

E N G- O G B E I T E D Y R K I N G

Vekst og utvikling hos gras

Av

Arne Oddvar Skjelvåg

Kurs: PK 1 og PK 3.

Ås-NLH, mai 1974

LANDBRUKSBOKHANDELEN

ISBN 82-557-0021-8

I.	FRØET -----	1
A.	Anatomi -----	1
B.	Spiring -----	4
1.	Morfologisk utvikling -----	4
2.	Egenskapar ved frøet som er avgjerande for spiringa -----	6
a.	Alderen til frøet -----	6
	(i) Lagring i jord -----	6
	(ii) Lagring i hus -----	7
b.	Frøkvile -----	8
	(i) Allment -----	8
	(ii) Verknader av skal og agne -----	9
	(iii) Inhibitorar -----	10
3.	Ytre faktorar som verkar på spiringa -----	10
a.	Vatn -----	11
b.	Lufttilgang -----	12
c.	Temperatur -----	12
d.	Lys -----	14
e.	Jord og gjødsling -----	15
II.	UNDERJORDISKE PLANTEDELAR -----	16
A.	Anatomi og framvekst av ymist cellevev -----	16
B.	Morfologi, veksemåte og funksjon -----	22
1.	Grorøter -----	22
2.	Kronrøter -----	23
3.	Jordstenglar -----	28
C.	Faktorar som verkar på vekst og funksjon hos røter -----	31
1.	Lys og temperatur -----	31
2.	Jordfysiske tilhøve -----	36
3.	Jordkjemiske tilhøve -----	41
a.	Næringstilgang -----	41
b.	Surleik -----	43
4.	Hausting -----	43
a.	Tal haustingar -----	43
b.	Stubbhøgd -----	44
c.	Genetiske skilnader i evna til å tåla hausting -----	44
5.	Tevling mellom artar i same plantesetnad --	44

III.	OVERJORDISKE PLANTEDELAR -----	46
A.	Vegetativ vekst -----	46
1.	Blad -----	46
a.	Framvekst av blad -----	46
b.	Anatomi -----	51
c.	Faktorar som verkar på framveksten av blademe og seinare bladvekst -----	57
	(i) Lysintensitet -----	59
	(ii) Temperatur -----	59
	(iii)Daglengd -----	61
	(iv) Næringstilgang -----	61
d.	Faktorar som verkar på storleiken av blad	61
e.	Levealder til blad -----	62
2.	Strå -----	65
a.	Anatomi og differensiering -----	65
b.	Faktorar som verkar på vekst hos strå ----	70
	(i) Sortsskilnader -----	70
	(ii) Temperatur -----	72
	(iii)Lysintensitet -----	73
	(iv) Daglengd -----	73
	(v) Næringstilgang -----	74
3.	Sideskott -----	75
a.	Framvekst av sideskott -----	75
b.	Faktorar som verkar på framveksten av sideskott -----	79
	(i) Temperatur -----	79
	(ii) Lysintensitet -----	80
	(iii)Daglengd -----	80
	(iv) Næringstilgang -----	82
	(v) Vasstilgang -----	82
	(vi) Reservekarbohydrat -----	84
c.	Framvekst av nye skott i plantesetnad ----	84
	(i) Årstidsvariasjon -----	84
	(ii) Tal haustingar -----	87
	(iii)Næringstilgang -----	89
	(iv) Stubbhøgd -----	90
	(v) Variasjon i ein skottpopulasjon gjennom veksetida -----	90

B.	Generativ vekst -----	91
1.	Organa i blomsterstanden hos gras -----	91
2.	Faktorar som styrer førebuing og igangsetjing av generativ vekst -----	97
a.	Vernalisering -----	99
b.	Daglengd -----	101
c.	Temperatur -----	101
d.	Lysintensitet -----	102
3.	Faktorar som verkar på utviklinga av blomster- standen -----	102
a.	Framveksttidspunktet for skottet -----	103
b.	Daglengd, temperatur og lysintensitet ---	103
c.	Næring og vatn -----	104
d.	Fertilitet -----	104
4.	Blomstring og framvekst av frø -----	105
a.	Frø-økslingsmåtar -----	105
b.	Blomstring og spreing av pollen -----	107
c.	Pollen -----	111
d.	Frøemne og frø ved amfimiktisk avl -----	111
IV.	KARBOHYDRAT HOS GRAS -----	113
A.	Strukturelle karbohydrat -----	116
B.	Ikkje strukturelle karbohydrat -----	117
1.	Monosakkarid -----	117
2.	Oligosakkarid -----	117
3.	Polysakkarid -----	117
C.	Miljøfaktorar som verkar på reservekarbohydrat- mengdene -----	118
1.	Omgrepet reservekarbohydrat -----	118
2.	Hausting -----	120
a.	Tal haustingar -----	120
b.	Stubbhøgd -----	120
3.	Næringstilgang -----	123
4.	Temperatur -----	123
5.	Lysintensitet -----	123

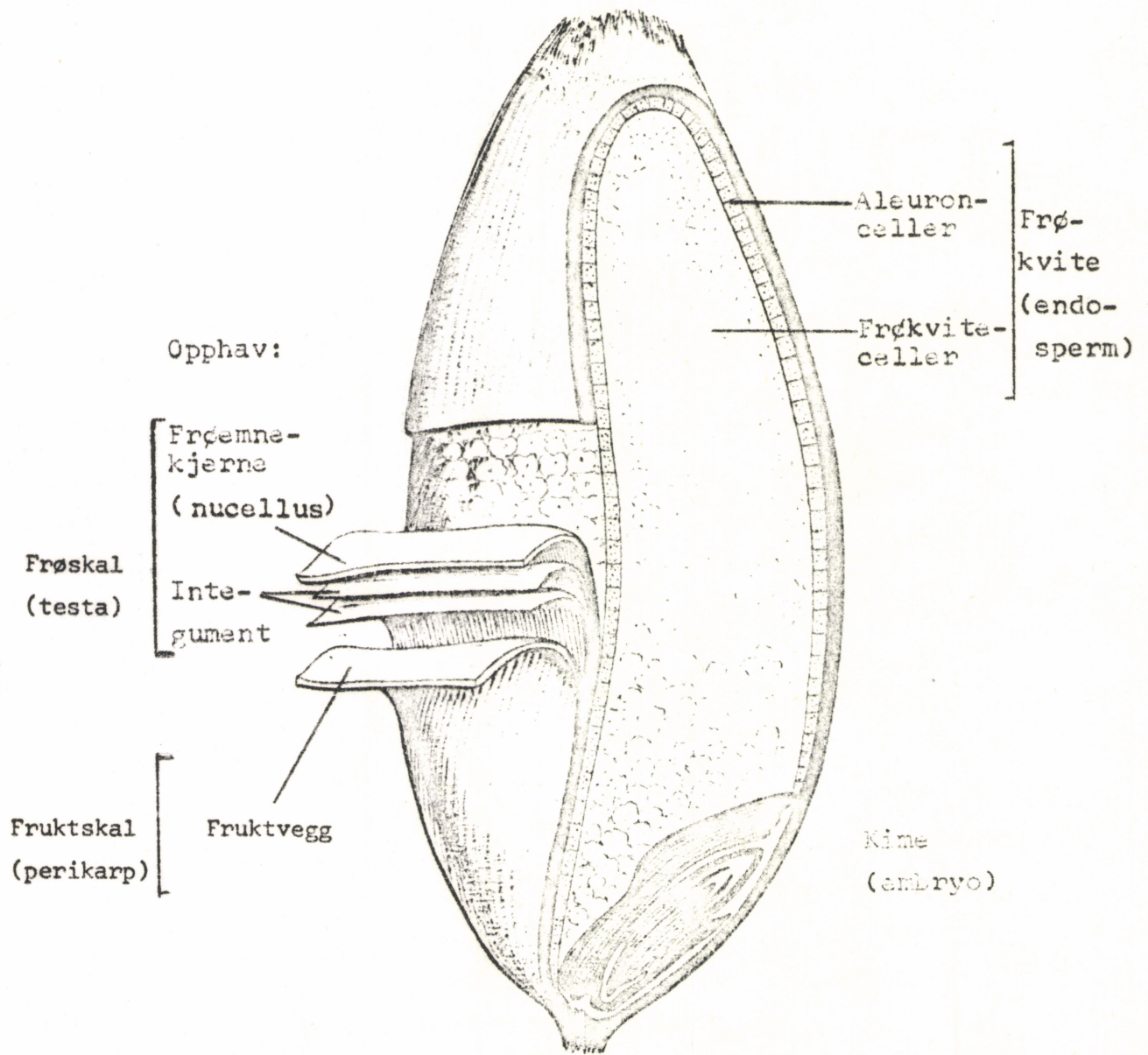
I. FRØET

A. Anatomi

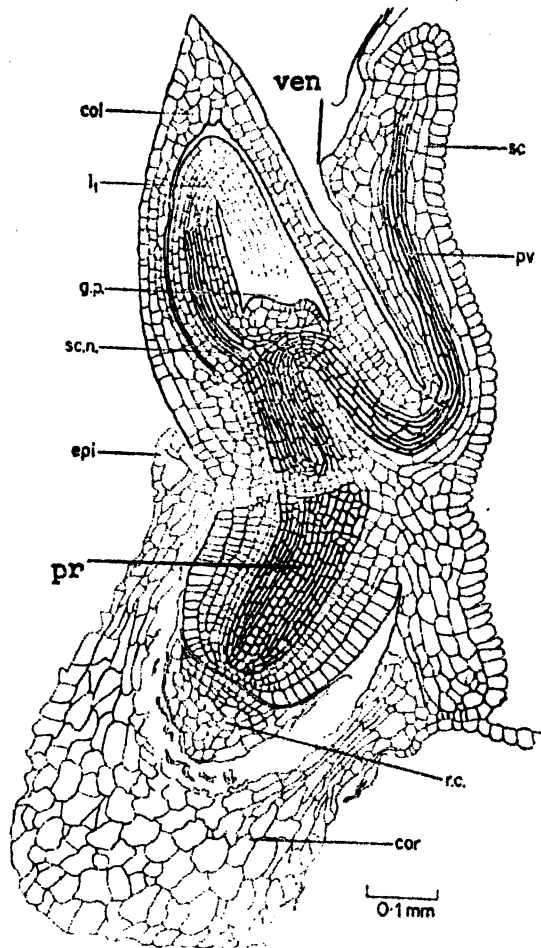
Grasfrøet er i røynda ei nøttefrukt. Ho har særmerkt form og kallast karyopse (av gresk, karyon = nøtt, opsis = likskap). Figur 1 syner ein skjematisk lengdeskurd gjennom eit kveitekorn, som kan vera eit typisk døme på ein karyopse. Det ytste, fleircella fruktskalet er laga av veggen i fruktknuten. Innanfor og samanvakse med fruktskalet ligg frøskalet, som er laga av dei to integumenta og restar av nucellus i fruktknuten hos morplanten. Integumenta kan stundom vera meir eller mindre resorberte (Lehmann & Aichele 1931, Berlyn 1972). Hos dei vanlegaste enggrasartane våre sit inneragne og forblad så fast at dei jamnast følgjer med frøet. Det gjeld også våre sortar av bygg og havre.

Aleuroncellene er levande, og dei skil seg frå andre celler i frøkviten ved å innehalda meir biologisk høgverdig protein og mineraleme. I mais er kalsium og magnesium bundne som tungløyselege salt av organiske syrer, som vert tekne i bruk ved spiring. I den daude delen av frøkviten inneheld cellene mest stive, men òg lagringsprotein (Müller 1957, Berlyn 1972). Kimen, som ligg i eine enden av karyopsen, har ei oppbygging som er særeigen for gras. Han er på mange måtar skapt som ein miniatyrplante. Figur 2 syner lengdeskurd av kimen hos ein festucoid grasart. Av nesten 150 ville grasartar i norsk og svensk flora er litt over 96 prosent festucoide (Lid 1963, Booth 1964). Hovuddraga i embryoet er likeins hos alle grasartar.

Skjoldbladet, slirebladet, epiblast og rotslira er alle organ som er særmerkte for kimen hos grasartar. Skjoldbladet (skutellum av scutum = skjold) ligg mellom resten av kimen og frøkviten. Det er stort sett samansett av parenkymatiske celler, men med unntak for yta på den takkute sida som vender mot frøkviten. Der ligg epitelceller i rekkjer avvekslande med kjertelceller. Ein meiner at epitelcellene har ein haustorisk funksjon når frøet spirer (Lehmann & Aichele 1931, Berlyn 1972). Skutellumknuten kan jamførast med ledknutar på strået til ein



Figur 1. Skjematisk langdeskurd gjennom kveitekorn.



- col : slireblad (koleoptile)
- l_1 : første grøne blad
- g.p. : veksepunkt
- sc.n. : skutellumknute
- epi : epiblast
- sc : skjoldblad (skutellum)
- ven : ventralskjel
- pv : ledningsstrenger
- pr : primær grorøt
- r.c. : rothette
- cor : rotslire (koleorhiza)

Figur 2. Lengdeskurd gjennom kimen hos Phalaris tuberosa (Barnard

1964).

utvaksen plante (sjå seinare). Leidningsstrengene frå skjoldbladet går inn til kimstengelen gjennom skutellumknuten.

Området der slirebladet sit fast på kimstengelen kallast koleoptileknuten, og han kan som skutellumknuten jamførast med ledknutar i utvaksne plantar. Stengelbiten mellom koleoptile- og skutellumknuten er ikkje utvikla i kimen hos festucoide grasartar. Hos panicoide artar er han vel utvikla i kimen.

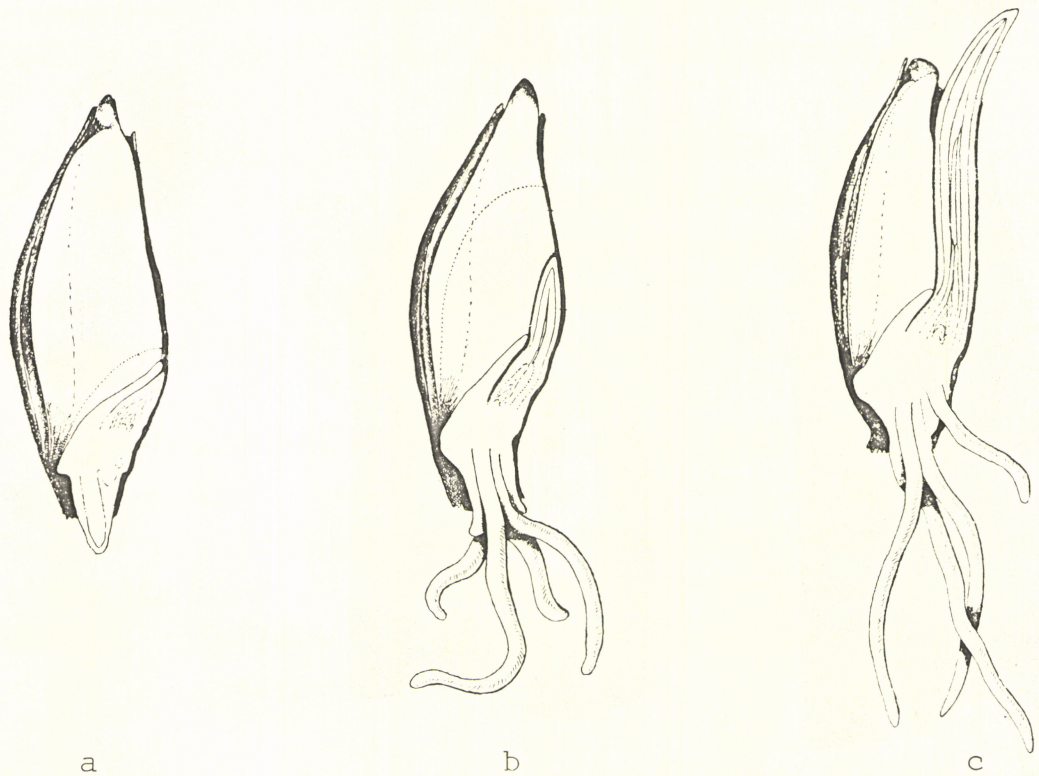
Slirebladet (koleoptilen, av koleos= slire, ptilon = fjør) er heilt som eit rør. I øvste enden er det ei lita opning. Slirebladet vernar veksepunktet med bladerna når brodden trengjer opp til jordyta. I veksepunktet hos ein mogen kime kan fleire emne til grøne blad[liggja ferdige. Hos mais er talt heilt opp til fem (Berlyn 1972).

Opphavet til dei særøigne organa i kimen hos gras er uviss, og det finst mange teoriar om homologien. For å nemna nokre døme, er stundom epiblast rekna som eit rudiment av eine frøbladet, skjoldbladet som enden av det andre, og slirebladet for å vera ei "forvaksen" slirehinne til det andre frøbladet. Rotslira skulle vera den verkelege, primære grorota. Teoriane er ofte motstridande (Barnard 1964, Berlyn 1972, Langer 1972). Ein enkel regel som er tenleg til praktisk bruk, samstavar med eit eldre syn på homologien. Skjoldbladet er da utvikla frå det første frøbladet, og slirebladet er homologt med det andre frøbladet.

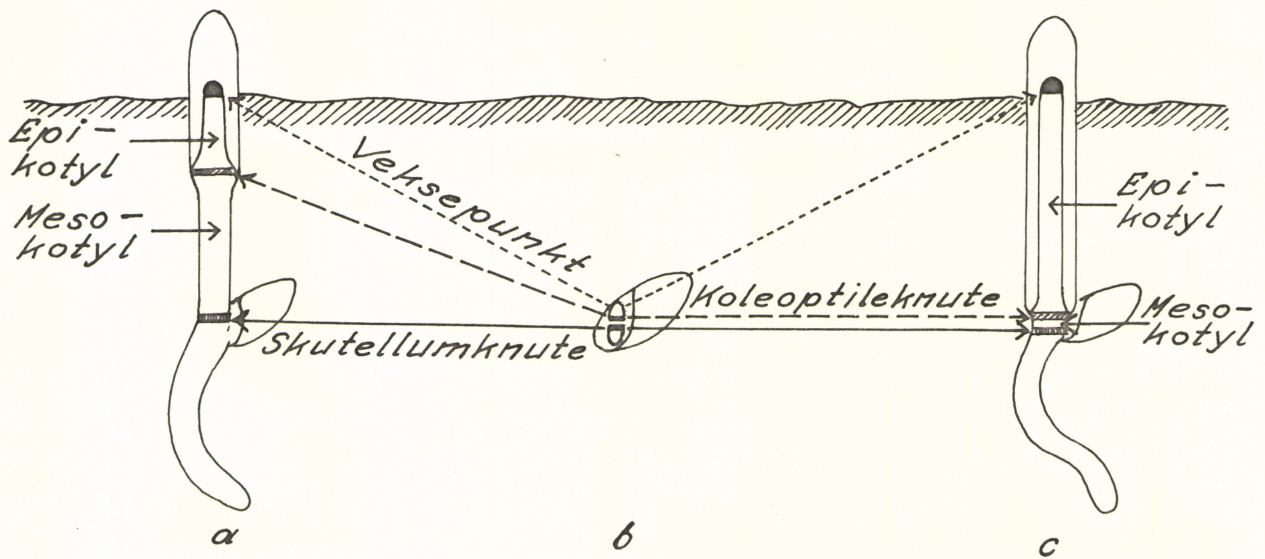
B. Spiring

1. Morfologisk utvikling.

Dei cellene som først tek til strekkja seg, er dei i rotslira og grorota. Rotslira er difor det første organet som trengjer seg ut gjennom skalet. Ho strekkjer seg litt ut frå frøet, men den primære grorota bryt snart gjennom rotslira. Siderøter på den primære grorota kjem òg snøgt til syne. Skjoldbladet vert liggjande fast ved frøkviten. Når opplagsnæringa i frøet er



Figur 3. Spiring hos bygg, lengdeskurd. a) strekking i røtslire og primær grorot. b) slireblad og blademe har byrja å strekkja seg. c) slirebladet bryt fram or inneragna (Schneegg 1921, sit.e. Lehmann & Aichele 1931).



Figur 4. Skjematisk framstilling av strekkingsvekst ved spiring i mørke. a) timotei, havre, mais. b) uspirt frø. c) bygg, kveite, rug.

oppbrukt, har ikkje skjoldbladet lenger nokon funksjon. Veksepunktet og slirebladet kjem jamt seinast i gang med veksten (jfr. fig.3).

Når frø spirer nede i jord, vert veksepunktet løft opp til jordyta ved strekking i stengelen. Stengelstykket mellom skutellumknuten og koleoptileknuten lagar nye celler som strekkjer seg. Dette første internodiet får da namnet mesokotyl i samsvar med gammal homologi (meso=mellom, cotyledon = frøblad). Denne spiremåten finn ein hos t.d. timotei, havre og mais (fig. 4a). Hos nokre grasartar kan ikkje mesokotylen veksa. Av dei meir kjende gjeld det bygg, kveite og rug. I desse artane er det internodiet over koleoptileknuten som veks (fig. 4c). I samsvar med gammal homologi kan dette andre internodiet kallast epikotyl (epi = over).

2. Eigenskapar ved frøet som er avgjerande for spiringa

a. Alderen til frøet.

Frø av fleire grasartar og korn er spireført på grønmogningsstadiet. Spireevna er meir bunden av utviklinga av kimen enn av oppfyllinga av frøkviten. Artar med frøkvile kan ha høgare spireprosent ved grønmogning enn ved gulumogning og seinare når kvila er kommen (t.d. sortar av hundegras og fløghavre).

Umoge frø misser spireevna snøgt ved lagring (Lehmann & Aichele 1931). Frø av kulturvekstane gror jamt betre enn frø av mange ville artar så lenge det er ungt, men det misser også spireevna raskare enn frø av mange villartar (Mayer & Poljakoff-Mayber 1963). Vidare verkar dyrkingsvilkåra, spireevna og vassinnhaldet ved hausting, handsaminga ved og etter hausting og endeleg råme- og temperaturvilkåra i lagerrommet på kor lenge frøet held seg spireført.

(i) Lagring i jord. Frø av hundegras, vanleg raigras, rug og havre dauda i danske forsøk raskare enn frø av bete, nepe, raudkløver og tiriltunge. Rug og havre tålte ikkje overvintring, og frø av vanleg raigras hadde nesten dauda ut ved å liggja i jorda frå hausten til april året etter. Hundegrasfrø derimot

grodde med spireprosent på over 50 etter ein vinter, men neste vår, etter to vintrar og ein sommar i jorda, var desse frøa også så godt som utdøydde. Spireevna heldt seg jamt betre i 13 tommar djupn enn ved grunnare lagring (Dorph-Petersen 1906, 1907). Maksimal levetid for fløghavrefrø vart i norske forsøk vurdert til 5 år i tørre innlandsstrøk og til 6-9 år i bygder med mildare og regnrikare vêrlag (Fykse 1970). Timoteifrø kan berga seg over vinteren her i landet når det vert sådd så seint at det ikkje gror om hausten. Dette er brukt ved haustsånad av attlegg til eng (Valberg 1968).

(ii) Lagring i hus. I danske forsøk vart frø som låg ved romtemperatur (ca. 18° C), spireprøvde kvart år inntil dei var daude (Dorph-Petersen 1904, 1925). Desse prøvene har nok såleis hatt lågare vassinnhald i frøet, men jamt høgare lagringstemperatur enn det som er vanleg på dei fleste frølagra. Det var elles stor variasjon mellom prøvene alt etter opphav og handsaming føre forsøket. Eit samandrag av resultatata er sett opp i tabellen nedanfor, og det syner ein tydeleg variasjon i levealder mellom artane.

Art	Tal år spireprosenten var høg	Tal år inntil spireprosenten var mindre enn 5
Engreverumpe		
Åkerfaks	1 - 3	5 - 8
Markrapp		
Engsvingel		
Vanleg raigras	2 - 3	5 - 12
Italiensk raigras		
Timotei		
Hundegras	2 - 5	8 - 12

Nyare, amerikanske granskingar har meir presise opplysningar om lagringsvilkåra. Dessutan var handsaminga før forsøket vart sett i gang meir einsarta. Dei syner jamt over ei mye lengre levetid for frøet enn det som går fram av dei danske forsøka (Canode 1972).

