FAGnytt NATURFORVALTNING

ÅRGANG 4 • JUNI • NR 6 • 1997 • Institutt for biologi og naturforvaltning • Norges landbrukshøgskole NLH

Blomstringsstrategi hos arktisk-alpine planter

Ola M. Heide
Institutt for biologi og naturforvaltning
Boks 5014, 1432 Ås
Tlf. 64 94 84 86

Issoleien er en utpreget høgfjellsplante med en blomstringsstrategi som er godt tilpasset til kort og kjølig vekstsesong. Foto: Knut Asbjørn Solhaug

Gjennom en streng naturlig seleksjon for vellykket blomstring og frøutvikling har temperatur- og lysklima effektivt tilpasset plantenes livssyklys og utviklingsrytme til de rådende årstids-vekslinger i klimaet. For arktisk-alpine planter er flerårighet kombinert med to-trinns blomstringsinduksjon og danning av ferdige blomsteranlegg høsten før blomstringen, en spesielt vellykket strategi. Ved at populasjoner fra ulike breddegrader i tillegg har utviklet økotyper med nøyaktige daglengdekrav for å blomstre, kan blomstringsprosessen finreguleres i synkroni med årstidsendringene i temperatur og daglengde. Adaptasjon til nye miljøforhold kan gå relativt fort, og dette er særdeles viktig for plantenes evne til å tilpasse seg endringer i klimaet.

Blomstringen er en viktig fase i en plantes liv. Den representerer overgangen fra vegetativ til reproduktiv utvikling og er derfor sentral for artens reproduksjon. De ulike artene blomstrer til bestemte årstider og vi kan derfor glede oss over plantenes blomsterflor fra tidlig vår til sein høst.

Det er avgjørende viktig at plantene blomstrer på ei slik årstid at de rekker å fullføre frømodningen før en langvarig sommertørke eller høstfrosten setter inn. Det er også viktig at alle individ av arten blomstrer samtidig og synkront med forekomsten av pollinerende insekt, for bl.a. å muliggjøre krysspollinering. Årstidsrytmen i blomstringen skyldes at prosessen er styrt av og synkronisert med ytre miljøfaktorer, med temperatur og daglengde som de viktigste. Gjennom evolusjonen har plantene utvikla ulike strategier for å utnytte disse miljøsignalene til å styre og synkronisere blomstringen slik at den er best mulig tilpasset de lokale forhold og årstidsendringer. Spesielt viktig blir dette for planter som lever under marginale klimaforhold, som f.eks. de arktisk-alpine plantene.

Mange reaksjonstyper

Amrikanerne Wightman Garner og Henry Allard publiserte i 1920 resultatene av ei lang rekke forsøk som viste at blomstringen hos mange planteslag er styrt av daglengden (eller fotoperioden). De skilte mellom tre hovedtyper:

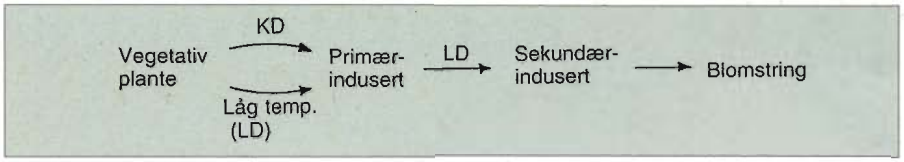

Fig. 1. Illustrasjon av totrinns blomsterinduksjon (dobbeltinduksjon): Alternativ primærinduksjon i kort dag (KD) eller låg temperatur (vernalisering) etterfulgt av sekundærinduksjon i lang dag (LD). Dette er vanlig hos mange nordlige planter.

Kortdagsplanter. Blomstrer bare (eller blomstrer tidligere) når dagens lengde er *kortere* enn en bestemt kritisk lengde.
Langdagsplanter. Blomstrer bare (eller blomstrer tidligere) når dagens lengde er *lengre* enn en bestemt kritisk lengde.
Dagnøytrale planter. Blomstrer uavhengig av dagens lengde.

Seinere er det vist at mange planteslag trenger et skifte fra èn daglengde til den andre for å blomstre, en *dobbelt-induksjon* med andre ord. Vi skiller her mellom *kort-langdagsplanter* som må ha kort dag (KD) etterfulgt av lang dag (LD), og *lang-kortdagsplanter* som først må ha LD og deretter KD for å blomstre. Særlig den førstnevnte gruppa er stor og viktig, og som vi seinere skal se, svært vanlig i vår flora (se Fig. 1).

