald PS1 i same figuren. Andinga er rekna til 30 prosent, lagra karbohydrat er rekna som glukose, og brenneverdien av han er sett til $4,2 \text{ cal mg}^{-1}$; som gav lettvind utrekning. Det er ikkje teke omsyn til andre produksjonsfaktorar enn innstrålinga; som til dømes skort på vatn midt på dagen ved så høg innstråling som rekna med.



Figur 22. A: Lyskurver for nettokarbondioksydassimilasjonen per eining bladflate (NAS) og per eining jordareal (NAS x BAI) i tenkte plantesetnader. BAI = 1: bladarealet liggjande i ei flo over jordyta. BAI = 4: vilkårleg vald plantesetnad med bladarealindeks på 4. B: Produksjonen av lagra karbohydrat og energiutnyttinga. FAS: fotosyntetisk aktiv stråling ein klar dag. NAS x BAI: netto-CO₂-assimilasjonen per eining jordyte. UTN.: FAS bunden i lagra karbohydrat, prosent (Etter data hos Nichiporovich 1967).

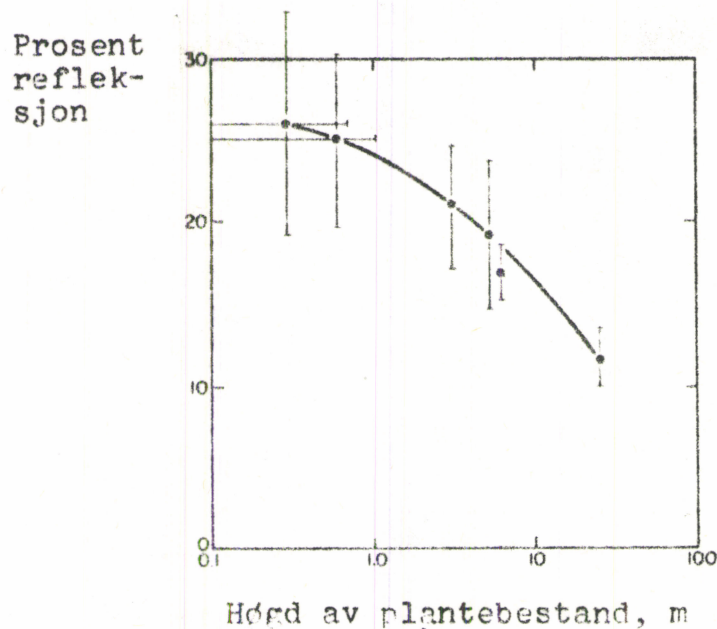
C. Inntrenging av lys i plantesetnader.

Før ein går nærmare inn på korleis variasjon i bladarealindeks verkar på avlingstilveksten, lyt ein gjera eit sidesprang til inntrenginga av stråling i plantesetnader. Det er fire eigenskapar ved bladverket som er avgjerande i den samanhengen, og det er:

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

Elles er solhøgda og høvet mellom direkte og diffus stråling avgjerande for refleksjon og transmisjon i ein plantesetnad.

Refleksjon og transmisjon av stråling i ymis bølglengd er nemndetidlegare (side 23). Sameleis er refleksjonskoeffisientar hos ymse grøder alt nemnde. Som ein illustrasjon av korleis ein høgare plantesetnad kan fanga opp meir innstråling enn ein låg er figur 23 eit døme. Ein høgare plantesetnad kan, jamført med ein lågare, absorbera 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 bestandet.



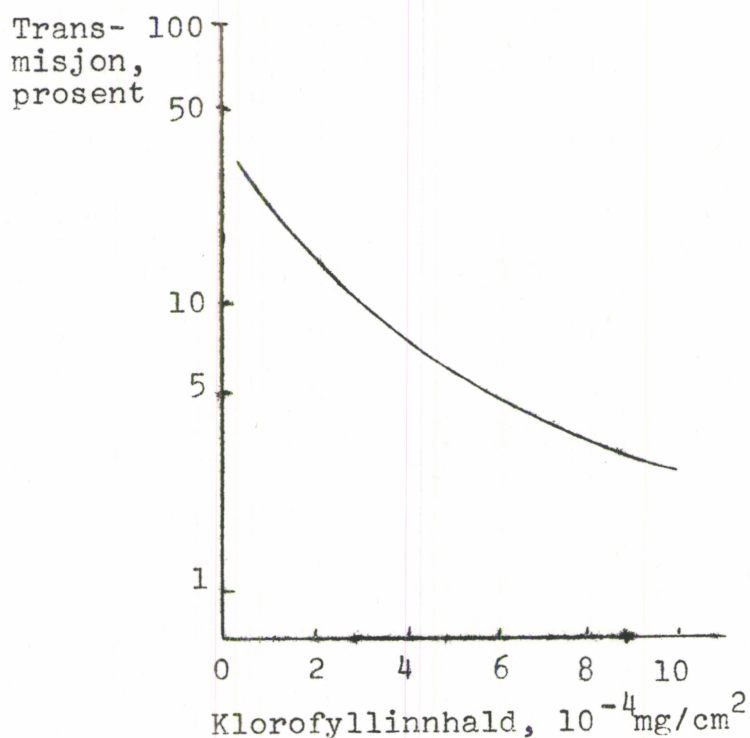
Figur 23. Sambandet mellom høgde av plantesetnad og refleksjonskoeffisient (Monteith 1973).

Det er same ovringa med gjensidig refleksjon innan eit bestand som gjer at refleksjonskoeffisienten endrar seg med solhøgda hos flest alle plantesetnader. I følgje målingar av Tagueeva & Brandt (1961) har refleksjonskoeffisienten minka mye med aukande solhøgde frå 0 til 40°. Dette kom særleg av mindre speglende

refleksjon. For solhøgder mellom 40 og 90° var refleksjonskoeffisienten nesten upåverka av variasjon i solhøgda (jfr. elles med fig. 19).

Transmisjonen i plantesetnadene var også oftast ubunden av høgdevinkelen mellom 40 og 90°, men i området 0 - 40° auka han med solhøgda. På grunn av at refleksjon og transmisjon endra seg motsett ved endring i innfallsvinkelen, var den absorberte delen av innstrålinga nesten konstant for solhøgder over 20° (sit. e. Monteith 1973).

Transmisjonen hos enkelblad av lauvtre, urter, gras og korn har i følgje målingar variert mellom 5 og 10 prosent i fullt utvikla blad. Lystransmisjonen er gjerne litt større i unge enn i heilt utvaksne blad, og han aukar att ved aldring og død (Kasanga & Monsi 1954). Figur 24 syner samanhengen mellom klorofyllinnhald og lystransmisjon i enkelblad. Det er nesten eit logaritmisk rettlina fall i gjennomsloppe lys med auken i klorofyllinnhald per eining bladflate.



Figur 24. Sambandet mellom transmisjon av lys og klorofyllinnhald per bladarealeining. Logaritmisk skala i ordinaten (Kasanga & Monsi 1954).

Fordelinga av innstrålinga i ein plantesetnad kan uttrykkjast i ein modifikasjon av Beer's lov.

$$I = I_0 \cdot e^{-kF}$$

I = lysintensiteten i ei ptt høgd over jordvta i setnaden

I_0 = lysintensiteten over plantesetnaden

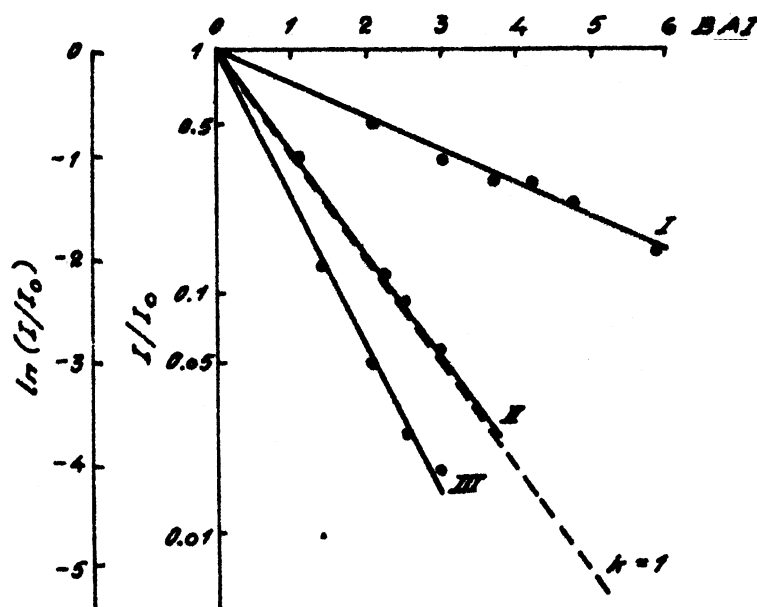
k = ekstinksjonskoeffisienten

F = bladarealindeksen rekna frå toppen og ned til aktuell målehgd.

