

Ljusets betydelse för rotknoppars groningsvillighet i åkermolke (*Sonchus arvensis* L.)

Magnus Åhman



(Foto: Magnus Åhman)

Ljusets betydelse för rotknoppars groningsvillighet i åkermolke (*Sonchus arvensis* L.)

Magnus Åhman

Handledare: Josefine Liew, Sveriges Lantbruksuniversitet,
Institutionen för Växtproduktionsekologi

Examinator: Ullalena Boström, Sveriges lantbruksuniversitet,
Institutionen för Växtproduktionsekologi

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i biologi

Kurskod: EX0689

Program/utbildning: Agronomprogrammet mark/växt

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2011

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: Åkermolke, *Sonchus arvensis*, rotknoppar, vegetativ förökning, vegetativ reproduktion, fotoperiodism, fotoperiod, ljusintensitet, ljuskvalitet



Sveriges Lantbruksuniversitet
Fakulteten för Naturresurser och Lantbruksvetenskap
Institutionen för Växtproduktionsekologi
Ogräsbiologi och ogräsreglering

Abstract

This study is about how changed light conditions induce dormancy in plants. It is divided in two parts. First a literature study where quantification of light, the concept dormancy, photoperiod and light quality are discussed. Second an experimental part, where the importance of light for sprouting capacity in root buds of perennial sow thistle (*Sonchus arvensis* L.) is investigated.

In the science in how flowering in plants are induced the concepts short day/long day plants and light dominant/dark dominant are well-established. These concepts can also be applied to how light induce dormancy in plants. Plants are divided into short-day plants and long-day plants depending on if endodormancy is induced when day length is longer than a critical threshold value (long-day plants) or shorter than a critical threshold value (short-day plants). Plants can detect both light quality and photon irradiance. Both decrease in the dusk and can therefore be of importance to denote the day length.

For the most of the plants that has been studied, it has been showed that it is the duration of night length (dark dominant) that is important not the daylight as the classification (short-day/long-day) might trick you to believe. But it also exist plants that the duration of the light is important (light dominant), even then they is less common.

Studies in spruce (*Picea abies*) have showed that light quality might be important for how dormancy is induced. So it is many aspects of lights that theoretically can be of importance for how dormancy is induced in plants.

Earlier studies have shown that perennial sow thistle has a dormancy stage in autumn. This reduces the sprouting capacity after fragmentation and makes the plant less vulnerable to mechanical control at autumn.

In the experimental part perennial sow thistle was exposed to three treatments: (i) long-day with low intensity (18/6 light/dark, photon irradiance $324 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), (ii) short-day with low intensity (12/12 h light/dark, photon irradiance $324 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) and (iii) short-day with high intensity (12/12 h light/dark, photon irradiance $485 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$). Sprouting capacity was evaluated based on proportion of sprouting buds from short fragments. Neither of the daylength treatments used here had any significant effect on sprouting capacity. Sprouting capacity was higher when the irradiance was low. This was not expected and is probably not the cause of dormancy induction in perennial sow thistle.

Innehållsförteckning

1. Inledning	5.
2. Litteraturstudie	6.
2.1 Allmänt om Åkermolke	6.
2.2 Ljusreaktioner och ljuskvantifiering	6.
2.3 Tillväxt och vila hos växter	8.
2.4 Fotoperiodens betydelse för inducering av vila och blomning	8.
2.5 Ljuskvalitetens betydelse för tillväxt och vila	10.
3. Material och Metoder	12.
3.1 Förgroning	12.
3.2 Odling	12.
3.3 Test	13.
3.4 Statistik	14.
4. Resultat	14.
5. Diskussion	15.
6. Referenslista	17.

1. Inledning

Precis som tillväxt är vila centralt för växter. Att växa och inte växa vid rätt tidpunkter kan avgöra hur framgångsrik en art blir inom vissa områden, speciellt i tempererade områden där växten ska avsluta tillväxt och gå i vila till vintern samt i områden där det förekommer längre torkperioder (Ofir och Kigel, 1998; Olsen, 2010). Vegetativ inre vila har studerats flitigt i olika trädarter t.ex. gran, björk och olika *Prunus*-arter (Heide, 2008; Li, et. al., 2003; Thomas och Vince-Prue, 1997). Betydligt färre studier har gjorts på perenna örtväxter. Forskning på åkermolke har visat att ljuset och temperaturen kan ha betydelse för gröningsvilligheten hos rotknoppar (Brandsaeter, et. al., 2010; Håkansson och Wallgren, 1972). Om växten utsätts för en viss temperatur och ljusperiod (fotoperiod) kan således en inre vila induceras. Att läsa av ljusets variationer kan anses vara en bra anpassning då dagslängden varierar på samma sätt år efter år, så att växten kan vara ett steg före i sina förberedelser inför vintern eller inför en torrperiod d.v.s. vara helt förberedd ett tag innan själva kölden eller torkan kommer. Att åkermolke (*Sonchus arvensis* L.) har en inre vila på hösten är intressant ur ogräsbekämpnings synvinkel eftersom en vila på hösten innebär sämre effekt av stubbearbetning.

Det övergripande syftet med det här arbetet är att undersöka ljusets betydelse för åkermolkes inre vila. I ett experiment studeras hur ljuset påverkar rotknoppars förmåga att gro. Där undersöks om åkermolkes inducering av inre vila beror av varaktigheten av dagslängden (nattlängden) och/eller den ackumulerade ljusenergin. Arbetet är uppdelat i en litteraturstudie och ett praktiskt experiment.

Litteraturstudien är inriktad på ljusets betydelse för inre vila med huvudfokus på vad ljuskvaliteten har för betydelse. Även en kort beskrivning av åkermolke och ljusets egenskaper ingår i detta avsnitt. Litteraturstudien har avgränsats kring de växtfysiologiska processerna och därmed är genetiska och cellbiologiska egenskaper och processer helt utelämnade. Den experimentella delen består av odling av åkermolke i klimatskåp. Plantorna odlas upp under långdagsförhållanden. Därefter förändras ljusförhållandena så att det uppstår olika behandlingar. Ett led under långdagsförhållanden, ett med kortdagsförhållanden och slutligen ett led med kortdagsförhållanden med intensivare ljus. Vid olika tidpunkter testas därefter villigheten hos rotknoppar att gro.