Dessuten har temperaturen stor betydning for blomstringen, dels ved at temperaturen kan endre daglengdekravet, og dels ved at noen planter trenger en lengre periode med låg temperatur, en såkalt *vernalisering*, for overhodet å kunne blomstre. Generelt er det slik at jo høgre temperaturen er, desto sterkere er daglengdekravet for blomstring. Mange planter som er obligate kortdagsplanter ved høg temperatur (eks. 25°C), blir dagnøytrale eller relative kortdagsplanter ved låg temperatur (12-15°C). Tilsvarende samspill av temperatur og daglengde finner vi hos langdagsplantene, mange av dem kan blomstre ved kortere dager når temperaturen samtidig er låg.

Den andre virkningen av temperaturen, såkalt vernalisering, krever som regel flere uker med låg temperatur. Dette kan i naturen bare oppnås i løpet av høsten og vinteren. Planter med et slikt vernaliseringskrav får dermed et behov for vinter for å blomstre og blir derfor toårige eller flerårige. Optimal temperatur for en slik vernalisering er ca 5-6°C, mens effekten vanligvis blir borte når temperaturen kommer over 12°C eller går under null. Etter vernalisering må plantene som regel ha bestemte daglengdeforhold (KD eller LD) for å blomstre. Vernaliseringen resulterer med andre ord i at planten blir i stand til å reagere på den riktige daglengden. Det er bare hos dagnøytrale planter at vernaliseringen i seg sjøl fører til blomstring.

Ulike trinn i blomstringsprosessen

Blomstringen er en sammensatt prosess med mange trinn. For det første må mange planter gjennomleve en *ungdomsfase* (juvenil fase) før de blir «kjønnsmodne» og blir i stand til å reagere på ytre miljøfaktorer og blomstre. Denne ungdomsfasen kan vare fra noen få dager eller uker til 10-30 år hos noen treslag. Noen ettårige planter kan induseres til å blomstre straks de har spirt. Det er fortsatt uklart hva begrensningen består i, men det er tydelig at den er mer relatert til plantenes størrelse enn deres kronologiske alder. Vi kan skille mellom følgende trinn i blomstringsprosessen:

- Utvikling av modent (reaktivt) stadium
- Induksjon ved ytre faktorer (autonom kontroll hos noen)
- Danning (initiering) og differensiering av blomsteranlegg
- Stengelstrekking og blomsterutvikling
- Åpning av blomsten og pollenspredning.

De ulike trinna kan ha forskjellige krav til daglengde og temperatur, og de kan være skilt av en kortere eller lengre kvileperiode. For eksempel hos våre dyrkete frukttre og ville rakletre skjer induksjon og danning av blomsteranlegg den forutgående sommeren, og blomsterknopper, i likhet med vegetative knopper, overvintrer i en fysiologisk kviletilstand som oppheves av låg temperatur (kjøling) gjennom vinteren. Klimakravene for de ulike trinna i blomstringen sammen med eventuell ungdomsfase bestemmer i hovedsak plantenes livshistorie.

Flerårighet viktig ved kort vekstsesong

De ekte ettårige plantene (sommerannuelle) gjennomfører både den vegetative veksten og alle trinn i blomstringen i løpet av èn vekstsesong. Dette er en strategi som høver best i tropiske og halvtropiske områder med lang vekstsesong. Hos disse er både vekst og frøproduksjon basert på fortløpende fotosyntese. Etter blomstringen overføres alle reserver til frøet og hele planten aldres og dør. Ar-