Omforma til logaritmiske uttrykk, vert k hallingskoeffisienten i ein lineær funksjon.

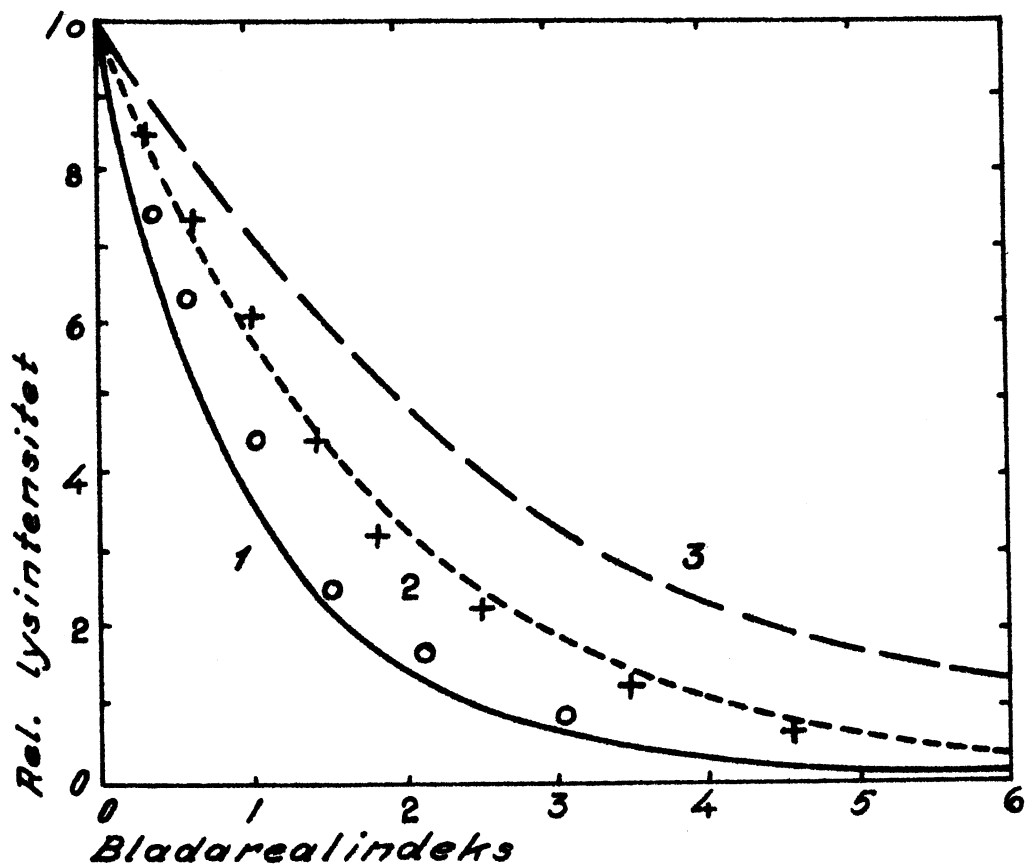
$$\ln \frac{I}{I_0} = -kF$$

Kor godt denne funksjonen kan skildra lysinntrenginga i ein plantesetnad, er målingar i ymse planteslag eit døme på (figur 25).



Figur 25. Sambandet mellom bladarealindeks (BAI) rekna frå toppen av plantesetnaden og lysintensitet i prosent 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).

I setnader med opprette blad er k mellom 0,3 og 0,5, medan han når opp til 1,0 i plantesetnader med horisontale blad, og over 1,0 i ekstreme typar av setnader. Dette er elles påverka av solhøgda. Ei framstilling av lysekstinksjonen i plantesetnad med ymis romleg ordning av bladverket, er gitt på teoretisk grunnlag i fig. 26. Skalaen på ordinaten er her ikkje logaritmisk. Nokre målingar frå bestand av mais, med mange opprette blad, og åkerbønne, med meir horisontale blad, er teikna inn i figuren. Dei syner godt samsvar med dei teoretiske utrekningane.



Figur 26. Utrekna lysekstinksjon ved solhøgda på 60° i plantesetnad med ymis bladarealindeks og ymis bladstilling (Ross 1967).

- 1. Horisontal bladstilling: _____
- 2. Slumpvis " : - - - - -
- 3. Vertikal " : - . - . - .

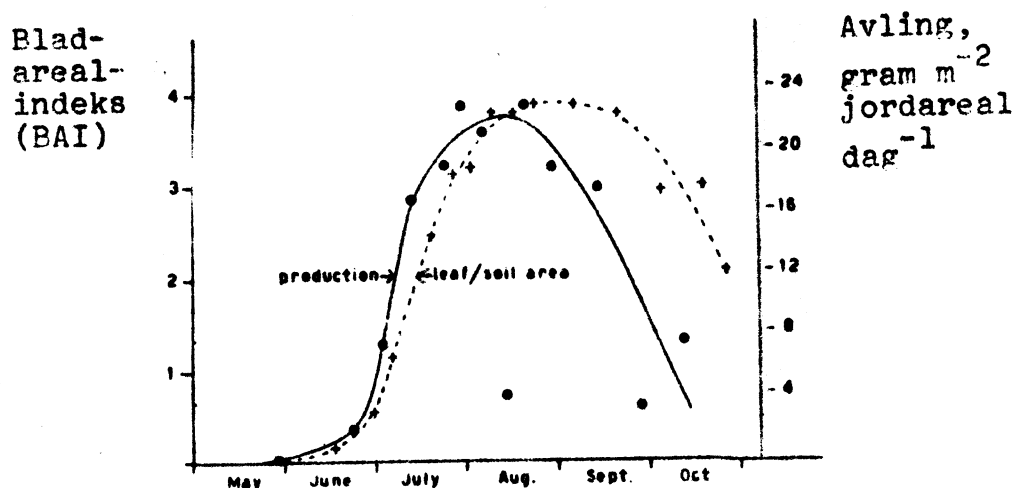
+ målingar i plantesetnad av mais

o Målingar i plantesetnad av åkerbønne

D. Bladarealindeksen.

Korleis NAS er påverka av strålinga er alt drøft (s. 40), men den andre faktoren i produksjonslikninga (BAI, s. 35) er sjølv påverka av strålingsklimaet. Vidare vil utviklinga av bladverket i ein plantesetnad verka på storleiken av NAS ved gjensidig skygging og ymis alder hos blada.

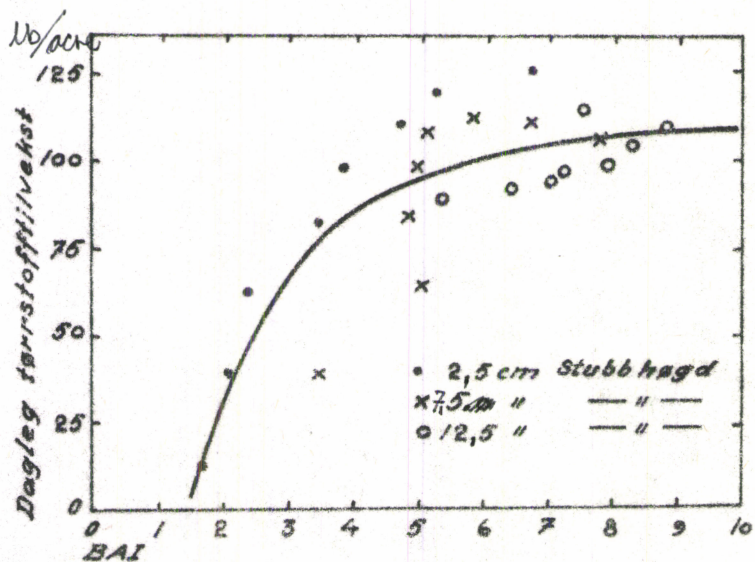
Bladarealet som kan ta i mot innstråling, er ofte den avgrensande faktoren for avlingstilvekst til kvar tid. Figuren nedanfor gir eit døme på kor nær samheng det kan vera mellom tørrstoffproduksjonen og bladarealet den første delen av veksetida.



