

Invintring av granplantor – från lång natt till knoppvila och frosttolerans

- Fröplantor av gran börjar invintringen under den första tillväxtsåongen i samband med att de avslutar sin längdtillväxt under sensommaren. Invintringen sker som en reaktion på att nätterna blir längre.
- Plantorna känner av ändringarna i nattlängden med hjälp av fytkromer, dvs. en speciell typ av proteiner som är mottagare av rött och mörkrött ljus.
- Klimatkammarstudier visar att nordliga och sydliga granpopulationer påverkas på olika sätt av ljuskvaliteten. Nordliga populationer svarar snabbare på lång natt än sydliga i fråga om att avsluta tillväxten samt att bygga upp knoppvila och frosttolerans.

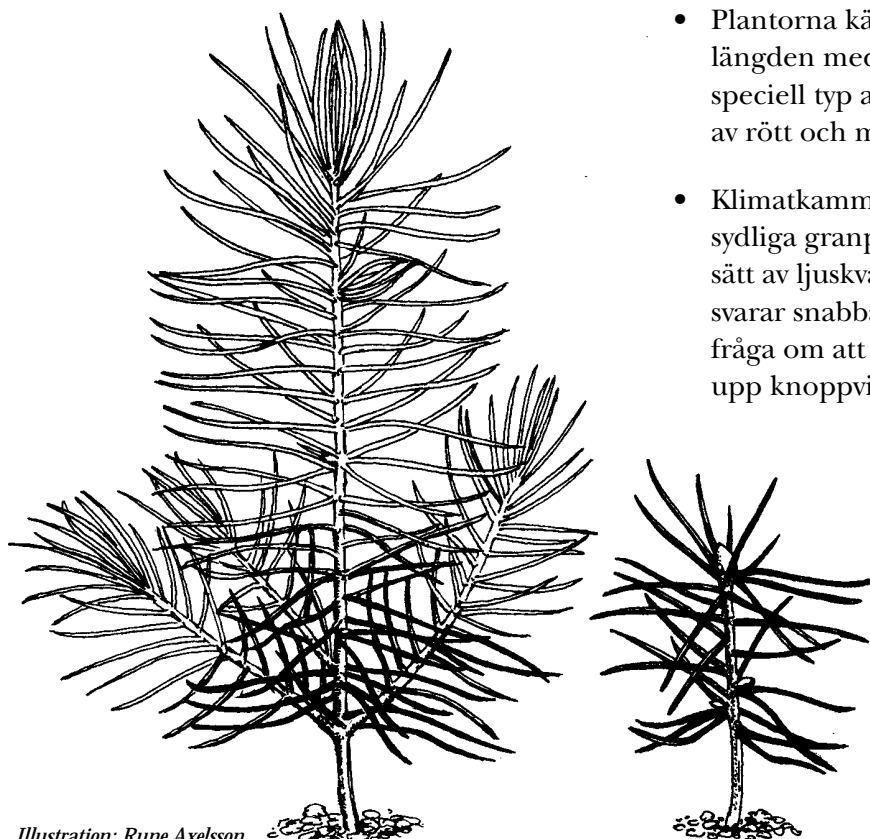


Illustration: Rune Axelsson

Två likåldriga plantor där den vänstra satsat på tillväxt, medan den högra satt knopp och därmed påbörjat sin invintring.

Alla som har egen trädgård vet att ett träd som klarar mycket låga temperaturer mitt i vintern, kanske ner till -40°C , ändå kan skadas svårt av en enda frostnatt i maj-juni eller september. För att bli frosthärdiga på hösten måste träden genomgå gradvis invintring som börjar redan under sensommaren. Processen fortsätter under hösten och förvintern, så att träden normalt har maximal härdighet under den kallaste perioden vintertid. Invintringen är en fascinerande, ytterst komplicerad process, men trots stora forskningsinsatser alltsedan 1800-talet är vår kunskap om invintringen bristfällig. Genom att odla granplantor under olika ljus- och temperaturförhållanden i klimatkammare, har vi successivt fått mer och mer kunskap om vad som är betydelsefullt för invintringen.