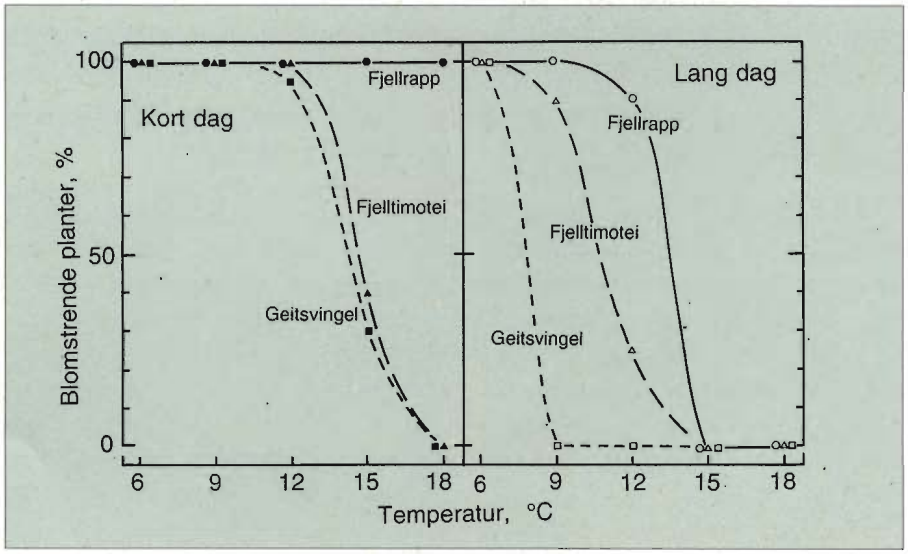

Fig. 2. Temperaturkrav for primærinduksjon i KD og LD hos noen arktisk-alpine grasarter. Fjellrapp (Poa alpina) *fra Svalbard, og geitsvingel* (Festuca vivipara) *og fjelltimotei* (Phleum alpinum) *fra Troms.*

tens overlevelse sikres gjennom en stor frøbank i jorda. Denne strategien finner vi hos noen åkerugras i vår flora, f.eks. meldestokk, hønsegras, åkersennep og vassarv, men mange ettårige planter hos oss er såkalte *vinterannuelle*, det vil si de spirer om høsten og blomstrer og setter frø neste vår og sommer. Hos disse blir blomstringen framskyndet av kjøling gjennom vinteren, men de har ikke noe absolutt krav til slik vernalisering. I motsetning til de toårige plantene har de ikke noen ungdomsfase og kan derfor vernaliseres allerede som spirende frø. Eksempel på denne gruppa har vi hos mange korsblomstra åkerugras som vårskrinneblom, vårrublom og gjetertaske, samt balderbrå og raudtvitann og dessuten de dyrkete høstkornsortene. De *toårige* plantene har både en markert ungdomsfase og et absolutt krav til vernalisering. Det er disse to krava som gjør disse plantene toårige. De bruker den første vekstsesongen til å bygge opp et opplagsorgan, som ei opplagsrot eller en stor bladrosett. Etter dette blir de vernalisert gjennom vinteren og bruker så all opplagsnæringen til en stor frøproduksjon. Eksempel fra vår ville flora er revebjelle, filtkongslys, karve og giftkjeks, og dessuten er de fleste av våre dyrkete rotvekster og grønsakvekster typiske toårige arter. Under dårlige vekstforhold (konkurranse) trenger noen individ to eller flere år på å bygge opp nødvendig opplagsnæring, og de kan derfor opptre som flerårige.

Nesten alle arktisk-alpine planter er flerårige

Andelen av ettårige og toårige planter avtar med stigende breddegrad og høgde over havet. Blant våre arktisk-alpine arter finner vi bare en eneste ettårig plante, nemlig dvergsyre (*Koenigia islandica*), som på Svalbard vokser helt opp til 80°N. Dette er en liten pusling som bare blir 4-5 cm høg. Den har ugreina stengel og den vegetative veksten er redusert til et minimum. Den danner få, men relativt store frø i forhold til plantens størrelse. Ettersom dvergsyre i sitt naturlige element nesten utelukkende opplever lange dager, skulle en vente at den var en ekstrem langdagsplante. Men til vår store forbauselse fant vi at den var fullstendig dagnøytral og blomstra 4 uker etter såing i både 8 og 24 timers daglengde, med modent frø 12 dager seinere. Utviklingen hos dvergsyre var også lite påvirket av temperaturen, i området 9 til 21°C var det bare 2-3 dager forskjell i blomstringstid. Strategien her er tydeligvis å blomstre så fort som mulig uansett daglengde, såsant temperaturen tillater vekst.

Ved å fordele vekst og utviklig over flere vekstsesonger, kan plantene utnytte en kortvarig og kald vekstsesong optimalt. Dette er en vanlig strategi hos fjellplanter og arktiske planter. I sin doktoravhandling fra 1917 kunne vår kjente botaniker Thekla Resvold vise at issoleien (*Ranunculus glacialis*) vanligvis bruker tre år på blomstringsprosessen. Når et nytt skudd blir anlagt, trenger det minst ett år for å vokse seg så stort at det kan danne blomsteranlegg. Andre året skjer så blomstringsinduksjon og danning av blomsteranlegg. Etter en ny overvintring kan så blomstring og frøutvikling skje det tredje året. Fordi blomster-anleggene er fullstendig utviklet året i forveien, kan blomstringen finne sted bare noen få dager etter snøsmeltingen og frøet kan være modent etter bare 3 uker. I en avhandling fra 1941 rapporterer dansken Thorvald Sørensen at av 169 arter av høgre planter som er kjent på Nordøst-Grønland, hadde 92% en tilsvarende strategi med danning av blomsteranlegg året før de blomstrer. Overvintring av ferdige blomsteranlegg er også hovedregelen for ville og dyrkete grasarter fra fjellet og nordområdene.