Temperatur, ° C	Opphavelig spireprosent	Relativ spireprosent = spire- prosent i prosent av den opp- havelege. Lagringstid 10 år.		
		21	10-15	5
Relativ råme, prosent		30-40	50-60	40
Timotei	98	89	81	101
Hundegras	96	64	35	95
Engreverumpe	84	98	94	103
Bladfaks	93	3	6	83
Hestehavre	90	40	60	102

Låg temperatur og tørr luft gav dei beste lagringsvilkåra for alle artane. Høgare temperatur og råare luft i lagret sette ned spireevna, men verknaden var ikkje likeins på artane. I hundegras har lagring i rå og kjøleg luft teke verre på spireevna enn om lagringsklimaet var varmt og tørt. I hestehavre derimot har kombinasjonen av varm og tørr luft vore mindre bateleg enn kombinasjonen kjøleg og rå.

Etter fem års lagring ved dei same vilkåra hadde ikkje spireprosenten for nokon art eller nokon lagringsmåte gått ned med meir enn ein femdel. Da har ein teke unna bladfaks ved dei to høgre temperaturnivåa (Canode 1965). Etter fem år hadde spireprosenten gått ned til 5-6 tidelar av den opphavelege, og etter ti år var desse frøa så godt som daude.

b. Frøkvile

(i) Allment. Åraakene til frøkvile kan vera mangslungne og varierende frå art til art, men dei fell jamt inn under ei eller fleire av desse formene:

1. rudimentær kime
2. fysiologisk umogen kime (inaktive enzym)
3. mekanisk motstand i skalet
4. skalet er ikkje eller lite gjennomtrengjeleg for vatn og/eller gassar.
5. innhald av spireinhibitorar

Det er helst formene under punkt 2, 4 og 5 som kan vera aktuelle i grasfrø. Rudimentær kime finst blant andre hos orkidéar, og mekaniske hindringar i skalet finn ein døme på hos hasselnøtt. Ugjennomtrengjeleg frøskal er typisk for mange artar i erte-familien. Det er elles laga arbeidshypotesar som freistar gi ei sams og allmenn forklaring på styringa av frøkvile i alle desse formene (Amen 1968).

Ettermogning i trong meining kan definerast som dei prosessane i kimen som krev tid, og som ikkje kan skundast på av anna enn høveleg lagring. Denne mogninga skjer ved tørr lagring, men stundom krevst det at frøet er imbibert (Mayer & Poljakoff-Mayber 1963). I dagleg og praktisk bruk er definisjonen ikkje så trong, og følgjeleg mindre presis. Ved lagring aukar spireevna hos fleire artar (t.d. Strand 1965, Fykse 1970), og dette vert kalla ettermogning. I mange høve har dei endringane som skjer, ikkje noko med endringar i kimen å gjera, men det kan vera fysiske og kjemiske endringar i frøet eller skalet. Årsakene kan vera brigde i samansetninga av opplagsnæringa, skalet kan verta meir gjennomtrengjeleg, spirehemmande stoff kan kverva eller spirefremmande stoff kan lagast. Det er svært vanskeleg å peika ut ei enkelt av desse endringane som avgjerande (Mayer & Poljakoff-Mayber 1963).

(ii) Verknader av skal og agne. Jamtover gror frø som har inner-agne og forblad på, seinare enn nakne frø av same art. Årsaka til dette er delvis mindre mekanisk motstand for groen hos dei nakne frøa, men agne og forblad hemmar stundom gassvekslinga og seinkar vassopptaket (Brown 1931, Lehmann & Aichele 1931). Det er ikkje påvist eller halde for sannsynleg at inneragne og forblad kan hindra vassopptaket hos grasfrø (Fendall & Canode 1971). Elles kan agne og forblad innehalda spireinhibitorar.

Såring av inneragne, forblad og skal fører oftast til raskare frøgroing. Såringa kan skje anten ved stikk, risp eller kjemisk ved vask i syre eller lut. Den viktigaste årsaka til raskare og stundom betre spiring etter såring vert ein gong sagt å vera den betre lufttilgangen, og andre gonger helst ei betre vass-tilførsle (Lehmann & Aichele 1931, Burton 1939).

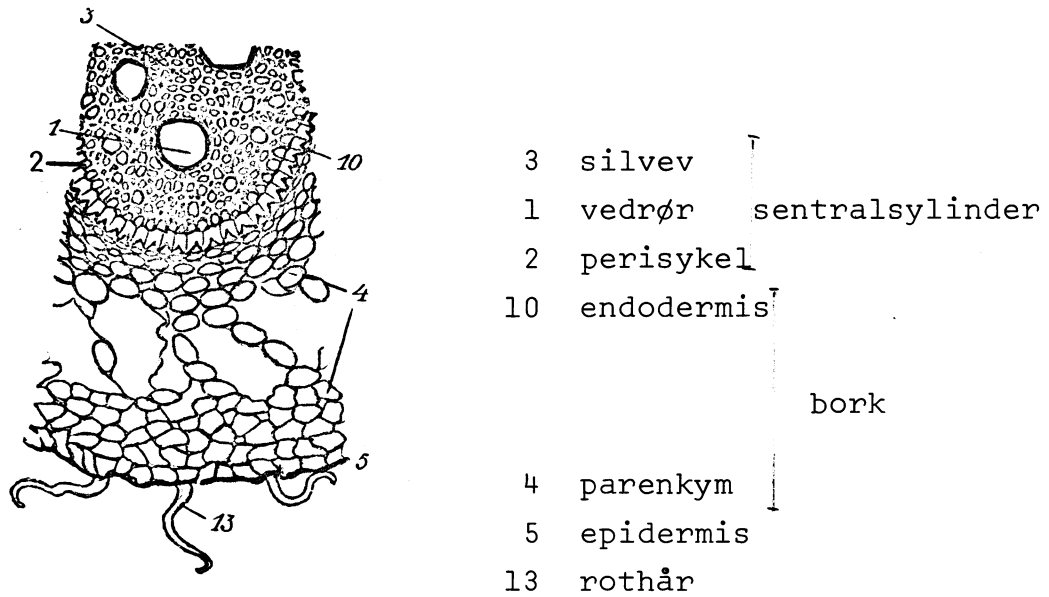
II. UNDERJORDISKE PLANTEDELAR

A. Anatomi og framvekst av ymist cellevev

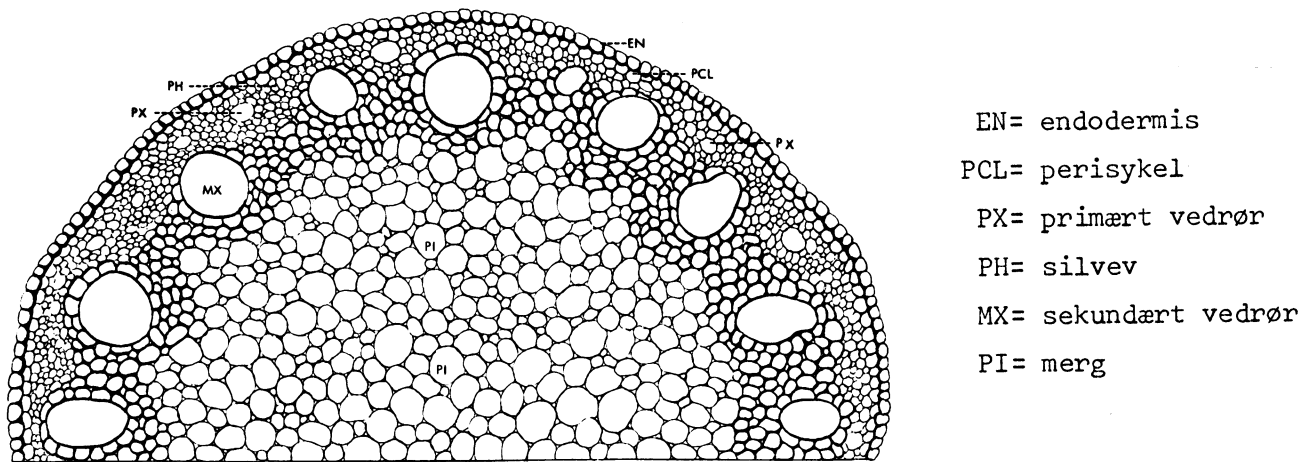
Gras har røter som er typiske for einfrøbladingar. Figur 5 syner tverrskurd av ein del av ei rot. Perisykelen er anten eitt eller to cellelag tjukk, men er ikkje alltid samanhangande i omkrinsen. I store røter (fig. 6) finst det fleire (10-14) eksarke vedrørgrupper rundt ein merg i sentralsylindren. Grupper av silvev ligg plasserte på same måten. I mindre røter er det færre grupper av både primære og sekundære vedrør og silrør, og mergen er mindre. I små røter (fig. 7) finst berre eit sekundært vedrør midt i og ingen merg. Dei aller minste røtene har berre primære vedrør.

I epidermis vert det avsett suberin i radiale og tangentiale vegger. Når rota eldest, vert cellene i parenkymet mellom sil- og vedrør, i perisykelen og i mergen lignifiserte. Cellene nett under epidermis kan også stundom verta lignifiserte eller innsette med suberin, og da lagar dei der eit vev som kallast exodermis. Eitt til fem cellelag innanfor exodermis vert stundom sklerifiserte. Parenkymet utanfor endodermis vert aldri lignifisert eller innsett med suberin. Stundom kan desse parenkymcellene brytast ned (fig. 5), og det vert opne rom. I eldre røter kan parenkymet bryta fullstendig saman, men det treng ikkje skada funksjonane til rota.

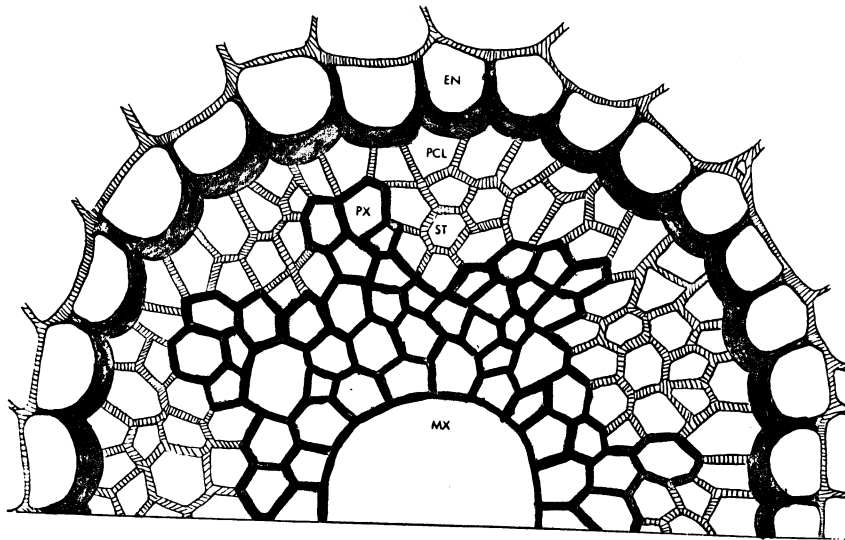
Epidermis er ofte ikkje lett å skilja frå rotborken innanfor, men cellene i rothårsona er karakteristiske skiljemerke mellom festucoide og panicoide grasartar (fig. 8). Rothårcellene hos festucoide artar er stuttare enn celler utan hår. Dette kjem både av skeiv deling og ulik strekking i første delen av strekkingsperioden. Håra står på skrå nedetter på rota. Hos panicoide artar er epidermiscellene jamstore. Rothåra, som står rett ut frå epidermis, kan veksa fram frå alle celler.



Figur 5. Del av tverrskund av rot frå strandrøyr (Korsmo 1952).

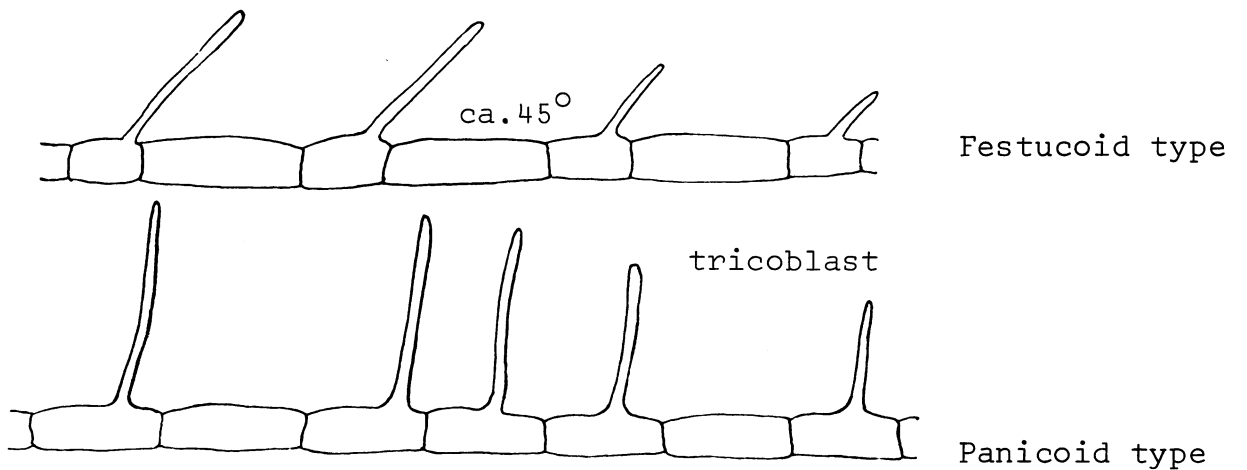


Figur 6. Tverrskund av en del av sentralsylinderen og endodermis hos ei stor rot frå mais (Booth 1964)



EN= endodermis
PCL= perisykel
ST= silrør
PX= primært vedrør
MX= sekundært vedrør

Figur 7. Tverrskurd av del av sentralsylinder og endodermis hos kveite. Lita rot (Booth 1964).



Figur 8. Rothår hos *Bromus anomalus* (øverst) og *Panicum lanuginosum* (nedst) (Booth 1964).

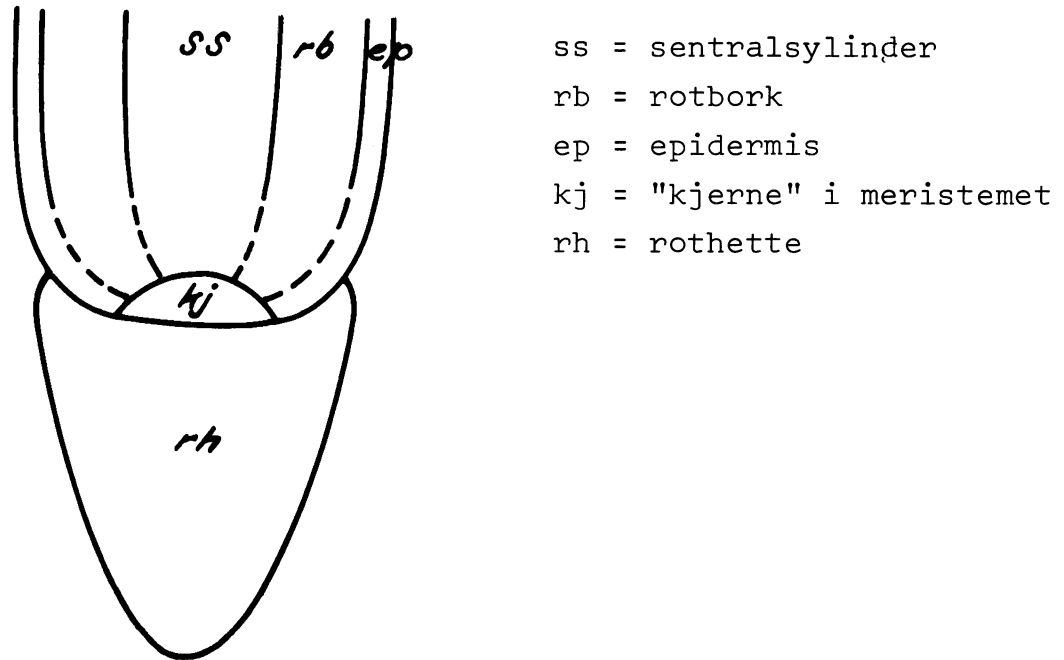
Hos timotei går storparten av celledelinga i epidermis føre seg i området 150 - 200 mikron bak rotspissen, og delinga er fullstendig slutt 450 mikron frå spissen. Ei sone med cellestrekking, som så vidt byrja 200 mikron bak spissen, enda om lag ein millimeter lenger bak i ein avstand av 1150 mikron frå spissen (Barnard 1964).

I rotmeristemet er det tre område som gir opphav til kvar sine delar av rota (fig. 9). I den "rolege kjernen", som dekkjer frå ein tredel til halvta av tverrmålet til rota, deler cellene seg sakte eller nesten ikkje. Hos mais er det 500-1000 celler i denne skiva midt i meristemet mellom rothetta og sjølve rota. Skiljet mellom "kjernen" og cellelaget som lagar rothettecellene, er tydeleg hos mais. På oversida er skiljet mellom "kjerne" og det mitotisk mest aktive cellevevet utydelegare (Clowes 1969).

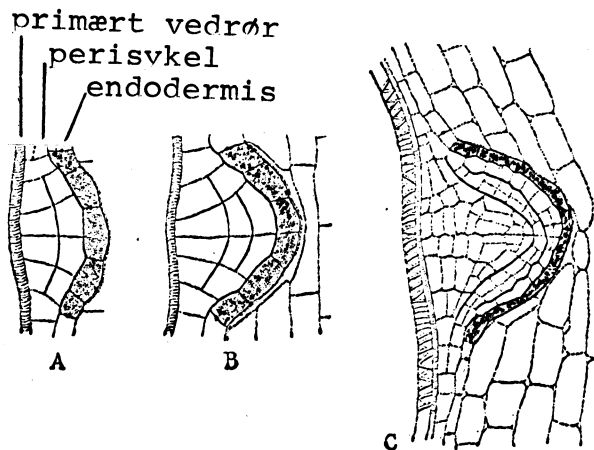
Siderøter hos både grorøter og kronrøter vekst fram endogent frå perisyklen. Framveksten av eit siderotmeristem og den første veksten til ei siderot (lateral rot) er illustrert i figur 10. Veksten startar med ei periklin (parallelt med yta) deling av cellene i eit lite område av perisykelen. Seinare kjem antikline (loddrett på yta) delingar, og rotmeristemet utviklar seg til det som er synt i figur 9.

Kronrøter veks så godt som alltid fram frå ledknutar på stengelen. Eit unntak finst hos strandrøyr (Arber 1934, s. 259). Kronrøter har såkalla kaulint opphav (sjå seinare). Det tyder at dei veks ut frå dei indre cellelaga i knuten. Figur. 11 syner korleis den første veksten til eit rotemne i stengelknuten ter seg (jfr. fig. 9)

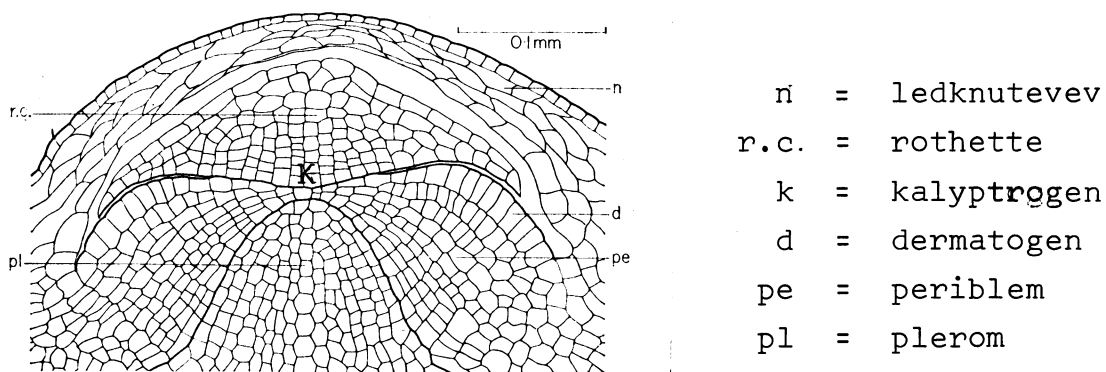
Den aller første veksten i eit rotemne når alle cellene i meristemet er aktive, går slik føre seg. Kalyptrogenet, som er eitt cellelag tjukt, lagar cellene til rothetta. Innanfor kalyptrogenet ligg eit anna eincella lag. Etter kvart som cellene der vert forskovne frå midta, deler dei seg periklint slik at det vert to lag. Det ytste av desse laga deler seg antyklint og vert såleis verande eitt cellelag tjukt. Dette laget heiter dermatogen, og det gir opphav til epidermis. Det



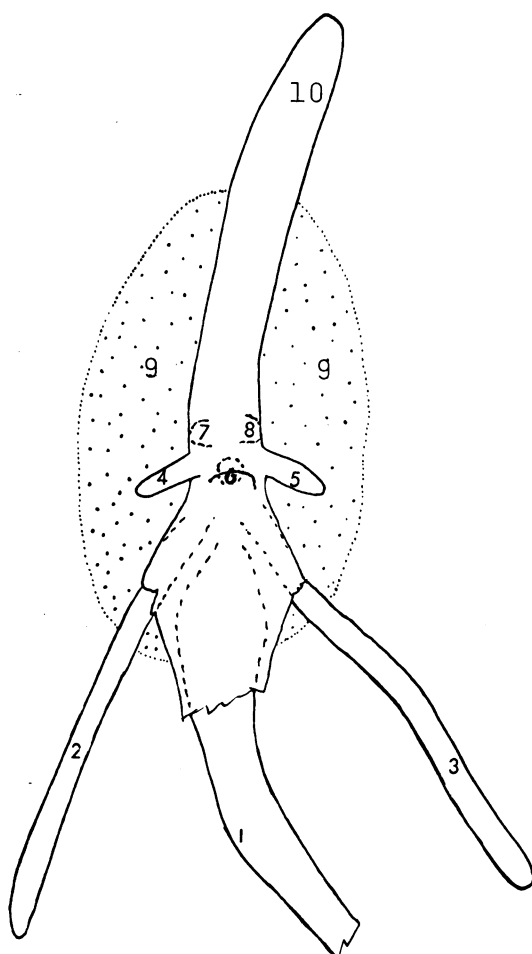
Figur 9. Skjematisk lengdeskurd av rotspiss hos mais. Eitt cellelag utanfor "kjernen" lagar rothettecellene. Cellene som seinare differensierer til sentralsylinder, vert til rett over "kjernen" i meristemet. Cellene frå ein ring på oversida og ut mot kanten av "kjernen" differensierer til rotbork og epidermis.



Figur 10. Utvikling av lateralt rotmeristem frå perisykel (Eames & MacDaniels 1947).



Figur 11. Lengdeskurd av rotemne ved stengelknute hos vanleg raigras (Barnard 1964).



10: Slireblad (koleoptile)

9: Skjoldblad (skutellum)

6, 7 og 8: Adventive grorøter
kan veksa fram her

2,3, 4 og 5: Laterale grorøter

1: Primær grorot

Figur 12. Grorøter hos kveite (Booth 1964).

indre laget gir opphav til periblemet, ei innhol kjegle som vert til rotborken. Holrommet i periblemet er fylt av pleromet, som gir opphav til sentralsylindren.

Den rolege kjernen i meristemet vert truleg utvikla nokså snart i kronrotemne frå ledknutane. Figur 11 er frå eit tidlegare stadium.

Nemningane på meristemdelane i figur 11 er ikkje brukte i figur 9 av eit fullt utvikla rotmeristem. Den figuren er i samsvar med Clowes's teori om den rolege meristemkjernen, og Clowes nyttar ikkje nemningar som til dømes kalyptragen.