Frosttoleransen är viktig

I Norden är god frosttolerans hos skogsodlingsmaterialet avgörande för ett lyckat förnygringsresultat. I synnerhet gäller detta vid plantering på hyggen i frostlänta lägen, där plantorna löper en betydande risk att skadas av frost. För denna typ av planteringar är det därför viktigt att plantorna har sådana egenskaper att de hinner invintra i tid innan höstens frostnätter kommer.

Vi vill ta reda på hur träden kan "veta" när det är dags att invintra. Vi vill också undersöka hur nordliga och sydliga granpopulationer skiljer sig åt genetiskt, fysiologiskt och molekylärt beträffande sitt sätt att invintra.

Längdtillväxt eller knopp?

Tillväxtavslutning och knoppsättning är nödvändiga för att frosttoleransen skall kunna byggas upp under hösten och för att plantan skall få en normal skottutveckling följande vår. I trakten av Uppsala startar granen bildningen av knoppar i skottspetsarna vanligtvis redan i början av juni hos vuxna träd – samtidigt avtar längdtillväxten. Man kan tycka att växtsäsongen utnyttjas dåligt, men skall komma ihåg att från juni till en bit in på hösten är aktiviteten stor i knopparna eftersom anlagen för nästa års tillväxt bildas då.

Nattlängden styr plantan

Vi har studerat unga fröplantor eftersom de är speciellt känsliga för frost och eftersom deras tillväxt och härdighet är avgörande för ett lyckat planteringsresultat. Till skillnad från vuxna träd fortsätter unga fröplantor att sträcka sig fram till sensommaren och tidig höst. Tidpunkten för tillväxtavslutningen och bildningen av knoppar i skottspetsarna varierar emellertid beroende på härkomsten. Det är i första hand *nattlängden* som avgör när en fröplanta avslutar sin längdtillväxt. Däremot känner vi mindre väl till vad som styr tillväxtavslutningen hos vuxna träd.

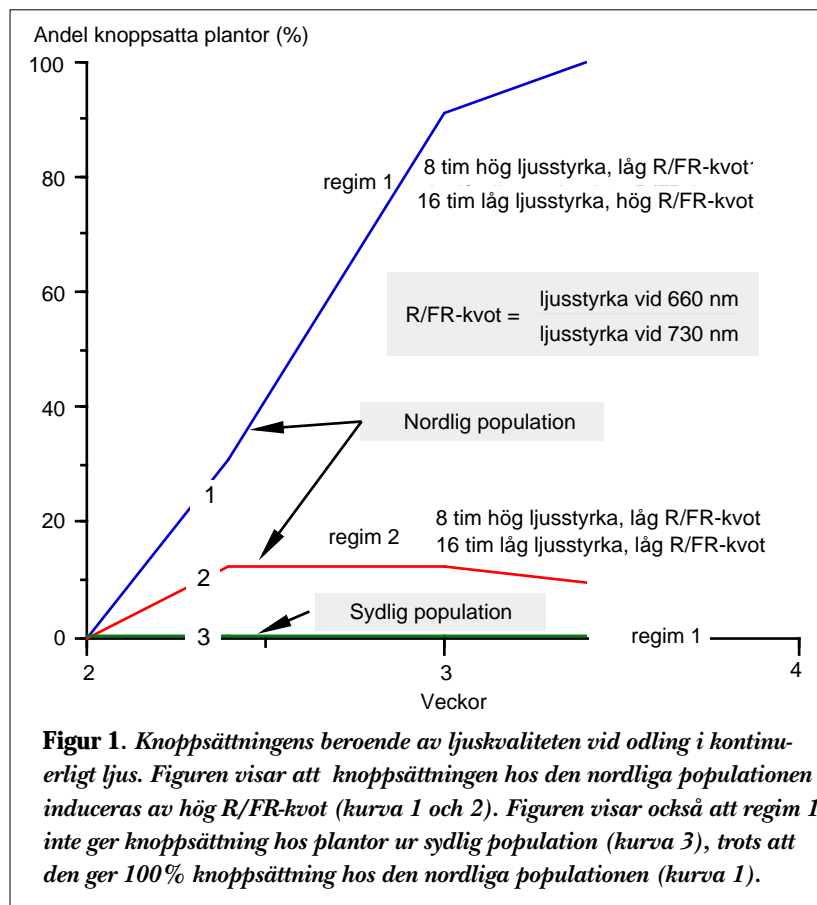
Påverkan av nattlängden står under stark genetisk kontroll och är ett gott exempel på hur evolutionen styrs av det naturliga urvalet. Medan det krävs 9–10 timmars natt för att rumänska granplantor skall sätta knopp, fordrar lappländska granplantor endast 2–3 timmars natt, enligt resultat från klimatkamarstudier. På plantskolorna är det numera välkänt att nattlängden har stor betydelse för att vi ska få god plantproduktion. Säd av de nordligaste granpopulationerna under februari eller mars leder ofel-