Dobbeltinduksjon vanlig i nord

Den fysiologiske reguleringen av dette er nå ganske grundig studert. Flertallet av våre nordlige grasarter har en to-trinns blomstringsinduksjon. Som det framgår av Fig. 1, kan både korte dager og låg temperatur (vernalisering) uavhengig av hverandre føre til primærinduksjon og danning av blomsteranlegg, mens en ny induksjon ved LD er nødvendig for strå-strekking og blomstring. Dette er vanlig hos arktisk-alpine gras som fjellrapp og andre nordlige rapparter, alpine svingelarter og fjelltimotei (Fig. 2). Den ekstreme høgfjells- og snøleiearten snøgras (*Phippsia algida*) har en spesiell tilpasning idet den danner blomsteranlegg i både KD og LD, mens LD er absolutt nødvendig for skyting og blomstring. På grunn av den korte snøfrie perioden i snøleier, er den avhengig av en ekstremt rask blomsterutvikling. I likhet med issoleien kan den blomstre mindre enn ei uke etter snøsmeltingen og ha modne frø 10-12 dager seinere. En enkelt LD er nok til å utløse blomstringen hos de overvintrende blomsteranlegga hos snøgras. En tilsvarende dobbeltinduksjon finner vi også hos de fleste arktisk-alpine starrarter som fjellstarr, seterstarr, slåttestarr og svartstarr m.fl.

Denne totrinns-reguleringen muliggjør en svært nøyaktig regulering av blomstringen i synkroni med de lokale miljøforhold. Primærinduksjonen blir oppfylt av avtakende daglengde og temperatur om

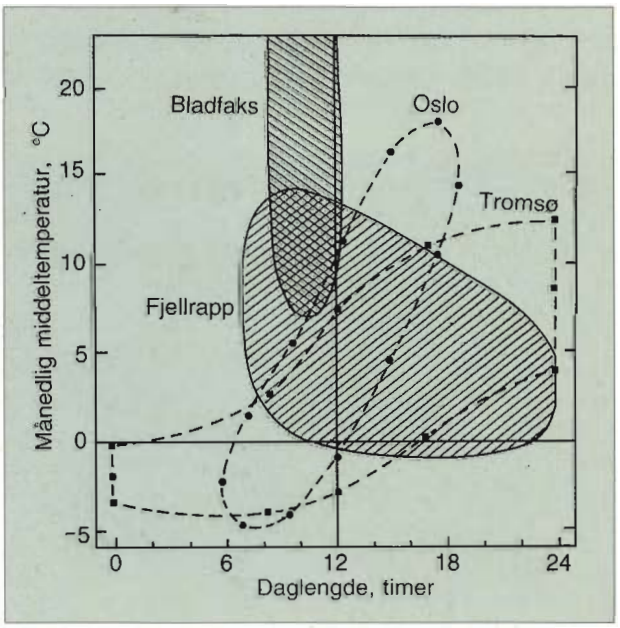

Fig. 3.
Midlere temperatur og daglengde for hver måned i året (såkalt foto-termogrammer) for Oslo og Tromsø, sammen med temperatur- og daglengdekrav for primærinduksjon av nord-norsk fjellrapp og den introduserte grasarten bladfaks (Bromus inermis). Det framgår at sistnevnte faller utenfor Tromsø-klimaet.

B-blad Returadresse:
Forskningsparken i Ås AS
Sagabygget
N-1432 ÅS

høsten og vinteren, og sekundærinduksjonen av økende daglengde og temperatur om våren og forsommeren. Ved at planter fra ulike breddegrader og høgdelag gjennom naturlig seleksjon har fått forskjellig kritisk daglengde for både KD- og LD-reaksjonen, blir blomstringen finregulert i relasjon til årstidene. Jo lengre nord plantene har sin opprinnelse, jo lengre er den kritiske daglengden for både primær- og sekundærinduksjonen. Dette betyr at når disse plantene flyttes til lågre bredder, blir primærinduksjonen fremskyndet om høsten, mens sekundærinduksjonen om våren blir forsinket.

