

Plantefysiologi

Vækstreguleringsmetoder og naturligt auxin

Af seniorforsker Hanne N. Rasmussen, Skov & Landskab, Københavns Universitet

Pomoxon og TopStar virker som vækstreguleringsmidler i nordmannsgran i kraft af deres indhold af α -naphthyl-eddikesyre (NAA), som er nært beslægtet med det naturlige plantehormon auxin, 3-indolyl-eddikesyre (IAA). Også andre vækstreguleringsmetoder kan sættes i forbindelse med auxin-balancen i topskuddet. I de seneste år har Pomoxon/TopStar mange steder været den foretrukne metode til begrænsning af topskuddets længde. Resultaterne er ganske pålidelige, men den fysiologiske virkemåde er uafklaret. Ny viden om skuddets naturlige auxin-niveauer og balancer giver stof til eftertanke om virkningen af de velkendte vækstreguleringsmetoder såvel som mulighederne for nye.

Naturligt auxin i nordmannsgran

En undersøgelse af cytokinin i nordmannsgran blev igangsat ved Skov & Landskab for nogle år siden, og ved en udvidelse af de

kendte analysemetoder blev det muligt for os også at få oplysninger om det andet vigtige væksthormon, auxin (IAA), samt stresshormonet abscisinsyre (ABA) og nogle udvalgte gibberellinsyrer. På grundlag af de mest komplette analyser, som findes over den årlige variation i hormonerne i et nåletræ (ja i en plante overhovedet), kan vi nu opnå en bedre forståelse af mange processer i træet.

Auxin produceres overalt i planten, men hovedparten menes at ske i de unge skud og blade; nåletræers nåle og knopper angives at producere og eksportere auxin, ligesom kambiet i stammen og grenene. Transport gennem træet kan finde sted via vækstrømmene i ledningsvævet, men desuden findes en elegant styret aktiv transport fra celle til celle. Denne transport finder almindeligvis sted i retning mod de ældre og centrale dele af planten og foregår langs kambiet og det nydannede ledningsvæv umiddelbart omkring det. På den ene side kan auxin altså spredes fra den ene ende af træet til den anden – den typiske hormonvirkning –, på den anden side kan det med celle-til-celle bevæ-

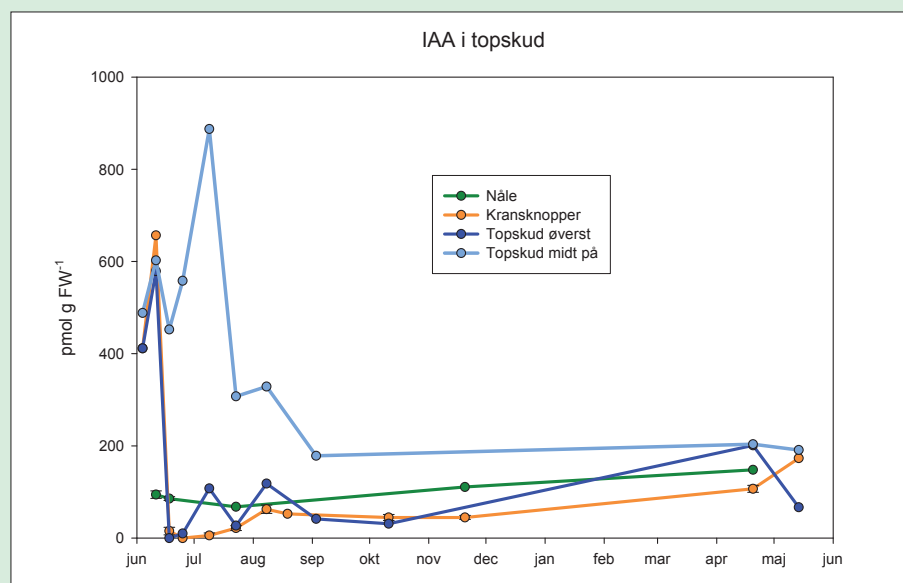
gelses lokalt koncentreres, således at det understøtter en modningsgradient, eller definerer et mønster, for eksempel for placeringen af nye nåle på skuddet.