bart till att tillväxten omedelbart upphör. Detta beror på att nätterna vid denna tid på året är så långa att plantorna sätter knopp. För att undvika knoppsättning förlängs dagarna med artificiellt ljus, eller också får plantorna ljus under en period på natten. Det viktiga är att den sammanhängande natten förkortas. Frågan är då hur plantorna kan registrera sammanhängande nätter och om olika ljuskvalitet leder till samma resultat.

Ljuskvaliteten och tillväxten

Vi måste anta att plantan använder någon typ av ljusmottagare för att känna av förändringar av nattlängden. Hos andra arter, t.ex. blågran, har man dragit slutsatsen att det är de s.k. fytokromerna som utgör dessa ljusmottagare. Fytokromerna är en proteinfamilj som reagerar på rött ljus av våglängden 660 nm och mörkrött ljus av våglängden 730 nm.

I plantskolorna används ofta artificiellt ljus. En fråga man därför kan ställa sig är hur glödlampor och olika typer av lysrör skiljer sig från varandra och från dagsljus. Här är ljusstyrkan vid rött ljus (våglängd 660 nm)



Figur 1. Knoppsättningens beroende av ljuskvaliteten vid odling i kontinuerligt ljus. Figuren visar att knoppsättningen hos den nordliga populationen induceras av hög R/FR-kvot (kurva 1 och 2). Figuren visar också att regim 1 inte ger knoppsättning hos plantor ur sydlig population (kurva 3), trots att den ger 100% knoppsättning hos den nordliga populationen (kurva 1).

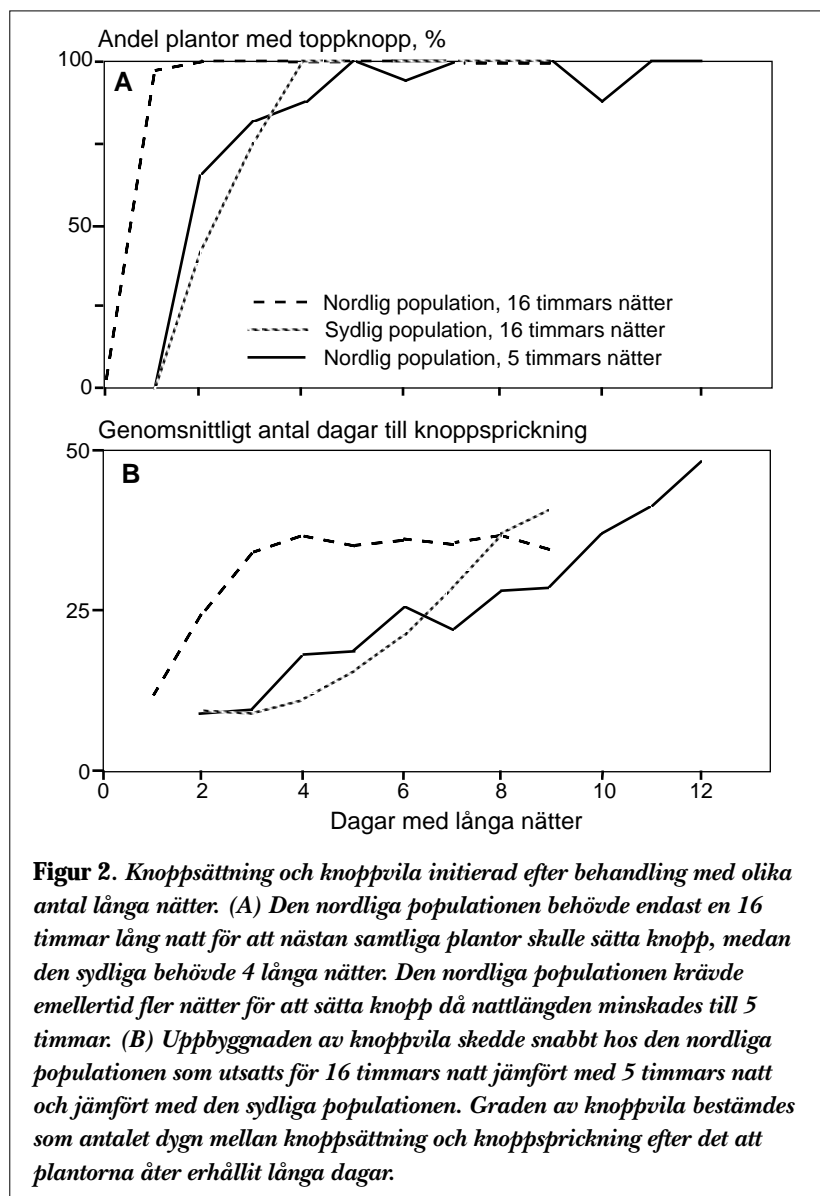
och vid mörkrött ljus (våglängd 730 nm) av särskilt intresse, eftersom den påverkar fytkromreaktionerna. Även kvoten mellan ljusstyrkan vid 660 nm och ljusstyrkan vid 730 nm, den s.k. R/FR kvoten, är viktig.