B. Morfologi, veksemåte og funksjon

1. Grorøter

Ved spiring trengjer rotslira gjennom frøskalet og strekkjer seg litt. Dinst bryt den primære grorota gjennom rotslira, strekkjer seg og får siderøter, som også kallast laterale grorøter. Utanom desse røtene veks det fram ei eller fleire adventive grorøter frå ledknutane der skjoldblad og slireblad er feste til primæraksen. Siderøter på desse adventive grorøtene kallast òg laterale grorøter. Alle røter som har opphav i embryo, får vanleg namnet grorøter.

Grorøter kallast frørøtter på bokmål. Elles finn ein stundom namn som kimrot og primærrot brukte synonymt. Engelsk bruker primary eller seminal root.

Innan ein og same art varierer tal grorøter lite. Talet er såleis genetisk fastlagt, men det er påverkeleg av miljøet. Fleirårige grasartar med små frø har oftast færre grorøter enn storfrøa, eittårige artar. I nokre vanlege eng-grasartar er det funne 1 grorot hos engkvein, 1-2 hos engrapp, 2 hos bladfaks, 1-4 hos vanleg raigras og 2-4 hos hundegras (Baadshaug 1970).

Kveitegroar har ved relativt høg spiretemperatur fått fleire røter enn om temperaturen var lågare. I fleire grasartar har såing både på jordyta og i 1,3 cm djupn gitt større tal grorøter enn såing på mindre djupn.

Det skil mellom artar og det er vidare bunde av veksevilkåra kor lenge grorøtene lever og kva for nytte plantane har av dei. Stort sett er grorøtene fleire og varigare hos eittårige enn hos fleirårige grasartar. Om ein stadig fjernar kronrøtene, kan eittårige grasartar veksa og utvikla seg normalt fram til mogning berre med grorøtene. I tørre strøk hender det at kronrøtene ikkje vert fullstendig utvikla på grunn av skort på vatn, og da er grorøtene aktive heile veksetida.

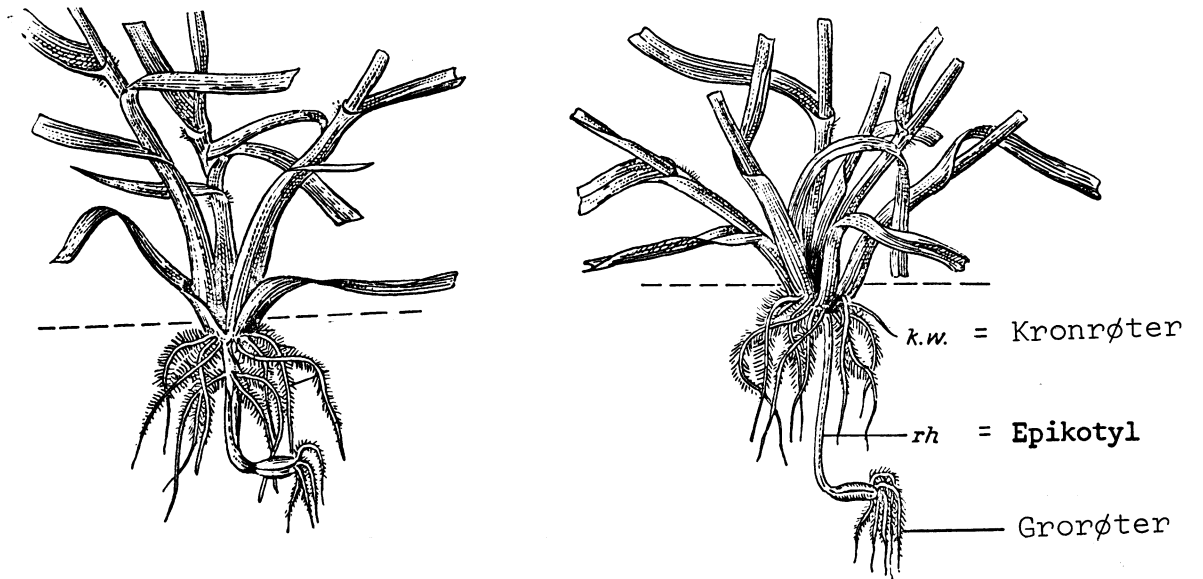
Hos fleirårige artar er det berre i såingsåret plantane har nytte av grorøtene, men dette gjeld ikkje ved sein haustsåing. Grorøtene kan vera aktive heile såingsåret også ved tidleg såing, men nytten av dei minkar etter kvart som kronrøtene kjem i funksjon. Fleirårige gras tåler ikkje at kronrøtene vert fjerna.

I amerikanske forsøk med i alt 14 artar fann ein at grorøtene hadde trengt ned til 15-25 cm djupn etter 3 veker. Etter 4 månader nådde dei ned til 60 cm og enda 90 cm hos eittårige gras.

2. Kronrøter.

Kronrøter kallast dei adventive røtene som veks ut frå ledknutar utanfor embryo. Alle røter på sideskott er difor adventive. Dei adventive røtene som veks fram frå slirebladknuten (ledknuten der slirebladet er fest), vert òg rekna som kronrøter når denne ledknuten er løft opp til jordyta ved strekking av mesokotylen. Kronrøter kallast stundom sekundære røter. Storparten av rotmengda hos fleirårige gras er kronrøter. Etter utsjånaden er namn som knipperøter og trevlerøter brukte generelt om røter hos gras. I engelsk litteratur vert fleire nemningar for kronrøter brukte om kvarandre: nodal, adventitious, secondary eller crown roots.

Dei første kronrøtene til ein frøplante kjem frå knutane mellom dei lågaste, ustrekte internodia. Røtene veks ut i høveleg djupn under jordyta etter at ledknutane er førte dit av strekking i mesokotylen eller i første internodiet over han (fig. 13). Dette gjeld sjølvstøtt berre når frøet spirer frå større djupn enn det som er høveleg djupn for framveksten av kronrøtene.



Figur 13. Plassering av kronrøttene hos rugplantar med strekt epikotyl, eller mesokotyl hos somme artar(jfr. figur 4). Tre cm så-djupn til venstre og 5 cm til høgre (Brouwer 1972).

Kronrøtene til hovudskottet tek til å veksa fram når planten har to synlege blad. Frå sideskotta tek dei ofte til å veksa fram når hovudskottet har fire fem synlege blad.

Kronrøtene er oftast sterkt greina, stundom opptil tre gonger. Siderøtene (greinene) vert kalla laterale røter. Diameter og strekkstyrke er størst hos hovudrota og minkar med ordenstalet til dei laterale røtene. Stundom vert det skilt mellom "næringsrøter", som er stutte og sterkt greina, og "støerøter", som er lange og utan greiner. Det er snautt nok påvist nokon ulikskap i funksjon mellom desse to typane av røter. Morfologien er elles sterkt påverka av miljøet (Baadshaug 1970).

I grasfamilien tykkjest det ikkje vera artar med røter som kan dra seg saman i lengderetninga, trass i at andre einfrøbladingar har kontraktile røter (Arber 1934).

Mycorrhiza er vanleg hos grasartane. Venteleg er det berre grasplantar som veks på svært fuktig jord som ikkje har mycorrhiza. Ein veit lite om kva denne symbiosen har å seia for vertsplantane. Nokre granskingar har slått fast at mycorrhiza kan hjelpa på fosforopptaket når innhaldet i veksemediet er lite tilgjengeleg og på den måten stimulera veksten (Baadshaug 1970).

I engreverumpe er det funne rotnollbakteriar. Nogtev (1938) meiner at bakterien (*Bacillus alopecuri*) spelar ei viktig rolle i nitrogenforsyninga hos denne arten. Han meiner vidare at stive som vert samla i rotnollane, vert brukt som reservekarbohydrat av planten, og at det kan vera grunnen til at engreverumpe byrjar veksten tidlegare om våren enn mange andre artar. I Aust-Finnmark har Rapp (1972) funne 4-6 mm lange og 1 mm tjukke "knollar" på rothåra hos engreverumpe. Slike rotnollar er ikkje omtala i andre grasartar enn engreverumpe (Metcalf 1960). Dei skil seg noko frå rotnollar hos erteplantar ved å ha berre ein leiingsstreng. Vidare ligg bakteriane i parenkymatiske celler, medan dei ligg i spesialiserte celler hos erteplantane (Krasil'nikova et al. 1967).

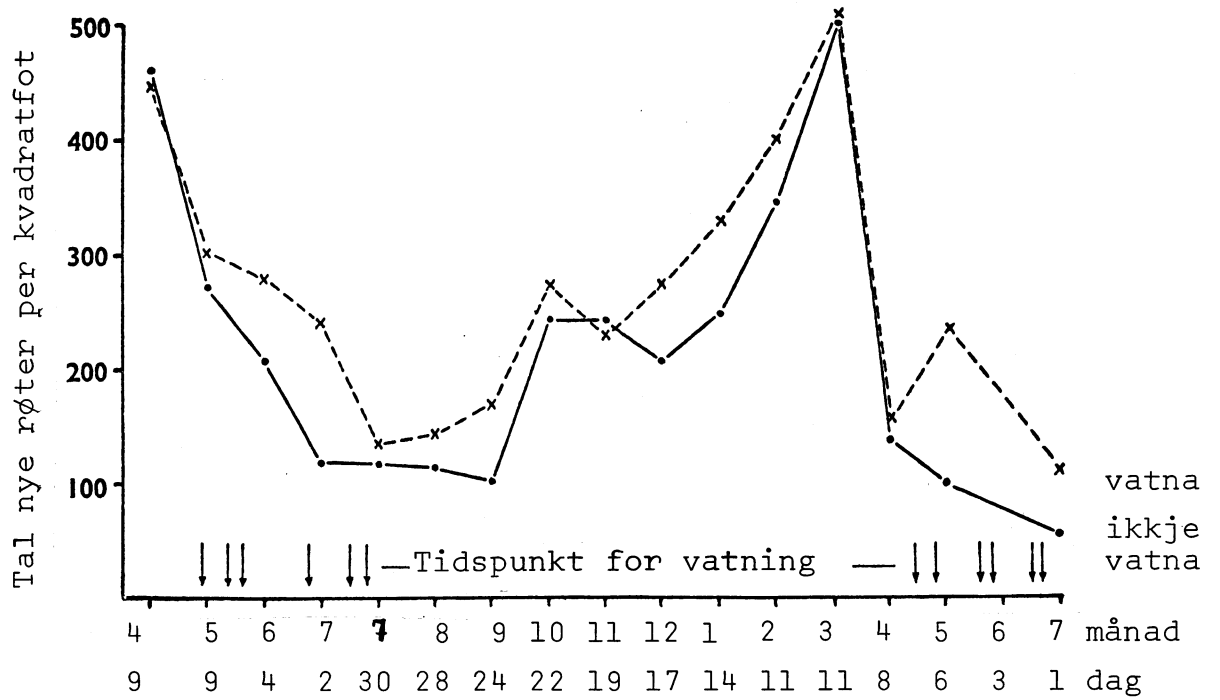
Granskingar omkring funksjonstida til røter er innfløkte på grunn av vanskar med å fastsetja klare kriterium på aktivitet. Men det er i alle fall klart at funksjonstida ymsar med både art og miljø. I prinsippet kan ikkje røter verta nemnande eldre enn det skottet dei har vakse ut frå. Derimot kan eit skott setja nye røter så lenge den fysiologiske aldren tillèt. På Rhode Island er det hevda at timotei, vanleg raigras, engsvingel og markrapp har eittårige røter, medan engrapp, flatrapp og hundegras hadde fleirårige røter. Granskingar frå England tyder òg på at røter hos vanleg raigras er lite varige, når dei har vakse fram om våren. Røter som voks ut om hausten, var derimot verksame opp til eit halvt år. Dette har helst samband med at høgare temperatur reduserer levealderen (Baadshaug 1970).

Framveksten av nye røter følgjer i høg grad framveksten av nye sideskott. Diverre har ein heller ikkje her norske granskingar å stø seg til. I England har flest nye røter vakse fram tidleg om våren (mars/april) hos raigras. Frå da av voks det ut stadig færre nye røter. Framveksten heldt seg på eit lågt nivå utetter sommaren, men om hausten tok han seg noko opp att (fig. 14). Det var variasjonsmønstret også hos hundegras og timotei (Baadshaug 1970). Lengdeveksten syntest å følgja same variasjonsrytmen som framveksten av nye røter.

I Noreg er det stuttare veksetid og raskare overgangar mellom vinter og veksetid enn der dei refererte forsøka er gjorde. Dette fører venteleg til at den lange sommarperioden med liten framvekst av nye røter og liten lengdevekst vert noko avstytt.

Det er ikkje uvanleg å finna meir enn halvta av rotmengda (i tørrstoff) i det øvste 10 cm tjukke jordlaget. Elles er det slik at ein større del av rotmengda finst grunt di eldre grasmarka vert, di tidare ho vert hausta, di meir ho vert vatna og di sterkare tevling det er mellom artane. Trass i denne opphopinga av rottørrstoff nær jordyta er den aktivt absorberande rotyta betre bytt i profilet, for di ho er konsentrert til eit stykke bak spissen av kvar rot. I engelske forsøk med førsteårseng av vanleg raigras gjekk uttørkinga like snøgt for seg i 60 og 90 cm djupn som høgare i profilet. Uttørkinga i djupna kom i gang berre litt seinare på sommaren (Baadshaug 1970).

Vanleg raigras (S23)



Figur 14. Årleg variasjon i framveksten av nye røtter i eng av vanleg raigras (Garwood 1968).

3. Jordstenglar.

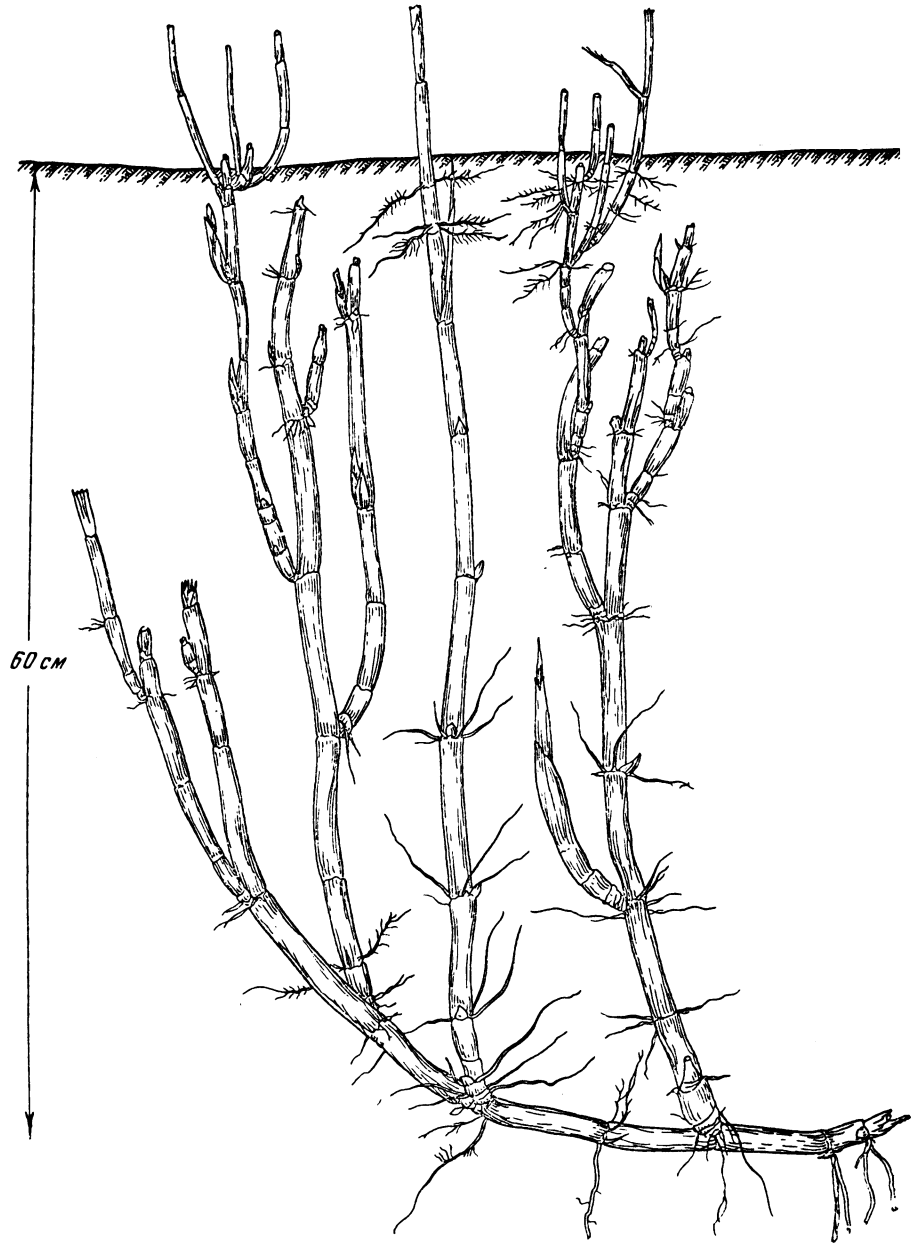
Både rhizom og stolonar er modifiserte sideskott (sjå seinare). Rhizom er underjordiske stenglar og ikkje å rekna for ekte røter. Stolonar er det overjordiske motstykket til rhizom. Begge desse stengeltypene set røter og lysskott frå ledknutane, der dei også har skjelblad. Hos bermudagrass (Cynodon dactylon) kan desse krypende stenglane utvikla seg til rhizom eller stolonar alt etter miljøtilhøva (Booth 1964). Rhizom må ikkje kallast "rotstokk", for di denne nemninga bør vera reservert for underjordiske organ som har dei anatomiske særkjenna til røter.

Rhizoma hos engrapp er såkalla determinante. Det vil seia at dei set lysskott ikkje berre frå ledknutane, men også endeknoppen av jordstengelen veks opp til plante, gjerne ikkje alt for langt frå morplanten. Hos kveke er rhizoma indeterminante, d.v.s. at endeknoppen ikkje veks opp til lysskott, som da kjem berre frå ledknutane. Denne typen rhizom er meir effektiv til å breia seg i jorda.

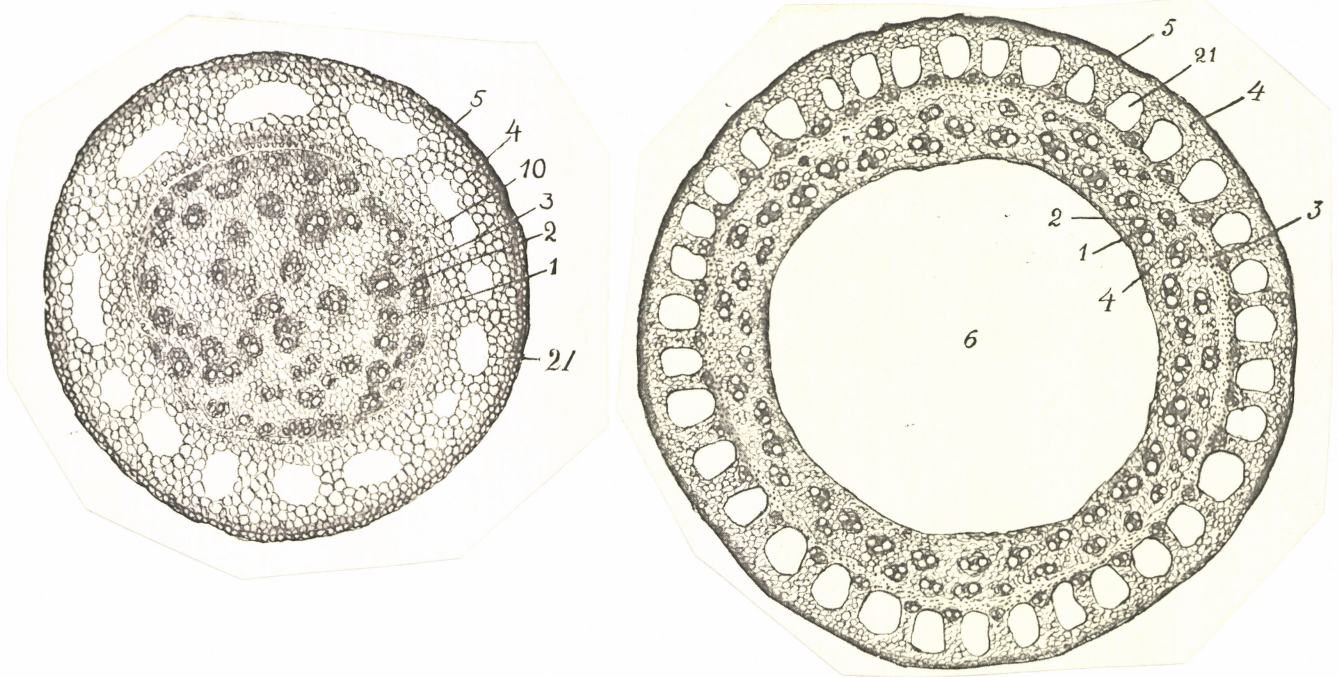
Rhizom kan greina seg på same måte som overjordisk stengel kan få sideskott (fig. 15), og dei finst usystematisk hos artar i dei fleste subfamiliane.

Det er ikkje uvanleg at rhizom har fylt merghole og ikkje er holer som overjordiske stenglar oftast er (fig. 16). Døme på artar med rhizom utan merghole er strandrøyr, engrapp og finntopp. Døme på artar med merghole i rhizoma er kveke, strandrug (Elymus arenarius), og krattlodnegras (Korsmo 1952). Rhizom tener òg som lagringstad for opplagsnæring, og fylte stenglar kan venteleg lagra større mengder reservekarbohydrat og nitrogen-sambindingar.

Trass i at stolonar ikkje er underjordiske organ, skal nemnast litt om dei for di det fell naturleg i samband med rhizom. Stolonar kan som rhizom vera determinante eller indeterminante. Likeins som rhizom kan stolonar vera fylte (t.d. krypkvein), eller ha open merghole (t.d. sandrøyr, *Ammophila arenaria*) (Korsmo 1952). Det er færre artar som har stolonar enn som har rhizom. Oftast finst stolonar hos gras i varme og moderat varme klimasoner, men også på nordlegare



Figur 15. Rhizom hos takrøyr (Serebrjakova 1971).



- | | |
|--------------|---------------|
| 1. Vedvev | 5. Epidermis |
| 2. Silvev | 6. Merghole |
| 3. Styrkevev | 21. Luftkanal |
| 4. Parenkym | |

Figur 16. Tverrskurd av rhizom hos strandrøyr til venstre og takrøyr, som har merghole, til høgre (Korsmo 1952).

Raigraset var ei artskryssing av vanleg og italiensk raigras (Rhodes 1968a)..

	Relative avlingar per plante	
	Strandsvingel	Hundegras
Reinsetnad	100	100
Blanding med raigras	25	12
Blanding med blåøy	38	17

Den ulike konkurranssevna til artane, som har gitt dette resultatet, tykkjest vera korrelert med framvekst og utvikling av kronrøter. Frøplantar av dei same artane vart granska ein månad etter spiring. Granskinga meiner å ha prova at det var tevlinga i jorda som var avgjerande for utslaga i avling (Rhodes 1968b).

	Raigras	Blåøy	Strandsvingel	Hundegras
Tal kronrøter/plante	9,9	7,3	3,3	3,2
Lengste rot, mm (avr.)	170	140	150	70
Tørrvekt av røter/plante, mg(avr.)	40	30	10	10

Avlingstala i øvste tabellen syner at raigras sette ned avlinga av dei artane det kom i blanding med, meir enn det blåøy greidde andsynes dei same artane. Av den nedste tabellen går fram at raigraset hadde både fleire og lengre røter og dermed større rotmengd per plante enn blåøy.

Både strandsvingelen og hundegraset var kua av raigras og blåøy, men hundegraset var verre utsett enn strandsvingelen. Frøplantane av hundegras hadde ikkje færre røter eller mindre rotmengd i tørrstoff per plante enn strandsvingelen, men dei lengste røtene var tydeleg stuttare hos hundegras.