Også hos mange tofrøbladete urter i vår fjellflora finner vi den samme dobbeltinduksjonen for blomstring, men den er mindre undersøkt for denne gruppa. Den høyarktiske polararven *(Cerastium regelii)* som i hovedsak har sitt utbredelsesområde nord for 70°N og som går så langt nord som det finnes land (83°N på Nord-Grønland), er et godt eksempel. En populasjon fra Sassendalen på Vest-Spitsbergen som vi studerte, danner blomsteranlegg i 8 t KD ved temperaturer helt opp til 24°, mens den i LD (24 t) bare gjør dette når temperaturen er under 12°C. I naturen er det LD-mekanismen som er av betydning, men til tross for at planten i sitt naturlige element aldri opplever KD i ikke-frossen tilstand, har den altså beholdt denne sterke KD-induksjonen. Det samme gjelder for fjellrapp fra Svalbard. For å utvikle åpne blomster trenger polararven imidlertid daglengde på 17 t ved 18°C, over 20 t ved 9°C.

På grunn av behovet for vinterbetingelser for primærinduksjonen (jfr. Fig. 1), får det enkelte skudd hos disse plantene en to-årig livssyklus, sjøl om planten som helhet er flerårig. Hver høst må nye skudd gjennomgå primærinduksjon for at planten skal blomstre neste sommer.

Sjøl om denne type dobbeltinduksjon for blomstring er dominerende i vår nordlige flora, finner vi også noen unntak. Det gjelder bl.a. grasartene lundrapp og vanlig timotei, samt kvitstarr og blåklokke. Disse er alle regulære langdagsplanter som bare trenger LD for å blomstre. De har ikke noe behov for forutgående KD eller vernalisering, men kan blomstre samme år som de spirer. Disse artene har ikke fordelen av å danne blomsteranlegg høsten i forveien, men de har en ekstremt tidlig vekststart om våren som i noen grad kan kompensere for dette. Imidlertid har ulik blomstringsstrategi hos timotei og fjelltimotei klare konsekvenser for disse artenes utbredelse. Som vist i Fig. 3, kan temperatur og daglengde i nord være direkte begrensende for blomstring og reproduksjon hos introduserte arter. Adaptasjon til nye miljøforhold kan imidlertid gå ganske fort. Grasarten bladfaks, som ble introdusert rundt århundreskiftet for stabilisering av jernbaneskråninger, hadde etter ca 80 år i Norge forlenget sitt daglengdekrav for både primær- og sekundærinduksjon med 1-2 timer. Denne evnen til endring er uhyre viktig for plantenes mulighet til å tilpasse seg endringer i klimaet. Slike økotypeforskjeller innen den enkelte art er genetisk betinget og representerer et viktig men lite påaktet element i naturens biologiske mangfold. ■

Om forfatteren

Ola M. Heide er professor i botanikk (plantefysiologi) ved Institutt for biologi og naturforvaltning der han var instituttleder i perioden 1990-1995. Han var høgskolens rektor i perioden 1978-83. I sin forskning har han arbeidet mye med klimaeffekter på plantenes vekst og utvikling, spesielt blomstringsfysiologi, plantehormoner og regulering av vekstrytme og vinterkvile. ■

Denne artikkelen er i hovedsak basert på følgende publikasjoner:

Heide, O.M., Pedersen, K. og Dahl, E. 1990. Environmental control of flowering and morphology in the high-arctic Cerastium regelii, *and the taxonomic status of* C. jenisejense. *Nordic Journal of Botany 10: 141-147.*

Heide, O.M. 1992. Flowering strategies of the high-arctic and high-alpine snow bed grass species Phippsia algida. *– Physiologia Plantarum 85: 606-610.*

Heide, O.M. 1994. Control of flowering and reproduction in temperate grasses. New Phytologist 128: 347-362.

Heide, O.M. 1997. Environmental control of flowering in some northern Carex *species. – Annals of Botany 79: 319-327.*

FAG*nytt* NATURFORVALTNING kommer ut 10 ganger pr. år.
Pris for årsabonnement: kr. 150,-
Redaksjon
- Fagredaktør: Reidar Borgstrøm
  Institutt for biologi og naturforvaltning
  Tlf 64 94 84 54
- Redaktør: Svein Grønvold
  Forskningsparken i Ås AS
  Tlf 64 94 84 30
- Iris Sigdestad
  Institutt for biologi og naturforvaltning
  Tlf 64 94 85 03

Utgiver
Forskningsparken i Ås AS
Sagabygget
N-1432 ÅS
Tlf 64 94 84 30
Faks 64 94 84 35
Layout
Forskningsparken i Ås AS
Trykk
Ås-Trykk AS
Papir
130 g Cyclus Offset
100 % resirkulert papir