Naturligt ljus har under dagtid lika mängder av rött och mörkrött ljus (R/FR-kvot=1) medan det vid skymning och gryning är proportionellt mer mörkrött ljus (R/FR-kvot= ca 0,8). Metallhalogenlampor har en R/FR-kvot på ca 2, medan vanliga glödlampor ger ungefär samma kvot som skymningsljuset. Lysrör i allmänhet har höga R/FR-kvoter mellan 7 och 10. För den typ av lysrör som använts i denna undersökning, "Cool White", gäller dessutom att ljusstyrkan är låg över hela våglängdsområdet 660–730 nm.

I figur 1, på föregående sida, redovisar vi hur granplantor reagerar på Cool-White-ljus. Det framgår att det finns en klar skillnad mellan populationen från Lappland och den från Rumänien. När de nordliga granplantorna fick en förlängning av 8-timmarsdagen med 16 timmars Cool-White-belysning (som ju har låg ljusstyrka över hela våglängdsområdet) avslutade de tillväxten omedelbart och bildade toppknoppar; detta trots att de fick kontinuerligt ljus under hela dygnet (kurva 1). Kontrollförsöket, som åskådliggörs av kurva 2, visade att tillväxtavslutningen berodde på ljuskvaliteten under förlängningen av dagen (R/FR-kvoten) snarare än ljusstyrkan. Till skillnad från de nordliga plantorna satte de sydliga plantorna inte knopp under Cool-White-lysrör, utan fortsatte att växa (kurva 3). Forskare i Norge har tidigare fått liknande resultat med extremt nordliga och sydliga populationer av *Salix pentandra*. Detta tyder på att det finns en grundläggande skillnad mellan nordliga och sydliga populationer vad gäller deras sätt att reagera på ljuskvaliteten. Dessutom är reaktionen beroende av när och under hur lång tid ljus av olika kvalitet ges under dygnet.

Olika antal nätter

Frågan är då hur många långa nätter granplantor behöver för att knoppsättningen skall starta, och om nord-