III. OVERJORDISKE PLANTEDELAR

A. Vegetativ vekst

Den vegetative veksten hos gras er eit stadig omlaup av initiering, celledeling, strekking, differensiering og aldring av dei ymse organa. Ved spiring vert veksepunktet løft opp til jordyta ved strekking av mesokotylen eller epikotylen (fig.4), og ved normal utvikling vert det liggjande nede ved jordyta så lenge det er i vegetativ fase.

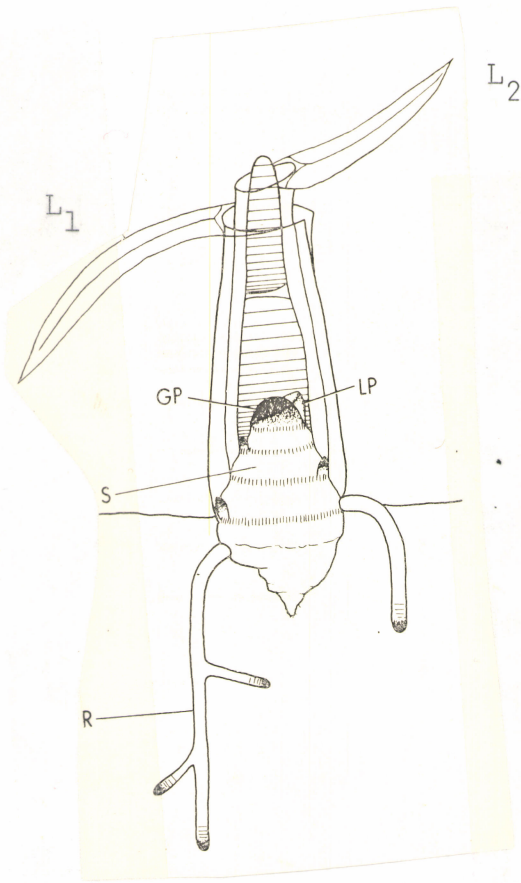
1. Blad

a. Framvekst av blad.

Alt i embryo er emna til dei 1-5 første grønne blada ferdige. Så lenge veksepunktet er i vegetativ fase, veks det fram nye blademe. Blada veks fram i akropetal rekkjefølgje (akro=topp, petal=søkjande). Det vil seia at dei eldste blada sit nedst på stengelen, og yngre blad veks fram innanfor og ovanfor dei eldre. Figur 24 og 25 syner plasseringa av veksepunktet med blademe og blad hos gras i vegetativt stadium.

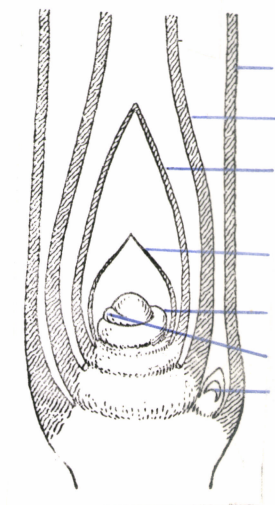
Der det har vakse ut eit blad på den stutte stengelen, vert det ein ledknote (nodium). Stengelstykkja mellom nodia heiter internodium, og dei er svært stutte på det vegetative stadiet. Etter kvart som planten vert eldre, veks det fram fleire blademe i stengelenden. Det som ofte er kalla veksepunkt, sit midt i stengelenden, og det kan heller kallast stengelspiss (fig. 26).

I stengelenden kan det vera varierende tal ustrekte blademe, men innan same art er det nokså konstant. Lang stengelende med 15-20 blademe finst t.d. hos italiensk raigras og gulaks. Mellomlang stengelende med 5-10 blademe har dei fleste eng-grasartane som vanleg raigras, timotei, svingel og kvein. Ein stutt type med 1-3 blademe finst hos kornartane. Mikrofotografi av stengelende hos timotei er synt i figur 27.



- L₁ : 1. blad
- L₂ : 2. blad
- GP : stengelspiss
- LP : blademne
- S : interkalært meristem
- R : kronrot

Figur 24. Skjematisk teikning som syner plasseringa av veksepunktet (skottstaden) hos ung grasplante (Madison 1970).



- slire til 1. grønne blad
- 2. grønne blad
- bladplate til 3. grønne blad
- emne til 4. blad
- emne til 5. blad
- emne til 6. blad
- 1. sideskott

Figur 25. Vegetativt veksepunkt hos plante med to synlege blad av bladfaks (Serebrjakova 1971).

I figur 28 er de anatomiske delar av stengelspissen hos kveke namngjevne. Ytst ligg det eitt cellelag tjukke dermatogenet. Innanfor det ligg hypodermis, som òg er eitt cellelag tjukt. Deretter følgjer subhypodermis, med eitt cellelag og indst sentrallekamen.

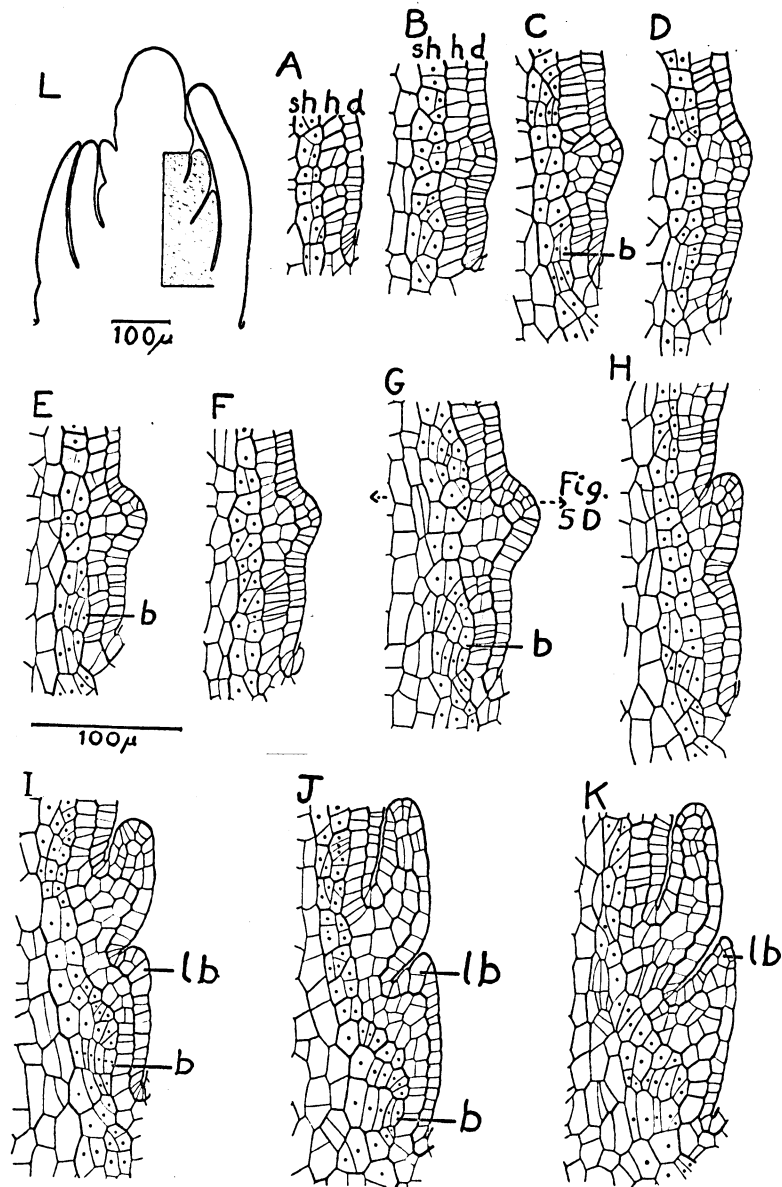
Framveksten av eit blademe frå stengelspissen er synt i fig. 29. Cellene i dermatogen og hypodermis har ved vanleg lengdevekst av stengelspissen antiklin deling (deler seg loddrett på yta til spissen). Når eit blademe tek til å veksa ut, deler nokre celler i dermatogenet seg periklint (parallelt med yta)(fig. 29, b,c). Så følgjer nokre celler i hypodermis etter med periklin deling. Den meristematiske aktiviteten skjer den første tida i ytste enden av blademet. Seinare går celledelinga for seg der blademet er fest til stengelspissen.

I den første veksten til blademet deler også nokre celler i subhypodermis seg periklint ein eller to gonger. Dette vert til provaskulære leiðningsstrenger for midtnerven. Bladet har såleis stort sett opphav i dei to ytste cellelag av stengelspissen. Dette er kalla "foliært" opphav, som fleire andre organ har sams med blada (foliært av folium = blad).

Blademet veks først ut som ei utbolning på eine sida av stengelspissen. Deretter breier veksten seg rundt heile spissen, slik at blademet til slutt femner om han som ein krage (fig.27).

Omkrinsen av stengelenden avgjer bladbreidda. Breiare blad har fleire cellerader og ikkje større celler under elles like vilkår. Bladema veks fram skiftevis på kvar si side av stengelspissen. Difor vert alle blada på same skottet sitjande i same plan, men skiftevis motsette i rekkjefølgja oppetter stengelen.

Det meristematiske vevet ved grunnen av eit blademe vert snart (ved lengd på vèl 1 cm i vanleg raigras) delt av eit smalt band kompakt parenkym. Den øvre delen av meristemet gir vekst i bladplata, og den nedre delen lagar celler til bladslira. Bladplatemeristemet er aktivt inntil spissen av plata når ut or bladslira til det nest eldre bladet. Cellestrekinga går føre



Figur 29. Opphav og den første veksten til blademe hos kveke.
L: syner i utskurd plasseringa av figur K.
A - J: syner framveksten av organa i figur K.
sh = subhypodermis, h = hypodermis, d = dermatogen,
lb = blademe (emne til bladplate), b = byrjande fram-
vekst av sideskott frå sh (Sharmann 1945).

seg berre i den delen av plata som ligg gøymt i eldre bladslire. Bladsliremeristemmet tek over all celledeling når bladspissen når fram i lyset, og dette meristemmet er aktivt inntil slirehinna når fram i lyset. Da stoggar også cellestrekkinga i bladslira.

Slirehinna veks fram frå epidermis av bladet når bladplata er utvaksen, og ho er to cellelag tjukk. Slirehinna har svært varierende utforming (fig. 30).

I overgangen mellom bladplate og bladslire ligg kragen. Cellene der kan til ein viss grad strekkja seg eller dra seg saman. Når bladet har vakse fram or den omgjevande slira, er det cellene i kragen som avgjer orienteringa til bladet, og dei kan for ei tid skifta orienteringa til bladplata. På kragen kan det stundom vera utvekstar mot oversida av bladet. Dei er kalla bladøyre (auricula).

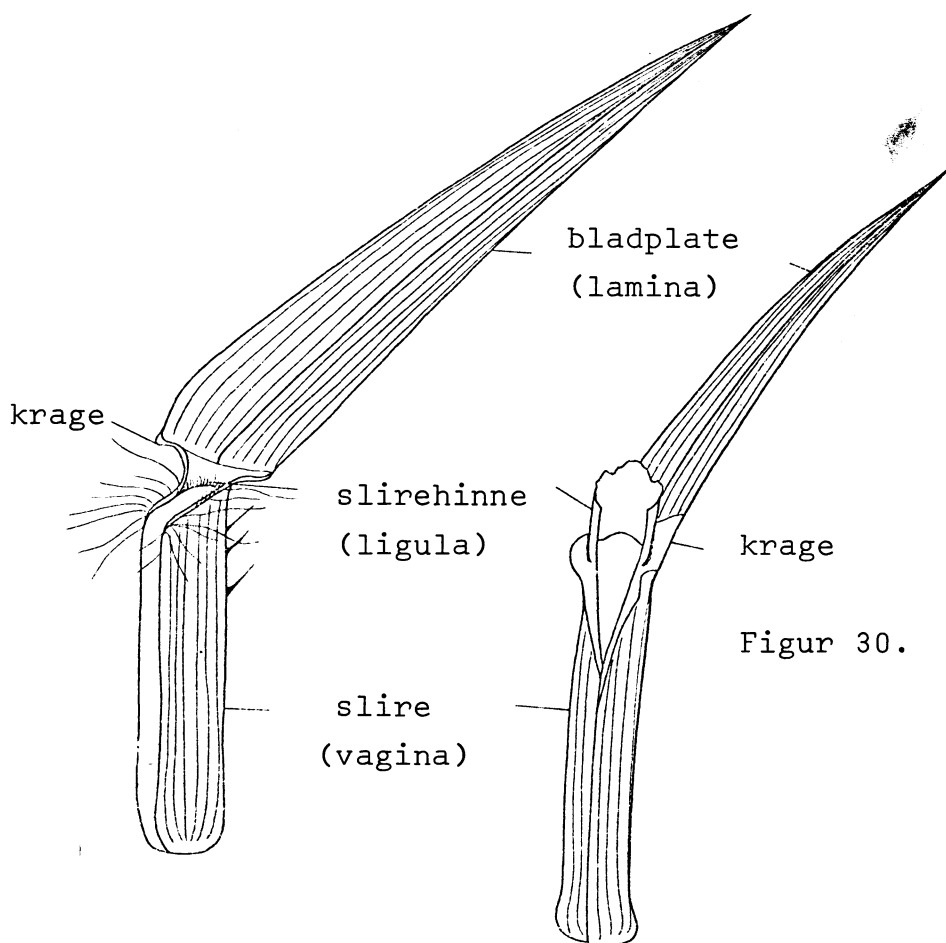
Bladslira er oftast open i den sida som vender bort frå bladplata, men nokre artar har heilt samanvaksen bladslire, som da vert som eit heilt rør. Slik bladslire finst hos t.d. bladfaks, rugfaks og hengjeaks.

Som blademe er bladplata anten bretta eller rulla rundt stengelenden. I blad som er bretta, stikk gjerne midtnerven ut som ein kjøl på undersida (den abaksiale sida), og bladet kan i visse høve få ein V-forma tverrskurd.

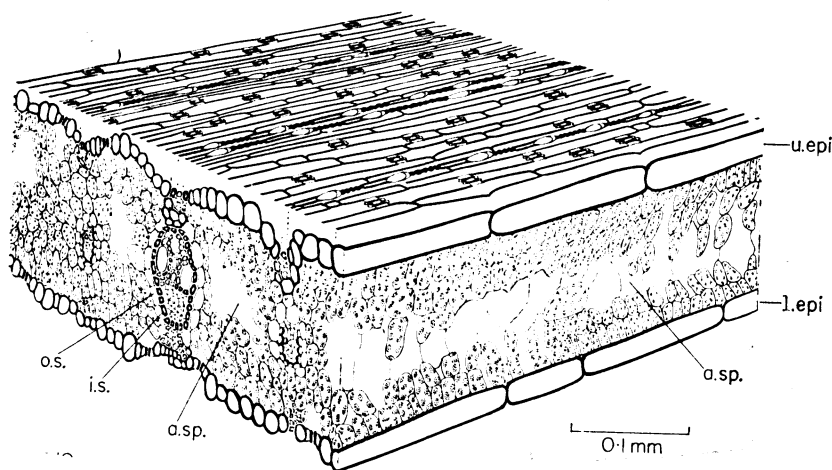
b. Anatomi

Figur 31 syner ein skurd av blad hos hundegras, med epidermis, mesofyll, leiðningsstreng og luftkanal.. Epidermis er sammsett av fleire slag celler. Alle er ordna i langsgåande rader, men dei ulike typane finst om einannan i radene. Desse formene finst (Metcalf 1960, Barnard 1964):

Lange celler med ymis form (fig. 32). Tjukna på celleveggene varierer, og dei er anten glatte, bukta eller rukkute.

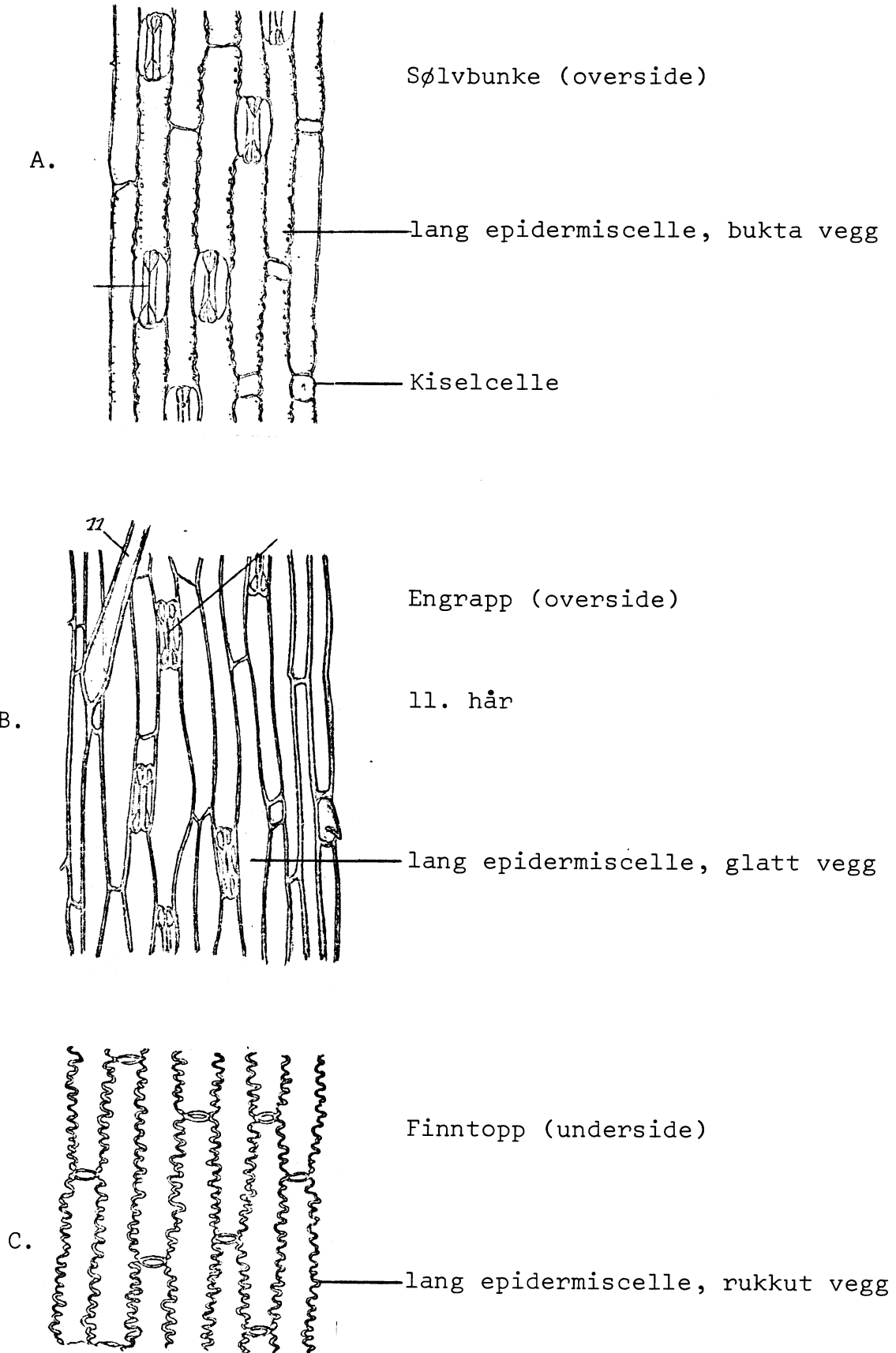


Figur 30. Blad av gras. Cynodon til venstre og Agrostis til høgre (Madison 1971).



u.epi= øvre (adaksial) epidermis
 l.epi= nedre (abaksial) epidermis
 a.sp = luftkanal
 o.s. = ytre slire
 i.s. = indre slire

Figur 31. Blad av hundegras. Ein ser øvre epidermis og lengde- og tverrskurd av bladet (Barnard 1964).



Figur 32. Epidermisceller hos ymse grasarter (Korsmo 1952).

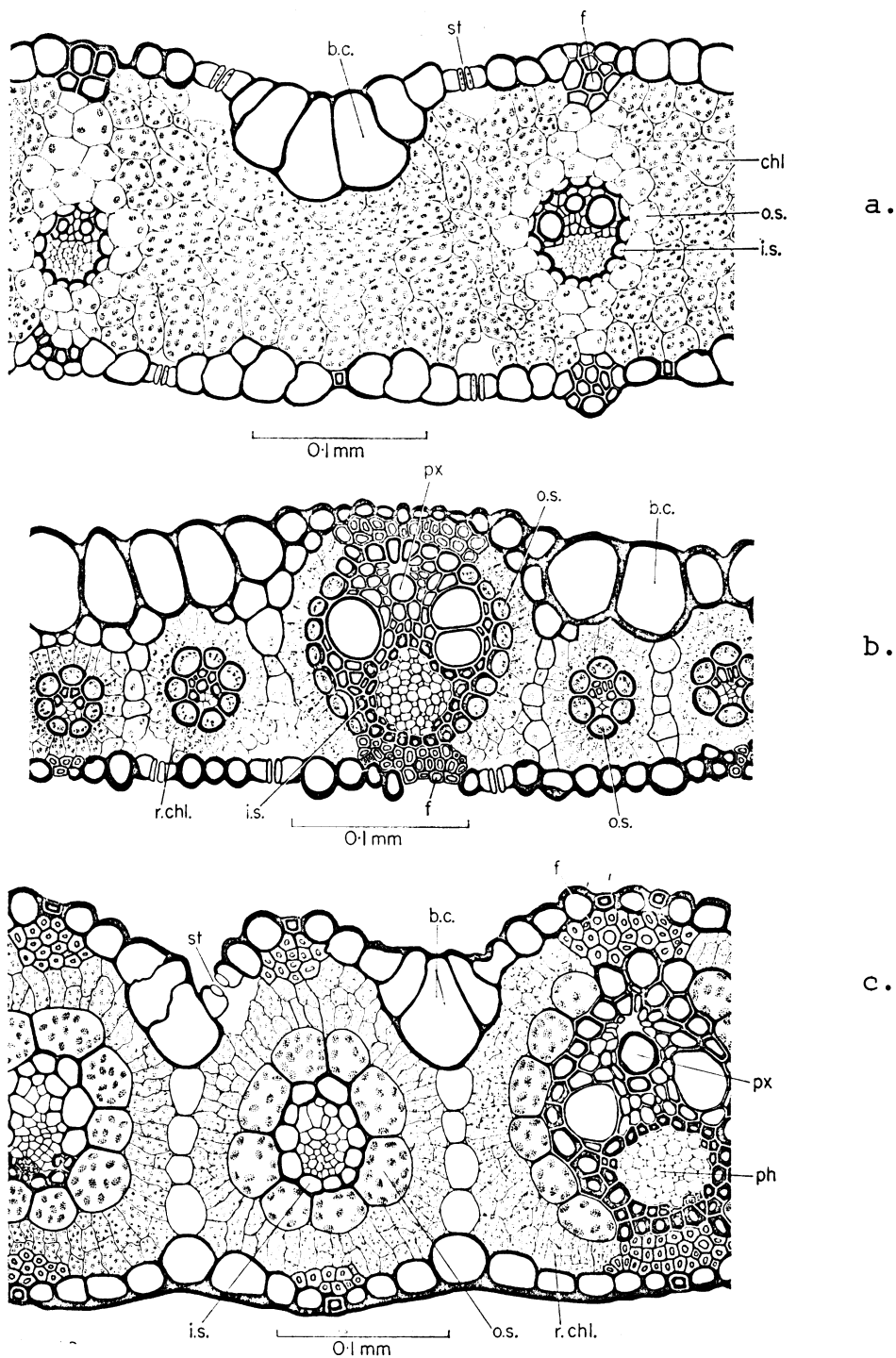
Stutte celler finst blant dei lange i radene. Nokre artar av faks har få eller vantar stutte celler. Stutte celler er ofte kalla silisium- og/eller korkceller, men silisiumlekamar kan også finnast i dei lange cellene.