2. Litteraturstudie

2.1 Åkermolke (*Sonchus arvensis* L.)

Åkermolke är ett flerårigt örtogräs som är 50-130 cm högt och innehåller en vit mjölksaft (Weidow, 2000). Åkermolke har vertikala rötter så djupt som till 2 m och horisontella rotutlöpare finns 5-12 cm under markytan enligt en litteratursammanställning av Lemna och Messersmith (1990). Den blommar juli-september och har gula blommor. De bildade fröna sprids med vinden.

Förutom förökning via frön sprids åkermolke vegetativt via rotknoppar som finns på den underjordiska delen av plantan samt vid stambasen. Rotknopparna kan skjuta skott när rötterna har nått en tjocklek på 1-1,5 mm (Håkansson, 1969). En ny planta kan etableras från ett rotsegment kortare än 2,5 cm om en välutvecklad knopp finns på rotsegmentet (Håkansson och Wallgren, 1972). På hösten har åkermolke en vegetativ vila som gör att rotsystemet inte skjuter några skott även om plantan sönderdelas. Den vegetativa vilan gör att åkermolke inte bekämpas effektivt via sönderdelning trots att den största delen av rötterna finns över plogdjup.

Åkermolke är vanlig inom tempererade områden i världen. Enligt Holm, et. al. (1997) finns den i 60 länder. Den är vanlig större delen av Europa, USA och Canada, men finns även i Asien, Australien och Sydamerika. Åkermolke anses internationellt som ett allvarligt ogräs främst i spannmålsgrödor, majs, potatis och grönsaker men den orsakar problem i betydligt fler grödor, t.ex. bomull, jordnötter, oljeväxter, lucern, jordgubbar och sockerbeter. I Sverige förekommer åkermolke främst i vårsäd, våroljeväxter, potatis, sockerbeter och köksväxter (Hallgren, 2000; Lundkvist och Fogelfors, 2004). Den förekommer även i höstsäd och höstoljeväxter, men är mindre vanlig i vall. Den finns i hela Sverige, men uppträder mest i Svealand och södra Norrland. När det gäller betydelse som ogräs är åkermolke av underordnad betydelse i konventionell odling i Sverige. I ekologisk odling anses åkermolke däremot vara ett problematiskt ogräs (Lundkvist, 1998).

2.2 Ljusreaktioner och ljuskvantifiering

Ljus har stor betydelse för växter, inte bara för deras fotosyntes utan även för att de ska kunna känna av sin omgivning (Bjørn och Vogelmann, 1994; Mc Donald, 2003). Fototropism är ett exempel, att växter vrider sig mot ljuset. Att gröningsvilligheten hos frön styrs av ljus är t.ex. vanligt bland ogräs. Variationer i ljusförhållanden gör att växter kan känna av växtsäsongen, så att blomning och vila induceras vid lämpliga tidpunkter. För att kunna känna av ljuset har växterna olika fotoreceptorer (Mc Donald, 2003). Det finns tre kända i växter: fytokrom, kryptokrom och UV-B fotoreceptor. För absorptionsspektrum, se Tabell 1.

Tabell 1. Olika våglängder samt absorptionsspektrum för ljus som är viktigt ur biologiskt hänseende.

	Våglängd (nm)	Förklaring
Synligt ljus	400-700	
PAR	400-700	Fotosyntetiskt aktivt ljus
UV- ljus	100-400	Ultraviolet ljus
Violett ljus	400-425	
Blått ljus	425-490	
R	640-700	Rött ljus
LR	700-740	Långvågigt rött ljus (Far red)
Infrarött ljus	>740	
Fytokrom	390-490, 640-740	Absorptionsspektrum
Kryptokrom	320-400	Absorptionsspektrum
UV-B fotoreceptor	280-320	Absorptionsspektrum

Det finns en hel del begrepp som dyker upp när man arbetar med ljus och växter och som är mer eller mindre förvirrande. Det viktigaste som rör det här arbetet är hur man kvantifierar ljus. Ljus som används i det här försöket består av ett spektrum av olika våglängder. För att kvantifiera ljuset på ett praktiskt sätt finns det två möjligheter; att relatera till antalet fotoner eller till energiinnehållet i ljuset.

Två begrepp är centrala i kvantitetsmätning av ljus i växtfysiologiskt sammanhang: strålningsintensitet (eng. irradiance) och ljusflöde (eng. fluence) (Bjørn och Vogelmann, 1994). De båda beskriver mängd ljus som träffar en yta under en viss tid. Strålningsintensitet är kvantiteten strålningsenergi fallande på en enhet plan ytas area per enhet tid och är lämplig för att beskriva ljusmängd när ljuset träffar ett blad rakt ovanifrån med en riktning. I naturen och i många experiment kommer ljuset inte bara från en riktning utan reflekteras mot olika saker i växtens omgivning (diffust ljus). Dessutom kan hela växter inte anses vara en plan yta. För dessa fall beskrivs mängden ljus bättre med ljusflöde, kvantiteten strålningsenergi fallande på en enhet area av en sfärisk yta per enhet tid. För enheter, se Tabell 2.

Tabell 2. Olika begrepp angående kvantitetsmätning av ljus och dess enheter.

Begrepp	Engelsk Översättning	Enhet	Definition/förklaring
Effekt	-	W	Energi per enhet tid, (J/s)
Strålningsintensitet*	Irradiance	W/m ²	Mängd strålnings energi per kvadratmeter plan yta per sekund.
Fotonintensitet*	Foton irradiance	Mol/m ² s	Mängd fotoner fallande per kvadratmeter plan yta per sekund
Ljusflöde*	Fluence	W/m ²	Mängd strålningsenergi per kvadratmeter sfärisk yta per sekund
Fotonflöde*	Foton fluence	Mol/m ² s	Mängd fotoner per kvadratmeter sfärisk yta per sekund

*Egen översättning av begreppen eftersom allmänt accepterad översättning till svenska saknas.