Naturlige koncentrationer af både cytokininer og auxin er små. Hvis man tog 100 kg nåle, ville man kunne udtrække mindre end 2 mg naturligt auxin, idet den naturlige koncentration ligger omkring 100 picomol auxin/g friske nordmannsgranåle. Nålene har endda et moderat højt niveau, sammenlignet med andre plantedele (figur 1). Knopper ligger for eksempel en stor del af året på den halve koncentration, og gennemgår midt på sommeren en fase med ekstremt lidt auxin, straks efter at knoppene er blevet synlige på de unge skud. Dette forløb, som vises for kransknopper i figur 1, er påfaldende ens for alle knop typer, inklusive topknoppen. Eksport af auxin fra knopper sker derfor næppe, mens knopperne er små.

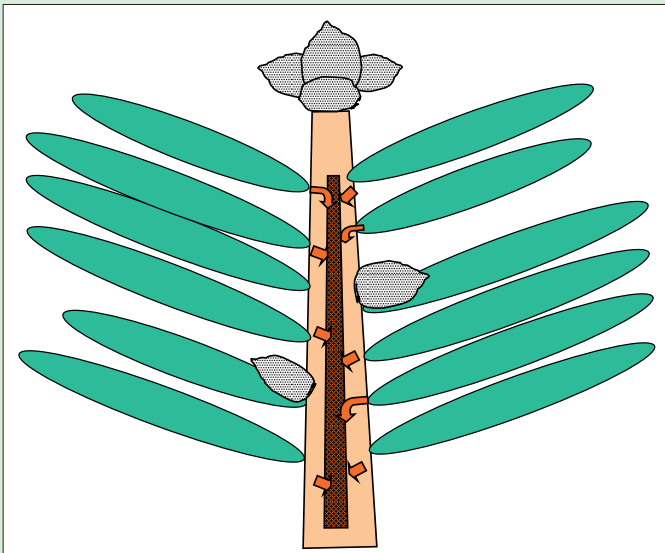
Om auxinkoncentrationen i topskuddet af nordmannsgran ved vi nu, at den midterste del af skuddet indeholder meget auxin. Niveauer på 500 pmol eller mere er gældende fra starten af juni og gennem hele højsommeren (figur 1), og altså også i det tidsrum, hvor man ville vækstregulere topskuddet. Der er desuden det meste af året en meget lavere koncentration i den øvre ende af skuddet. Denne ulighed ser ud til at holde sig gennem hele vækstsæsonen. Uafhængige undersøgelser i andre nåletræer (f.eks. i skovfyr) viser det samme billede, som menes at afspejle en stigende gradient nedad i skuddet. På samme måde, som en flod med mange små tilførende bække bliver stadig mere vandførende nedstrøms, kan den nedadgående auxinstrøm øges ved hjælp af tilførslen fra de mange auxinkilder, i ungt stængelvæv og nåle (vist skematisk på figur 2).

Velkendte vækstreguleringsmetoder – hvorfor virker de?

Pomoxon/TopStar – Disse handelsvarer indeholder som nævnt et auxin-lignende stof,



Figur 1. Naturlig auxin-koncentration i forskellige plantedele. Nordmannsgran 4-5 år gammel. Data fra Rasmussen mfl. Manuskript.



Figur 2. Skematisk fremstilling af auxinstrømmen i et typisk nåletrætopskud. Auxin eksporteres fra nålene og fra væv i stammen selv og føres nedad i kambiet og det yngste ledningsvæv. De mange kilder, som bidrager til strømmen, giver stigende koncentration nedad.

NAA. Blandt de mange virkninger af auxin er en stimulering af strækningsevnen. Auxin virker bla. ved at blødgøre cellevæggene; derefter vil saftspændingen forøge cellens rumfang. Normalt sker udvidelsen fortrinsvis i længderetningen: skuddet strækker sig, men bliver ikke mærkbart tykkere. Det skyldes, at stærke cellulosekrydstaller (mikrofibriller) i de længdegående cellevægge er orienteret på tværs. Sammenligning med en gammeldags tøndeholder nogenlunde: Hvis man overfylder den, vil tøndebåndene sørge for, at det er bund og låg, som først giver efter for trykket indefra. Når cellerne bliver længere, bliver skuddet det selvsagt også.