Kløyvopningsceller ligg mellom leiðningsstrengene. Hos blad som rullar seg saman ligg, dei ofte nede i fører i bladyta. Lippecellene har som kjent ei langstrekt og særmerkt form hos gras. Grannecellene har svært ymis utsjånad.

Ymse hår og utvekstar. Eincella makro-hår finst over leiðningsstrengene. Oftast tocella mikro-hår finst helst i banda der det ligg kløyvopningsceller. Tagg-hår finst over heile epidermis. Håring på blad og strå kan vera eit vern mot insektåt. Det er synt i kveite (Ringlund 1967).

Alt grunnvev mellom dei to epidermis-laga er kalla mesofyll, som er eit samnamn for klorofyllhaldige celler (klorenkym) og fargelause celler. Resten av rommet er fylt av leiðningsstrenger, sklerenkym og stundom luftkanalar.

Klorenkymet er berre sjeldan differensiert i palisade- og svampvev hos gras. Flest alle grasartar frå tempererte strøk har kompakt og einsarta klorenkym, der cellene ligg uordna (fig. 33a). Andre "primitive" typar har større mesofyllceller midt i bladet, og dei vert etter kvart nedbrotne til luftkanalar (fig. 31). Kanalane går i same retning som leiðningsstrengene. Meir spesialiserte former av mesofyll har celler med ulik storleik, varierende klorofyllinnhald og orientering rundt leiðningsstengene (fig. 33b). Dei mest spesialiserte mesofylltypane har kloroplasthaldige celler lagde i halvveges palisadeform radiært rundt leiðningsstrengene. Kvar bunt er skild frå dei andre med eit lag fargelause celler (fig. 33c). Radiær ordning av klorenkymet er typisk for mange tropiske grasartar (Metcalf 1960, Barnard 1964).



Figur 33. Tverrskurd av blad hos: a. *Phalaris tuberosa*,
b. *Andropogon gerardi*, c. *Panicum coloratum*
b.c. = fargelause celler st. = kløyvopning
chl. = klorenkym o.s. = ytre slire
i.s. = indre slire px. = primærved
r.chl. = radiært klorenkym ph. = silvev
(Barnard 1964).

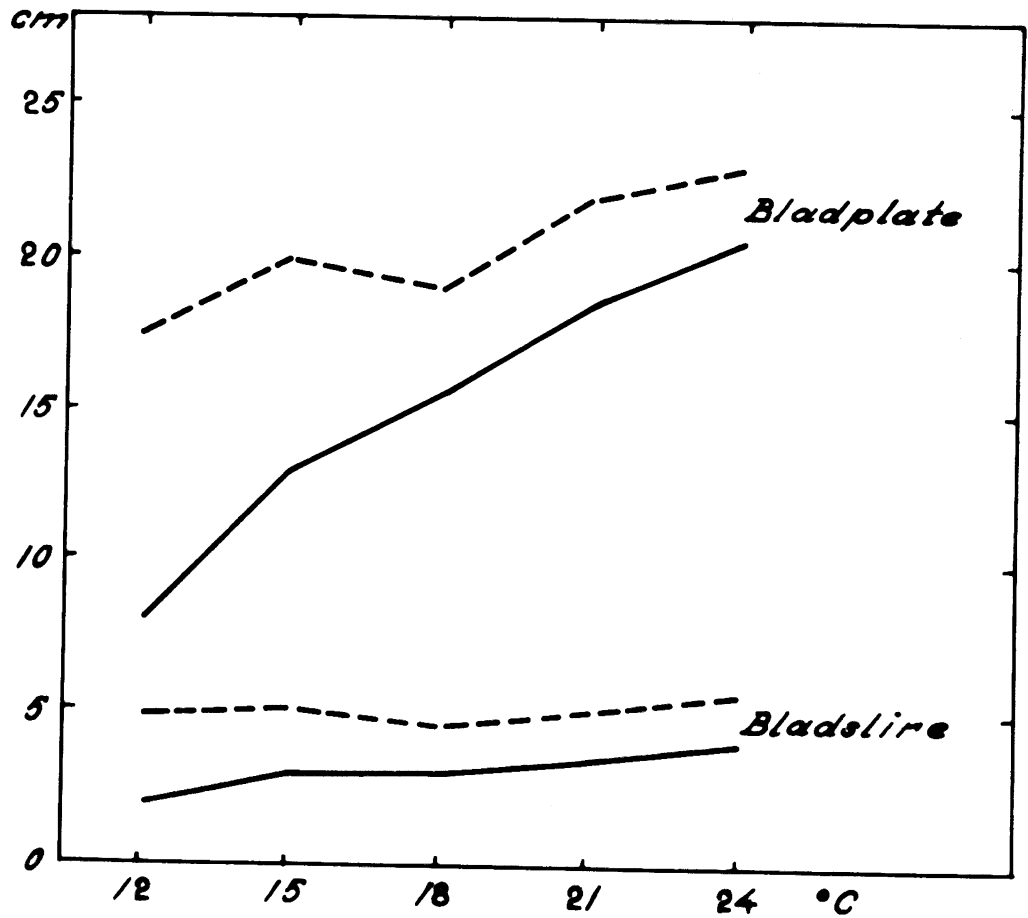
Leidningsstrengene ligg som regel meir eller mindre midt i mesofyllet. Større og mindre strenger ligg om kvarandre. Omkring leidningsstrengene ligg ei eller to slirer, begge eitt cellelag tjukke (fig. 33a-c). I den indre slira (i.s. i fig.33) er det små celler som er sklerifiserte på same måte som endodermisceller (fig. 7). Den ytre slira (o.s. i fig.33) har store, tynnvegga celler. Dei har grønt pigment i korn som er større og mørkare enn vanlege kloroplastar. Cellene i den ytre slira er særleg aktive i syntesen av stive hos panicoide artar. Der det er berre ei slire, er det den indre som vantar, eller ho kan vera berre delvis utvikla i nærleiken av sildelen.

Artar med spesialisert oppbygging av mesofyllet har òg fotosyntese etter C_4 -syklusen. Det har vore ytra at desse artane ikkje har fotorespirasjon, men årsaka til at ein ikkje har kunna måla noko slikt karbondioksydtap, kan også vera at mesofyllet og oppbygginga av slirene hos desse artane tillèt ei reassimilering av fotorespirert karbondioksyd.

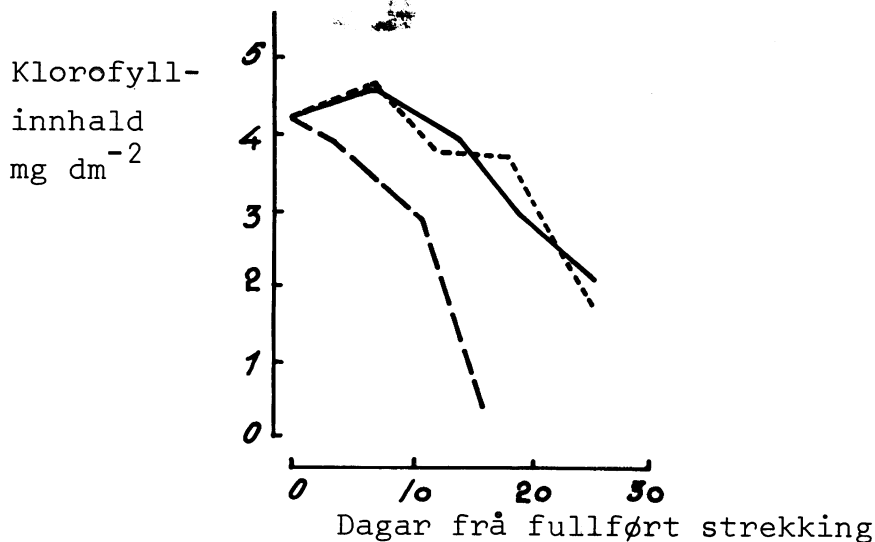
Midtnerven og dei største nervane på begge sider veks fram frå subhypodermis. Frå bladfestet på stengelen differensierer dei nedetter gjennom stengelen og oppetter gjennom bladet. Mellomstore og små leidningsstrenger veks fram seinare i sjølve blademet. Dei minste nervane byrjar å differensiera frå spissen av bladet og nedetter. Kantnervane veks fram heilt til slutt, og dei går til vanleg ikkje lenger enn til kragen, der dei koplpar seg til større nervar. Alle nervar inneheld vanleg ein leidningsstreng. Dei langsgåande nervane vert oftast knytte saman ved tverrgåande nervar hos artar med noko breiare blad. Desse nervane har små leidningsstrenger, og dei differensierer direkte frå parenkymvevet på eit seint stadium.

Sklerenkym ligg aller oftast i strenger mellom epidermis og leidningsstrengene.

I epidermis og i mesofyllet ligg ofte fargelause celler (b.c. i fig. 33), som kan laga samanhangande vev frå ei side til den andre av bladet (fig. 33c). I epidermis lagar desse cellene langsgåande cellerader. Funksjonen til desse cellene er framleis ikkje klarlagd (Metcalf 1960).



Figur 37. Lengd av fjerde blad på hovudskottet hos 40 dagar gamle frøplantar av timotei. --- 24 timar dag, — 9 timar dag. Konstante temperaturar (Skjelvåg upubl.).



Figur 38. Klorofyllinnhald i blad av vanleg raigras til ymis tid frå bladet var fullvakse. Dag/natttemperatur 20/15° C. Lysintensitet: — 11.900 lux, - - - - 3600 lux, — — 500 lux (Woledge 1972).

I England har ein funne at tal levande blad per skott alt etter arten varierte mellom 4,5 og 5,8 i eit oppvarma veksthus, medan det låg på 3,1 til 3,7 hos plantar i eit uoppvarma veksthus. Betre nitrogentilgang auka bladtalet litt, men berre på plantane i det varme huset (Ryle 1964).

Aldring av blada tek til frå bladspissen - den eldste delen - og går nedetter. Innholdsstoff frå cellene vert frigjorde og overførte til andre plantedelar. Desse prosessane går raskare når temperaturen er høg.

Det er vanleg hevda at dei nedste blada i ein plantesetnad døyr for di dei får for lite lys, og det er rett i ein viss monn. Det skal likevel heller låg lysintensitet til (sterk skygging) før det skundar noko særleg på aldringa (jfr. fig. 38). Skygging ned til 3600 lux hadde ingen verknad på levealderen jamført med 11.900 lux.

Eit blad tek i mot assimilat frå andre blad den første levetida. Etter at det sjølv kan assimilera, tek det sjølv vare på alle assimilata inntil det er fullstrekt. Seinare gir det frå seg assimilat til yngre blad i vekst, til sideskott i emning og til røtene. Det går ikkje assimilat til eldre blad som ikkje kan greia seg sjølve til dømes på grunn av for liten lystilgang. Eit gammalt og uproduktivt blad er verken til nytte eller ulempe for planten i så måte (Langer 1972).

Apparent fotosyntese er på sitt høgaste nett føre bladet er fullstrekt. Den første tredelen av attverande levetid frå fullført strekking fell han sakte, men så raskare di meir aldringa skrid fram. Kwart blad synest å vera sjølvstendig og ikkje avhengig av resten av planten med omsyn til aldringsgangen under elles like vilkår. Miljøet til bladet vert såleis avgjerande ved sida av dei arvelege eigenskapane (Langer 1972, Woledge 1972).

2. Strå

a. Anatomi og differensiering.

Ved byrjande stråstrekking skjer det celledeling i heile området mellom to bladfeste (ledknutar), men etter kvart vert det berre den nedre delen som er meristematisk. Ovanfor det interkalære meristemet strekkjer cellene seg, og øvst i internodiet byrjar differensieringa til leiðningsstrenger, styrkevev og klorenkym-celler (fig. 39).

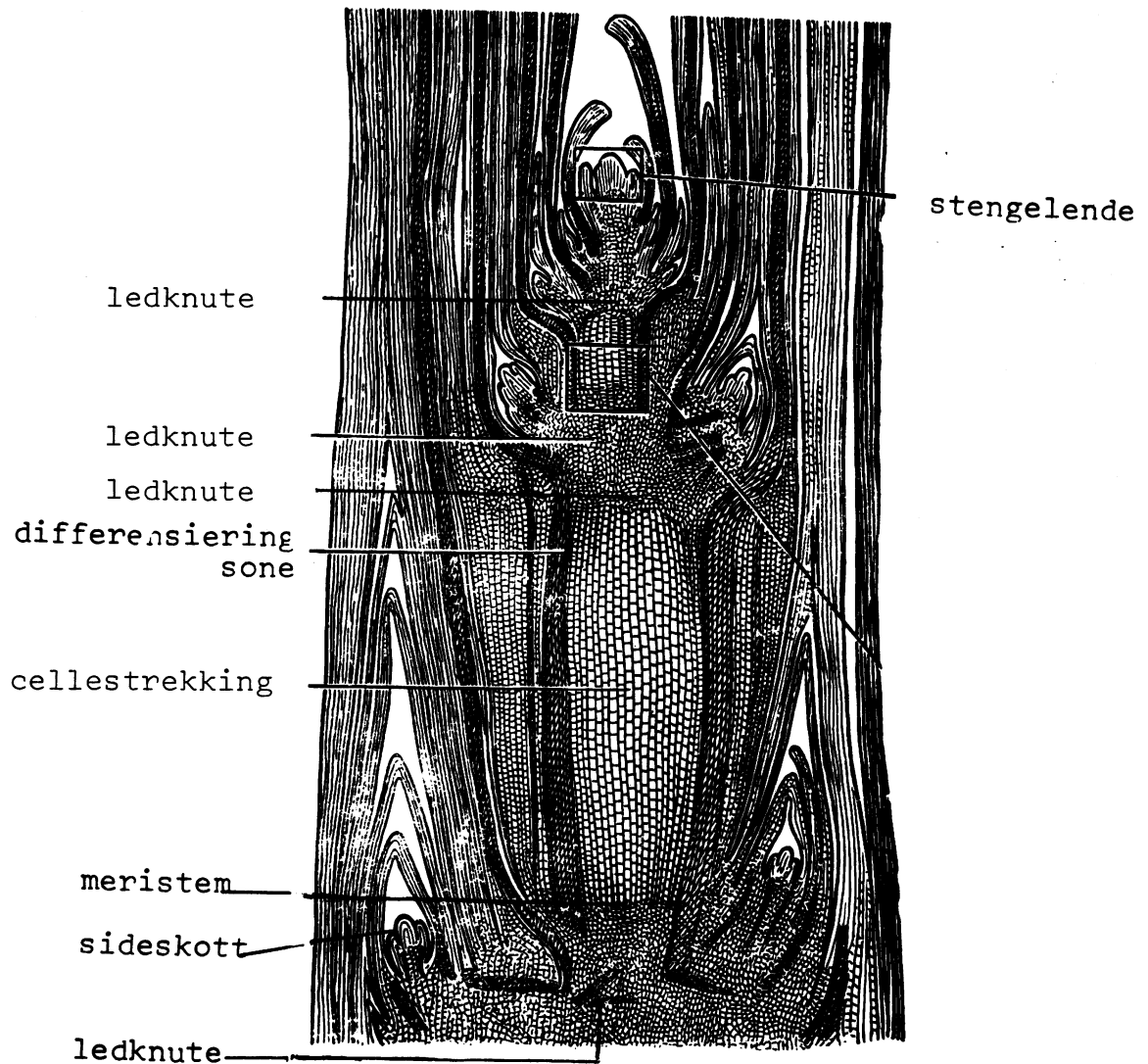
Ved ledknutane finst ofte ein mørkare og utbolna ring rundt strået. Dette er ein del av bladslira, som kan veksa (fig.40) også ei tid etter at strået er fullstrekt. Desse pulvini gir høve til oppretting av strået etter at gras har legda seg. Pulvinus ligg hos somme grasartar i sjølv strået (takrøyr), eller det er ein kombinasjon av strå- og bladpulvinus (mais).

Dei fleste grasartane har merghole i strået, men det er mange unntak med fylt strå hos Zea, Saccharum og Bouteloua.

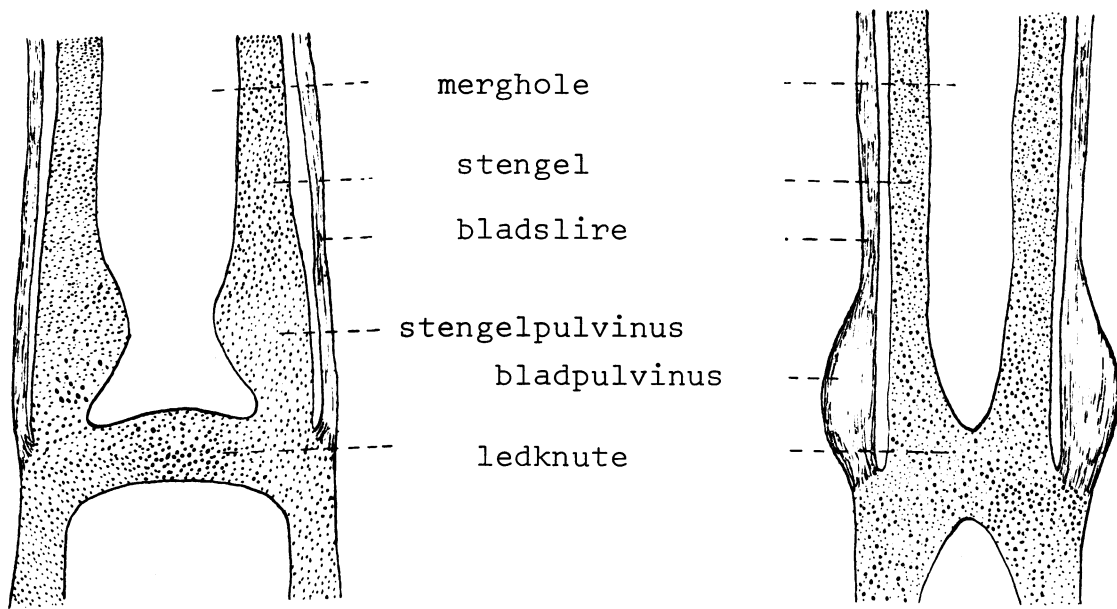
Leiðningsstrengene ligg anten fullstendig spreidde i heile stengelen (mais), delvis ordna i ringar rundt merghola (dei fleste grasartane) (fig. 41) eller ordna i fullstendig konsentriske sirkclar rundt merghola (gulaks og englodnegras).

Leiðningsstrengene frå kvart blad går vertikalt ned gjennom internodiet. Midtnervestrengene går helst inn mot dei indste ringane, medan dei mindre bladnervane går inn i leiðningsstrenger lenger ute. Nervane frå blada går ugreina gjennom internodia, men ved knutane går dei gjerne i hop slik at tal strenger ikkje aukar nedetter.

Leiðningsstrenger frå sideskott går gjerne horisontalt inn i ledknutane, men detaljar i denne samankoplinga veit ein lite om. Strengene er til vanleg sirkelrunde eller avlange til elliptiske i tverrskurd. Dei er av den kollaterale, stengde typen med sildelen på den sida som vender ut frå stengelen. I dei første internodia (mesokotyl og epikotyl) er det ei blanding av leiðningsstrenger som er typiske for røtene og for stengelen over første grøne blad. Strengene frå kronrøter knyter seg til på undersida av den knuten rota har vakse ut frå.



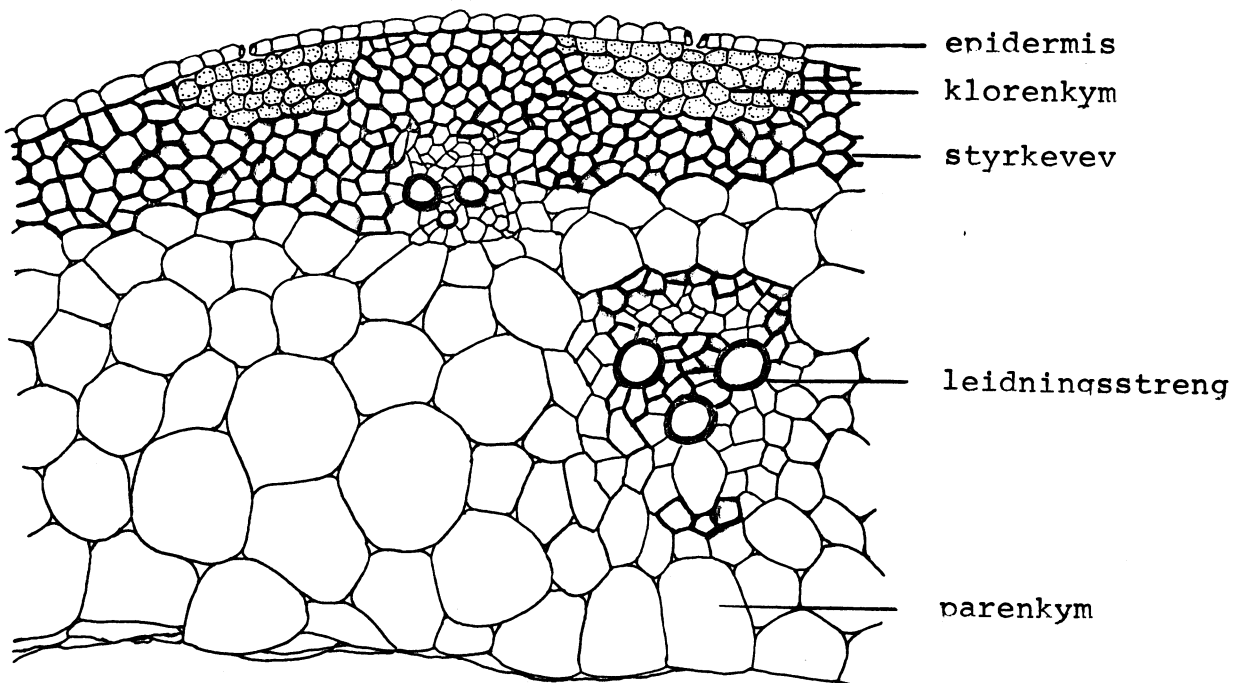
Figur 39. Lengdeskurd av stolon hos bermudagras (*Cynodon dactylon*). Eit særdrag ved stolonar hos denne arten er at berre annankvart internodium strekkjer seg. Dette gjeld ikkje opprette strå (Barnard 1964).



Takrøyr

Kveke

Figur 40. Pulvinus frå stengel hos takrøyr og frå blad hos kveke (Booth 1964).



Figur 41. Tverrskurd av del av stengel hos kveite (Booth 1964).