Figur 27. Bladarealindeks og tørrstoffproduksjon hos sukkerbete (Gaastra 1958).

Fram til august er det tydeleg at bladmengda har vore avgrensande for produksjonen. Utetter hausten er det strålinga og fysiologiske endringar som har sett grensene for produksjonen. Det er truleg at bladmengda i alle fall på slutten har vore uturvande stor for å fanga opp innstrålt energi.

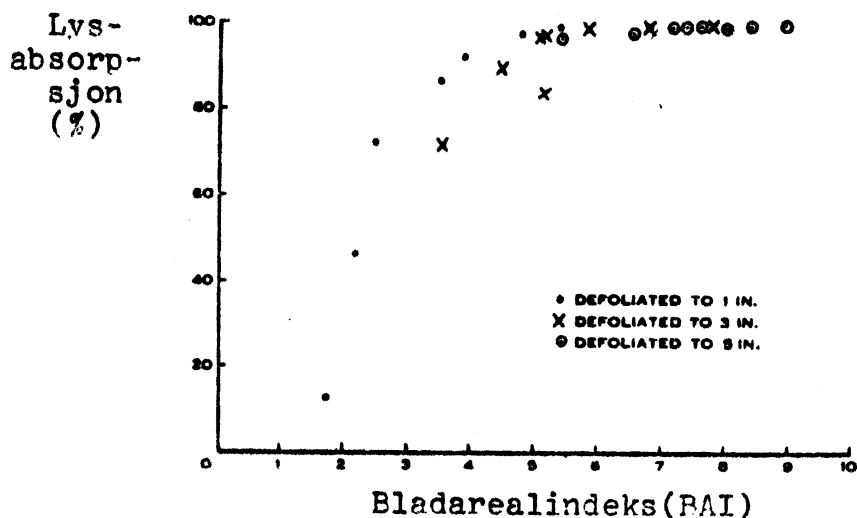
Frå Ny-Zealand er teke eit liknande døme på korleis bladarealindeksen kan vera avgjerande for produksjonen. Figur 28 syner at den daglege avlingstilveksten auka med stigande bladarealindeks inntil BAI låg omkring 5 til 7. Merk at figuren syner dagleg tilvekst og ikkje endeleg avling.



Figur 28. Sambandet mellom dagleg avlingstilvekst av hå og bladarealindeksen i bladingseng av italiensk raigras, raudkløver og kvitkløver (Brougham 1956).

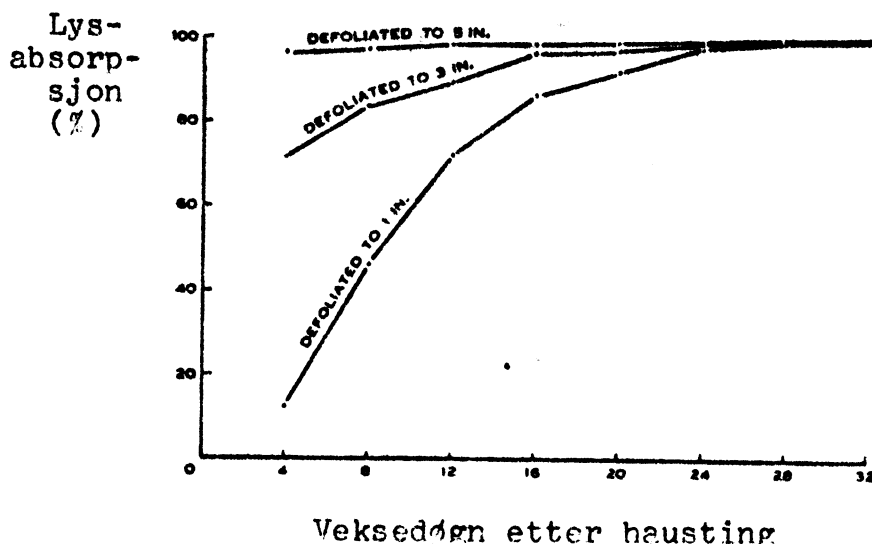
Ved same bladarealindeks var det jamt over større avlingstilvekst i håa der det var stubba lågt. Grunnen kan vera at storparten av bladverket var i ein meir optimal alder med omsyn til fotosyntetisk aktivitet (FS) (jfr. fig. 21).

Bladarealindeksen der kurva for avlingstilveksten flatar seg ut, fell stort sett saman med indeksen som trøngst for å fanga opp storparten av lyset, som kom inn til plantesetnaden (fig. 29).



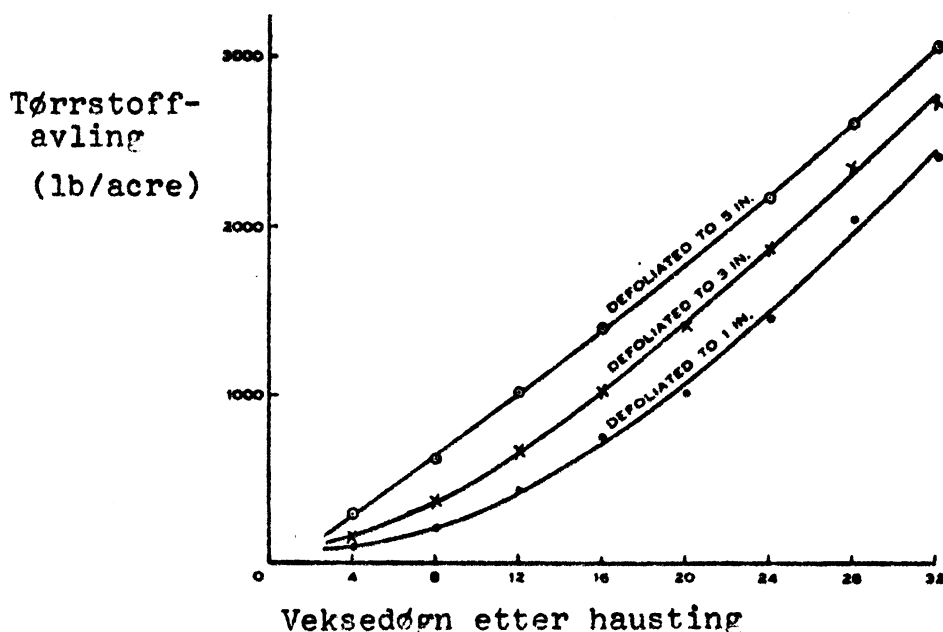
Figur 29. Sambandet mellom lysabsorpsjon og bladarealindeks (Brougham 1956).

For avlinga av håveksten er det avgjerande at veksten kjem snøgt i gang etter slått, og at tilveksten snøgt kjem opp på høgt nivå. Etter figurane 28 og 29 vil det seia at lysabsorpsjonen så snøgt som råd må rjerast maksimal. Figur 30 syner korleis lysabsorpsjonen var etter ymis stubbhøgd den første månaden etter slått.



Figur 30. Prosent av lyset fanga opp av bladverket til ymis tid etter hausting til tre stubbhøgder (Brougham 1956).

Av det som no er fortalt om dette forsøket, skulle det venteler vera tolleg klart at den største avlingstilveksten i høa vart der det var stubba til 5 tomnar ved første slått. Figur 31 syner da også at det var slik. Bladverket til høa etter låg stubbing i førsteslått hadde større nettoassimilasjonsnøggleik (NAS), men det kunne ikkje vega opp for større lysabsorpsjon straks etter slått der det var stubba høgt.



Figur 31. Tilvekstkurver for høa etter stubbing til ymse høgd i førsteslått (Brougham 1956).

