

Bringebærplantens bygning og fysiologiske reaksjoner på klima og kulturtiltak

TEKST OG FOTO: OLA M. HEIDE, UMB OG ANITA SØNSTEBY, BIOFORSK

Bringebærplanten er en økonomisk viktig bærvekst som dyrkes i betydelig omfang i alle geografiske områder med temperert eller kjølig klima. På grunn av sin økonomiske betydning har bringebærplanten vært gjenstand for omfattende undersøkelser, og ny kunnskap om plantens biologi har stadig kommet til. Utviklingen i handelsdyrkingen har i den seinere tid gått i retning av økt dyrking i plasttunneller eller veksthus for å utvide sesongen og bedre bærkvaliteten. Dette stiller nye krav til forståelsen av hvordan vegetativ vekst, blomstring og årstidsrytme hos plantene er regulert av klima og kulturtiltak. I denne artikkelen gir vi en oversikt over grunnleggende trekk ved bringebærplantens bygning samt viktige reaksjoner på vekstklime og ulike kulturtiltak.

Bygning og voksemåte

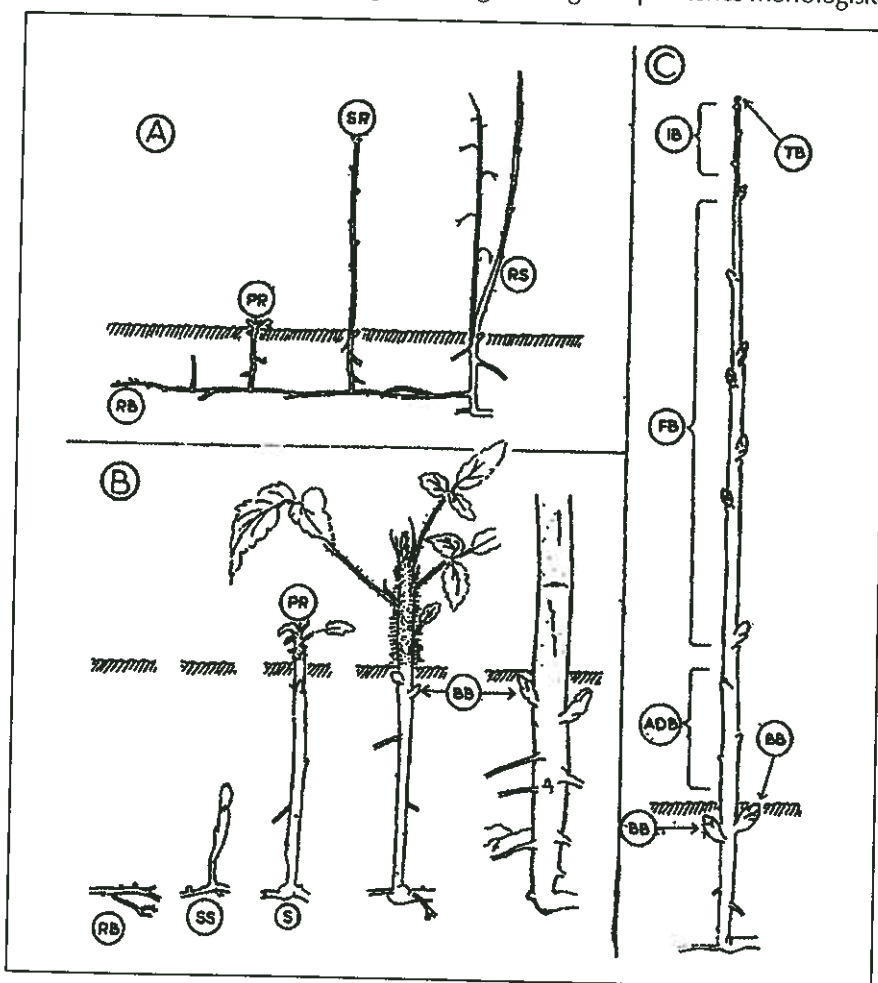
Bringebærplanten (*Rubus idaeus* L.) er en halvbusk som bærer kortlevde skudd på et flerårig rotsystem. Hos de tradisjonelle, såkalte sommerbærende sortene, har skudda en toårig livssyklus der de første året vokser vegetativt og avslutter sesongen med at veksten stanser opp. Knopene går deretter inn i en fysiologisk kvile og skudda feller blada før overvintring. Under påvirkning av låg temperatur (kjøling) blir kvila oppheva (brutt) gjennom vinteren, og knopene bryter og utvikler seg til sideskudd med blomsterstander. Etter utvikling av blomster og bær, visner

og dør skudda etter fullført livssyklus. Samtidig har det vokst fram nye skudd som sørger for at planten som helhet lever videre og blir flerårig.

De høstbærende sortene gjennomfører derimot hele livssyklus med vegetativ vekst, blomstring og fruktmodning i løpet av én vekstsesong. På grunn av dette blir de svært seiene og må derfor dyrkes i tunneler eller veksthus hos oss. Selv om slike sorter har vært kjent i mer enn 200 år, har de hittil hatt relativt liten betydning. For-

edling av nye sorter med tidligere modning og bedre bærkvalitet, har imidlertid gitt dem ny aktualitet. Framstillingen av disse sortene har bl. a. involvert kryssing med andre *Rubus*-arter som *R. arcticus* (åkerbær), *R. odoratus* (rosebær), *R. spectabilis* (prydbringebær) med flere. Vi skal seinere se på de fysiologiske årsakene til den ulike livssyklus hos de to sortgruppene.