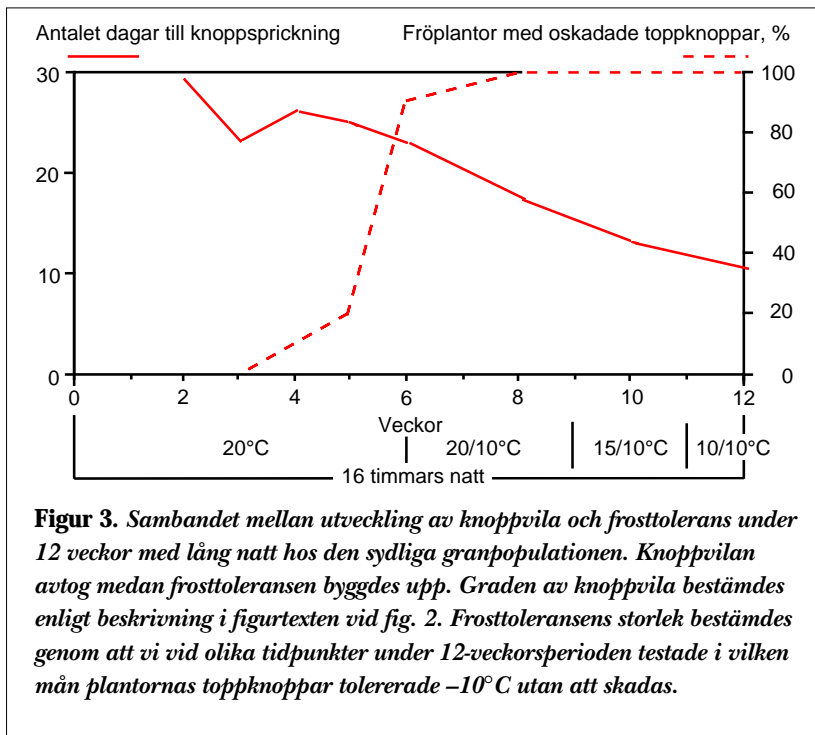
Figur 2. Knoppsättning och knoppvila initierad efter behandling med olika antal långa nätter. (A) Den nordliga populationen behövde endast en 16 timmar lång natt för att nästan samtliga plantor skulle sätta knopp, medan den sydliga behövde 4 långa nätter. Den nordliga populationen krävde emellertid fler nätter för att sätta knopp då nattlängden minskades till 5 timmar. (B) Uppbyggnaden av knoppvila skedde snabbt hos den nordliga populationen som utsatts för 16 timmars natt jämfört med 5 timmars natt och jämfört med den sydliga populationen. Graden av knoppvila bestämdes som antalet dygn mellan knoppsättning och knoppsprickning efter det att plantorna åter erhållit långa dagar.

liga granar behöver färre långa nätter än sydliga. En annan fråga är om nätternas längd har någon betydelse. Studier under 60-talet antydde att endast ett fåtal långa nätter var tillräckligt för att knoppsättning hos granplantor av olika ursprung skulle starta. För att få mer ingående svar odlade vi granplantor från norra Sverige och från Rumänien under kortnattsförhållanden i 10 veckor. Därefter fick de 16 timmars nätter under 1–12 dygn. Efter behandlingen återförde vi plantorna till de ursprungliga odlingsförhållandena. Det visade sig då att de nordliga plantorna bara behövde en lång natt för att reagera, medan de sydliga behövde 4 långa nätter (fig. 2A). Betydelsen av nattens längd testade vi genom att ge plantor av nordligt ursprung nätter av 5 timmars längd i stället för som tidigare 16 timmar

(fig. 2A). Under sådana förhållanden krävde de nordliga plantorna 4 nätter för knoppinitiering. Mycket talar alltså för att det är fråga om en doseffekt; ju längre natt, desto snabbare knoppsättning.

Knoppvila och frosttolerans

Med vila menar vi i det här sammanhanget att längdtillväxten tillfälligt upphör. Vila är dock inte någon "allt eller intet-egenskap", utan kan vara mer eller mindre djup. Vi bestämde graden av vila som antalet dagar till dess plantorna hade återupptagit längdtillväxten när de efter lång natt överfördes till kontinuerligt ljus. Dessa förhållanden bryter så småningom vilan i knoppen utan att den utsatts för låg temperatur. Låga temperaturer är det som vid normala förhållanden bryter den djupa vilan. Uppbyggnaden av knoppvilan un-



der långnattsbehandlingen visas i figur 2B. Av figuren framgår att knoppvilan byggdes upp snabbare hos den nordliga än hos den sydliga populationen.