Hvordan kan tilførsel af auxin udefra så begrænse topskuddets strækning? Det er virkelig et "godt spørgsmål". Med de meget høje indre auxinniveauer midt på topskuddet er det nærliggende, at tilførsel af yderligere auxin bringer koncentrationerne op i et over-optimalt leje, og dette bringer stresshormonet ethylen til udvikling. Hvor meget NAA optages konkret, når topskud behandles? Vi kan forsøge et overslag, hvor man går ud fra anbefalet fremgangsmåde for at bremse topskudsvæksten (tabel 1):

Idet 130 nmol svarer til 130.000 pmol står det klart, at skuddet bliver udsat for koncentrationer langt ud over det naturlige, selv når dette er højest, omkring en faktor tusind mere. Det gælder også, hvis optagelsen er en del lavere end de anslåede 50%, eller hvis vi antager, at skuddet vejer noget mere eller mindre end de 10 g.

Det er velkendt, at topskudsregulering med NAA virker stærkest på yngre skud, og dette

harmonerer med, at de yngste skuds kutikula ikke er fuldt udviklet (det fedtholdige og vandskyende lag, som dækker overjordiske plantedele), og derfor mere modtagelige (= højere optagelsesprocent).

Når vækstreguleringen er doseret korrekt, ser man en forbigående slaphed og forvriddning af skuddet. Hvis man overdoserer, får man varigt hængende og misfarvede skud

(figur 3). Hvad sker der her? Noget tyder på en mere uorganiseret løsning af cellevæggene, som er karakteristisk, når cellevæggene ikke blot er påvirket af auxin men også af ethylen. Vækst i det ethylenpåvirkede væv foregår nu også i bredden fordi "tøndebåndene" ikke længere hindrer det. Resultatet for skuddet er det samme som for de enkelte celler – det bliver kortere end det ellers ville blive, samtidig med, at

Tabel 1 Eksempel på optagelse af auxin i et topskud (10-15 cm) underlagt vækstregulering med NAA.

*Stamtal pr ha	3000 Stk.
*Topstar pr ha	100 g
*Auxin (NAA) pr ha	1,50 g
*Auxin tilført pr træ	0,50 mg
Optaget i skud (anslået 50%)	0,25 mg
Molekylvægt NAA	186
Optaget i skud	0,0013 mmol 1,3 µmol 1300 nmol
Friskvægt af topskud (anslået)	10 g
Optaget i topskuddet	130 nmol/g friskvægt
Naturligt indhold (IAA)	50-500 pmol/g friskvægt

*Kilde: Niclas Scott Bentsen

**HJORTHEDE
PLANTESKOLE A/S**



**Kvalitet fra producent til
dyrker**



Tlf. +45 86 68 64 88 • Fax +45 86 68 64 40
mail@hjorthede.dk • www.hjorthede.dk



Figur 3. Typisk overdosering af vækstregulering med NAA, her også forsøgt på kransgrenene undtagen en. Foto: Steen Sørensen.

det bliver lidt tykkere. Vi har solidt belæg for, at skuddene bliver kortere ved NAA-behandling. Topskudstykkelsen derimod påkalder sig sjældent interesse, og forandringer vil heller ikke springe i øjnene på samme måde; nogle mener dog subjektivt at have registreret denne effekt.

Direkte tilførsel af et stof, *Cerone*, som frigør ethylen, har været forsøgt til vækstregulering og kan da også begrænse topskuddet, men virkningen synes svær at styre og medfører ofte skader på andre skud, rejste sideskud og andre utilsigtede resultater. Det synes at være en bedre ide at lade træet selv udvikle ethylen i fysiologisk tålelige mængder.