2.3 Tillväxt och vila hos växter

Vila är en betydelsefull egenskap hos perenna växter, för att överleva vinter och torkperioder då vilan gör att knoppar inte ”gror” när vädret snabbt växlar mellan tillväxtgynnande och missgynnande förhållanden (Andersson, et. al., 2010; Olsen, 2010; van der Schoot och Rinne, 2011). Skulle knopparna gro vid fel tidpunkt, t.ex. på hösten förlorar växten energi. Det skulle kunna innebära att växten inte klarar av att skjuta skott på våren. I åkermolkes fall innebär det att den inte effektivt kan bekämpas via stubbearbetning på hösten eftersom rotknopparna inte gror (Håkansson och Wallgren, 1972). Då kan man inte tömma energiförråden i rötterna vilket är målet med upprepad stubbearbetning.

Under åren har ett flertal definitioner av vila föreslagits. Den idag mest använda i litteraturen är av Lang, et. al. (1987), ”*Dormancy is the temporary suspension of visible growth of any plant structure containing a meristem*” översatt, ”*Vila är en tillfällig avsaknad av synlig tillväxt i växtstrukturer innehållande ett meristem*”. Lang, et. al. (1987) delade även in vila i tre undergrupper; paradormancy, endodormancy (inre vila) och ecodormancy (yttre vila). Paradormancy styrs av fysiologiska faktorer utanför den påverkade strukturen. Det typiska exemplet är apikal dominans. Inre vila styrs av fysiologiska faktorer inuti den påverkade strukturen men induceras av fotoperiod och/eller temperatur. Yttre vila regleras av att miljöfaktorer är ogynnsamma. Så fort de åter blir gynnsamma återupptas tillväxten. Både apikal dominans och inre vila hindrar tillväxt av meristem vid annars gynnsamma miljöförhållanden.

2.4 Fotoperiodens betydelse för inducering av vila och blomning

Störst betydelse för inducering av inre vila har ljuset. Vanligast är att växterna enbart känner av varaktigheten av dagslängden d.v.s. fotoperioden för att inducera vila. Fotoperioden läses av i bladen (Rohde och Bhalerao, 2007). Försök på hybrid asp (*Populus tremula x tremuloides*) har visat att fytokrom känner av fotoperioden för inducering av vila (Olsen, et.

al., 1997). Det är när fotonintensiteten sjunker under ett visst tröskelvärde som växten noterar att det inte längre är dag. Clapham, et. al. (2001) visade i försök på gran från sydliga breddgrader (Rumänien) att den cirkadiska klockan är involverad i reaktionen på fotoperiod även när det gäller vila.

För blomning har responserna på fotoperiod lett till en indelning i kortdagsväxter och långdagsväxter (Lagerkrantz, 2009; Mc Donald, 2003). En sådan indelning kan även göras baserat på hur växter reagerar på fotoperiod för inducering av vila (Thomas och Vince-Prue, 1997). Kortdagsväxter inducerar vila när dagslängden är kortare än ett specifikt värde, långdagsväxter inducerar vila när dagslängden är längre än ett specifikt värde. Två olika växter, där den ena är kortdagsväxt och den andra är långdagsväxt, kan reagera olika på samma dagslängd. Ett exempel är blomning, där både *Xanthium* (kortdagsväxt) och *Hyoscyamus* (långdagsväxt) blommar när fotoperioden är 13 timmar (Mc Donald, 2003). Det är således inte antalet timmar som fotoperioden varar som avgör indelningen, utan det är om reaktionen sker när fotoperioden är längre (långdagsväxter) eller kortare (kortdagsväxter) än ett visst/specifikt tröskelvärde. I trädarter från tempererade områden t.ex. jättepoppel (*Populus trichocarpa*) (Howe, et. al., 1995), vårtbjörk (*Betula pendula*) (Li et. al., 2002) och gran (*Picea abies*) (Heide, 1974), induceras inre vila av kortdagsförhållanden. Det är vanligast att kort dag inducerar vila men det finns några arter som inducerar vila efter att blivit utsatt för långdagsförhållanden. Exempel är *Anemone coronaria* och *Poa bulbosa* som går i vila under sommaren för att klara torkan i medelhavsområdet (Ben-Hod, et. al., 1988; Ofir och Kigel, 1998).

Hur många dagar som krävs i rätt fotoperiod för att inducera responser varierar mellan olika växtarter (Mc Donald, 2003; Thomas och Vince-Prue, 1997). Somliga arter kräver enbart någon dag i t.ex. kortdagsförhållanden för att responsen (blomning/vila) ska induceras medan andra kräver betydligt fler dagar.

En av de första frågorna som ställdes när det gäller fotoperiodiska responser är om det är varaktigheten av dagslängden eller om det är varaktigheten av nattlängden som är av betydelse. Enligt Lagercrantz (2009) visade Karl Hamner och James Bonner (1938) att kortdagsväxten *Xanthium strumarium* mäter nattlängden och inte dagslängden. Blomning skedde enbart om nattlängden var längre än 8,5 timmar oberoende av hur lång dagslängden var (Lagercrantz, 2009; Thomas och Vince-Prue, 1997). Senare har även nattavbrott visat att det är varaktigheten av nattlängden som har betydelse. Dock det är inte så enkelt att det är enbart är nattlängden som har betydelse.

Det har visats sig, att för somliga växter har nattavbrott ingen betydelse för/eller en mindre påverkan på blomning (Vince-Prue, 1994). För dessa växter är det inte nattlängden som läses av utan det är dygnets ljusa timmar som har betydelse. Utefter det delas växterna in i mörkerdominerade (eng. dark dominating) och ljusdominerade (eng. light dominating) där mörkerdominerade är att nattlängden har betydelse och ljusdominerade är att det är dygnets ljusa timmar som har betydelse för hur växterna uppfattar fotoperioden. Det är vanligast att långdagsväxter är ljusdominerade och att kortdagsväxter är mörkerdominerade men det

behöver inte vara på det viset. En indelning i ljusdominerade och mörkerdominerade anses även gälla för inducering av vila (Vince-Prue, 1984).