En detaljert beskrivelse av de "toårige" bringebærplantenes morfologiske



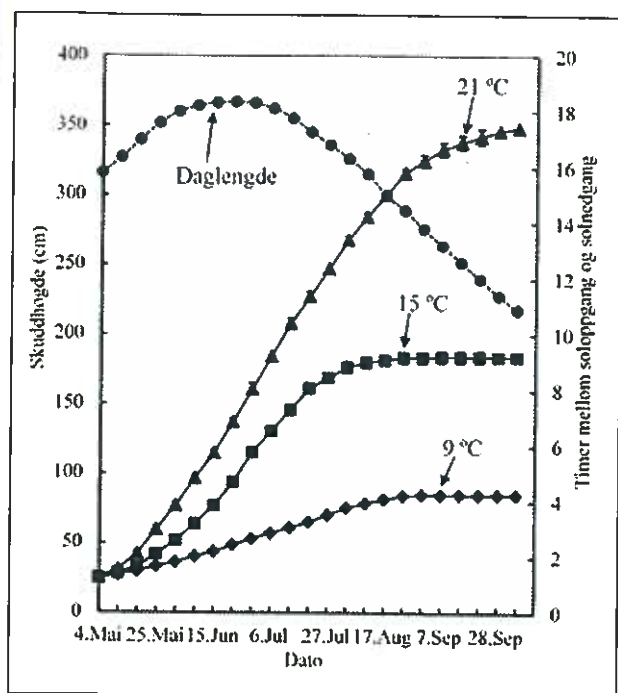
Figur 1. Tegninger som viser ulike organ og utviklingsstadier hos sommerbærende bringebærplanter.

A. Skudd i ulike utviklingsstadier på en toårig plante om høsten.

B. Rotskudd i ulike utviklingsstadier.

C. Ulike knopptyper på modent årsskudd om høsten.

Forklaringer: RB, adventivknopper på rotgrein; SS, underjordisk utløper; S, spirende rotskudd med primær rosett (PR); SR, skudd i full høyde; RS, erstatningsskudd; TB, terminalknopp; IB, umodne knopper; FB, blomsterknopper; ADB, vegetative knopper i kvile; BB, basisknopper som gir opphav til erstatningsskudd. (Hudson, 1959).



Figur 2. Vekstkurver for Glen Ample bringebær ved ulike temperaturer og naturlig daglengde på Ås (60°N). (Etter Sønsteby & Heide 2008a).

struktur og utviklingsfaser ble publisert av engelskmannen J. P. Hudson i 1959 (Se Fig. 1). Han delte utviklingen av det enkelte skudd inn i ni faser:

1. Danning av adventivknopper på røttene
2. Vekst av underjordiske utløpere
3. Danning av bladrossett ved jordoverflata (ettersommer, høst)
4. Første vinterkvile
5. Vegetativ skuddvekst
6. Blomsterdanning og differensiering
7. Andre vinterkvile
8. Blomstring og bæring
9. Aldring og død.

Under bestemte forhold kan imidlertid de første fire fasene mangle. Det er nemlig ikke alle nye skudd som dannes fra adventivknopper på røttene. De kan også oppstå fra knopper ved basis av gamle skudd (såkalte erstatningsknopper, Fig. 1). I slike tilfeller bortfaller fase 1-4. Videre er det bare de underjordiske utløperne som bryter fram på seinsommeren og høsten som danner bladrossett ved jordoverflata, de som skyter opp om våren og forsommeren vokser derimot direkte videre som langskudd. Den oppmerksomme leser vil for øvrig merke seg at hele livssyklusen egentlig tar tre og ikke to år når skudd

da dannes fra adventivknopper (Fig. 1 A). Danningen av nye skudd og utviklingsgangen hos det enkelte skudd er i prinsippet identisk for de to sortgruppene, bortsett fra at blomsterknoppene hos høstbærende sorter ikke går i kvile etter initiering, men utvikler seg direkte til blomstring og bæring første året. I den videre presentasjonen skal vi se på hvordan de ulike utviklingsfasene er kontrollert og styrt av bestemte miljøforhold.

Blomsterstanden

hos bringebær er en flersidig kvast av femtallsblomster der den terminale blomsten utvikles først. Antall blomster i blomsterstandene varierer mye og avhenger av posisjon på skuddet. Generelt øker både lengde og blomsterrikdom hos de blomsterbærende sideskudda nedover på hovedskuddet. Mens de øverste sideskudda bare er noen få cm lange og med 1-3 små blomsterstander, kan de nedre sideskudda være bortimot meterlange med tallrike blad og blomsterstander (se Fig. 7). Disse nedre greinene bidrar mye til avlingens størrelse. Det vi kaller bær, er egentlig en samling av små steinfrukter (drupletter) som sitter festet til en felles forlengelse av blomsterbunnen. Når bæra er modne, løsner de fra festet.