En interessant reaktion på overdosering er dårligt udviklede knopper. Knoppernes naturlige indhold af auxin på reguleringstidspunktet er som nævnt på vej helt i bund (figur 1). Hvis vi antager, at dette lave niveau er nødvendig for en korrekt udvikling af knoppen, må tolerancen for auxin være meget lav, og det er logisk, at utilsigtet tilførsel udefra på dette tidspunkt kan have en skadelig virkning.

Principielt skulle man også kunne stimulere strækingsvæksten med NAA, for eksempel i forbindelse med kulturstart. Man kan af tabellen regne sig frem til, at tilførslen af NAA i så fald skal være af en helt anden – ganske lav – størrelsesorden. Men det er ikke sikkert, det ville virke, for det naturlige indre niveau er formentligt optimeret i forhold til de eksisterende ressourcer for vækst i skuddet.

Nåleafpilning – Nåleafpilning er et effektivt (men ikke så hyppigt anvendt) vækstreguleringsmiddel. Ligesom med NAA-midlerne ved vi, at tidlig behandling er mest vækstbegrænsende, og fjernelse af flere nåle øger effekten. Hvis nålene, som vi antager, er auxinkilder, er et fald i skuddets indhold af auxin en god forklaring på den formindskede strækingsvækst efter nåleafpilning, og den forklaring understøttes af målinger i balsamfyr (*Abies balsamea*). Hvis ikke alle nåle skal fjernes, ved vi, at det mest effektive er at fjerne dem øverst på skuddet. Dette er logisk, når auxinet bevæger sig nedad i skuddet. Fjernelse af de øverste nåle vil påvirke hele skuddets strækning, mens fjernelse af de nedre kun har effekt på den nederste halvdel; denne sidste behandling kan så at sige ikke "mærkes" i vævet højere oppe. Det er desuden velkendt, at nålene nær ved knopper skal bevares; dårlig knopudvikling er en af nåleafpilningsmetodens svagheder: Dels kan der være tale om en rent fysisk beskadigelse af de unge knop anlæg, dels kan nærliggende fysiologiske problemer også spille ind. Nålene fremmer ved deres transpiration væskestrømmen op gennem skuddet, og deres eksport af auxin er med til at kanalisere udviklingen af ledningsvæv. Hvis nålene mangler i nærheden af knopperne, er det sandsynligt, at knoppernes forsyning med vand, sukker og næringsalte forringes.

Såring – Flere forskellige metoder til vækstregulering er baseret på såring, og hovedvirkningsmåden turde i de fleste tilfælde være ethylenudvikling. Stabsåring (se Videnblade Pyntegrønt nr. 6.3-6) er en me-

get indgribende metode, og det handler primært om at såre barken på stammens nedre del. Ganske vist fjernes de nedre grene også, men det synes ikke at være afgørende, om det er en eller flere krans. Når formindskelsen af træets produktionsapparat åbenbart ikke spiller den store rolle, kan det skyldes, at disse grene mest forsyner sig selv og kun bidrager beskedent til træets samlede husholdning.

Såring af topskuddet blev standardiseret ved udviklingen af Top-Stop® tangen, som placerer veldefinerede ar på det forveddede topskud og dermed hæmmer det fremvoksende skud. Metoden fungerer som et populært mekanisk alternativ til kemisk vækstregulering. Som med de andre metoder er behandlingstidspunktet afgørende for virkningens størrelse, og behandlingen er additiv, altså stærkere virkning af flere "klip", samtidig eller spredt over tid, sammenlignet med få (se Videnblade Pyntegrønt nr. 6.3-11). Denne metode bygger sandsynligvis på træets sårreaktion (ethylen), men samtidig kan der også være en hæmning af næringsforsyningen til det unge skud i og med, at sivævnet er delvist afbrudt.