Hos vårtbjörk (Li, et. al., 2002), jättepoppel (Howe, et. al., 1995) och gran (Heide, 1974) förändras fotoperiodkraven med hur långt norrut den växer. Vårtbjörk med ursprung långt norrut har ett längre tröskelvärde på dagslängden för att inducera vila än de vårtbjörkar som kommer ifrån sydligare områden, d.v.s. nordliga populationer har en längre kritisk fotoperiod (i detta fall längsta ljuslängden som inducerar en kortdagsrespons) än vårtbjörkar från sydligare områden. Det anses vara en anpassning för att inducera vilan tidigare eftersom vintern infaller tidigare i norr.

Förutom fotoperiod kan temperatur ha betydelse för inducering av inre vila. I flera *Prunus*-arter hade fotoperiod ingen påverkan vid temperaturer över 21°C, men vid lägre temperaturer inducerades vila av kort fotoperiod i vissa av de undersökta arterna (Heide, 2008). Vid en temperatur av 9°C inducerades vila i somliga av *Prunus*-arterna oberoende av fotoperiod. Hos äppelträd och päronträd krävs inga kortdagsförhållanden för inducering av vila, utan där styrs induceringen helt av temperatur (Heide och Prestrud, 2004).

Brandsaeter, et. al. (2010) undersökte vila hos åkertistel, kvickrot och åkermolke. Där fann man att åkertistel och kvickrot inte verkade ha någon inre vila under hösten och vintern. Hos åkermolke fann man att inre vila fanns under hösten, precis som Håkansson och Wallgren (1972) noterat tidigare. Detta tyder på att kortdagsförhållanden och/eller temperatur kan inducera inre vila hos åkermolke.

2.5 Ljuskvalitetens betydelse för tillväxt och vila

När växterna känner av ljuset räknar fotoreceptorerna antalet fotoner (kvanta) av vissa våglängder (Smith, 1994). För att mäta ljuskvaliteten mäts antalet fotoner av åtskilda våglängder. Förhållandet mellan kvantiteter av fotoner mellan de olika våglängderna avgör kvaliteten på ljuset. När det gäller kvalitetsavläsning av ljus är det oftast förhållandet mellan R (rött ljus, se Tabell 1) och LR (Långvågigt rött ljus) som noteras av växterna. Förhållandet förändras beroende på hur högt solen står (Smith, 1982). Under dagen är förhållandet mellan R och LR tämligen konstant men vid skymning, när solens vinkel går ner under 10 grader minskar R, medan LR fortfarande är kvar på samma nivå. Det kan växterna notera och på så vis läsa av dagslängden. Annars är de mest kända fallen av kvalitetsavläsning av ljus att undvika överskuggning hos fröplantor och att vissa frön inte gror då det finns stora växter som skuggar ovan dem (Mc Donald, 2003).

Ljuskvalitetens betydelse för vila är mindre studerat. Det har visats att ljuskvalitet har betydelse för inducering av blomning hos vissa växter (Vince-Prue, 1994). Det har gjorts försök på gran och på tall, där tillväxtavslutning undersökts när det gäller fotoperiod och ljuskvalitet (Clapham et. al., 1998, 2002; Mölmann et. al., 2006; Vince-Prue, 1984). Gemensamt för dessa är studier på avsaknad av tillväxt och att inre vila inte bevisas i försöken. Det kan vara rimligt att tro, att om ljuskvaliteten har betydelse för knoppsättning och tillväxtavslutning, kan inducering av vila påverkas av ljuskvaliteten eftersom vila ofta följer knoppsättning och tillväxtavslutning.

Tillväxtavslutning studerades för gran och *Weigela florida* genom en undersökning av stamförlängning hos gran och bladproduktion hos *W. florida* (Vince-Prue, 1984). Både gran och *W. florida* är kortdagsväxter gällande tillväxtavslutning. Studierna visade att kort nattavbrott med R under 30 min resulterade fortsatt i tillväxt hos *W. florida*. Motsvarande behandling på gran var mindre effektiv. Vid dagförlängning med R upprätthölls tillväxt i *W. florida* och tillsats av LR hade ingen ytterligare påverkan. Enbart LR som dagförlängning eller ett nattavbrott bibehöll inte tillväxt hos *W. florida*. Hos gran gav R mindre tillväxt och var således inte effektiv i att upprätthålla tillväxt. När LR användes tillsammans med R, var tillväxten större d.v.s. LR och R tillsammans var effektivare än enbart rött ljus. Vince-Prue, (1984) drog därmed slutsatsen att gran är ljusdominerad och *W. florida* är mörkerdominerad. Utöver det kan ljusets kvalitet påverka hur tillväxtavslutning induceras. Att LR tillsammans med R var mer effektivt för att upprätthålla tillväxten som dagförlängning hos gran än R och LR var för sig tyder på det.

Senare försök med dagförlängning hos gran och tall visade att det är LR som var effektivt för att upprätthålla tillväxt snarare än att det är R (Clapham et. al., 2002, 1998). Detta tillsammans med försöken av Vince-Prue (1984) visar att det finns ett annat system för att med ljusets hjälp läsa av växtsäsongen än enbart genom att mäta nattlängden för tillväxtavslutning. Clapham, et. al. (1998) benämner detta system som dagavkänning (eng. day timekeeping) och systemet för att mäta nattlängden benämns som nattavkänning (eng. night timekeeping).

Ett par år senare gjorde Mölmann, et. al. (2006) ett liknade försök på gran. Där användes ljuskällor som enbart sänder ut önskade våglängder och ljuset anpassades så att fotonintensiteten var störst för våglängderna som motsvarar aktivitetsmaximum för fytokrom och kryptokrom; LR (740 nm), R (660 nm) och B (460 nm). Försöket visade att LR är betydelsefull för att upprätthålla tillväxt. Vid samma fotonintensitet är R dock mindre effektiv (mer knoppsättning) än LR. Störst effekt erhöles med LR:R i förhållandet 1:1. Detta var mer effektivt för att upprätthålla tillväxt än LR eller R var för sig vid samma fotonintensitet. Blått ljus kunde i försöket inte upprätthålla tillväxt på samma sätt som dagförlängning.

Därför kan man med säkerhet efter försöket av Mölmann, et. al. (2006) säga att LR och R har betydelse för att upprätthålla tillväxt hos gran. Det visar även att fytokrom har betydelse för inducering av vila.