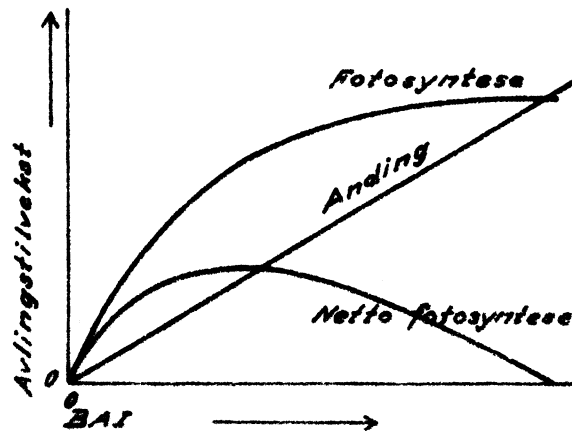
I utviklinga av bladarealindeksen vert det skilt mellom stadia kritisk, optimal og maksimal BAI. Definisjonen av kritisk BAI tek utgangspunkt i lysoppfanginga og er sett til den BAI som fangar opp 95 prosent av innstrålinga. Den indeksen som er den kritiske for ymse artar i varierende miljø, er avhengig av utforminga av bladverket og innstrålinga (solhøgd og høvet mellom direkte og diffus innstråling).

Monteith (1969) har stelt saman resultat av strålingsmålingar i setnader av ymse artar. Rangeringa må ikkje takast alt for bokstaveleg, for di det oftast ikkje er samtidige målingar med same måleutstyret. Vidare er sortsvalet avgjerande. Likevel er

det tydeleg at det krevst større bladarealindeks for 95 prosent oppfanging av strålinga di meir opprett bladverket er, men storleiken og forma av blada spelar også ei rolle.

Art	Bladarealindeks for oppfanginga av 95 prosent av innstrålinga
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

Produksjonen i plantesetnaden er lagd til grunn for definisjonen av stadia optimal og maksimal bladarealindeks. Den . . . bladarealindeksen som gir maksimal produksjon per tidseining, er kalla den optimale for arten. Den klassiske modellen til definisjon av dette er framstelt i figuren nedanfor. Bruttofotosyntesen aukar med bladarealindeksen så lenge innstrålinga strekk til. Andinga er rekna å stiga med bladmassen etter ein linear funksjon.



Figur 32. 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 då brutto fotosyntese og anding veg kvarandre opp (de Wit et al.1970).

Fleire granskarar har på grunnlag av forsøk komme til at NAS for aktuelle bladarealindeksar fell lineært med aukande BAI på grunn eigenskygginga og tevlinga om veksefaktorane (Nichiporovich 1967). Dette er drege i tvil av mange andre (jfr. s. 52), men ei teoretisk utgreiing som byggjer på føresetnaden om lineært fall, kan klarleggja eit par viktige prinsipp.

Ved lineær samanheng kan NAS uttrykkjast slik som funksjon av auken i bladarealindeksen:

$$(NAS) = (NASm) + k(BAIa)$$

der NASm er den maksimale NAS, som ein får når plantane står så romsleg at tevlinga om lys, vatn og næring er minimal. BAIa er auken i BAI ut over BAIu, bladarealindeksen når NAS=NASm. Avlingstilveksten vert etter dette:

$$AT = (NAS)(BAI) = ((NASm)+k(BAIa))((BAIu)+(BAIa))$$

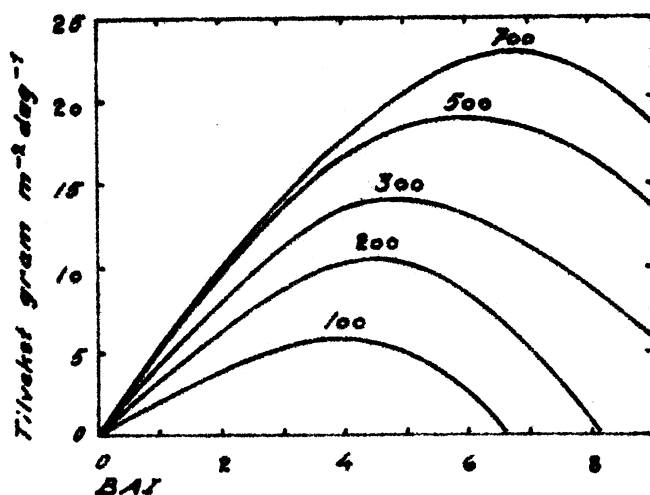
Av likningane ser ein at $AT=0$ når $NAS=0$. Såleis vert den maksimale bladarealindeksen: $(BAIm) = (BAIu)-(NASm)/k$.

Maksimalisering av AT syner at den optimale bladarealindeksen $(BAIo) = \frac{1}{2}((BAIu)-(NASm)/k)$, eller halvta av BAI_m. $(NASo) = \frac{1}{2}((NASm)-(BAIu)/k)$, eller litt over halvta av NAS hos fristelte plantar. Den maksimale avlingstilveksten, $ATm = 1/4((BAIu)-(NASm)/k)((NASm)-(BAIu)/k)$, som syner at: 1) di høgare NASm er, di større avlingstilvekst kan ein venta seg i det aktuelle planteslaget på elles like vilkår, og 2) di mindre våre plantane

i setnaden er for tevling om veksefaktorane, dvs. liten k og stor BAI_u , di større kan den maksimale avlingstilveksten verta.

Faktorar som næringstilgang og vasstiltgang vil også verka på kva som er optimal bladarealindeks til kvar tid. Ein stor bladarealindeks vil oftast vera i strid med evna til å tåla tørke. Når ein ser bort frå rein skort på næringsemne, er næringstilgangen avgjerande ved å verka på storleiken av bladarealet. Gjødsling er difor mest å rekna som tilførsle av smøringmiddel i produksjonen.

Når nærings- og vasstiltgang er tilstrekkeleg, vil optimal bladarealindeks for ein art vera bunden av lystiltgangen. For *Trifolium subterraneum* har Black (1963) funne den samanhengen som er framstelt i figur 33 for sambandet mellom produksjon, bladarealindeks og energitiltgang.

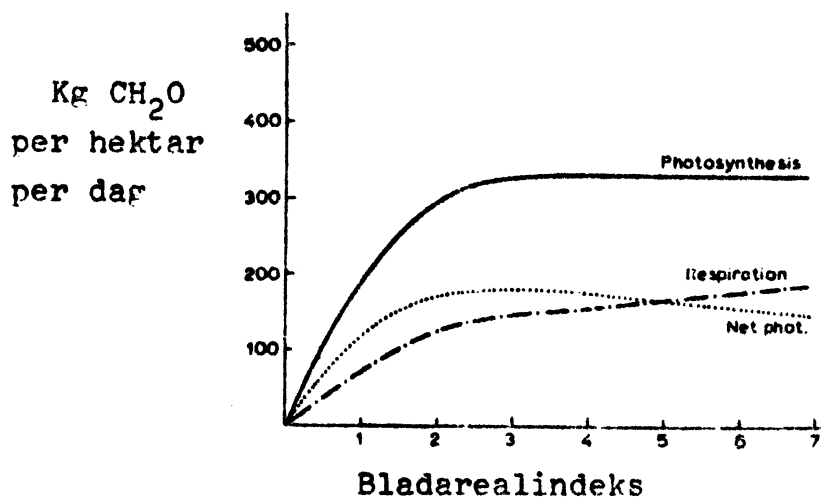


Figur 33. Sambandet mellom dagleg tilvekst, bladarealindeks og dagleg innstråling ($ly\ dag^{-1}$) hos *Trifolium subterraneum* (Black 1963).

Figur 33 syner at produksjonen aukar med aukande energitiltgang ved alle bladarealindeksar. Den største produksjonen skjer ved høgare bladarealindeks når innstrålinga aukar. Når lystiltgangen er større, vil blad lenger ned i plantesetnaden også kunna få lys nok til å ta del i produksjonen. Sedd i samanheng med utleiinga av BAI_o , tyder figur 33 at NAS_m og koeffisienten k endrar seg når innstrålinga endrar seg, men ingen tykkjest enno å ha gjort nokon analyse av dette emnet.