Vi har även studerat sambandet mellan knoppvila och frosttolerans under långnattförhållanden (fig. 3). Vi fann då att knoppvilan avtog innan fullständig frosttolerans var uppnådd. Detta tyder på att olika gener reglerar vila respektive frosttolerans. Dessutom avtog vilan snabbare hos den nordliga populationen än hos den sydliga. I naturen har sannolikt den djupa vilan försvunnit vid jultid. Under normala temperaturförhållanden leder emellertid inte detta till någon för tidig avhärdning. En eventuell växthuseffekt skulle dock kunna initiera en tidig avhärdning med ökad risk för frostsador som följd.

Hormonernas roll

Det är säkert så att många biokemiska reaktioner sker från det att

fytkromerna uppfattar långnatts-signalen till dess tillväxtavslutningen, knoppsättningen och uppbyggnaden av frosttoleransen har skett. En kvalificerad gissning, som har ett visst stöd från försöksresultat, är att hormonerna abskisinsyra och gibberellin fyller en funktion vid tillväxtavslutningen. Mycket förenklat kan man betrakta gibberellin som "gaspedalen" för längdtillväxten, medan abskisinsyra däremot är en potentiell broms. Det finns tecken som tyder på att abskisinsyra även spelar en roll då knoppvilan byggs upp och då frosttoleransen utvecklas.

Slutord

Tillväxtavslutning, knoppsättning och uppbyggnad av vila, som är invintringens första steg, kan tyckas vara enkla processer där "passivitet" successivt ersätter "aktivitet". Det är dock snarare tvärtom. Invintringsprocessen förutsätter ett antal sofistikerade mekanismer som till stor del är okända. Vi vet att signalen för tillväxtavslutning är nattlängden. För

att ta emot signalen krävs ljusmottagare som skiljer mellan natt och dag, och sannolikt behövs även en biologisk klocka som mäter nattlängden. De hittills kända mottagarna är fytkromerna; däremot vet vi mycket litet om den biologiska klockan. Vid exponering för lång natt sätts många förändringar i cellernas ämnesomsättning igång. Genom att kombinera genetiska, fysiologiska och molekylärbio-logiska metoder kommer vi att öka förståelsen för invintringens olika faser, något som är av fundamental betydelse för såväl skogsodling som skogs-trädsförädling.

Litteratur

- Clapham, D.H., von Arnold, S., Dormling, I., Ekberg, I., Eriksson, G., Larsson, C.-T., Norell, L. & Qamaruddin, M. 1994. Variation in total and specific RNA during inwintering of two contrasting populations of *Picea abies*. *Physiol. Plant.* **90**, 504–512.
- Dormling, I. 1993. Bud dormancy, frost hardiness, and frost drought in seedlings of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. In *Advances in Plant Cold Hardiness* (Ed. P.H., Li & L. Christerson), CRC Press, Boca Raton, 285–298.
- Qamaruddin, M., Dormling, I., Ekberg, I., Eriksson, G. & Tillberg, E. 1993. Abscisic acid content at defined levels of bud dormancy and frost tolerance in two contrasting populations of *Picea abies* grown in a phytotron. *Physiol. Plant.* **87**, 203–210.
- Qamaruddin, M., Ekberg, I., Dormling, I., Norell, L., Clapham, D. & Eriksson, G. 1995. Early effects of long nights on budset, bud dormancy and abscisic acid content in two populations of *Picea abies*. (In-sänd för publicering.)

Samtliga författare forskar vid institutionen för skogsgenetik, Box 7027, 750 07 UPPSALA. Telefon: 018-67 10 00

Ansvarig utgivare: Johan Elmberg
Redaktör: Malin von Essen
Prenumeration och distribution:
 SLU Kontakt, Box 49, 230 53 ALNARP
 SLU/Redaktionen, Box 7057, 750 07 UPPSALA
Telefon: 018-67 14 56 • Telefax: 018-67 35 20
 Sveriges lantbruksuniversitet
 SLU/Försäljningsavdelningen
 Box 7075, 750 07 UPPSALA
Telefon: 018-67 11 00 • Telefax: 018-67 28 54
Årsprenumeration: 350 kr (1996) + moms (även lösnúmerförsäljning)
Tryck: Sveriges lantbruksuniversitet
 ISSN 1400-7789
 © Sveriges lantbruksuniversitet