Det verkar finnas en gradient som följer latitud gällande kraven på ljuskvalitet. Nordliga populationer kräver högre fotonintensitet av LR och R för att upprätthålla tillväxt än vad sydliga populationer av gran behöver (Clapham et. al., 1998; Mölmann et. al., 2006). Att kraven ökar anses vara en anpassning för att inducera vila tidigare i nordliga populationer. Den kritiska nattlängden blir allt kortare hos nordligare populationer av gran. Kraven på högre fotonintensitet av LR och R för nordliga populationer anses visa att betydelsen av nattavkänning minskar norrut medan dagavkänning ökar enligt en gradient som följer latituden.

Clapham, et. al. (1998) lyfter fram en teori, att vid nordliga breddgrader blir avkänning av nattlängd ett oprecist system. Vid nordliga breddgrader saknas nämligen en tydlig

mörkerperiod, eftersom skymningen är lång. Under den långa skymningen är fotonintensiteten relativt hög, och sjunker inte förrän efter lång tid, eller ibland inte alls vilket gör att den nattlängd som växterna uppfattar blir kort. Däremot kan ljuskvaliteten, förhållandet mellan LR:R, noteras under skymningen med högre specificitet.

I norr är istället kvalitetsmätning av de ljusa timmarna en mer precis metod för att känna av växtsäsongen. Både dagavkänning och nattavkänning existerar hos gran och båda systemen finns samtidigt. Det är selektionstrycket som bestämmer vilket system som dominerar. I nordliga populationer är det dagavkänning och i sydliga populationer är det nattavkänning (Clapham et. al., 1998; Mölmann et. al., 2006). Mölmann, et. al. (2006) föreslår att kvalitetsmätning av ljus kan vara en bra anpassning hos växter nära polcirkeln, då växterna behöver gå i vila utan en tydlig mörkerperiod.

3. Material och metoder

Syftet med försöket är att undersöka om åkermolkes inducering av inre vila beror av varaktigheten av dagslängden och/eller av den ackumulerade ljusenergin.

3.1 Förgroning

Till försöket användes två olika populationer av åkermolke, Skåne (Sk; 55°52.12'N, 12°58.23'E) och Västerbotten (Vb; 64°41.16'N, 20°37.4'E). De olika populationerna samlades in i maj respektive juni 2008 och odlades därefter i en nätgård på Ultuna (N, 59°44.133'N, 17°39.557'E) under vegetationsperioden. Vatten och näring tillfördes vid behov. Under vintern förvarades de vissnade plantorna mörkt vid 4°C, varefter nytt material uppförökades från rotfragment i april-maj. Vid försökets start i mars 2011 togs ett stort antal (100-120) 3 cm långa rotfragment från respektive populations moderplantor (boxar i kylrum). Fragmenten placerades i aluminiumformor som innehöll 1 liter sand (Baskarp) som fuktats med 400 ml avjoniserat vatten. Därefter förgröddes materialet under plast i klimatskåp (50 x 50 x 50 cm), i mörker under en vecka vid 18/12°C under 16/8 timmar. Temperaturförändringen skedde med 6 grader per timme vid temperaturväxlingarna.

3.2 Odling

Efter förgroningen planterades 2 grodda fragment per kruka fylld med 3 liter jord (Hasselfors specialjord för yrkesodlare). Fragmenten placerades så att jorden täckte roten men att skottet stack upp ovanför jordytan. Försöket var upplagt med 2 populationer, 3 behandlingar, 4 testtidpunkter, 3 upprepningar (plantor) och två skålar per planta. Totalt användes 81 krukor, 78 till tester och 3 i reserv. Krukorna placerades slumpmässigt i 9 klimatskåp med långdagsförhållanden (18/6 h ljus/mörker, 18/8°C under 18/6 h, 400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ vid 18°C). Klimatskåpens fotonintensitet ställdes in med hjälp av en ljusmätare (Quantum Flux apogee, model MQ-200 Serial # 1295). Plantorna flyttades om och vattnades med kranvatten 2 gånger i veckan under hela försöksperioden. Ingen extra näringstillförsel skedde eftersom det ansågs

att jorden själv innehöll tillräckligt med näringsämnen. En gallring skedde efter 2 veckor då ett av fragmenten i krukorna togs bort så att det bara var ett fragment kvar i varje kruka. Vid gallringen togs rotfragmenten bort så att de grodda skotten i klimatskåpen var så jämnstora som möjligt. Det eftersom man ville ha jämn storlek på plantorna vid behandlingsstart.

Efter fem veckor från planteringen ändrades ljusförhållandena så att tre olika behandlingar uppstod (Tabell 3). Temperaturförändringen vid omslag skedde som tidigare med 6°C per timme.

Tabell 3. Behandlingar i försöket, tidsperioder med ljust och mörkt varje dygn för de olika behandlingsleden, fotonintensitet som leden utsätts för. Test dagar med daggrader samt kumulativ fotonintensitet vid test dagarna. För långdagsförhållanden var temperaturen 8 °C den första timmen och den sista timmen av ljusperioden, för kortdagsförhållanden hade de två första och de sista två timmarna av mörkerperioden temperaturen 18°C.

Led	Ljus/mörker (timmar)	Fotonintensitet ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	Temperatur (°C)	Test dagar	Daggrader vid test (°C)	Ljussumma vid test. (mol/m^2)
Långdagsförhållanden (i)	18/6	324	18/8	0	0	0
				7	75	147
				14	149	294
				21	224	440
				28	299	587
Kortdagsförhållanden (ii)	12/12	324	18/8	10,5	112	147
				21	224	294
				31,5	336	441
				41	437	573
Kortdagsförhållanden intensiv(iii)	12/12	485	18/8	7	75	147
				14	149	293
				21	224	440
				28	299	587

Ett av klimatskåpen, innehållande led (ii) gick sönder dagen innan skörd vid 7 dagar. Plantorna fick stå i växthus under 1 dygn tills de flyttades till ett annat klimatskåp. En av plantorna till avläsning dag 41 från populationen Skåne hade dött och byttes ut i samband med förändringarna av ljusförhållandena (vecka 5) med en reservplanta från ett annat klimatskåp.