Nedgangen i NAS med aukande bladarealindeks er no likevel helst ikkje lineær. Fotosyntesemålingar og fleire produksjonsforsøk tyder klart på at samanhengene er krumline (Nichiporovich 1967, Kornher 1971). Han vert da framstelt som sterkt fallande ved lågare bladarealindeksar, men sidan med slakare fall for høgare indekstar (figur 35).

Grunnen til eit slakare fall ved høgare BAI lèt seg venteleg forklara ut frå nyare granskingar av fotosyntese og respirasjon i bestand. Den klassiske modellen til definisjon av optimal og maksimal bladarealindeks (figur 32) må venteleg modifiserast i retning av figur 34.



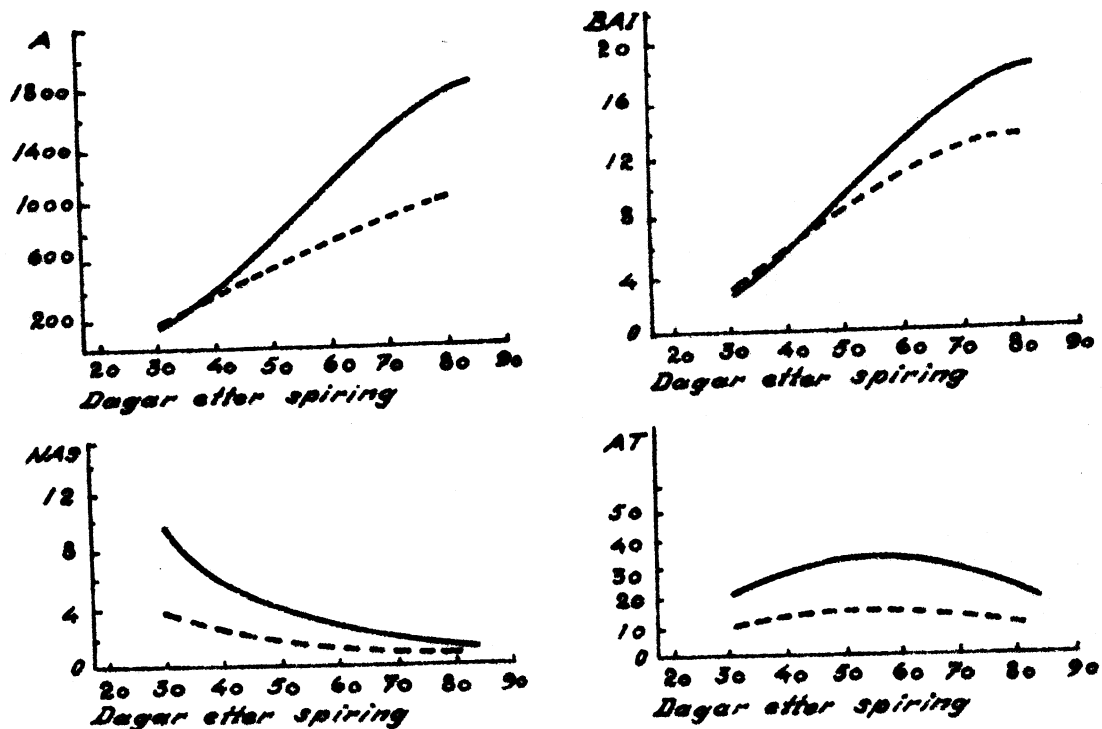
Figur 34. Fotosyntese, respirasjon og nettoproduksjon ved ymis bladarealindeks hos kvitkløver ved 20° C (McCree & Troughton 1966).

Skilnaden frå den klassiske modellen ligg i at andinga ikkje aukar rettlina med BAI. Dette verkar sjølvstøtt på forma til nettoproduksjonskurva, som figurane syner.

Forklaringa kan vera at respirasjonen i produserande og veksande plantevev er større enn i plantevev som berre treng til vedlikehaldsanding. Det finst forsøk som syner at respirasjonskoeffisienten ($\text{g CH}_2\text{O (g tørrstoff)}^{-1} \text{ dag}^{-1}$) knytt til vekst, er monaleg større enn den som er knytt til vedlikehald, men den absolute storleiken av koeffisientane

er det enno svært motstridande resultat omkring (de Wit et al. 1970).

Det er smått med heimlege forsøksresultat om emnet stråling, bladarealindeks og produksjon i høve til kvarandre, men svenske forsøk i engsvingel gir eit døme på korleis samanhengen kan vera på om lag 60 gradar nordler breidd (Kornher 1971).



Figur 35. Avling, A g tørrstoff m⁻²; bladarealindeks, BAI; nettoassimilasjonsnøggleik, NAS g m⁻² dag⁻¹; og avlingstilvekst, AT g m⁻² dag⁻¹, i to middels tette karforsøksetnader av engsvingel, som fekk ymis lystilgang frå 30 dagar etter spiring. Heil strek: 190-230 ly dag⁻¹ FAS. Broten strek (skugga plantar): 95-115 ly dag⁻¹ FAS (Kornher 1971).

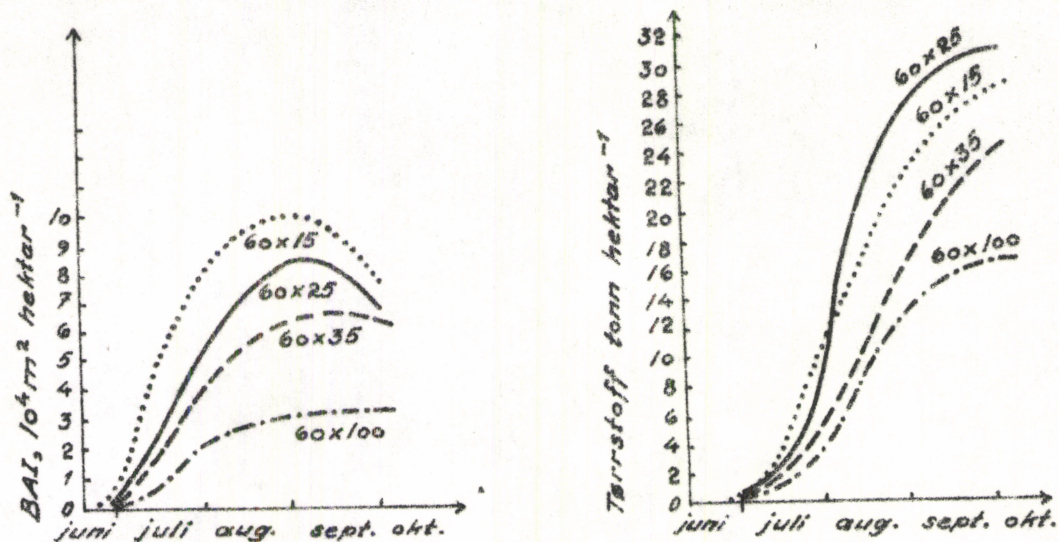
Det går fram av figur 35 at skugga i høve til ikkje skugga plantesetnad gav nedsett produksjon. BAI var også mindre trass i at skygging gjerne aukar storleiken av enkelblad. NAS var òg nedsett i skugga setnad, og viktigaste grunnen til dét var

mindre energitilgang. Ved gitt lystilgang var det utviklinga av bladarealet som først og fremst avgjorde NAS og AT.

I dette forsøket, som i fleire andre, var det ikkje lineær samanheng mellom NAS og BAI på grunn av eigenskygginga. Ein krumlina samanheng er sett i samband med heller stort optimumsområde for BAI, og det vart funne hos både timotei og engsvingel. Optimum for setnader med full lystilgang var BAI = 10 for engsvingel og BAI = 11,5 for timotei. Når engsvingel var skugga til om lag halvt dagslys, låg optimal BAI 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.

Ved optimal bladarealindeks (maksimal AT) var 99 prosent av lysenergien fanga opp av plantesetnadene i dette forsøket.

Eit døme frå forsøk med ymis planteavstand i sukkerbete syner korleis planteavstanden har verka på bladarealindeksen og vidare på avlinga.



Figur 36. Bladarealindeks og total tørrstoffavling gjennom veksetida hos sukkerbete dyrka med ymse planteavstandar frå 60 x 15 til 60 x 100 cm (Ničiporovič 1970).