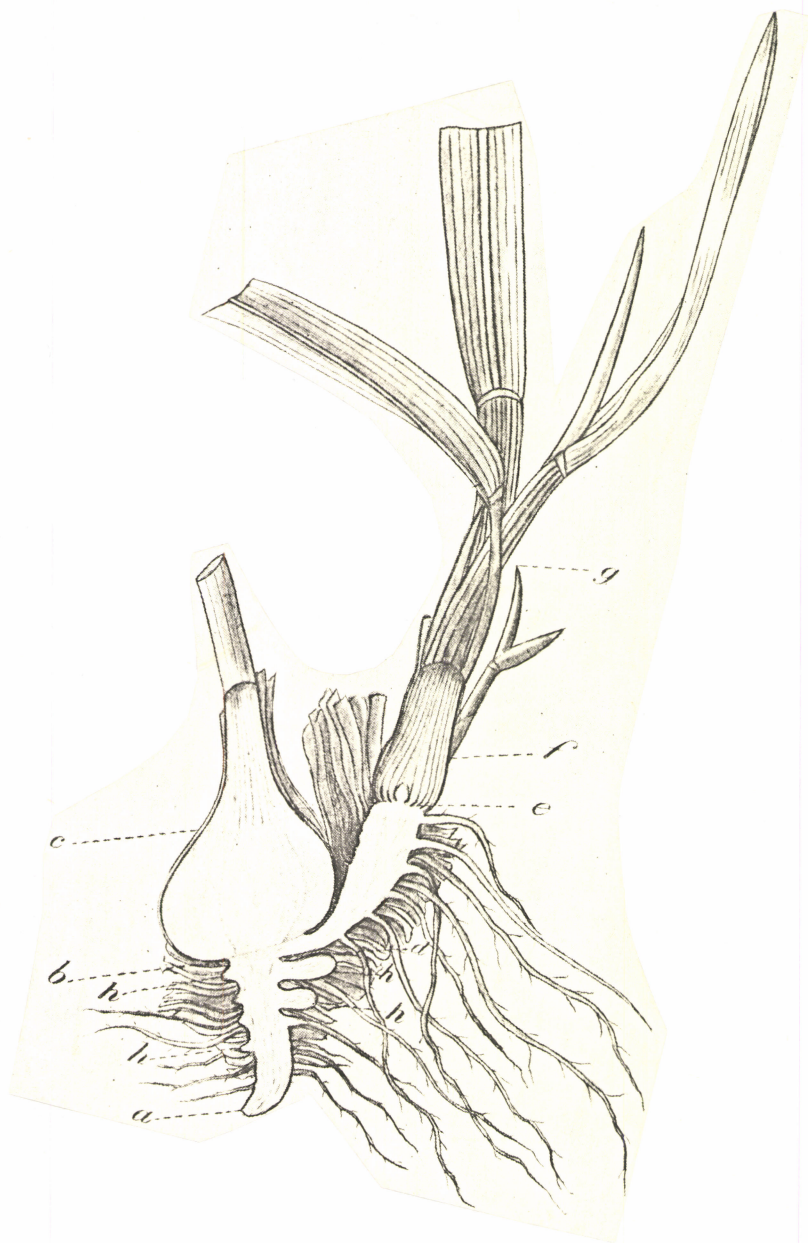
Klorenkymet er plassert på ymist vis, men ofte ligg det i lange band klemde inn mellom styrkevev og epidermis. Cellene er oftast ulike på skap, og dei ligg ikkje ordna i noko klart mønster.

Hos dei fleste artane i tempererte strøk ligg sklerenkymet som ein sylinder nett under epidermis (fig. 41). Detaljane i ordninga av styrkevevet er svært varierende frå art til art. Hos vassgras vert det utvikla luftkanalar i strået.

Knollforma utsvellingar på strået kalla haplokormar finst hos visse artar i fleire slekter (Phleum, Poa, Alopecurus, Holcus, Arrhenatherum, Molinia, Melica, Panicum). Best kjent hos oss er haplokormane hos timotei. Der er det vanleg eit internodium og sjeldnare to som har svolle opp, men hos andre artar svell fleire internodium opp.

Namnet haplokorm (av haplo = enkel og kormos = stomne) vart først brukt om desse oppsvellingane hos timotei etter mønster frå "korm", som var brukt om knollane hos til dømes krokus. Hos krokus endar knollen i ein knopp, og knollen er laga av fleire internodium. I timotei er det få internodium, og knoppene finst helst på stengelstykket under utsvellinga (fig.42).

Hos timotei strekkjer dei første internodia seg ikkje, men vert til ein stutt stengel der det veks ut røter, proaksen. Det er avhengig av miljøet kor mange ustrekte internodium som proaksen er samansett av. Dersom veksevilkåra er laglege for rask stråstrekking, er det gjerne ikkje fleire enn 4 - 6 nodium, medan det er observert opp til 20 når stråstrekkinga er hemma (Evans 1927). Haplokormen veks fram av det første internodiet som strekkjer seg. Han vert godt utvikla berre viss strået får stå til mogning, men svellinga byrjar gjerne på den tida dei første sideskotta veks fram. Haplokormen er helst å rekna for eit lagringsorgan for opplagsnæring, men han er ikkje naudsynt for framveksten av sideskott.



Figur 42.

Lengdeskurd av haplokorm og proakse hos timotei (Evans 1927).

(a-b): proakse, hovudskott

(b-c): haplokrom, hovudskott

(d-e): proakse, sideskott

(e): stengel-ende, sideskott

(f-g): sekundært sideskott
frå proaksen (d-e)

(h): knoppar som kan verta
til primære sideskott.

svært nitrogenfattig og sterkt nitrogengjødsel jord kan det dreie seg om nokre dagar. Den vesle framskundinga som er registrert, har gått att hos fleire artar, så denne verknaden av nitrogen er reell nok.

Framskunda skyting på grunn av betre nitrogentilgang kjem delvis av raskare stråstrekking. Men tidspunktet for differensiering av blomsterstand føre byrjande stråstrekking kjem også jamt litt tidlegare (Langer 1959b).

Det er velkjent at tørrstoffproduksjonen i gras aukar for betre nitrogentilgang. I skytingstida og første tida etterpå er avlingsauken per dag på det største. Mye av verknaden av nitrogen kjem frå fleire skotne strå og større blad. Noko kjem frå lengre strå, medan tal blad per strå er tolleg upåverka av nitrogentilgangen (Langer 1959a).

Sheard (1964) har elles funne at vekta av primære haplokormar hos timotei gjekk ned ved sterkare nitrogengjødsling, medan vekta av haplokormar på sekundære og tertiære skott auka. Dette er i samsvar med at skott av høgare orden alltid lir mest ved dårleg næringstilgang og har størst føremonn av betra næringstilgang.

3. Sideskott

a. Framvekst av sideskott

Av figur 39 går det fram at sideskott veks fram frå stengelen nett ovanfor festet til det første bladet som dekkjer sideskottknoppen. Det veks ikkje ut sideskott frå alle blad hjørna, men som regel kan ein finna små merke etter meristematiske celler som kan verta til sideskott dersom miljøet skulle laga seg slik (Booth 1964).

Alt i embryo er sideskottknoppar synlege i blad hjørna til koleoptilen og til eitt eller to av dei grønne blada. Etter spiring vert sideskottknoppene initierte like snøgt som bladerna, men til vanleg 2-3 bladerna lenger ned enn der initieringa av sjølve bladerna skrid fram oppetter stengelspissen.

Ein sideskottknopp veks fram i stengelenden ved at celler i subhypodermis tek til å dela seg periklint. Cellene i dermatogenet og hypodermis rett utanfor deler seg antiklint, og etter kvart vert dette til ein knopp som anatomisk er likeins som stengelspissen han voks ut frå. Dette er kalla kaulin opphavsmåte i motsetnad til foliar opphavsmåte hos blada (kaulin, av caulis = stengel) (jfr. fig. 29). Dersom knoppen kjem til vidare utvikling, veks det fram blademe på han, og den nye stengelenden vert veksepunktet til eit sideskott, rhizom eller ein stolon. Det første "bladet" på eit sideskott kallast forblad, og det har inga bladplate, men berre bladslire (fig. 45). Forbladet vert aldri så langt at det kjem til syne utanfor bladslira som dekkjer heile sideskottet i byrjinga. Forbladet har to tydelege nervar.

For å halda seg til vanlege grøne sideskott, kan den hierarkiske oppbygginga av ein grasplante skjematisk visast som i figur 45. Planet gjennom bladrekka til eit sideskott står alltid loddrett på planet gjennom bladrekka til morskottet. Forbladet er eit unntak. Det ligg i same planet som bladrekka til morskottet, og ikkje i planet til dei "normale" blada på sideskottet. I figuren er plana til primære og tertiære sideskott vende 90° om stenglane sine. Stenglane både på hovudskottet og sideskotta er dregne ut i lengda i skjemaet. Ein ung grasplante med synleg sideskott i bladhjørnet til det første grøne bladet og slirebladet er illustrert i figur 46. Sideskott frå koleoptileknuten er sjeldnare og ikkje teke med i skjemaet i figur 45.

Dei sideskotta som veks fram først, vert dei største og kraftigaste. Dei set sine egne kronrøter og får gjerne sideskott sjølve. Til kvar tid er det ei rangering mellom velutvikla og mindre velutvikla skott. Dette kjem tydeleg til uttrykk ved blomstring. Hovudskottet og dei første sideskotta har gjerne stor blomsterstand. Hos dei andre minkar han i storleik med utsetjinga av opphavstidspunktet. Dei yngste sideskotta står såleis alltid veikast i tevlinga og er mest utsette ved vanskelege miljøtilhøve.

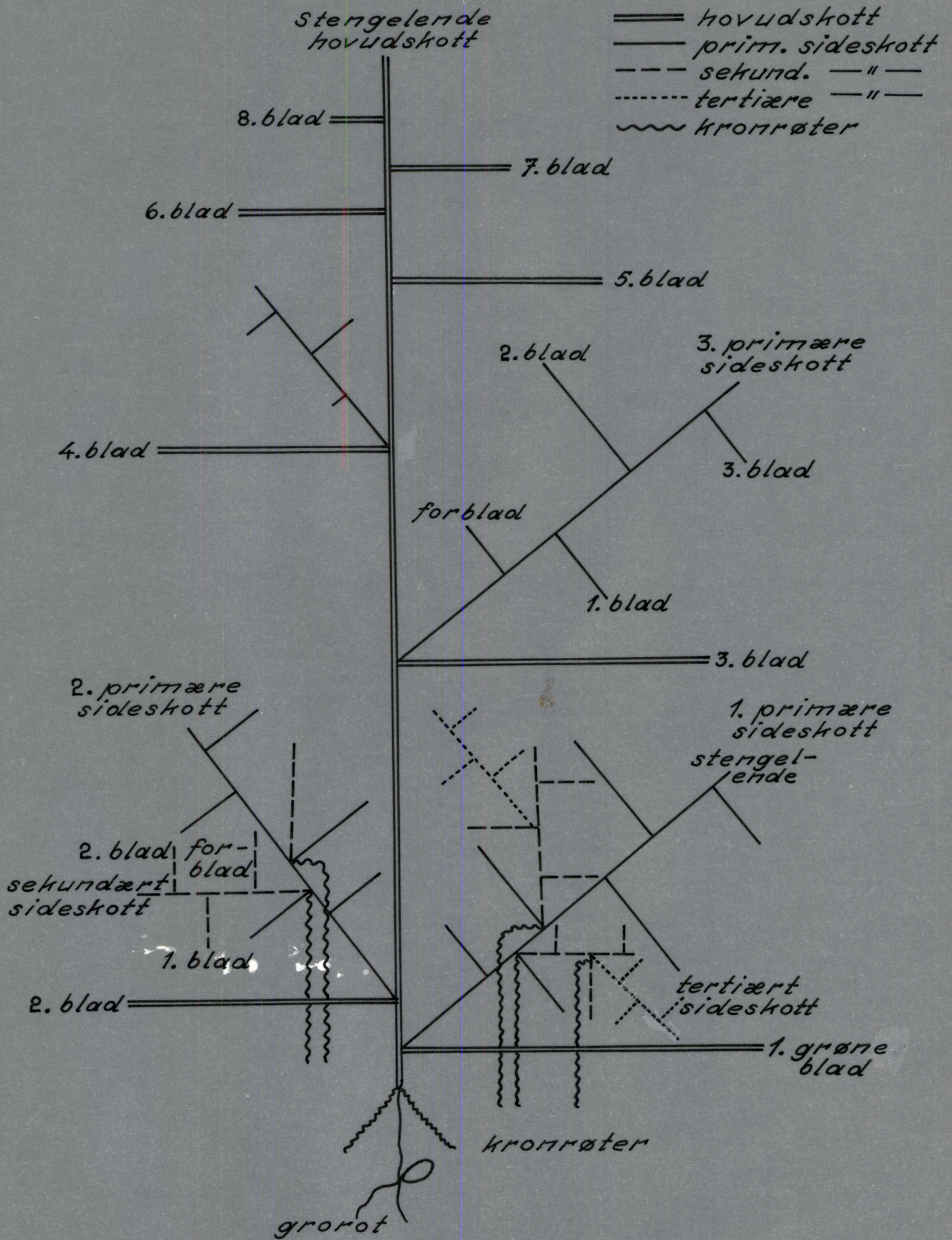


Fig. 45. Skjematisk framstilling av oppbygginga til ein ung grasplante.

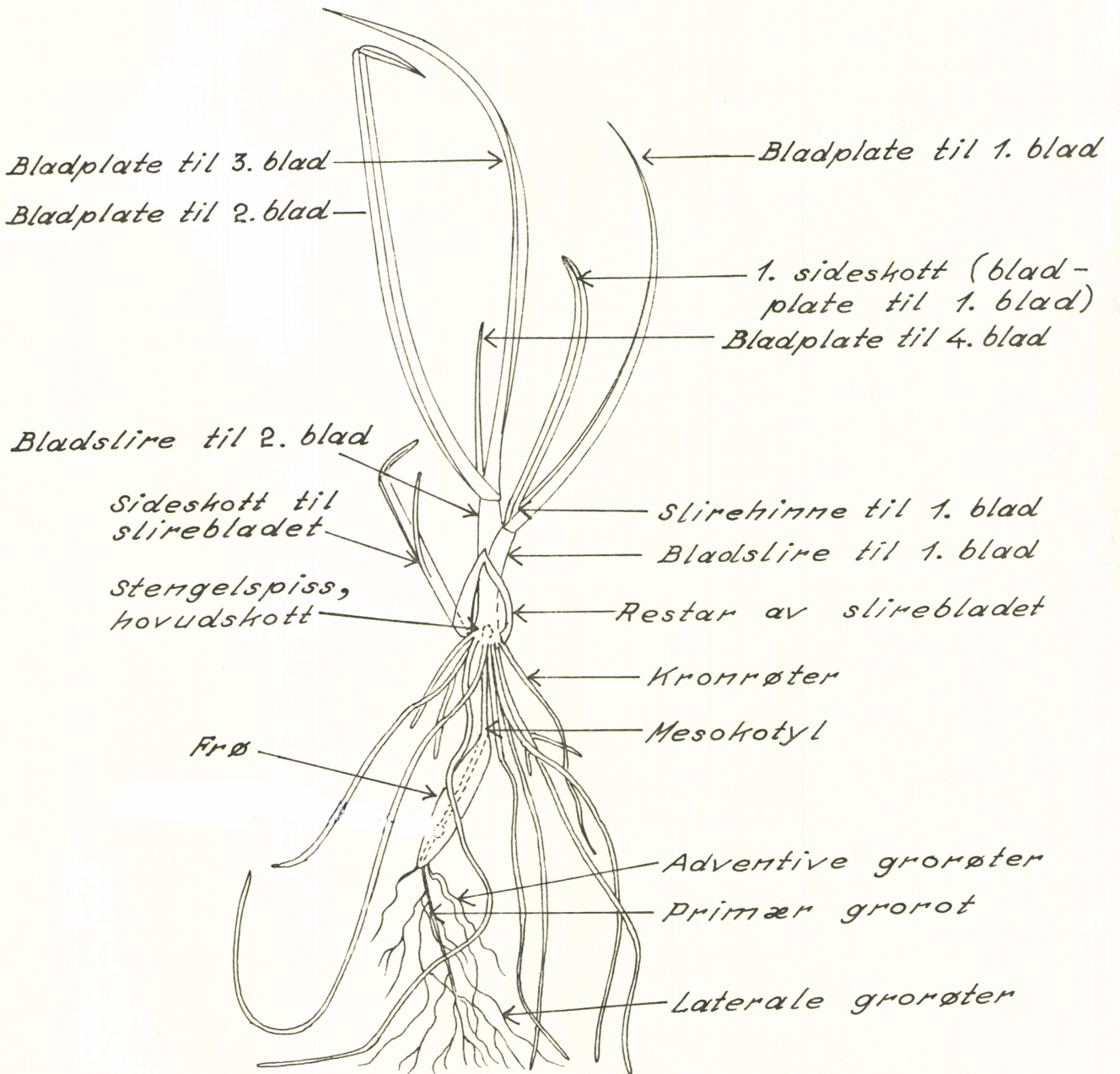


Fig. 46. Ung plante av vanleg raigras med namnsette delar.

Nedgangen i tal skott per arealeining kvar vår som han går fram av figur 53c, kom særleg av nedgang i skott-talet hos kvar plante; også på grunn av tevlंगा. Hos andreårs enkelplantar av timotei og engsvingel har det nemleg ikkje vore nokon klar nedgang i tal skott per plante frå våren og fram mot skyting (Wølner 1971, Skjelvåg 1972).

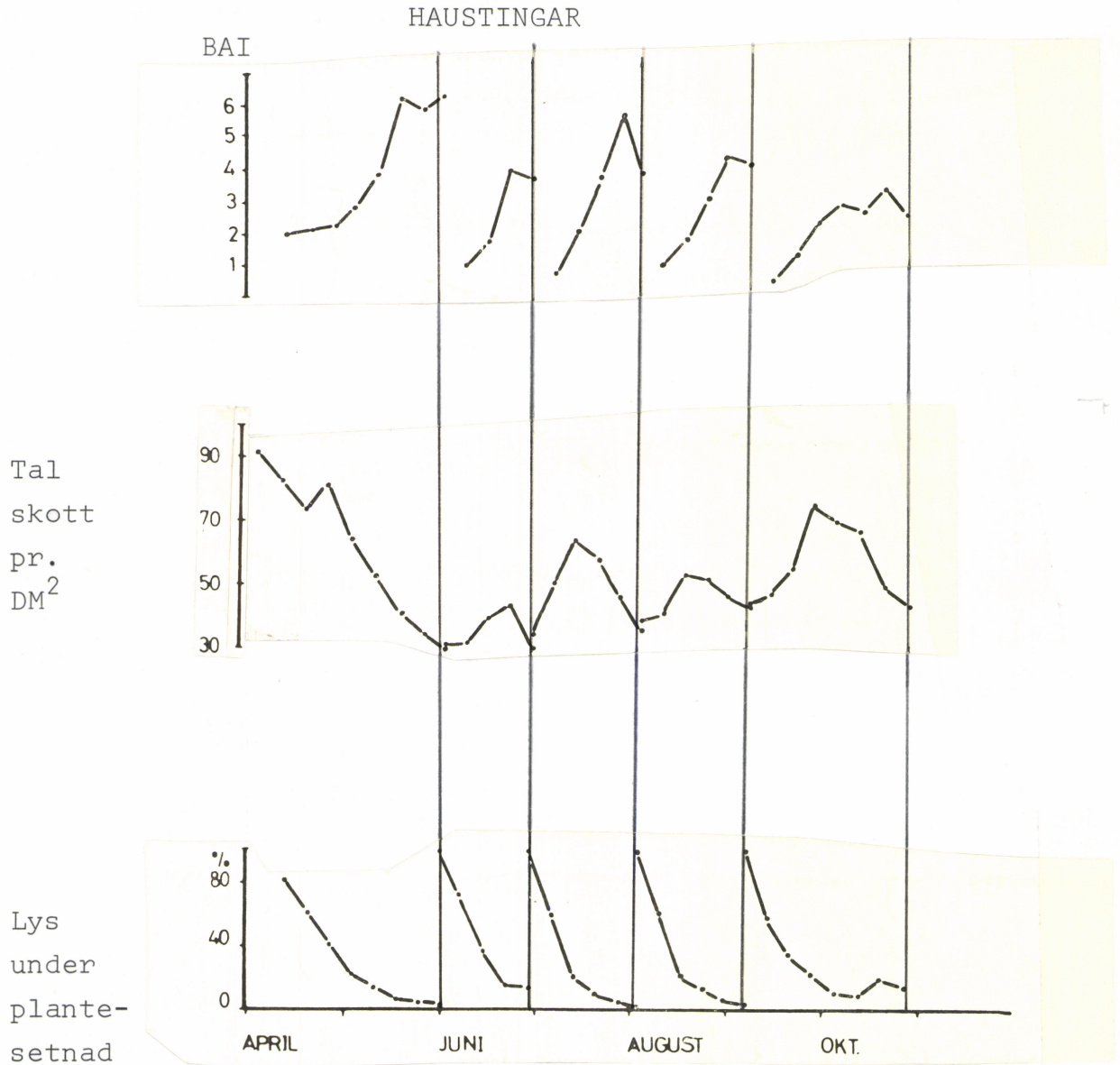
Forsøk med hundegras i Sveits har synt at blant klimafaktorar var lystilgangen nede i plantesetnaden svært viktig for vekst og døyning av skott. Dette tok seg oppatt utetter sommaren kvar gong ny hå grodde opp. Figur 54 syner den nære samanhengen som vart funnen mellom storleiken av bladverket (bladarealindeksen), som er avgjerande for lystilgangen ved jordyta, og fall eller auke i tal skott per flateining (Koblet et al. 1969).

Ein multippel regresjonsanalyse synte at om lag 40 prosent av variasjonen i skottal kunne forklarast ut frå døgnmiddeltemperaturen, prosentdel av dagslyset ved jordyta under plantesetnaden og vassinnhald i jorda. Av dette stod lystilgangen ved jordyta for meir enn ni tidelar og temperaturen stort sett for resten.

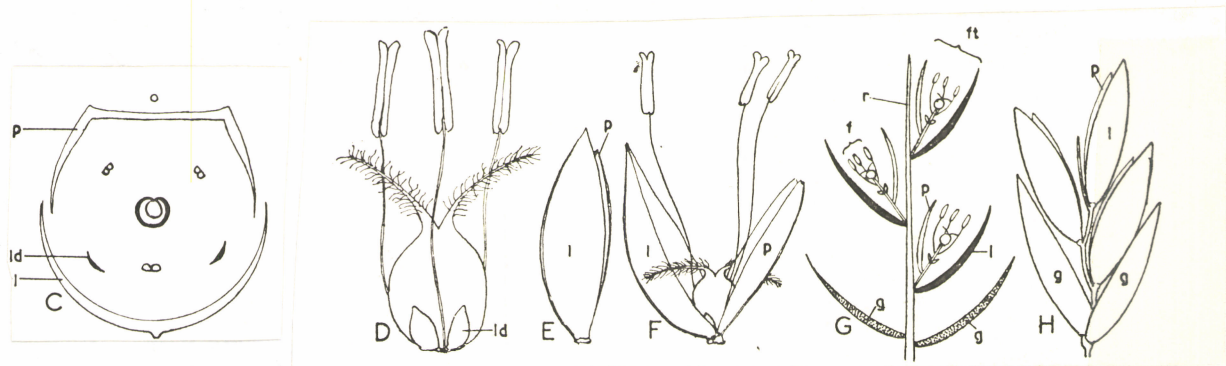
B. Generativ vekst

1. Organa i blomsterstanden hos gras.

I figur 56 er den prinsipielle oppbygginga av blomsterstanden hos gras illustrert og organa namnsette. Dei ymse delane av blomsterstanden er homologe med organ som før er omtala i dei vegetative delane av planten (jfr. fig. 45). Småaksa i ein blomsterstand er sideskott på skott av lågare orden. Kor mange ordenar sideskott det er i blomsterstanden, og kor lange stengelstykkja i dei ymse ordenane er, gir utforminga av blomsterstanden. Hos kveke og raigras sit småaksa på midtaksen (hovudskottet). Hos t.d. engsvingel er det forgreiningar i fleire ordenar og lange stengelstykkje, som gir ein open blomsterstand (topp). Timotei har òg forgreiningar med sideskott av fleire ordenar, men stengelstykkja er stutte, og det gir ein tett blomsterstand (kjevle).



Figur 54. Variasjon i bladarealindeks, tal skott per dm² og prosentdel av dagslyset under plantesetnaden gjennom veksetida hos hundegras i reinsetnad. (Koblet et al. 1969).



Figur 55. Blomster hos gras. C: blomsterdiagram, D: grasblomster, E: attlaten blomster med agne og forblad, F: open blomster med agne og forblad. G: skjema over treblomstra småaks, H: småaks sett frå sida.

f: røyntag blomster (engelsk: flower), ft: blomster (jfr. Lid 1963, engelsk: floret), g: ytteragne (latin: gluma), l: inneragne (latin: lemma), ld: latin:lodiculae (småskjel), p: forblad (latin: palea), r: småaks-akse (latin: rachilla) (Gill & Vear 1969).