3.3 Test

Första skörden av rötterna skedde vid 5 veckor, precis innan ljusförhållandena ändrades så att tre behandlingsled uppstod. Därefter skedde skörd enligt Tabell 3. Skillnaden i skördetidpunkt i dagar mellan led (i) och led (ii) hade valts så att alla led skulle uppnå nästan samma totala ljusmängd vid varje skördetidpunkt. Vid varje skördetillfälle togs 3 plantor per led och population ut ur klimatskåpen. För att inte förändra ljusförhållanden och luftflöde alltför

mycket ersattes dessa plantor med jordfyllda krukor. Utvecklingsstadium noterades hos växterna. Rötterna på plantan tvättades av. Den ovanjordiska biomassan separerades från rotsystemet och därefter valdes totalt 20 cm rötter. Rötterna valdes så att det skulle finnas rotknoppar på rötterna men också att det helst inte skulle finnas några grodda skott. Målsättningen var att ha 20 cm rot från samma rot men om kriterierna innan inte uppfyllts togs 20 cm från två rötter. Rotknoppar större än 0,5 cm skars bort. I de fall 20 cm från två olika rötter användes, togs 10 cm per rot. Rötterna skars i 1 cm stora bitar och fördelades på två olika petriskålar, 90 mm i diameter, på dubbelt filterpapper (Munktell 1003; Munktell filter AB; Falun;Sverige), fuktat med 5 ml avjoniserat vatten. Således två petriskålar och 20 rotfragment per planta, totalt i försöket användes 156 stycken petriskålar. Petriskålarna staplades slumpvis ovanpå varandra, sveptes in i aluminiumfolie och ställdes i en groningskammare vid 18/8°C, i 16/8 h ljus/mörker under två veckor. Därefter noterades antalet rotknoppar som grott (skott större än 0,5 cm) och som inte grott och proportionen grodda knoppar räknades ut per petriskål. Skott mindre än 0,5 cm var svåra att avgöra om de var grodda skott eller inte, därmed klassades de som ej grodda skott. Vid avläsningarna av grodda fragment uppstod problem med att bakterieangrepp förstört ett fåtal av fragmenten totalt vid vissa avläsningar.

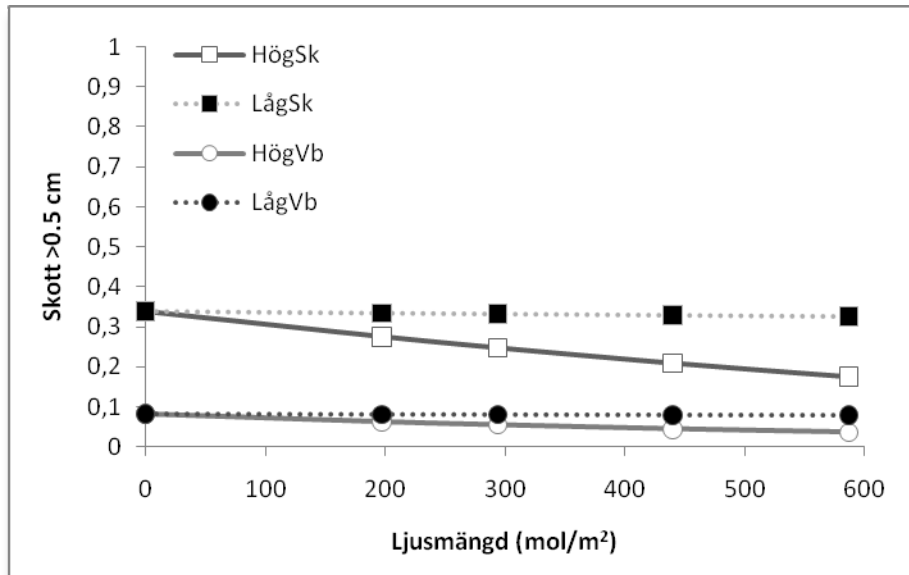
3.4 Statistik

Groningsvilligheten, ett mått på eventuell vila, utvärderades som andelen (proportionen) icke grodda knoppar och grodda skott större än 0,5 cm i relationen till totala antalet rotknoppar (summan av alla icke-grodda och grodda knoppar per skål). Den statistiska analysen utfördes i SAS 9.2 (SAS Institutet, 2008), Proc Genmod, med en multinomial fördelning och kumulativ logit länk. Pearson's χ^2 -statistika användes för att justera för överspridning. Faktorer som analyserades var: population, behandling eller intensitet (låg/hög) och fotoperiod (lång/kort). Behandling, intensitet och fotoperiod analyserades alltid i samspel med den kontinuerliga variabeln fotonintensitetssumma (se Tabell 3). På så vis uppskattades behandlingsspecifika effekter av ljusintensitet, och skillnader mellan behandlingar i utvecklingen av groningsvillighet beroende på summan av fotonintensiteten kunde testas. Sekventiella F-test användes för att undersöka vilka samspel som var signifikanta ($p < 0.05$), och ej signifikanta samspel togs bort ur den slutgiltiga modellen. Den statistiska analysen genomfördes av Josefine Liew på grund av statistikens komplexitet.

4. Resultat

I försöket analyserades om det fanns någon skillnad i groningsvillighet hos åkermolke mellan behandlingarna gällande dagslängd (kort/lång) och fotonintensitet (låg/hög). Den statistiska analysen i SAS visade att inga signifikanta skillnader fanns mellan leden när det gäller dagslängd (fotoperiod). Däremot erhöles en signifikant skillnad ($p < 0.0203$) när det gäller fotonintensiteten, där låg intensitet hade högre groningsvillighet än de led med hög intensitet

(Figur 1). Dessutom fanns en signifikant skillnad ($p < 0.0001$) mellan populationerna i groningsvillighet där Skåne har högre groningsvillighet än Västerbotten totalt sett (Figur 1).



Figur 1. Groningsvillighet vid olika fotonintensitet. Figuren visar modellerade proportioner grodda skott som är över 0,5 cm, vid hög och låg fotonintensitet för de olika populationerna av åkermolke. Sk= Skåne och Vb=Västerbotten.