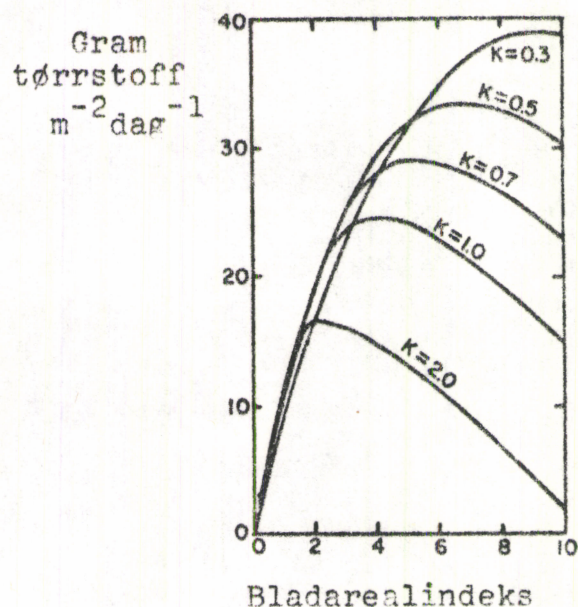
Planteavstanden 60 x 25 cm gav størst avling, medan 60 x 15 cm hadde størst bladarealindeks.

Integrasjon av avlingstilvekstfunksjonen over tid vil gi sluttavlinga. Etter som bladarealindeksen oftast er den avgrensande faktoren i produksjonen er det rimeleg at ein integrasjon av BAI-funksjonen gjennom veksetida syner sterk korrelasjon med sluttavlinga i mange høve. Dette er påvist i fleire forsøk ved Rothamsted for kveite, bygg, potet og sukkerbete. Integralet av BAI-funksjonen er kalla BAV (bladarealvarnad). Høvet "tørrstoffavling/BAV" synte seg i desse forsøka elles å vera om lag det same for alle artane (Watson 1965). Andre meiner at integralet av prosent dekking kunne vera eit betre mål, men spørsmålet tykkjest enno stå uavgjort (Loomis & Williams 1969).

E. Romleg ordning av bladverket

1. Bladvinkelen.

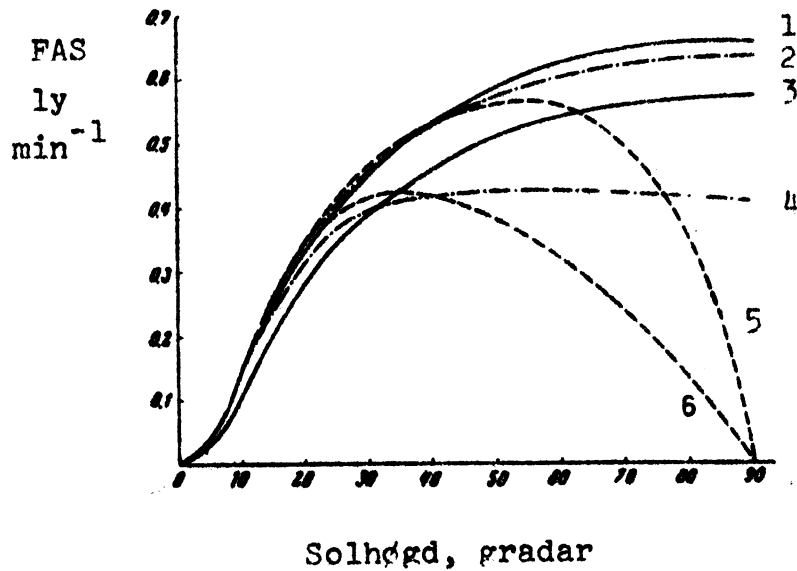
Bladvinkelen er ein av dei viktigaste eigenskapane som verkar på inntrenginga av stråling i ein plantesetnad. I Celosia er det gitt eit døme på korleis produksjonen i neste omgang direkte kan vera avhengig av lysinntrenginga.



Figur 37. Dagleg produksjon av tørrstoff som funksjon av BAI ved ymis ekstinksjonskoeffisient (Saeki 1960 sit. e. Chang 1968).

Figuren syner tydeleg at det hjelper lite med aldri så stor bladarealindeks dersom bladverket ikkje er slik ordna at lyset slepp inn setnaden.

Det følgjer av det som er sagt om sambandet mellom innstråling og optimal bladarealindeks, at solhøgda vert avgjerande for storleiken av bladverket og korleis bladverket bør vera utforma. Det tykkjest ikkje finnast eksperimentelle målingar i bestand av desse relasjonane, men nokre teoretiske utrekningar av Ross (1966) kan illustrera samanhengane. Av figuren nedanfor går det også fram korleis den romlege ordninga av bladverket er avgjerande for lysabsorpsjonen.



Figur 38. Absorpsjon av direkte, fotosyntetisk aktiv stråling (FAS) i ulike plantesetnader ved yms solhøgde (Ross 1967)

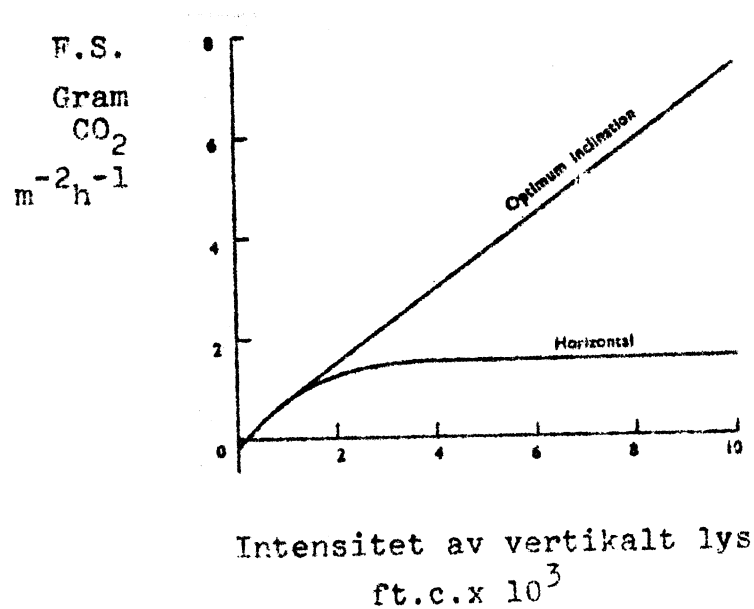
1 og 3, horisontale blad
2 og 4, slumpvist orienterte blad
5 og 6, vertikalstelte blad, slumpvist orienterte med omsyn til himmelretninga

1, 2 og 5, BAI = 6
3, 4 og 6, BAI = 2

Ved låge solhøgder er det mindre skilnad i lysabsorpsjon mellom plantesetnader med yms bladarealindeks og bladflateorientering enn ved dei største solhøgdene. Det er viktig å merka seg at dette gjeld berre for den direkte innstrålinga. Samanhengen vert vanskelegare å analysere når ein skal ta omsyn til diffus stråling, men det skulle føra til at skilnadene vart noko utjamna.

Andre utrekningsar av Ross (1966) kan gi eit bilde av korleis bladarealindeks og romleg ordning verkar på lysabsorpsjonen for utvalde stader på jorda.

Når den absorberte strålinga skal omsettast i produksjon, kjen også eit anna moment med omsyn til bladordninga inn i vurderinga, og det er strålingsintensiteten. Om ein plantesetnad med horisontale blad og liten BAI absorberer ein stor prosentdel av innstrålinga, kan han radt verta mindre produktiv enn ein setnad med meir opprette blad og større BAI. Det hender dersom strålingsintensiteten er så høg at det horisontale bladverket er lysmetta ved berre ein brøkdelen av han, og at han vél kunne metta plantesetnaden med opprette blad. Dette er illustrert i figur 39.



Figur 39. Sambandet mellom produksjon og intensitet av vertikalt lys hos horisontalt og skråstelt blad. Horizontalprojeksjonen av lysoppfangande bladflate er den same for begge bladvinklarna, slik at energistraumen til dei to ulikt store bladflatene er den same (Warren Wilson 1960).