Knoppilning – Fjernelse af kransknopper på topskud virker stimulerende på topskudstilvæksten og knopsætningen det følgende år (figur 4). Skønt virkningen altså er det modsatte af, hvad vi normalt tænker på med "vækstregulering", er det værd at tage ind i en samlet belysning af hormonerne i topskuddet. Det, som sker ved knopafpilning, ser ud til at være en heftig og langvarig forøgelse af cytokininerne i den tilbageværende topknop og i skuddet selv. Ændringer med hensyn til auxin finder vi derimod ikke overbevisende tegn på. Årsagen til vækstforøgelsen er, at topknoppen efter kransknopafpilningen vokser sig større og danner flere nåleanlæg end normalt. Skuddet strækker sig efterfølgende proportionalt med antallet af nåle, og resultatet er et længere topskud. Den omvendte behandling, fjernelse af topknoppen, havde ikke tilsvarende cytokinin- og vækststimulerende virkning på kransknopperne. Når knoppilning bruges på kransgrenene for at begrænse træets breddevækst kan der være lignende mekanismer på spil: den endestillede knop på grenen er jo en slags "topknop" for grenen, med sideknopper og tungeknap som "kransknopper".

Fremtidsperspektiver

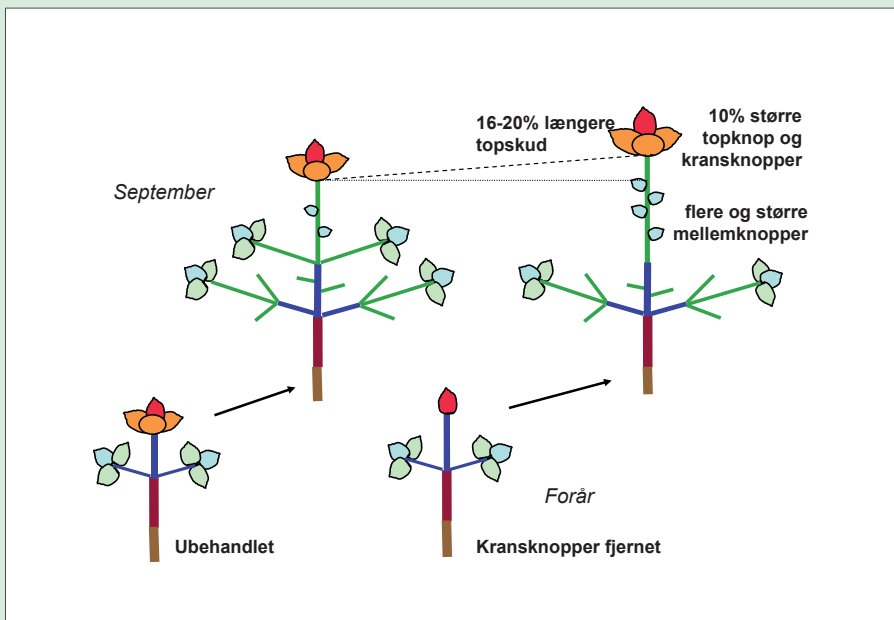
Hvis auxin er fællesnævner for flere af de topskudsbegrænsende indgreb, som erhvervet hidtil har anvendt med succes, er det nærliggende at se mere på auxins naturlige regulering og mulighederne for at gribe ind udefra. Der kendes flere kemiske stoffer, som hæmmer auxinsyntese eller -transport. Omvendt viser eksemplet om knoppilning,

at knoppens indhold af cytokininer er bestemmende for længden af det skud, som siden udfolder sig. En mulighed for top-skudsbegrænsning kan her ligge i en hæmning af cytokininindholdet i topknoppen det foregående år. Hvis sideknopper udøver en form for begrænsning på topknoppen, kunne der også være perspektiv i at stimulere dannelsen af mellemknopper. Flere mellemgrene er i forvejen et attraktivt mål i juletræsproduktionen, og vi kan påvise et potentielt knopanlæg over hver eneste nål.