Det fanns en skillnad mellan hur bra tillväxten var mellan de olika populationerna. Skånepopulationen växte generellt bättre under försöket än vad Västerbottenpopulationen gjorde. Dessutom var utseendet på rötterna annorlunda mellan populationerna, Skånepopulationen hade vitaktiga rötter med många små rotknoppar medan Västerbottenpopulationen hade gulaktiga rötter med färre rotknoppar. När det gäller utvecklingen verkade den inte ske normalt för en del av plantorna, vissa plantor sträckte sig inte som de borde och ett extremfall av plantorna blommade i rosettstadium.

5. Diskussion

I detta försök fanns en signifikant skillnad i groningsvilligheten mellan hög och låg fotonintensitet. Men det var högre groningsvillighet vid låg ljusintensitet, vilket är förvånande eftersom ljushmängden i antal timmar under ett dygn minskar på hösten snarare än ökar. Därmed kunde en inducering av vila p.g.a. lägre ljushmängd inte påvisas i detta försök. Någon biologisk förklaring till att låg ljusintensitet leder till högre groningsvillighet har jag inte kunnat hitta i litteraturen. Fler försök behöver göras för att kunna förklara detta, och avgöra om det har någon betydelse för vila.

En orsak till att groningsvilligheten inte försämrats vid "låg" ljusintensitet ($324 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) skulle kunna vara att fotonintensiteten är tillräcklig för att ge tillräcklig ljushmängd under

dygnet för att vila inte skulle induceras. Clapham, et. al. (1998) samt Johnsen och Skröppa (2000) anger $300 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ som hög ljusintensitet i sina respektive undersökningar. Den ”hög” fotonintensiteten ($485 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) i mitt försök skulle kunna skada fotoreceptorerna som känner av fotonintensiteten och ljusmängden. Det skulle kunna leda till att groningsvilligheten blir lägre. Eftersom fotonintensiteten i mitt försök var lägre än för normalt dagsljus ($1900 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, Taiz och Zeiger, 2006) är det inte rimligt att fotoreceptorerna skulle kunna skadas. I och för sig undersöktes det inte hur fotonintensiteten var för de våglängder (LR och R ljus) som fytokrom känner av. Fotonintensiteten mättes för PAR (400-700 nm) och inte för enskilda delar av det spektrumet. Om fotonintensiteten var extremt hög för LR och R kan fotoreceptorerna ha skadats, trots att fotonintensiteten för PAR var lägre än för normalt dagsljus. Inte heller detta är ett troligt scenario, eftersom lysrören i skåpen är utformade för att efterlikna det normala dagsljuset.

Med stöd från tidigare studier på åkermolke, som visat att en vila finns på hösten (Håkansson och Wallgren 1972, Brandsaeter, et. al., 2010), förväntade jag mig att kortdag skulle inducera vila. Det skulle innebära en lägre groningsvillighet under kortdagsförhållanden jämfört med långdagsförhållanden. En sådan skillnad fanns dock inte i detta försök. I försöket kunde ingen typ av vila påvisas beroende på hur lång dagslängden (fotoperioden) är.

En orsak till att vila inte induceras av kortdagsförhållanden i detta försök skulle kunna vara att temperaturförhållandena i klimatskåpen inte överensstämmer med de naturliga på hösten. Förutom att dagslängderna blir kortare på hösten, sjunker även dygnstemperaturerna. Det finns studier på olika *Prunus*-arter som visar att när vila induceras är både temperatur och ljus involverade (Heide, 2008). I åkermolkes fall skulle det kunna vara så att vissa temperaturförhållanden tillsammans med kortdagsförhållanden krävs för att vila ska induceras.

Noterbart är att det fanns en skillnad i hur de olika populationerna uppförde sig under försökets gång. Populationen från Skåne hade betydligt fler rotknoppar än vad populationen från Västerbotten hade. Vid avläsningarna fanns grodda rotknoppar i nästan alla petriskålar från Skånepopulationen, medan det i Västerbottenpopulationen var vanligare med att det inte fanns några grodda knoppar alls. Det visade sig också att det fanns en signifikant skillnad mellan populationerna i groningsvillighet (Figur 1), där populationen från Skåne hade större groningsvillighet än Västerbotten. Detta överensstämmer med studier av Brandsaeter, et. al. (2010), där det fanns en variation mellan olika populationer när det gäller antalet producerade skott ovan jord och efter fragmentering och plantering av rotsystemen. Där fanns en skillnad mellan åkermolke från olika länder i Norden (Danmark, Norge och Finland) men också inom länderna. Åkermolke har i andra studier visat ha en stor variation i utseende mellan olika platser (Holm et. al., 1997), vilket även bekräftas i denna studie. Här när det gäller hur rötterna ser ut gällande mängden rotknoppar och groningsvilligheten hos dessa.

Avslutningsvis, detta försök kunde inte visa att vilan på hösten hos åkermolke induceras av kortdagsförhållanden eller utav låg ljusmängd per dag.