Dersom ein skal få ein plantesetnad med høgt lysmettingsnivå av plantar der enkelblada har heller lågt lysmettingsnivå, må bladverket vera ordna slik at lyset kan trengja langt inn i og uttynnast ned gjennom bestandet.

Plantar som har opprette blad, er haldne for å tåla ein stor BAI utan at NAS minkar så mye at produktet av dei (avlingstil-

veksten) minkar. I følgje tabellen over kritisk bladarealindeks (side 49) har t.d. gras og soyabønne etter måten høg kritisk BAI. Kornher (1971) har for engsvingel og timotei synt at tørrstoffproduksjonen heldt seg godt oppe enda ved overoptimal BAI. Sameleis har Shibles og Weber (1965) i soyabønne ikkje funne nokon nedgang i tørrstoffproduksjonen enda ved ein BAI som var dobbelt så stor som den som trongst for å få maksimal lysabsorpsjon og produksjon.

Det er smått med innvendingsfrie forsøksresultat som kan kasta lys over verdien av foredling for opprett bladvinkel hos vekstar som er aktuelle under våre dyrkingsvilkår. Men det tykkjest klart at å foredla for typar med opprette blad helst 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 BAI over 9, var dei erektofile 20 prosent betre enn dei planofile. Eit anna år da tørke gjorde at BAI ikkje kom høgare enn 3,2 - 3,5 var det ingen skilnad i avlingstilvekst.

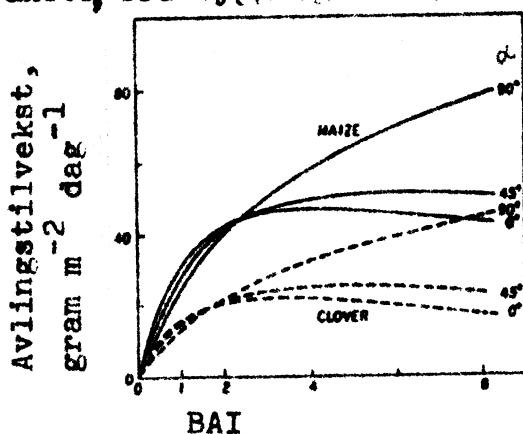
For desse linene av bygg kan ein difor dra den slutninga at berre når veksevilkåra låg til rette for det, kunne opprette blad hjelpa på produksjonen. Den same konklusjonen har Winter & Ohlrogge (1973) komme til for mais i Indiana. Berre for ein tett plantesetnad der ikkje næring, vatn eller sjukdommar sette produksjonen attende, fekk dei avlingsauke for opprette blad.

Av forsøk med kveite har det gått fram at ein erektofil sort var mindre tevføre andsynes ugras, og han tapte difor i produksjon jamført med ein planofil der det var mye ugras (Tanner l.c.)

Fleire forsøk som er gjorde for å klarleggja verknaden av bladvinkelen på produksjonen, er ikkje innvendingsfrie for di dei er gjorde berre ved eit nivå av BAI. Når ein elles 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 gjerne brukt foredla sortar i jamføring med villformene som eit døme på korleis opprette blad i kulturformene har gitt grunnlaget for auka produktivitet. Villformene er jamt planofile. Forsøket som dette byggjer på, er heller ikkje eintydig, for di BAI var heller låg (2 til 3), og den røynelege årsaka kunne like gjerne vera den større spreinga bladverket har i høgda hos kulturformene. Det gjer også at strålinga får betre høve til å trengja inn i plantesetnaden.

I følgje simuleringssmodellar (fig. 40) skulle det heller vera ein liten føremonn med horisontale blad ved så låg BAI. Modellen i figur 40 samstavar elles godt med dei forsøksresultata som er refererte ovanfor, frå bygg og mais.



Figur 40. Simulert modell for avlingstilvekst per dag i mais og kløver for yms bladvinkel, α (rekna frå horisontalplanet) og yms bladarealindeks. Modellen er utarbeidd for amerikanske tilhøve og gjeld for 1. juli på 38° nordleg breidd (Loomis & Williams 1969).

Teoretiske modellar for utforminga av den romlege ordninga til bladverket konkluderer med at ein variert bladvinkel frå toppen og ned mot botnen av bestandet vil gi grunnlag for mest produktive plantesetnader (Nichiporovich 1962, Kurciwa 1970). Såleis har Nichiporovich (l.c.) skissert som eit ideelt bladarrangement at dei lågaste 13 prosent av BAI har ein vinkel mellom 0 og 30° frå horisontalplanet, neste 37 prosent mellom 30 og 60° og den øvste halvta av BAI ligg mellom 60 og 90°.

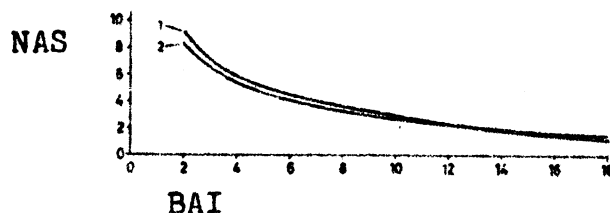
2. Orientering i horisontalplanet.

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 ikkje ukjende i solvendel (*Helianthus annuus*), men enno har ingen studert kva dette har å seia for produksjonsevna (Loomis & Williams 1969).

3. Bladfordeling, storleik og form.

Det er ikkje det same for produktiviteten til ein plantesetnad om samla bladflate 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 stort BAI/H-høve (H = høgda) enn eit lite, men attåt må samla bladflate helst vera tolleg jamt fordelt langs høgda av plantesetnaden (Nichiporovich 1967). I ymse bestand kan det vera stor skilnad i kor stor del av plantehøgda ei eining av BAI er spreidd over. Hos tjukt sådd kvitkløver kan ei eining BAI 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 bestandshøgda.

I forsøk av Kornher (1971) har skilnader i bestandsmorfologien mellom timotei og engsvingel spegla seg av i NAS, jamvel om utslaga var mindre enn det ein kunne ha venta seg.



Figur 41. Nettoassimilasjonssnøggfleik, NAS $\text{g m}^{-2}\text{dag}^{-1}$ ved ymis bladarealindeks, BAI, hos engsvingel (1) og timotei (2) (Kornher 1971).

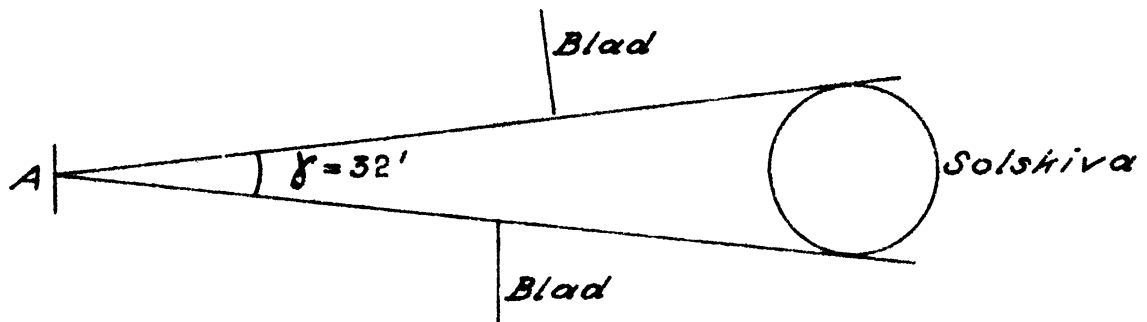
Ved lågare bladarealindeksar låg NAS hos engsvingel litt over den hos timotei. Det kan komma av at timotei hadde noko mindre opprette blad enn engsvingelen. Ved stor bladarealindeks er NAS størst hos timotei, og det kan komma av at timoteien som er eit strågras, ved skyting løfte meir av bladverket opp frå botnen av bestandet enn engsvingelen gjorde.