Formering og ungdomsfase

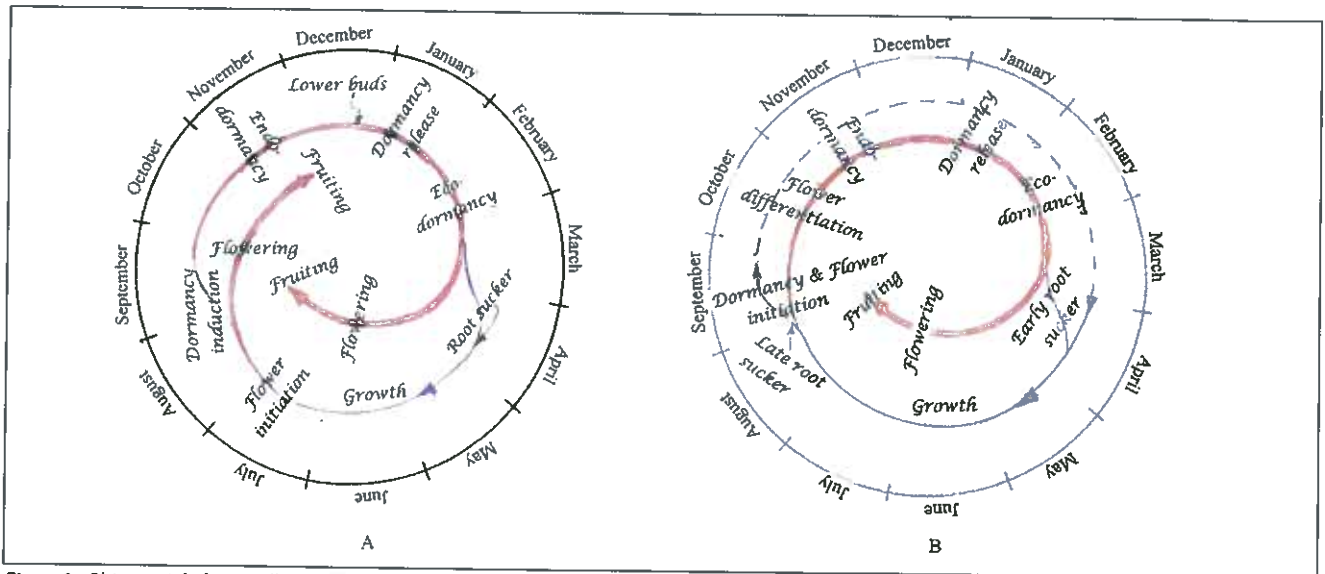
I naturen sprer bringebærplanten seg både med frø og vegetativt med rotskudd. Under gunstige vekstforhold sprer de seg raskt i alle retninger og en enkelt klon kan med tiden dekke et stort område. I handelsdyrkingen blir bringebær formert ved rotskudd som oppstår fra adventivknopper på røttene. Slike adventivknopper fins i stort antall på intakte røtter til alle tider av året, mens evnen til å vokse ut som skudd varierer sterkt med års-

tiden. Hos intakte planter dannes det nye skudd bare høst og vår (august-mai), og i svært liten grad under vekstsesongen i juni og juli. Dette er tolket som en form for dominans av de aktivt voksende skudda. Men også hos isolerte rotbiter (rotstiklinger) varierer skuddanningen på tilsvarende måte, med optimalt resultat når røttene blir isolert i januar og februar. Dette tyder på en kompleks regulering der både hormonelle faktorer og mengden av opplagsnæring i røttene er medvirkende. Engelske forsøk har videre vist at en viss mengde vinterkjøling er nødvendig for optimal vekst hos de nye skudda. Skudd fra røtter som blir gravd opp i begynnelsen av oktober vokser dårlig og utvikler seg bare til små rosetter dersom de ikke blir kjølt. For en vellykket formering bør man derfor grave opp røtter om høsten (oktober) og legge rotmassen på kjøling ved 1-5 °C i 6-8 uker før de settes til driving for produksjon av rotskudd. Mengden av adventivknopper og rotskudd kan variere mye mellom sortene.

Som vi kommer tilbake til seinere, har bringebærplanter en ungdomsfase der de ikke kan induseres til å blomstre. Dette gjelder også for vegetativt formerte planter. Ettersom de nye skudda har oppstått fra eldre planter, viser dette at det faktisk foregår en form for foryngelse under adventivknoppdanningen. Dette interessante fenomenet er for øvrig påvist ved formering ved adventivknopper også hos andre planteslag, f. eks. ved vevsformering fra kallus.

Årstidsrytme og livshistorie

I sitt naturlige tempererte klima danner både tradisjonelle og høstbærende bringebær nye rotskudd så snart temperaturen tillater vekst om våren. Både disse og skudd som ble danna om høsten og har overvintra som små rosetter, går da inn i en fase med kontinuerlig vegetativ vekst. Skudda har en typisk sigmoid vekstkurve der veksthastigheten øker med stigende temperatur og daglengde (Fig. 2). Livssyklus og utviklingsforløp hos sommerbærende og høstbærende bringebær er vist i Fig. 3. Hos de høstbærende sortene stanser vek-



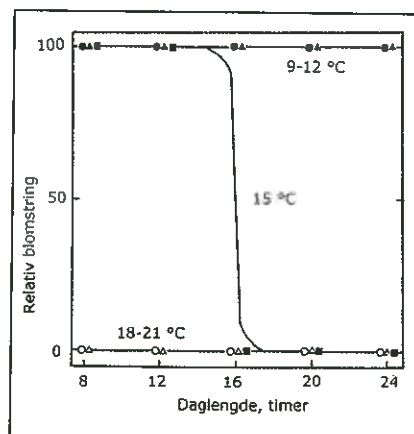
Figur 3. Skjematisert framstilling av årssyklus og utviklingsforløp hos høstbærende (A) og sommerbærende bringebær (B). Blå farge indikerer vegetativ fase og rød farge reprodutiv fase av utviklingen. (Heide & Sønsteby 2011).

sten opp utpå sommeren ved at det dannes terminale blomsterknopper som utvikler seg direkte til blomster og frukter. Derimot fortsetter de sommerbærende sortene å vokse til slutten av august da veksten gradvis stanser opp. Samtidig med dette dannes det blomsteranlegg i bladhjørnene på den øverste delen av skuddet, og knoppene går i kvile. Prosessen starter 5-10 blad fra toppen og sprer seg gradvis i begge retninger, slik at ved slutten av sesongen er alle knopper generative unntatt de som er lokalisert aller nederst ved bakken. Kviletilstanden i knoppene blir seinere brutt av låg temperatur (kjøling) gjennom vinteren, og om våren vokser knoppene ut til blomstrende og bærende sideskudd. Mens et varierende antall av de øverste knoppene vil blomstre første år hos de høstbærende sortene, vil knopper som sitter lengre ned på skuddet gå i kvile også hos disse sortene, og de oppfører seg dermed på samme måte som knoppene på tradisjonelle sorter. Etter blomstring og bæring dør de gamle skudda, og deres livshistorie er dermed fullført. Samtidig er det dannet nye skudd som sørger for at planten som organisme blir flerårig.