6. Referenser

- Anderson, J.V., Horvath, D.P., Chao, W.S., Foley, M.E. (2010). Bud dormancy in perennial plants: A Mechanism for Survival. *Dormancy and Resistance in Harsh Environments*. E. Lubzens, J. Cerda and M. Clark, Springer-Verlag Berlin, s. 69-90.
- Benhod, G., Kigel, J., Steinitz, B. (1988). Dormancy and flowering in *Anemone coronaria* L. as affected by photoperiod and temperature. *Annals of Botany* 61, s. 623-633.
- Bjørn, L. O., and Vogelmann, T. C. (1994). Quantification of light. In: Kendrick, R.E (red.) and Kronenberg, G.H.M (red.), *Photomorphogenesis in plants – 2nd Edition*, s. 17-25. Kluwer Academic Publishers, AH Dordrecht. ISBN 0-7923-2550-8.
- Brandsaeter, L. O., Fogelfors, H., Fykse, H., Graglia, E., Jensen, R. K., Melanders, B., Salonen, J., Vanhala, P. (2010). Seasonal restrictions of bud growth on roots of *Cirsium arvense* and *Sonchus arvensis* and rhizomes of *Elymus repens*. *Weed Research* 50, s. 102-109
- Clapham, D., Dormling, I., Ekberg I., Eriksson, G., Qamaruddin, M., Vince-Prue D. (1998). Latitudinal cline of requirements for far-red light for the photoperiodic control of bud set and extension growth in *Picea abies* (Norway spruce). *Physiologia plantarum* 102, s. 71-78.
- Clapham, D. H., Ekberg, I., Norell, L., Vince-Prue, D. (2001). Circadian timekeeping for the photoperiodic control of budset in *Picea abies* (Norway spruce) Seedlings. *Biological Rhythm Research* 32, s. 479-487.
- Clapham, D., Ekberg, I., Eriksson, G., Norell, L., Vince-Prue D. (2002). Requirements for far-red light to maintain secondary needle extension growth in northern but not southern populations of *Pinus sylvestris* (Scots pine). *Physiologia Plantarum* 114, s. 207-212.
- Hallgren, E. (2000). Vilka ogräsarter förekommer mest frekvent och utgör störst andel av den totala ogräsmängden i olika grödor. Uppsala: Sveriges lantbrukuniversitet, fältforskningsenheten. ISSN 1404-5974.
- Heide, O.M. (1974). Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiologia Plantarum* 30, s. 1-12.
- Heide, O.M., Prestrud, A.K. (2005). Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree physiology* 25, s. 109-114
- Heide, O.M. (2008). Interaction of photoperiod and temperature in the control of growth and dormancy of *Prunus* species. *Scientia Horticulturae* 115, s. 309-314.
- Holm, L., Doll, J., Holm, E., Pancho, J., Herberger, J. (1997). *World weeds: Natural histories and distribution*. John Wiley & sons, Inc., 605 Third Avenue, New York. ISBN 0-471-04701-5.

- Howe, G.T., Hackett, W.P., Furier, G.R., Klevorn, R.E. (1995). Photoperiodic responses of a northern and southern ecotype of black cottonwood. *Physiologia Plantarum* 93, s. 695-708.
- Håkansson, S. (1969). Experiments with *Sonchus arvensis* L. I. Development and growth, and the response to burial and defoliation in different development stages. *Annals of the Agricultural College of Sweden* 35, s. 989-1030.
- Håkansson, S., and Wallgren, B. (1972). Experiments with *Sonchus arvensis* L. II. Reproduction, plant development and response to mechanical distribution. *Swedish Journal of Agricultural Research* 2, s. 3-14.
- Johnsen, Ö., and Skräppa, T. (2000). Provenances and families show different patterns of relationship between bud set and frost hardiness in *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research* 30, s.1858-1866.
- Lagercrantz, U. (2009). At the end of the day: a common molecular mechanism for photoperiod responses in plants? *Journal of Experimental Botany* 60, s. 2501-2515.
- Lang, G.A, Early, J.D., Martin, C., Darnell, R.L. (1987). Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22, s. 371-377.
- Lemna, W.K. och Messersmith, G. (1990). The biology of Canadian weeds. 94 *Sonchus arvensis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 70, s. 509-532.
- Li, C., Junttila, O., Ernsten, A., Heino, P., Tapio Palva, E. (2003). Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes. *Physiologia Plantarum* 117, s. 206-212.
- Lundkvist, A. (1998). Ogräsreglering i ekologisk odling: En enkätundersökning. *Växtskyddsnotiser* 62, s. 22-23.
- Lundkvist, A. och Fogelfors, H. (2004). Ogräsreglering på åkermark. Uppsala: Institutionen för ekologi och växtproduktionslära, Sveriges lantbruks universitet. Rapport 6. ISSN 1404-2339
- Mc Donald, M.S (2003). *Photobiology of higher plants*. John Wiley & Sons Ltd, Southern Gate, Chichester, West Sussex. ISBN 0-470-85522-3.
- Mölmann, J.A., Junttila, O., Johnsen, Ö., Olsen, J.E. (2006). Effects of red, far-red and blue light in maintaining growth in latitudinal populations of Norway spruce (*Picea abies*). *Plant, Cell and Environment* 29, s. 166-172.
- Ofir, M. and Kigel, J. (1999). Photothermal control of the imposition of summer dormancy in *Poa bulbosa*, a perennial grass geophyte. *Physiologia Plantarum* 105, s. 633-640.
- Olsen, J.E., Junttila O, Nilsen, J., Eriksson, M. E., Martinussen, I., Olsson O., Sandberg, G., Moritz, T. (1997). Ectopic expression of oat phytochrome A in hybrid aspen changes critical daylength for growth and prevents cold acclimatization. *Plant Journal* 12, s. 1339-1350.

Olsen, J.E. (2010). Light and temperature sensing and signaling in induction of bud dormancy in woody plants. *Plant Molecular Biology* 73, s. 37-47.

Rohde A, Bhalerao R.P. (2007). Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science* 12, s. 217-233.

Van der Schoot, C, and Rinne, P.L.H. (2011). Dormancy cycling at the shoot apical meristem: transitioning between self-organization and self-arrest. *Plant Science* 180, s. 120-131.

Smith, H. (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Reviews. Plant Physiology* 33, s. 481-518.

Smith, H (1994). Sensing the light environment: the function of the phytochrome family. In: Kendrick, R.E (red.), Kronenberg, G.H.M (red.), *Photomorphogenesis in plants – 2nd Edition*, s. 377-416. Kluwer Academic Publishers, AH Dordrecht. ISBN 0-7923-2550-8.

Taiz, L. and Zeiger, E. (2006). *Plant physiology*. Fourth edition. Sinauer associates, Inc, Sunderland, Massachusetts. ISBN 0-87893-856-7.

Thomas, B and Vince-Prue, D. (1997). *Photoperiodism in plants*. Second edition. Academic Press, San Diego, California. ISBN 0-12-688490-0.

Weidow, B. (2000). *Ogräs på åker och i trädgård*. Natur och kultur/LTs förlag. ISBN 91-27-35304-4.

Vince-Prue, D. (1984). Contrasting types of photoperiodic response in the control of dormancy. *Plant, Cell and Environment* 7, s. 507-513.

Vince-Prue, D. (1994). The duration of light and photoperiodic responses. In: Kendrick, R.E (red.), Kronenberg, G.H.M (red.), *Photomorphogenesis in plants – 2nd Edition*. s. 477-490. Kluwer Academic Publishers, AH Dordrecht. ISBN 0-7923-2550-8.