Selvom kemisk-hormonel manipulation kan vise vejen til nye vækstreguleringsmetoder, løber man desværre nemt ind i godkendelsesproblemer, hvis der skal arbejdes i større skala med stoffer, som enten er miljøfremmede eller anvendes i naturfremmede koncentrationer. Hvis metoderne på længere sigt skal accepteres, går udviklingen formentlig i retning af "kleinkunst", altså tilførsel med minimalt spild, doseret individuelt til hvert træ. Hvorvidt dette vil være rentabelt afhænger af, hvilke andre muligheder, der viser sig for løsning af formproblemer. Allerede i dag doseres såvel kemisk som mekanisk vækstregulering som regel individuelt og ofte i flere runder.

Kilder

- Aldén T 1971. Seasonal variations in the occurrence of indole-3-acetic acid in buds of *Pinus sylvestris*. *Physiol Pl* (Copenhagen) 25: 54-57
- Christensen BK 2000. Topskudsregulering med hormonmidlet Cerone. *Nåledryk* 31: 15-16,
- Christmann A, Christmann J, Schiller P 1996. Phytohormones in needles of healthy and declining silver fir (*Abies alba* Mill.): Indole-3-acetic acid. *Trees* 10: 331-338



Figur 4. Når kransknopperne fjernes, sker der en hel masse med det topskud, som derefter udfolder sig: længere, kraftigere, flere mellemknopper, større knopper osv. Dette ved vi nu skyldes en kraftig og langvarig forøgelse af de interne cytokinin-niveauer i stammen og topknoppen.

- Rasmussen HN, Veierskov B, Hansen-Møller J, Nørbæk R manuskript . "Lateral control"; phytohormone relations in the conifer tree top, and the short and long term effects of bud excision in *Abies nordmanniana*. Indsendt til *Journal of Plant Growth Regulation*
- Rasmussen HN, Veierskov B, Hansen-Møller J, Nørbæk R, Bräuner Nielsen U 2009. Cytokinin profiles in the conifer tree *Abies nordmanniana*: Root-shoot relations in a year-round perspective. *Journal of Plant Growth Regulation* 28: 154-166. Doi 10.1007/s00344-009-9084-9

- Rasmussen HN. 2004. Turbostart. PS-nåledryk 47:23-26
- Rasmussen HN, Andersen L, Sørensen S 2003. Kulturstart i nordmannsgran 2. Forøgelse af stammetilvæksten. *Videnblad* 4.9-6
- Sundberg B, Little CHA 1987. Effect of defoliation on tracheid production and the level of indole-3-acetic acid in *Abies balsamea* shoots. *Physiol Pl* (Copenhagen) 71: 430-435
- Sundberg B, Uggla C 1998. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. *Physiol Pl* (Copenhagen) 104: 22-29



Vejledning i størrelser:

1 mol af et stof er lig med stoffets molekylvægt i gram
f.eks. IAA, molekylvægt 175:
1 mol IAA er 175 g.

1 mmol (milli-) = 1/1000 mol

1 µmol (mikro-) = 1/1000 mmol

1 nmol (nano-) = 1/1000 µmol

1 pmol (pico-) = 1/1000 nmol

Forst Flowmatic 500 Skovgødningspreder



Velegnet til juletræ- og pyntegrønts kulturer, maskinen er en luftgødningspreder, hvis blæser trækkes af traktorens kraftudtag. Gødningstilførslen og tudens svingninger trækkes af en oliemotor via traktorens olieudtag. Maskinen er liftophængt og derfor meget smidig til gødning i skoven.

Bovlundbjergvej 20 • DK-6535 Branderup J • Tlf. +45 7483 5233
Fax +45 7483 5395 • bovlund@bovlund.dk • www.bovlund.dk

SPECIFIKATIONER:
Tankindhold 500 kg / 1000 kg
Kastebredde op til 20 m, justerbar
Kastehøjde fra 2 - 3,5 m
Kraftbehov 35 hk
PTO 540
Gødningsmængde op til 2400 kg pr. time
Tud justerbar
Læsehøjde 1,24 m
Totalhøjde 1,80 m
Længde 1,60 m
Bredde 1,35 m
Vægt 370 kg

EKSTRAUDSTYR:
75° tud (standard) - 90° tud
Fjernbetjening - Højtryksfilter
Forhøjning for ekstra gødning.

BOVLUND