Klimaregulering av vekst og utvikling

Sommerbærende ("toårig") sorter
Både engelske (Williams 1959, 1960) og norske forsøk (Sønsteby & Heide 2008a, Sønsteby m. fl. 2009) har vist

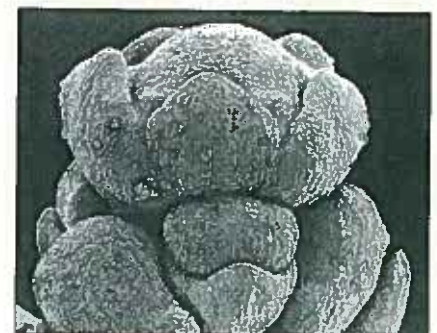
at vekstavslutning og blomsterdanning sammenfaller i tid og er styrt av låg temperatur og kort daglengde. Kontinuerlig skuddvekst krever lange dager og temperatur over 15 °C. Williams (1960) fant at sorten Malling Promise forble vegetativ og vokste til en høyde på nesten 7 m etter 18 måneder i et oppvarmet veksthus ved 16 timer daglengde. Tilsvarende resultat ble oppnådd med sorten Glen Ample som opprettholdt kontinuerlig vekst gjennom hele sommeren ved 21 °C og naturlig daglengde (Sønsteby & Heide 2008a). Vekstavslutning og blomsterdanning er styrt av et utpreget samspill av temperatur og daglengde. Mens plantene vokser vegetativt ved 18 og 21 °C i både kort dag (KD) og lang dag (LD), vil de initiere blomsteranlegg ved




Figur 4. Samspill av temperatur og daglengde i regulering av blomsterdanning hos sommerbærende bringebær. (Etter Sønsteby & Heide 2008a).

daglengde under 15 timer ved 15 °C. Ved 12 °C og lågere temperatur er blomsterdanningen derimot uavhengig av daglengden og finner sted i både KD og LD (Fig. 4). Minimum 3 uker ved 9 °C og 10 timer daglengde er nødvendig for marginal blomsterdanning hos Glen Ample, men ved slik kortvarig eksponering (3-4 uker) vil plantene bare produsere noen få blomsterstander og begynne å vokse igjen når de flyttes tilbake til LD. Plantene oppfører seg da med andre ord på samme måte som høstbærende sorter. For fullstendig vekststans og blomsterdanning er det derimot nødvendig med minimum 5-6 uker ved KD og låg temperatur.

Både sideknopper og den terminale knoppen på skudda danner blom-



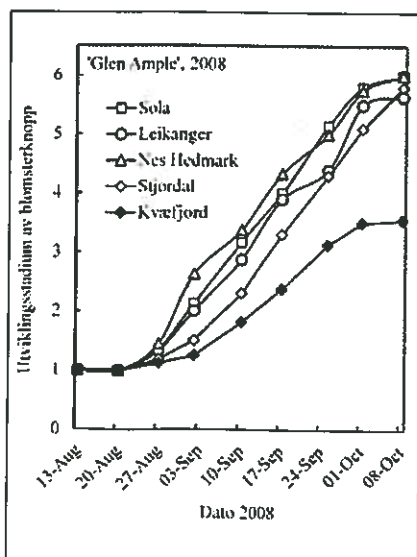
Figur 5. Blomsteranlegg av bringebær under differensiering. Bildet viser primærblomst med ferdige anlegg til de fem begerblada, og innafor disse små anlegg til kronblad. Under primærblomsten er initieringen av flere blomster så vidt kommet i gang. (Måge, Kvam & Byrkjenes, 1989).



Stadium	1	2	3	4	5	6					
Femp. (°C)	10,8	-0,6	7,7	14,9	21,9	28,5	6,0	13,0	19,0	24,0	21,1
9	1	1	2,2	2,8	4,6	5	5	5,4	6	6	6
12	1	1	2	2,8	4,8	5,2	5	5,4	6	6	6
15	1	1	1	1,2	3	3	3,2	3,5	5,2	6	6
18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabell 1. Knoppstadier i bringebær (bilder øverst), der stadium 1 er en vegetativ knopp, mens 2 til 6 er stadier i utviklingen av blomsterknopp. Tabellen viser dato for høsting av knopper, og tidspunkt for overgang fra vegetativt stadium til blomsterknopp, samt midlere stadium i utviklingen av blomsterknopp hos 'Glen Ample' ved dyrking ved ulike konstante temperaturer og naturlig daglengde på Ås. (Etter Sønsteby & Heide 2008b).

steranlegg under induktive forhold, men prosessen starter i et område ca. 10 knopper nedenfor toppen før deretter å bre seg både oppover og nedover på skuddet. Ved å skjære ut knopper og granske dem i mikroskop, kan man følge gangen i prosessen. Det første tegn til blomsterinitiering er at vekstpunktet blir bredere og flatere (overgangsstadium). I neste omgang blir det dannet en ring av fem små forhøyninger langs kanten av vekstpunktet. Dette er anlegg til de fem begerblada. Disse vokser etter hvert i størrelse, og etterfølges i



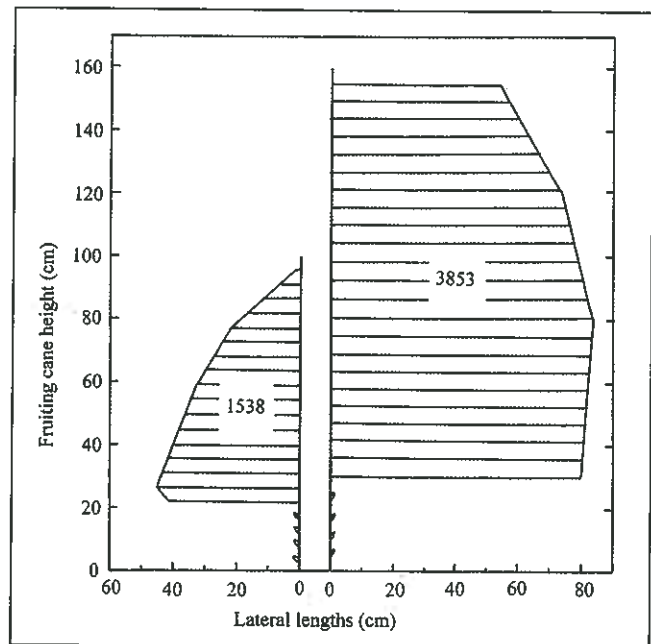
Figur 6. Tidskurver som viser tidspunktet for initiering og forløpet av den videre differensiering av blomsteranlegg hos Glen Ample bringebær dyrka på friland på ulike plasser i Norge. (Originaldata).