Ordliste over nemningar frå blomsterstand og blomster hos gras:

<u>Norsk</u>	<u>Engelsk</u>	<u>Tysk</u>
midtakse	rachis	Hauptachse (f)
aks	spike	Ähre (f)
småaks	spikelet	Ahrchen (n)
ytteragne	glume	Hüllspelze (f)
småaks-akse	rachilla	Ahrchenachse (f)
inneragne	lemma	Deckspelze (f)
forblad	palea	Vorspelze (f)
lodiculae	lodiculae	Lodiculae
pollenberar	stamen	Staubgefäss (n)
pollentråd	filament (stalk)	Staubfaden (m)
pollenknapp	anther	Staubbeutel (m)
gynecium (mjølveg)	gynecium (pistel)	Gynecium (n), (Stempel, m)
fruktknute	ovary	Fruchtknoten (m)
griffel	style	Griffel (m)
arr	stigma	Narbe (f)

Innanfor småakset kan kvar blomster jamførast med sideskott (fig. 56). Småaks-aksen (rachilla) er strået til sideskottet. Forbladet (ofte kalla øvre inneragne) svarer til forbladet på vegetative sideskott. Dei har begge to tydelege hovudnervar. Inneragna (stundom kalla nedre inneragne) er eit bladorgan på strået, som blomsterskottet har vakse ut frå.

Lodiculae, vanleg to, kan vera omlaga kronblad. No tener dei til å opna blomsteren. Når dei swell, vert inneragna og forbladet pressa frå kvarandre, men artar som vantar lodiculae; (t.d. gulaks) greier likevel å opna blomsteren, venteleg ved omdisponering av vatn i agnene.

Pollenberarane er jamnast tre, men gulaks har berre to. Dei vert rekna for å vera reduserte sideskott.

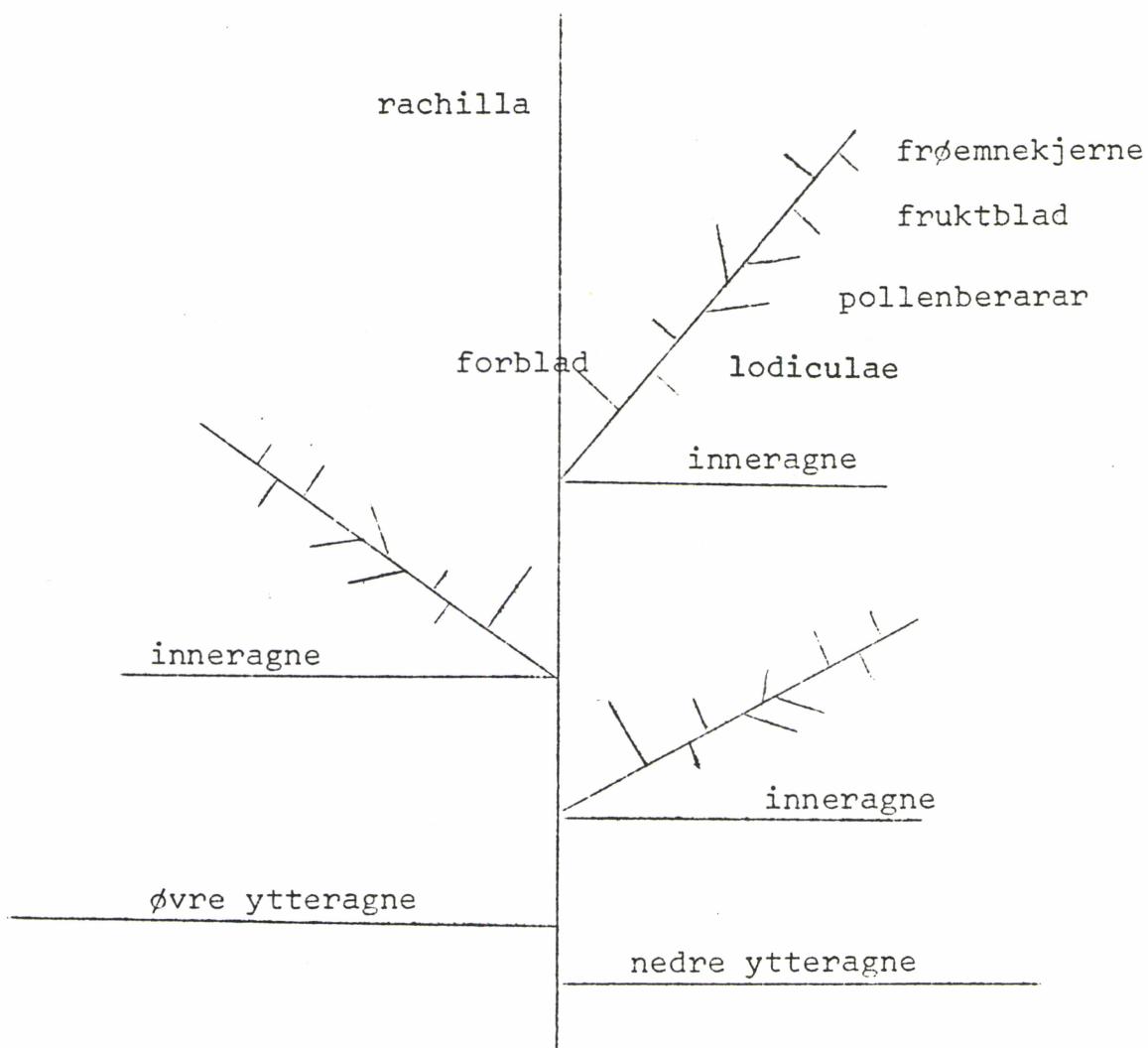
Fruktknuten har vakse fram av tre blad. Arret til det eine har såleis vorte borte i utviklinga, etter som det vanleg er berre to av dei. Ikkje sjeldan finst det likevel tre i einskilde blomstrar, og det samstavar med at fruktknuten opphaveleg har vore tre blad (fig. 57).

Eggcella veks fram frå hypodermis i stengelspissen, som den siste tida føre differensiering av eggcella har vakse i ein krok og vender nedetter eller ut mot sida i fruktknuten.

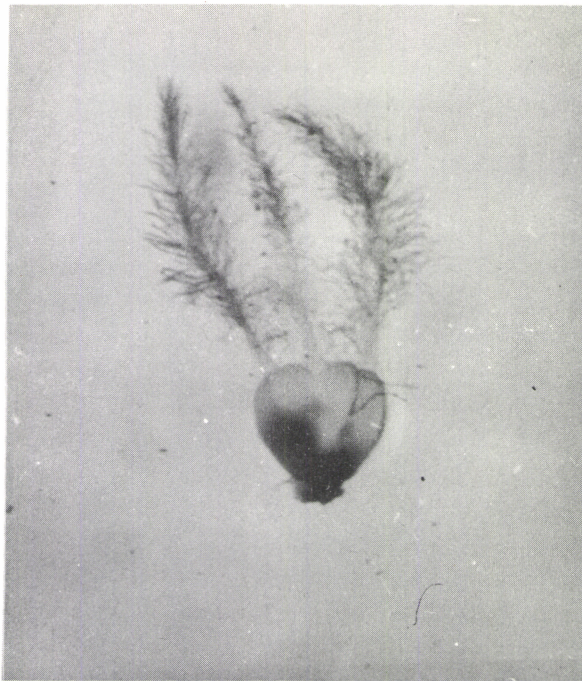
Avvik frå denne oppbygginga som er skildra, finst hos fleire artar. Småaks kan vera einkjønna og planten sambu (t.d. mais), og svært sjeldan kan han også vera særbu (Booth 1964).

Snerp er for det meste bygd opp av sklerenkymatisk vev, men nokre har rader med klorenkym. Snerp er på ein måte framhald av hovudnerven i agna dei sit på, men elles er det stor usemje om homologien.

Stundom kan det under særlege miljøtilhøve og i visse genotypar veksa fram skott med blad i småaksa (fig. 58). Dei finst ofte i rapp, svingel, hundegras og timotei. Slike yngjeskott kan setja røter og verta til normale plantar dersom dei får høve til det. Denne økslingsmåten vert oftast kalla vivipari (av vivus=



Figur 56. Skjematisk oppbygging av treblomstra småaks. Blomstrane er sideskott på stengelen (aksen) i småakset (rachilla). Organ med foliært opphav er teikna vinkelrett ut frå stengelen, og organ med kaulint opphav er teikna med spiss vinkel til morstengelen.



Figur 57. Fruktknote med tre arr frå engsvingel.
Dette er eit unntak frå regelen med to
arr (Wølner 1971).



Figur 58. Småaks hos laukrapp der blomsterskottet
har vakse ut som yngjeskott(Booth 1964).

levande, parere = å avla). Andre avgrensar nemninga vivipari til øksling med frø, som spirer medan det sit på morplanten, men den forma finst sjeldan hos gras. Dette er likevel helst grunnlaget for at somme kallar yngjeskott for prolifere (av proles = avkom, ferre = å bera) i staden for vivipare skott.

Det første synlege teiknet på byrjande generativ vekst er ein rask lengdevækst i stengelspissen, der det veks fram blademne mye raskare enn før. Men blademna vert ikkje utvikla vidare. I blademnehjørna veks fram knoppar på liknande måte som sideskott-knoppar veks fram i vegetativ vekst, men det er generative organ på dette tidspunktet. Ein har da fått det karakteristiske stadiet med doble valkar langs stengelspissen som vanleg vert brukt som kriterium på overgangen til generativ fase (fig. 59). Den vidare generative veksten skjer i prinsippet likeins hos alle grasartar, men varierer sjølvstagnoko etter kva for blomsterstand kvar art har. I figur 59 er synt korleis stengelenden og blomsterstanden ser ut inntil stråstrekkinga byrjar.

2. Faktorar som styrer førebuing og igangsetjinga av generativ vekst.

Overgangen til generativ fase med etterfølgjande stråstrekking er viktig ikkje berre for frøproduksjon, men også for heile tørrstoffproduksjonen. Nokre av faktorane er nemnde før i bolken om stråstrekking, men vert delvis tekne opp att her for skuld samanhangen.

Ved hausting av strekte strå vert stengelenden fjerna, og ny vekst må komma frå nye skott. Til høyproduksjon utan særleg vekt på stor håavling, vil det vera mest tenleg med eit gras-slag som går opp i strå. Til beite, grasfôring og siloslått vil det vera meir tenleg med eit grasslag som skyt strå noko u-jamnare. Nokre strå vil ein gjerne ha til å gå opp for å få stor avling, men ein vil også ha ein del skott som ikkje har strekt seg. Dei kan nemleg snøgt komma i gang med ny vekst etter slått for di stengelenden ikkje er fjerna, og der vil nye blad veksa fram. Til beite vil ein også gjerne ha bladrikare grasartar enn til høying. I plenar og anna grønmark er ein

særleg interessert i bladrikt gras med rimeleg vekst, og som ikkje gjerne skyt strå. Det er alle desse årsakene som krev ein viss kunnskap om ulikskap mellom artar og sortar og om verknader av ymist miljø på generativ vekst og utvikling.

Den fysiologiske induksjonen av endringane i stengelspissen er ofte skild frå initieringa av blomstringsorgana som følgjer etter. Men ikkje sjeldan dekkjer induksjonsomgrepet også det som er skilt ut som initiering, og slik er omgrepet brukt her for å letta oversynet.

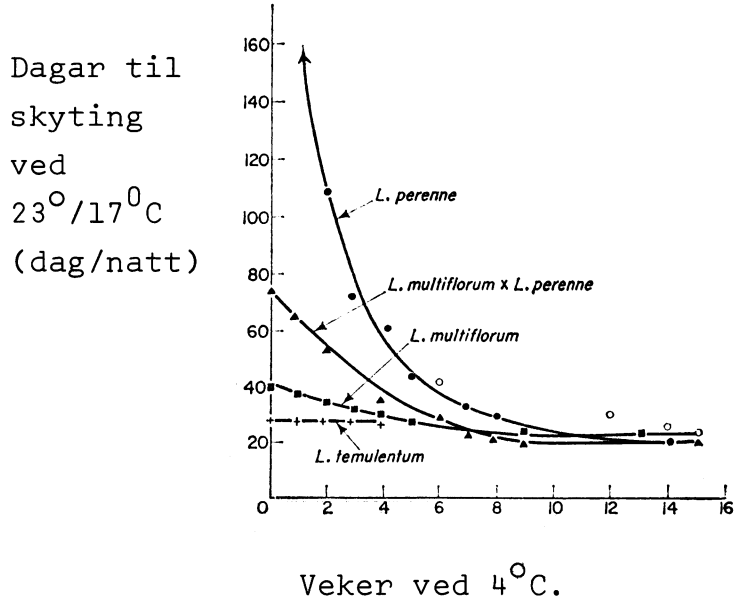
Plantar må ofte ha bak seg ein del vegetativ vekst før dei let seg påverka av induserande miljø. Det er stor variasjon i lengda av denne juvenile fasen. Nokre artar kan blomstra straks etter spiring (nokre eittårige raigras), medan andre kan trenga veker (hundegras, engsvingel) og enda til månader og år (bambus) før dei kan induserast (Langer 1972).

a. Vernalisering

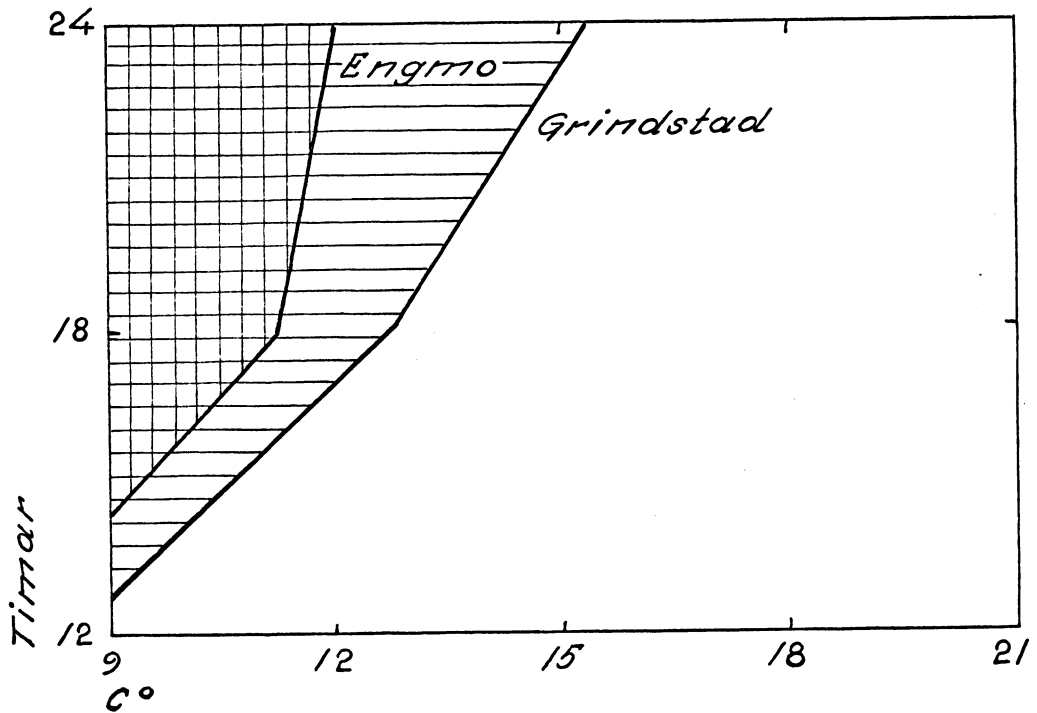
Artar frå temperert klimasone har ofte krav til låg temperatur (vernalisering) før dei kan verta induserte av daglengda, jfr. tabell i punkt b. Daglengd. Timotei er nærmast eit unntak, han har ikkje vernaliseringskrav (Langer 1955). Dei mest verksame vernaliseringstemperaturane ligg mellom 0 og 10° C. Vanleg raigras kan vernaliserast som bløytt frø, medan andre (t.d. *Phalaris tuberosa*) må ha nådd ein viss storleik som grøn plante.

Di lenger ein mottakeleg plante vert vernalisert, di raskare vil han blomstra når han kjem i induktivt miljø. Verknaden er sterkast på dei artane som har størst vernaliseringskrav. Hos nokre slekter står dette i direkte samband med kor stor grad arten er fleirårig (fig. 60).

Stutt dag kan, jamvel om temperaturen er høg, gi vernaliseringsverknad. Det finst enno inga fullgod fysiologisk forklaring på dette. Låg temperatur verkar direkte på stengelspissen, medan daglengd verkar gjennom blada. Ein kjenner heller ikkje den fysiologiske mekanismen for reaksjonar i stengelspissen under vernalisering, men det har helst noko å gjera med endringar i proteinsyntesen og aktivering av stoffskiftet (Langer 1972).



Figur 60. Verknad av ymis vernaliseringstid ved 4°C på tal dagar til skyting frå avslutta vernalisering. Stutt dag i vernaliseringsperioden og kontinuerleg lys etterpå (Barnard 1964).



Figur 61. Daglengder og konstante dyrkingstemperaturar i faktoriell kombinasjon til 16 veker gamle frøplantar av timotei. Vassrett skravering dekkjer dei kombinasjonane som gav overgang til generativ fase hos den sørnorske sorten "Grindstad", og loddrett skravering dekkjer på same måte for den nordnorske sorten "Engmo" (Skjelvåg 1972).

b. Daglengd

Etter at eventuelt vernaliseringskrav er oppfylt, er blomstringsinduksjonen enno avhengig av fleire miljøfaktorar. Ein av dei er daglengda, som kan ha både kvalitativ og kvantitativ verknad. Dei fleste grasartane er påverka av daglengda. Våre artar er oftast langsdagsplantar, men ein dagnøytral finst, nemleg tunrapp. Dei fleste stuttdagsartane er ukjende hos oss.

Nedanfor er gitt nokre døme på krav til vernalisering og daglengd for blomstring hos nokre grasartar (Evans 1964).

0 = ingen reaksjon, + = obligatorisk krav, (+) = kvantitativ reaksjon. Der det står fleire symbol saman, var det skilnader mellom sortar.

	Vernaliseringskrav	Daglengd-krav
<u>Langdagsartar</u>		
Bladfaks	(+)	(+) +
Engrapp	+	(+) +
Engreverumpe	(+) +	(+)
Hundegras	+	+
Italiensk raigras	0 (+)	+
Raudsvingel	+	?
Sauesvingel	+	+
Strandrøy	?	+
Strandsvingel	(+)	(+)
Sølvbunke	+	+
Timotei	0	(+)+
Vanleg raigras	(+) +	+
<u>Dagnøytrale artar</u>		
Tunrapp	0	0

c. Temperatur

Den mest velkjende verknaden av temperaturen på faseskiftet er venteleg vernaliseringa, som alt er nemnt. Men sjølvve induksjonen, som først og fremst er daglengdstyrt, vert modifisert

av temperaturen. Berre dersom daglengda var maksimal (24 timar), har høgare temperatur opptil 24° C fremma blomstringsinduksjonen hos timotei. Lågare temperatur skunda fram faseskiftet når daglengda var nærmare den kritiske (Ryle & Langer 1963a). Reaksjonane vert også påverka av lysintensiteten, sjå nedanfor.

Eit forsøk med norsk timotei i klimaregulert veksthus syner sortsskilnader med omsyn til temperatur- og daglengdreaksjonar (fig. 61). Stigande temperatur har hemma faseskiftet. Ved lik daglengd var den nordnorske sorten tidlegare hemma av temperaturstigninga enn den sørnorske. På same måte trong den nordnorske sorten lengre dag for å skifta fase like snøgt som den sørnorske, dersom temperaturen var den same.

Av dette forsøket kan ein ikkje lesa absolutte krav til kritisk daglengd for dei to sortane. Lysintensiteten i siste del av forsøket var heller låg, og plantane var ikkje eldre enn 16 veker. Forsøksvilkåra kan likna noko på veksevilkåra til grasplantar i attlegg med deksæde. Resultatet illustrerer likevel den arvelege tilmåtinga hos sortane til lys- og varmeklima på opphavsstadene deira.

d. Lysintensitet

I forsøk med vanleg raigras har skygging seinka induksjonen (Ryle 1967). Hos timotei har færre skott gått over frå vegetativ til generativ fase (jfr. tabell under punkt (iii) Lysintensitet i bolken om faktorar som verkar på stråstrekking .

Reaksjonane på daglengd og temperatur som er nemnde ovanfor, vert modifiserte av lysintensiteten. Høg temperatur fremmar induksjonen ved kontinuerleg dag berre dersom lysintensiteten er høg. Ved låg lysintensitet verkar høg temperatur likeins som ved stuttare dag, nemleg hemmande på faseskiftet (Ryle & Langer 1963a). (Jfr. fig. 61, der forsøket vart gjort om hausten).

3. Faktorar som verkar på utviklinga av blomsterstanden

Det er stor genetisk variasjon i eigenskapar som tal småaks og blomster per aks. Miljøverknader på desse eigenskapane er sterkast føre og straks etter blomstringsinduksjonen.

a. Framveksttidspunktet for skottet

I stengelenden er det lagt ned eit større eller mindre potensial for framvekst av småaks. Eit skott som har lang stengelende med mange blademe, kan når dagen vert lang nok for induksjon om våren, romma fleire generative (side-)skott enn ein stutt stengelende. Lengst stengelende har skott som har vakse fram om hausten året før. Di seinare eit skott har byrja veksa om våren, di stuttare er stengelenden når kritisk daglengd vert nådd, og difor må det verta mindre blomsterstand hos slike skott (Langer 1956).

b. Daglengd, temperatur og lysintensitet

I vanleg raigras har tal småaks per aks og tal blomster per småaks minka både for stigande temperatur og for aukande daglengd (Ryle 1965).

Daglengd (timar)	12,5	20
Temperatur (°C)	13 23	13 23
Tal småaks per aks	27 24	19 18
Tal blomster per småaks	9 8	8 4

Tilsvarende utslag for temperatur og daglengd er funne i timotei (Ryle & Langer 1963b). Der vart det vidare synt at daglengda verka på dusk lengda først og fremst i differensieringstida. Når daglengda nærmar seg den kritiske, tek induksjon og etterfølgjande strekkingsvekst lengre tid, og det vert betre tid til differensiering av blomsterstanden.

Tal som syner den raskareutviklinga mellom induksjon og skyting som følgje av både lengre dag og høgare temperatur er gitt slik for timotei (Ryle & Langer 1963a).

	Tal dagar frå induksjon til skyting	
Daglengd, timar	16	24
13°C	48	33
18°C	28	18
24°C	20	14

Det kan vera ein verknad av daglengd som ligg til grunn for at nordnorsk timotei dyrka i Sør-Noreg har lengre dusk enn sørnorske sortar (Samuelsen 1967). Det vil gå lengre tid om våren før dagen når den kritiske lengda til nordnorske sortar enn til sørnorske. Såleis får dei nordnorske betre tid til utvikling av stengelenden.

Lysintensiteten verkar også på storleiken av blomsterstanden. I forsøk med timotei der delar av dagslyset vart skugga bort, minka dusklengda di sterkare skygginga var (Ryle 1961).

Prosent av dagslyset:	100	60	51	33
Dusklengd, cm	9,9	9,2	8,5	6,2

c. Næring og vatn

Sterkare nitrogengjødsling aukar tal småaks litt, men det er verdt å merka seg at nitrogen verkar berre før endeleg tal generative skott er fastlagt. Verknaden av nitrogen på tal blomster per småaks er mindre enn den batelege verknaden av større nitrogentilgang på fertiliteten av dei blomstrane som alt er i emning (Langer 1972).

Skort på vatn omkring initieringstidspunktet kan setja ned tal småaks.

d. Fertilitet

Nest etter tal småaks og blomster vil frøavlinga per aks vera påverka av fertiliteten til blomstrane. Tal for fertilitetsprosenten ymsar svært mye frå forsøk til forsøk, men slike utrekningar må gi varierende resultat når det stundom vert rekna ut frå totalt blomstertal ved mogning og stundom ved skyting. Mange av dei blomstrane som finst ved skyting, degenererer så mye at dei ikkje vil verta rekna med ved mogning. Granskingar omkring desse problema finst det som rimeleg kan vera mest av i kornartane.