Storleiken av blada i høve til avstanden mellom dei er avgjerande for eigenskygginga i plantesetnaden. 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 høvet b/a :

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

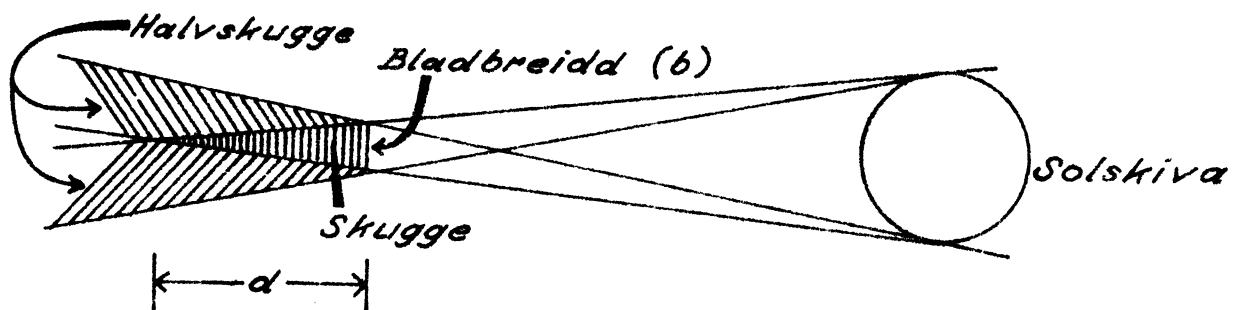
Når avstanden er halve bladbreidda ($b/a = 2$), er mindre enn ein tredel av himmelen skjerma av bladet. Nedgangen i romvinkelen er absolutt sedd stor inntil avstanden (a) er lik bladbreidda (b), medan vidare nedgang i høvet gir lita innskrenking i romvinkelen. Dette taldømet syner at bladstørleiken i 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 nye 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 $\tan 32' = 0,0093 \approx 1/100$.



Dersom opninga såleis er større enn $1/100$ av avstanden til synsstanden (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 solskin. Dette skjer ofte i skog, og det same skjer i plante-setnader med tette bestand av små eller mye oppdelte blad (t.d. gulrot).

Sola lagar også halvskurge 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. Ein har mye av slike halvskuggar der blada er smale eller mye spreidde i høgda (bartre og asparges). I desse plantesetnadene vil skuggerekantane verta 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, bete) eller at blada bør vera mye spreidde i høgda (solvendel).

Setnader med små blad, med stort lengd/breidd-høve eller mye flika blad kan vera svært produktive jamvel om dei ikkje har stor spreing av bladmassen i høgda (gulrot, engvekstar) (Nichiporovich 1967).

VI. LITTERATUR

- Andersen, I.L. 1968. Tilvekstmåling i timotei. Unpubl.
- Anderson, M.C. 1956. Stand structure and light penetration. II. A teoretical analysis. J.appl. Ecol. 3:41-54.
- Aslyng, H.C. 1968. Klima, jord og vandbalance i jordbruget. DSR Forlag. Den Kgl. Vet. og Landbohøjskole, Kbh. 303 s.
- Best, R. 1962. Production factors in the tropics. Neth. J. agric Sci. 10:347-353.
- Black, J.N. 1963. The interrelationship of solar radiation and leaf arealindex in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) Aust. J.agric.Res. 14:20-38.
- Bonner, J. 1962. The upper limit of crop yield. Science 137:11-15.
- Brahde, R. 1970. Solas stilling i Norge. Universitetsforlaget. upag.
- 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 and 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.

- Chang, Jen-Hu 1968. Climate and agriculture. Aldine publ. comp. Chicago. 304 s.
- 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.
- Cooper, J.P. 1970. Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. Herb. Abstr. 40: 1-15.
- Dirmhirn, I. 1964. Das Strahlungsfeld im Lebensraum. Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main. 426 s.
- Efimova, N. A. 1967. Photosynthetically active radiation over the USSR. I A.A. Nichiporovich (red). Photosynthesis of productive systems. Israel Progr. Sci. Transl., Jerusalem. 53-59.
- 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.
- Gaastra, P. 1958. Light energy conversion in field crops in comparison with the photosynthetic efficiency under laboratory conditions. Medd. Landbouwhogeschool, Wageningen 58: 1-12.
- Gates, D.M. 1965. Heat, radiant and sensible. Chapter 1. Radiant energy, its receipt and disposal. Met. monographs 6: 1-26.
- 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.
- " 1972. Engvekster og høsteintensitet. Norsk landbruk 91(6):9-11.

- Halldal, P. 1966. Fotosyntesen. Natur och kultur, Stockholm 119s.
- Heldal, B. og G. Kvifte 1963. Ås-klimaet. II. Globalstrålingen. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 42 (7): 18s.
- Hovde, A. 1971. Stigande mengder fullgjødsel F og ulike haustetider på eng. Årsmelding frå forsøksringane i Hordaland, Sogn og Fjordane, Sunnmøre 1971:33-37.
- " 1972. Stigande mengder fullgjødsel F og ulike haustetider på eng. Årsmelding frå forsøksringane i Hordaland, Sogn og Fjordane, Sunnmøre 1972:32-42.
- Håbjørg, 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):16s.
- Kasanaga H. and M. Monsi 1954. On the light transmission of leaves and its meaning for the production of matter in plant community. Jap. J. Bot. 14:304-324.
- Kornher, A. 1971. Untersuchung zur Stoffproduktion von Futterpflanzenbeständen. I. Wachstumsanalytische Untersuchungen an Beständen von Wiesenschwingel (*Festuca pratensis* Huds.) und Wiesenlieschgras (*Phleum pratense* L.). Acta Agric. Scand. 21: 215-236.
- 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, Třeboň 1969: 79-89.
- Langer, R. H. 1971. How grasses grow. Studies in Biology No. 34. 60 s.
- Lemon, E. 1963. Energy and water balance of plant communities. I L. T. Evans (red): Environmental control of plant growth. Academic Press, N.Y. Lond. 55-78.

- Loomis, R.S. and 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.
- McCree K. J. and 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.
- Mohn, H. 1908. Dæmringen i Norge. Skifter udgivne af Videnskabs-Selskabet i Christiania. I. Matematisk-Naturvidenskabelig Klasse. 76 s.
- Monsi, M. und T. Saeki 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. Journ. Bot. 14: 22-52.
- Monteith, J.L. 1959. The reflection of short-wave radiation by vegetation. Quart. J. Roy. Met. Soc. 85: 386-392.
- " 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.
- " 1973. Principles of environmental physics. Edw. Arnold. Lond. 241 s.
- " and G. Szeicz 1961. The radiation balance of bare soil and vegetation. Quart. J. Roy. Met. Soc. 87: 159-170.
- 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.
- 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.
- " and 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.
- Saeki, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution, and total photosynthesis in a plant community. Bot. Magazine, Tokyo 73: 404-408.
- Sauberer, H. und O. Härtel 1959. Pflanze und Strahlung. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig. 268 s.
- Shibles, R. M. and C.R. Weber 1965. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybeans. Crop Sci. 5: 575-577.
- Tageeva, S.V. and A.B. Brandt 1961. Optical properties of leaves. I. B. C. Cristenson (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.
- Torpen, H. 1971. Forskjellig slåttetid. Hedmark forsøksring, Melding nr. 29:14-15.

- Tranmæl, T. 1973. N-gjødsling og haustetider til eng. Landbruks-
tidende 79(9):188-190.
- Trewartha, G.T. 1968. An introduction to climate, 4. utg.
H.H. McGraw Ltd. N.Y.
- Warren Wilson, J. 1960. Influence of spatial arrangement of
foliage area on light interception and pasture
growth. Proc. VIII Int. Grassld Congr.: 275-279.
- Wassink, E. C. 1948. De lichtfaktor in de fotosynthese en
zijn relatie tot andere milieufaktoren. Medd.
Der Tuinbouw 11: 503-513.
- Watson, D.J. 1963. Climate, weather, and plant yield. I L.T.
Evans (red) Environmental control of plant growth.
Academic Press N.Y. Lond. 337-350.
- Werner Johannessen, T. 1970. The climate of Scandinavia. World
Survey of Climatology 5: 23-79.
- Winter, S.R. and A. J. Ohlrogge 1973. Leaf angle, leaf area
and corn (*zea mays* L.) yield. Agr. J. 65: 395-397.
- 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, Třeboň, 1969; 47-70.
- Østgård, O. 1970. Stubbehøgder og slåttetider i timoteieng og
natureng. Norden 74:338-340.
- Ångström, A. 1925. The albedo of various surfaces of ground.
Geografiska annaler 7: 321-342.