Måge m. fl. 1989). Av samme grunn starter også initieringen av blomsteranlegg like tidlig i Nord-Norge som lenger sør i landet. Derimot vil lågere temperatur føre til at den videre differensieringen går langsommere i nord (Fig. 6).

Når planter av Glen Ample ble satt på ulike temperaturer ved naturlig daglengde på Ås fra 10. august, skjedde det en umiddelbar reduksjon i veksten ved 9 og 12 °C. Etter 4 uker hadde veksten stanset helt samtidig med at de første blomsteranlegg ble synlige. Ved 15 °C var derimot initieringen av blomsteranlegg forsinket med 1-2 uker, og ved 18 °C vokste plantene vegetativt til begynnelsen av november selv om daglengden da var kommet under 9 timer (Tabell 1). Samtidig med at vek-

sten avtar på ettersommeren, får skudda en mer buetformet vekst og det dannes en rosettliknende kvast av blad i toppen av skuddet. På tilsvarende måte dannes det også en bladrosett ved jordoverflata på rot-skudd som bryter fram på ettersommeren og høsten. I begge tilfelle skyldes rosettdanningen at internodiene slutter å strekke seg slik at blada blir sittende tettere sammen.

Ved produksjon av langskudd for driving utenom den vanlige sesongen, har det vist seg nødvendig i vårt klima å dyrke plantene i plasthus for å oppnå lange nok skudd med stort avlingspotensiale (Sønsteby m. fl. 2009). Varmesummen blir ellers for liten når plantene skal starte som små enkeltskudd. Etter forkultur i veksthus må utsetting i plasthus heller ikke skje før første uke i juni for å unngå vekststans i kaldværsperioder. Erfaringene har vist at en skuddlengde på 2-2,5 m er nødvendig for å oppnå stor avling. Ved å toppe slike planter over ca. 1,6 m før driving, oppnås planter med lange sideskudd og stort avlingspotensiale (Fig. 7). For å oppnå tidlig og god blomsterdan-

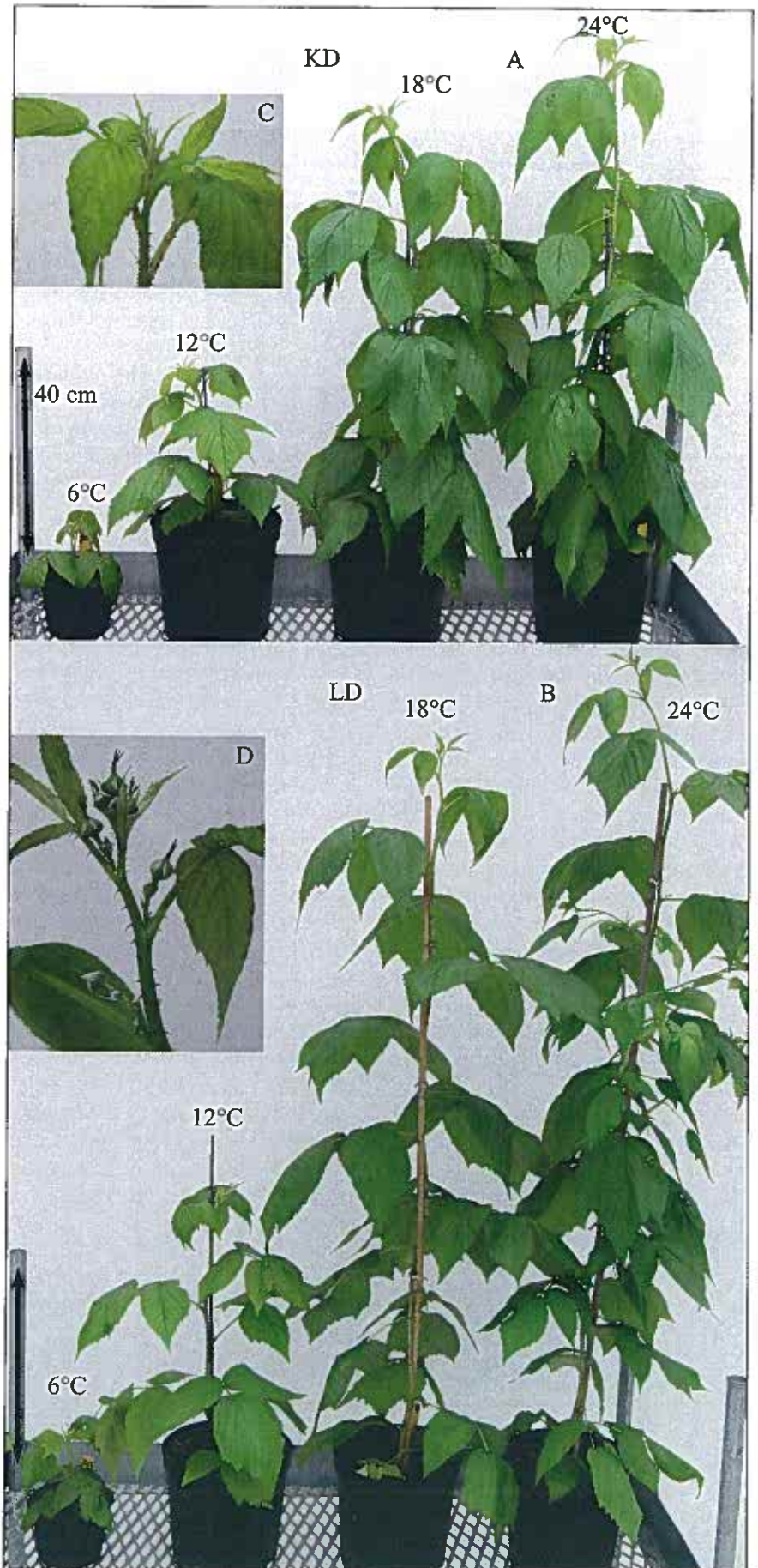


Figur 7. Illustrasjon av skuddstrukturen hos Glen Ample planter med høg og låg avling. De to figurene viser høgde og antall nodier på hovedskuddet, antall og lengde av sideskudd, samt antall hvilende knopper hos langskudd-planter produsert uten-dørs (t. v.) og i veksthus (t. h.). Tallene i hver figur viser de respektive bæravlingene i gram per plante. For å forenkle bildet er alle sideskudd tegna på ei side av skuddet. Legg merke til de lange sideskudda hos de høgtytende plantene etter topping over 160 cm. (Sønsteby m. fl. 2009).

ning, må temperaturen senkes til 10-12 °C, og plastdekket bør derfor fjernes i midten av august. Foreløpige resultat tyder på at rikelig gjødsling på denne tida er gunstig for god blomsterdanning.

Som allerede nevnt, har skudd av bringebærplanter en ungdomsfase der de ikke lar seg indusere til å blomstre. For både Malling Promise og Glen Ample ble det funnet at skudda må danne minst 15 blad før de lar seg påvirke til å blomstre. Det er dette som er grunnen til at rotskudd som kommer til syne seint i sesongen ikke danner blomsteranlegg selv om temperatur og daglengde er optimale for blomsterdanning på denne årstida. Det er interessant at selv om slike små planter ikke er i stand til å danne blomsteranlegg, kan de likevel reagere på miljøet ved å indusere vekststans og kvile. Slike rotskudd går nemlig inn i en stabil vinterkvile og danner ikke blomsteranlegg før neste høst. Dette viser at selv om blomsterdanning og kvileinduksjon vanligvis sammenfaller både i tid og årsak, kan de under visse forhold skilles fra hverandre.

Etter at veksten har stansa og plantene har danna blomsteranlegg om høsten, går knoppene inn i en fysiologisk kviletilstand. Undersøkelser gjennom seks år med en rekke bringebærsorter viste at under feltforhold i Sør-Skandinavia inntreer kvila i august, og er på det djupeste i oktober (Måge 1975). Lenger sør i Europa inntreer kvila noe seinere, slik at i Sør-England er kvila djupest i november. Under våre forhold avtar kvila raskt gjennom november og desember, og tidlig i januar er alle friske knopper i stand til å bryte i løpet av mindre enn 20 dager ved en temperatur på 18 °C. Likevel blir knoppene stadig lettere å drive helt fram til april måned. På grunn av kortvarig fysiologisk kvile hos knoppene, er bringebærplanter utsatt for vinterskade, særlig i forbindelse med mildværsperioder etterfulgt av sterk frost. Forsøk i kjølerom har vist at temperaturer mellom 0 og 7 °C er mest effektive i å bryte kvila. Et kjølebehov på 6-8 uker (800-1500 timer) ved temperatur <7 °C er funnet i ulike forsøk. Det



Figur 8. Vekst og blomstring hos Polka høstbærende bringebær etter dyrking i 7 uker i 10 t KD (A) og 24 t LD (B) og temperaturer som vist. Innfelt er nærbilder av skuddspisser av planter dyrka ved 24 °C i KD (C) og LD (D). (Sønsteby & Heide 2009).

har imidlertid vist seg at kjølebeho-
vet er betydelig større ved driving av
hele planter eller skudd enn ved dri-
ving av stiklinger med bare en
knopp. Dette skyldes en gjensidig
hemmingseffekt mellom knoppene
på intakte planter der de nedre knop-
pene er særlig hemmet. Nyere forsøk
tyder på at ca. 12 ukers kjøling er
nødvendig for at de fleste knopper
skal bryte på intakte planter.

Fullstendig kvilebryting er av særlig
betydning i forbindelse med lagring
og driving av langskuddplanter der
det er avgjørende viktig at knopper
langsetter hele skuddet bryter og
danner bærende sideskudd. Som vist
i Fig. 7, er det en generell økning i
lengden av sideskudda nedover på
planten. Samtidig er det nær sam-
menheng mellom lange sideskudd
og stor avling (Sønsteby m. fl. 2009).
For å oppnå stor avling er det derfor
særdeles viktig at knoppene på den
nedre del av skuddet bryter. Full-
stendig kvilebrudd er derfor viktig.
Det kan nevnes at i våre forsøk med
langskudd der det ble oppnådd
avlinger på nærmere 4 kg bær per
plante, ble plantene kjølelagra ved
-1 °C i mer enn 6 måneder (Sønsteby
m. fl. 2009). Før dette hadde plan-
tene stått utendørs for herding under
naturlige forhold til begynnelsen av
desember. På grunn av ulike erfa-
ringer med langvarig kjølelagring, er
det imidlertid behov for fortsatte for-
søk for optimalisering av lagringsfor-
holda for langskudd av bringebær.

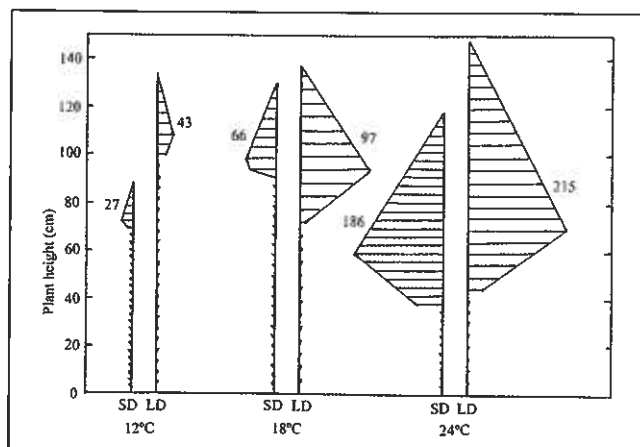
Et interessant forhold er at fasthet og
lengde av kvila også er påvirket av
temperaturen under kvileinduksjo-
nen, slik at lokaliteter og år med
varm ettersommer og høst gir djup
og langvarig kvile. Dette er påvist for
en rekke tre og busker inkludert
bringebær og solbær. Måge (1975)
fant at det er temperaturen i juli og
august som har størst betydning i
denne sammenheng. Det er også vist
at låg temperatur under modningen
fører til store bær med høgt innhold
av C-vitamin, samtidig som mod-
ningen går seinere (Remberg m. fl.
2010). En midlere temperatur på ca.
18 °C (21/15 °C, dag/natt) synes å
være optimalt for å ivareta begge
hensyn.

Høstbærende ("ettårige") sorter

Som hos de tra-
disjonelle sor-
tene øker vekst
og bladdanning
med stigende
temperatur med
optimum rundt
ca. 25 °C
(Carew m. fl.
2003, Sønsteby
& Heide 2009).
Mens det ikke
var noen entydig
effekt av dag-
lengden på
lengdevæksten
hos sorten
Autumn Bliss,
var den klart sti-
mulert av LD hos sorten Polka på
grunn av økt internodielengde i LD
(Fig. 8). Bladtallet var derimot upå-
virka av daglengden. Men i motset-
ning til sommerbærende sorter som
går i kvile ved låg temperatur og KD,
vokste de høstbærende sortene uav-
brutt fram til blomstring i både KD
og LD ved alle temperaturer.

Siden skuddveksten hos de høstbæ-
rende sortene avsluttes ved danning-
en av en terminal blomsterstand (se
Fig. 8D), er bladtallet på hovedskud-
det en fysiologisk indeks for tidlighet
av blomstringen hos disse sortene.
Hos Polka ble det funnet at blomst-
ringen alltid fant sted tidligere og ved
lågere bladtall i LD enn i KD ved alle
temperaturer. Nattavbrudd med
svakt glødelampelys i 3 timer midt
på natta framskyndet også blomst-
ringen, og vi kan derfor fastslå at
dette er en spesifikk fotoperiodisk
reaksjon. Det ble derimot ikke obser-
vert noen klar effekt av daglengden
på blomstringen hos sorten Autumn
Bliss, og det er derfor behov for for-
søk med flere sorter for å fastslå om
LD-reaksjonen er generell for alle
sorter av høstbærende bringebær.

I motsetning til sommerblomstrende
sorter som krever temperatur under
15-16 °C for å danne blomster, blom-
strer de høstbærende sortene uhin-
dret ved temperaturer helt opp til
30 °C (Sønsteby & Heide 2009).



Figur 9. Illustrasjon av skuddstrukturen hos Polka høstbærende bringebær dyrka ved ulike temperaturer og daglengder. Figurene viser høyde og totalt antall nodier på hovedskuddet, antall og lengde av sideskudd, samt antall hvilende knopper. Tallene ved siden av hver figur viser totalt antall blomster per plante ved de ulike betingelsene. For å forenkle bildet er alle sideskudd tegna på ei side av plantene. (Sønsteby & Heide 2009).

Blomstringen framskyndes faktisk
med stigende veksttemperatur, men
bladtallet øker noe ved temperaturer
over ca. 24 °C. En forutsetning for
dette er imidlertid at rotmassen har
fått tilstrekkelig kjøling under for-
meringen. Hvis ikke, vil blomstringen bli
sterkt utsatt ved høg temperatur og
plantene kan danne 80-90 blad før
blomstringen endelig finner sted. I til-
legg til dette er det i både engelske og
norske forsøk påvist en positiv verna-
liserings-effekt ved kjølebehandling
av småplanter ved 6-7 °C i 7 uker.
Dette gjelder også for planter som er
produsert fra optimalt kjølte røtter.
Det er foreløpig uklart om slik verna-
lisering av småplanter kan anvendes i
praksis for å fremme blomstringen
hos høstbærende bringebær.

Den viktigste effekten av temperatu-
ren hos høstblomstrende sorter er
imidlertid å regulere andelen av
knopper som utvikler seg til bærende
sidegreiner første år. Som vist i Fig. 9,
øker andelen blomstrende knopper
sterkt med økende temperatur. Hos
Polka-planter dyrka ved 12 °C, var det
bare de øverste knoppene som utvik-
let blomster (såkalt "tip-flowering"),
mens en stor andel av knoppene
utviklet blomsterskudd ved høg tem-
peratur. De resterende knoppene
danner også blomsteranlegg, men går
i kvile og trenger flere uker med kjø-
ling for å utvikle seg videre. De vil
derfor ikke vokse ut og blomstrer før

andre år i likhet med knopper hos tradisjonelle sorter. Økt antall sidegreiner fører samtidig til økt lengde og blomsterriktighet på greinene. Dette har viktige praktiske konsekvenser for dyrking av høstbærende bringebær. For å nå modning i vårt klima, må høstbærende sorter dyrkes i plasthus eller tunneler. Man vil dermed ha en viss kontroll med temperaturen som bør holdes på 20-25 °C både under forplantningen og i vekstsesongen. Dette sikrer god blomstring og framskynder samtidig blomstring og modning. Forløpige forsøk tyder på at dette gjelder for de fleste sorter av høstbærende bringebær. Et unntak ble imidlertid funnet for den tornefrie engelske sorten Autumn Treasure som fikk forsinket blomstring og redusert avling ved temperaturer over ca. 20 °C (Sønsteby & Heide, 2010).

På tross av markerte fysiologiske ulikheter mellom sommerbærende og høstbærende sorter, er det likevel noen sorter som har en intermediær type utvikling. Dette er velkjent for den gamle sorten Lloyd George som enkelte år utvikler blomster i toppen av årsskuddet. Denne sorten har vært en viktig foreldresort for framstillingen av høstbærende sorter. Men denne type toppblomstring er under visse forhold kjent også hos typiske sommerbærende sorter som f. eks. Glen Moy. Den genetiske reguleringen av ettårig livssyklus er lite kjent, men er vist å være styrt av flere gener. Som tidligere omtalt, har også miljøet stor betydning. Typisk sommerbærende sorter kan således blomstre på årsskuddet etter kortvarig påvirkning av låg temperatur og KD, mens tendensen til første års blomstring hos typiske høstbærende sorter blir redusert ved låg temperatur (jfr. Fig. 9). Dette samspillet av miljø og genetisk konstitusjon hos plantene kan i stor grad forklare slike avvikende utviklingsforløp hos plantene.

Konklusjon

Forskning og praksis har vist at vekst og blomstring hos bringebær i stor grad kan styres gjennom kontroll med temperatur og daglengde. Dette gir gode muligheter for manipulering av plantene for utvidet høstsesong og økt avling. Sommerbærende og

høstbærende sorter har imidlertid svært ulike krav til temperatur og daglengde for å blomstre og gi god avling. Mens de førstnevnte har et absolutt krav til låg temperatur (≤ 15 °C) for å danne blomster, kan de høstbærende sortene uten problem danne blomster ved temperaturer helt opp til 30 °C. Tilsvarende kontraster er funnet for daglengdekravet, idet KD fremmer blomsterdanningen hos tradisjonelle sorter, mens LD fremmer blomstringen i hvert fall hos noen høstbærende sorter. Den avgjørende forskjellen som bestemmer om sortene får toårig eller ettårig livssyklus, er imidlertid knyttet til knoppens kvileregulering. Hos de "toårige" sortene er danningen av blomsteranlegg koblet til en samtidig kvileinduksjon. Fordi oppheving av denne kvile krever kjøling i flere uker (vinterforhold), må disse sortene bruke to år for å fullføre livssyklus. Knoppene på den øvre del av skuddet hos høstbærende sorter har derimot ingen slik kvile og utvikler derfor blomster og bær første år. Knopper som er lokalisert lengre ned på skuddet, går derimot i kvile og blomstrer først neste år som hos sommerbærende sorter. Nøkkelen til stor avling er hos begge sortsgrupper knyttet til plantenes arkitektur der lange skudd med forgreininger langt nedover mot basis er idealet. Hos sommerbærende sorter oppnås dette ved temperatur som gir god skuddvekst gjennom sommeren, etterfulgt av kjølig høst og KD for å sikre god blomsterdanning. Videre er langvarig kjøling viktig for fullstendig kvilebrytning hos knopper som er lokalisert på nedre del av skudda. Høstbærende sorter må derimot ha det varmt gjennom hele vekstsesongen (20-25 °C) for å utvikle lange skudd med god forgreining og blomstring. Ved bruk av begge sortsgrupper og riktig manipulering av plantene i veksthus, plasttunneler og på friland er det mulig å levere norske kvalitets-bringebær fra tidlig mai til ut oktober.

Litteratur

- Carew, J. G., Mahmood, K., Darby, J., Hadley, P. & Battey, N. H. 2003. The effect of temperature, photosynthetic photon flux density, and photoperiod on the vegetative growth and flowering of 'Autumn Bliss' raspberry.

- Journal of the American Society for Horticultural Science 128: 291-296.
- Heide, O. M. & Sønsteby, A. 2011. Physiology of flowering and dormancy regulation in annual- and biennial-fruiting red raspberry (*Rubus idaeus* L.) – a review. Journal of Horticultural Science & Biotechnology (under trykking).
- Hudson, J. P. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. I. Morphology and development of the raspberry plant. Journal of Horticultural Science 34: 163-169.
- Måge, F. 1975. Dormancy in buds of red raspberry. Meldinger fra Norges Landbrukshøgskole 54, Nr. 21 (24 s.).
- Måge, F., Kvam, G. & Byrkjenes, K. 1989. Blomsterknopp hos solbær og bringebær. Fukt og Bær 1989: 7-16.
- Remberg, S. F., Sønsteby, A., Aaby, K. & Heide, O. M. 2010. Influence of postflowering temperature on fruit size and chemical composition of Glen Ample raspberry (*Rubus idaeus* L.). Journal of Agricultural and Food Chemistry 58: 9120-9128.
- Sønsteby, A. & Heide, O. M. 2008a. Environmental control of growth and flowering of *Rubus idaeus* L. cv. Glen Ample. Scientia Horticulturae 117: 249-256.
- Sønsteby, A. & Heide, O. M. 2008b. Vekst og blomstring hos bringebærssorten Glen Ample. Norsk Fukt og Bær 11 (5): 26-29.
- Sønsteby, A. & Heide, O. M. 2009. Effects of photoperiod and temperature on growth and flowering in the annual (primocane) fruiting raspberry (*Rubus idaeus* L.) cultivar 'Polka'. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 84: 439-446.
- Sønsteby, A. & Heide, O. M. 2010. Earliness and fruit yield and quality of annual-fruiting red raspberry (*Rubus idaeus* L.): Effects of temperature and genotype. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 85: 341-349.
- Sønsteby, A., Myrheim, U., Heiberg, N. & Heide, O. M. 2009. Production of high yielding red raspberry long canes in a Northern climate. Scientia Horticulturae 121: 289-297.
- Williams, I. H. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. IV. Flower initiation and development of the inflorescence. Journal of Horticultural Science 34: 219-228.
- Williams, I. H. 1960. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. V. Dormancy and flowering of the mature shoot. Journal of Horticultural Science 35: 214-220.