Det er genetiske skilnader mellom artar og sortar i eigenskapen tal frø per småaks. Vidare er reproduksjonsorgana svært utåluge for ekstreme miljøpåverknader; det gjeld både høg og låg temperatur og skort på vatn.

Auka nitrogentilgang i tida mellom faseskifte og skyting har verka best på fertiliteten i dei nedre småaksa hos kveite. I toppen av akset var det ingen eller berre liten auke. Verknaden av større nitrogenmengd var best når nitrogenet vart gitt den første tida etter faseskiftet. Etter skyting hjelpte det ikkje på frøsetjinga med sterkare gjødsling (Langer 1972).

Dei fysiologiske mekanismane som gjer at berre ein del av blomstrane i småakset set frø, er lite kjende. I forsøk med ein kveitesort som hadde fire blomstrar i kvart småaks midt på akset, fanst aldri meir enn to frø. Dersom den lågaste blomsteren vart sterilisert ved tidspunktet for skyting, vart dette kompensert ved at den tredje sette frø. I fall begge dei lågaste blomstrane vart steriliserte, vart det frø i både den tredje og fjerde blomsteren. Det kan ikkje vera tevling om assimilat som fører til slik rangering av blomstrane på dette tidspunktet, men kanskje kan det vera hormonelle styringar (Langer 1972).

4. Blomstring og framvekst av frø.

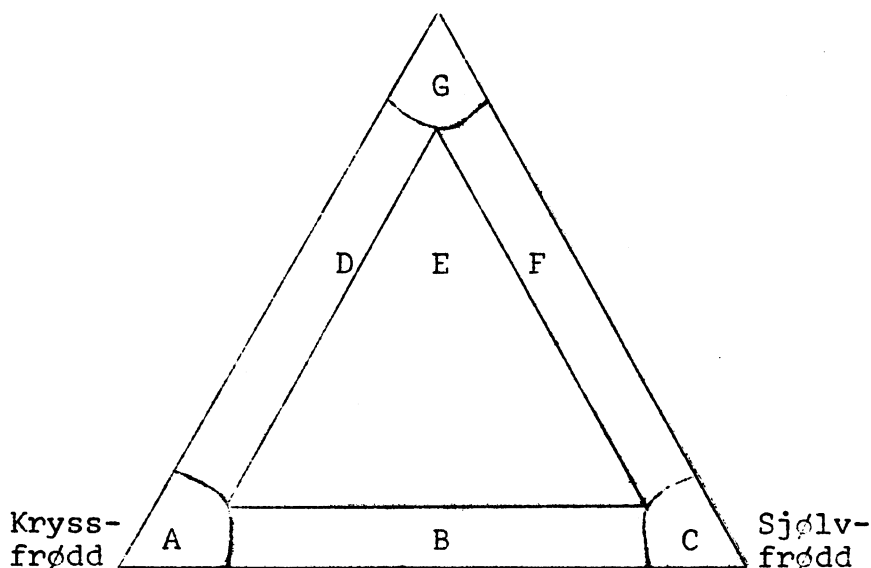
a. Frø-økslingsmåtar

Framvekst av frø hos gras kan skje både på kjønnsleg (amfimiktisk) og ukjønnsleg (apomiktisk) måte. Dei artane som avlar frø på kjønnsleg måte, kan skiljast etter frøingsmåten i sjølvfrødde og kryssfrødde artar (fig. 62).

Inndelinga i sju grupper innan reproduksjonstrekanten er ei forenkling frå det verkelege med gradvise overgangar mellom ytterpunkta i hjørna av trekanten. Storparten av dei fleir-årige grasartane kjem i gruppe A, men det hindrar ikkje at ein del av dei er sjølvfertile. Av 47 enggrasartar i norsk og svensk flora (Lid 1963), som fanst i Fryxells liste (1957), kom 21 i gruppe A (t.d. timotei, engsvingel, bladfaks, engreverumpe og markrapp).

I gruppe B fanst ingen engrasart, men ho er representert ved rug.

Apomiktisk



Figur 62. Reproduksjonstrekant i forenkla form. Dei sju områda står for ymse måtar frø vert avla på (Fryxell 1957).
A: artar som prinsipielt har kryssfrøing
B: delvis kryssfrødde og delvis sjølvsfrødde artar
C: artar som prinsipielt har sjølvsfrøing
D, E, F: fakultativt apomiktiske artar; hører til grup-
pene A, B og C når dei økslar seg kjønnsleg.
G: prinsipielt apomiktiske artar

Dei eittårige artane er fjølgast i gruppe C. Utanom kornartane kom sju grasartar frå Fryxells liste i denne gruppa (t.d. fløghavre og svimling).

Kryssfrøing eller sjølvsfrøing kan elles vera avhengig av miljøet. Sjølvsfertile artar kan blomstra kleistogamt (med attlatne blomstrar), men kleistogamien er stundom påverka av miljøet og absolutt berre ved ulaglege vilkår for open blomstring.

Gruppe D inneheld dei aller fleste artane som er fakultativt apomiktiske. I Fryxells liste var det fem artar som høyrte til denne gruppa (engrapp, engkvein, raudsvingel, sauesvingel og sølvbunke). Vidare var det seks, flest rappartar, som var fakultativt apomiktiske, men som ikkje var nok granska til å slå fast om dei høyrte til gruppe D, E eller F. I gruppene E og F finst berre sjeldan døme frå grasfamilien i likskap med andre familiar.

Dei reint apomiktiske artane talde i alt åtte norske i Fryxells liste (t.d. nordlandsrøyrvkein, fjellbunke, takrøyr og fjellrapp). Somme hevdar at apomiksien helst ikkje er fullstendig obligatorisk hos nokon art. Han er i alle fall påverka av miljøet i somme artar. Hos til dømes skogrøyrkvein har dei første toppane kjønnsleg frøavl, medan dei som veks fram seinare, er apomiktiske (Evans 1964).

Apomiktisk frøavl (agamospermi) er svært vanleg i grasfamilien jamført med andre familiar. Denne framvekstmåten for frø er mest utbreidd blant polyploide artar.

Svært ofte vert vivipari (fig. 58) rekna som ein apomiktisk økslingsmåte. Denne reproduksjonsmåten kallast da gjerne vegetativ apomiksis til skilnad frå agamospermien (Nygren 1967).

b. Blomstring og spreing av pollen.

Blomstringa er ei særmerkt vekstovring. Hos sjølvfrødde artar er ho mindre berrsynt. Nokre av dei opnar blomstrane svært lite, t.d. svimling (*Lolium temulentum*), medan andre syner meir av pollenknappane og arret.

Hos engsvingel, som har kryssfrøing, er hendingsgangen slik: Først tek greinene i toppen til å skilja seg frå kvarandre. Så kjem opninga av blomstrane, som startar øvst i blomsterstanden. Innanfor småaksa går opninga av blomstrane nedanfrå og oppetter. Forblad og inneragne i kvar blomster sprikjer i vinkel på 60° etter 7 minutt. Pollenberarane strekkjer seg raskt ut av blomsteren, og arra følgjer etter. Pollenknappane tørkar inn og pollenet slepp ut or pollenromma innan 10 minutt er gått. Etter avblomstring dreg småaks og greiner hos dei fleste artane seg atter saman til nesten den stillinga dei hadde føre blomstringa.

Det er venteleg intern omdisponering av vatn som gjer det mogleg med så raske rørsler i blomstringstida. Rørsler i greinene av toppen kjem av svelling i pulvini ved greinfesta. Svelling i lodiculae opnar blomsteren. Lengdinga av pollen-trådane står i samband med uttørkinga av pollenknappane. Epidermis i pollen-

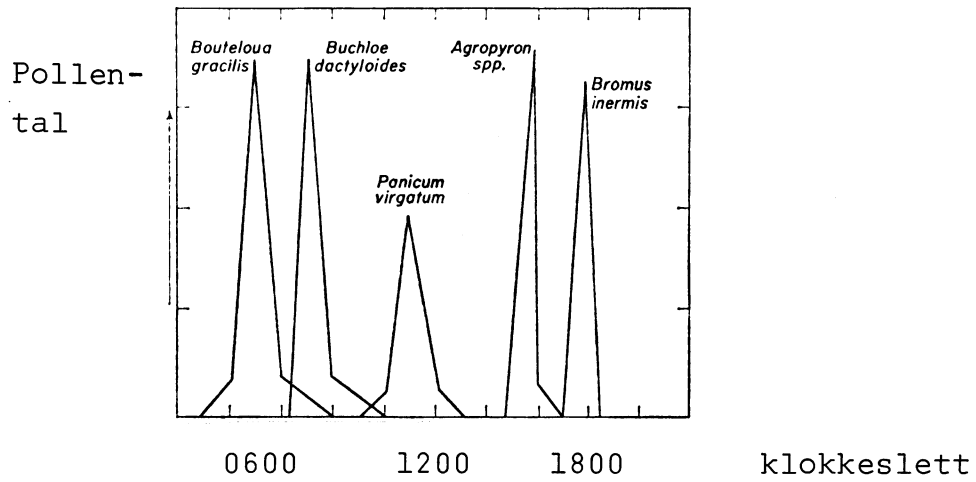
tråden er elles mest aktivt i strekkinga av han, og det grunnar seg venteleg på mobilisering av sukker i desse cellene (Evans 1964).

I blomstringstida er det gjerne pollen i lufta heile dagen av ein og same art, men storparten av pollenet vert spreidd ved opninga av blomsteren, og ho skjer over eit stutt tidsrom. Dette er stundom stadfest ved pollenteljingar, og det er slike som ligg til grunn for figur 63.

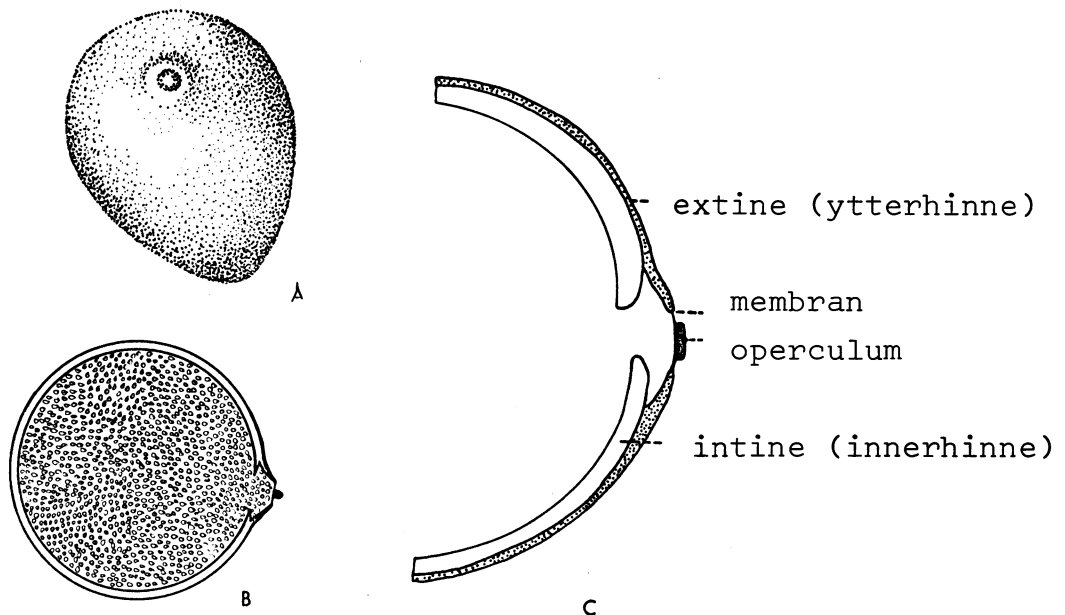
Slike skilnader i blomstringstidspunkt kan stundom vera ei hjelp til å hindra kryssing mellom nærskylde artar. Det gjeld for *Festuca sulcata* og *Festuca pseudovina* (Evans 1964). Pollenet held seg nemleg ikkje lenge i live i solskin og regn. Pollen hos grasartane er elles svært stuttleva jamført med pollen frå andre familiar (Booth 1964). Bløminga i ein blomsterstand varer frå 4-7 dagar hos dei vanlegaste artane våre, men opptil 2 veker hos engreverumpe (Hertzsch 1959).

Det er ikkje nokon grei samanheng mellom blomstringstid på dagen og systematisk stilling til grasartane. Storparten av nordlege artar blomstrar tidleg om morgonen, men det er andre som blomstrar om ettermiddagen (*Festuca elatior*), om kvelden (sæue-svingel) eller om natta (engrapp). Einskilde artar (åkerfaks, englodnegras) blomstrar to gonger kvar dag (Evans 1964). Mange tropiske gras blomstrar om natta, men der er òg fleire unntak.

Etter som igangsetjinga av blomstring er så varierende frå art til art, er det også vanskeleg å peika på nokon einskild miljøfaktor som er avgjerande for alle artar. Mye er uvisst om dette emnet enno, men råme i både jord og luft tykkjest ikkje å vera avgjerande. Tidspunktet på dagen når blomstringa skjer, er avhengig av temperaturen. I dallisgras (*Paspalum dilatatum*) til dømes opna blomstrane seg mellom klokka 0600 og 0700 hos plantar dyrka ved 20°C, men ikkje før klokka 1400 - 1500 når dei vart haldne ved 10°C (Evans 1964).



Figur 63. Pollenspreiing hos ymse artar. Data frå Nebraska (Evans 1964).



Figur 64. A: pollenkorn frå *Bouteloua curtipendula*.
B: skurd gjennom pollenkorn frå tunrapp
C: skjematisk skurd av spireopning hos graspollen.
(Booth 1964).

c. Pollen.

Mikrosporogenesen hos gras er normal. Det vil seia at i kvar pollenknapp er det fire pollenrom som er fylte med pollenmorceller. Kvar pollenmorcelle vert til fire pollenkorn.

Pollenkorn er til vanleg kulerunde eller meir eller mindre eggforma (fig. 64). Tverrmålet varierer jamnast mellom 25 og 50 mikron (Hertzsch 1959). Veggen er todelt. På utsida er pollenkorna oftast glatte eller berre litt rukkute og ikkje kleimne. Pollenkornet er fylt med stivekorn, men har eit klart område rett andsynes opninga. Hos ingen andre familiar enn grasfamilien har pollenkornet berre ei spireopning, og dét er halde for å vera eit arkaisk drag (Booth 1964).

Pollenet spirer straks det har komme på arret. Hos mais treng det om lag fem minutt før pollenslangen er synleg. Strekkingsfarten er utrekna til vèl 6 mm i timen (Booth 1964). Norske granskingar i timotei og engsvingel har synt at etter 20 minutt hadde pollenslagen alt trengt eit stykke ned gjennom griffelen. Etter halvannan time var han kommen nedanfor der dei fjørforma arra veks ut frå griffelen. Fem timar etter pollineringa var slangen inne i fruktknuten (fig.65)(Wølner 1971).

d. Frøemne og frø ved amfimiktisk avl.

Stengelspissen er svært liten i omfang (7 - 8 celler i tverrmål) etter at fruktbladet har vakse fram, men han er framleis differensiert i dermatogen, hypodermis og subhypodermis. Han veks framleis snøgt, hos somme artar meir på den eine sida slik at spissen etter kvart vender nedetter, og ein får anatropt frøemne. Hos andre er veksten mindre skeiv, og frøemnet vert hemianatropt (frømunnen vender ut til sida). Endeleg kan det vera ein kombinasjon, men med frømunn som vender nedetter (kamylotropt frøemne).

Ei hypodermiscelle i enden av stengelspissen deler seg periklint, og megasporemorcella vert til. Begge integumenta veks fram frå hypodermis og dermatogen (foliært). Megasporogenesen vidare er normal og synt skjematisk i figur 66.

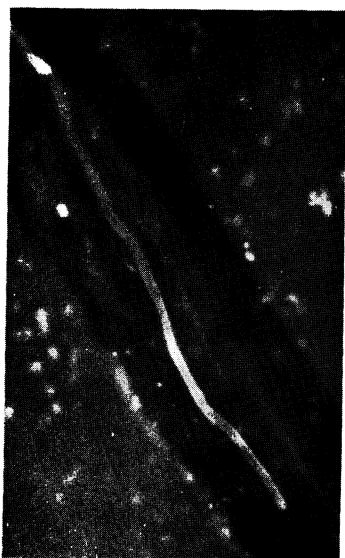
Granskingar av Wølner (1971) i engsvingel og timotei tyder på at frøvinga (samansmelting av sæd- og eggcelle) skjer om lag eit



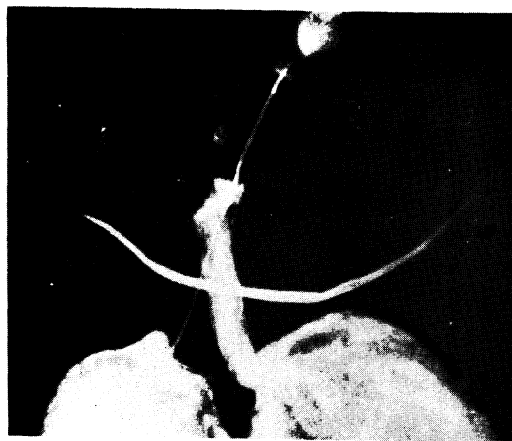
a



b

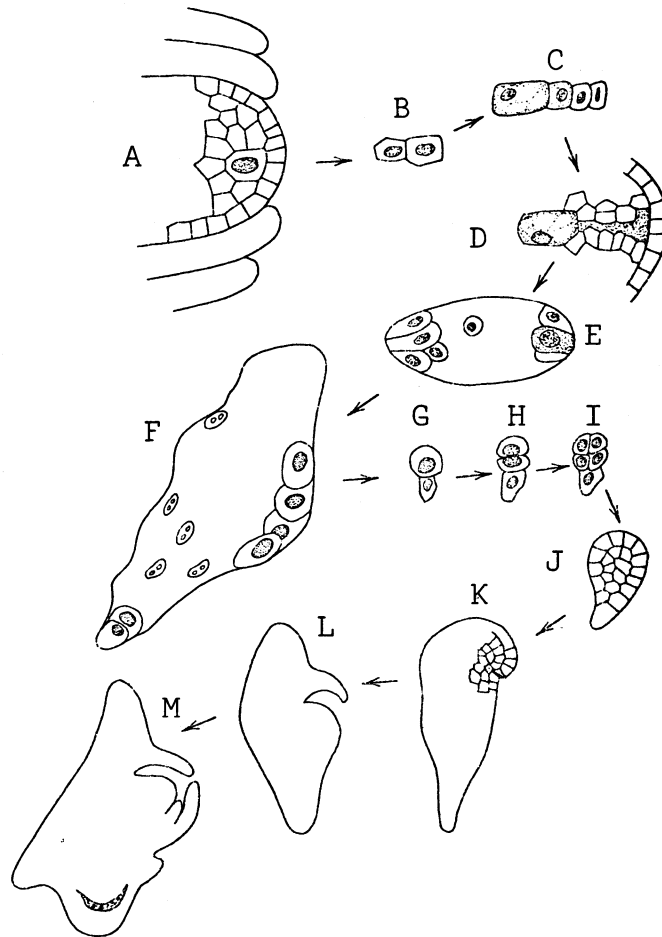


c



d

Figur 65. Vekst av pollenslange hos timotei første tida etter pollinering. a: etter 20 minutt. b og c: etter 1,5 time. d: etter 5 timar (Wølner 1971).



Figur 66. Skjematisert megasporogenese og framvekst av embryo hos gras (Madison 1971).

- A: frøemne med nucellus (frøemnekjerne) og archesporangium.
- B: første morcelledeling
- C: andre morcelledeling
- D: primær archesporangium.
- E: kimsekk, eggcella i midta til høgre.
- F: kimsekk etter frøving (samansmelting av egg- og sædcelle).
- G-I: første delingar av zygoten.
- J-M: ymse stadium av embryo

døgn etter at pollenet kom på arret. Fraving av sentralkjernen skjer til noko lunde same tid. Den første tida (3 døgn) etter pollineringa var frøkviten (endospermen) nukleær (har ikkje cellevegger mellom kjernane), men etter 7 døgn var han cellulær.

Embryoet, som veks fram frå zygoten, var to døgn etter pollinering fem celler stort hos engsvingel. Etter kvart som delingane heldt fram, fekk det ein klubbeforma utsjånad.

Den første differensieringa av embryoet syner seg som ei innsnevring av den tjukkaste enden (fig. 67). Hos engsvingel kunne ein sjå dette om lag ei veke etter pollineringa. Ved innsnevringa vert veksepunktet med koleoptile og dei første bladerna til. Elleve dagar etter pollinering kunne ein sjå skjoldbladet, slirebladet, bladerna, epiblast, primær grorot og rotslira. Fleire grorotema var synlege to veker etter pollinering, og frå da kom ingen nye organ til, men embryoet voks i storleik. Hos timotei gjekk utviklinga litt seinare enn hos engsvingel. Andre forsøk frå utlandet syner stor artsvariasjon i utviklingsgangen av embryo.

I kveite har nedsett temperatur minska farten i celledelinga dei første fem dagane etter pollinering, men endeleg tal celler i frøkviten vart ikkje mindre på grunn av lågare temperatur desse første dagane. Nedsett temperatur i perioden med innlagring av stive i frøkviten minska den endelege vekta av frøet. Låg lysintensitet til plantane set òg ned celledelinga. I frøkviten hos kveiteplantar som stod ved om lag 37000 lux, var det over 64000 celler sju dagar etter blomstring, medan han hos plantar som stod ved om lag 6500 lux ikkje inneheldt meir enn vel 54000 celler etter 21 dagar (Langer 1972).

IV. KARBOHYDRAT HOS GRAS

Karbohydratomsetjinga hos grasartar er ofra stor interesse av fleire grunnar. Hos kornartane er ein t.d. interessert i å finna kjeldene for karbohydratoverføringa til frøet med sikte på å nytta det ut i foredlinga. Hos eng-grasartane freistar ein finna reservekjeldene som plantane tek av om våren og etter hausting, og vidare er storleik og samansetning av reservane viktig i samband med herding og overvintring.

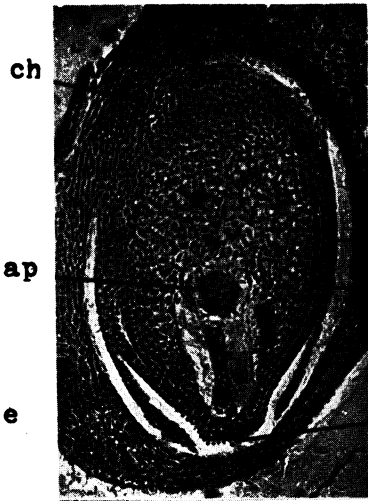
Figur 67

Mikrofotografi av lengdeskurd gjennom frøemne og embryo hos engsvingel (A - F) og timotei (G). Tal dagar etter polli-
nering og storleiksauken (i parentes) står under kvar figur
(Wølner 1971).

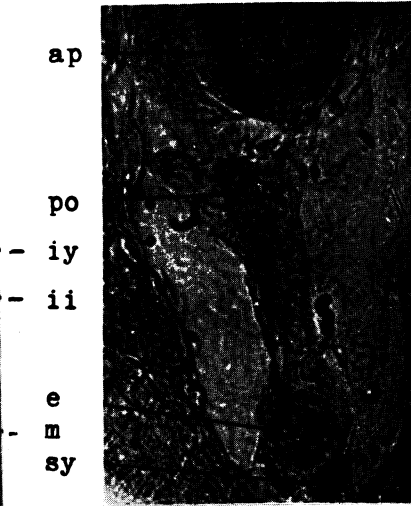
- A: Frøemne med fleircella frøemnekjerne
- B: Kimsekken, detalj frå figur A
- C: Femcella embryo. Nukleær frøkvite som er forskoven opp-
etter i bildet ved prepareringa
- D: Byrjande differensiering av skjoldblad, slireblad og
veksepunkt
- E: Nesten fullboren kime. Første blademne er synleg
- F, G: Fullboren kime

Signatur

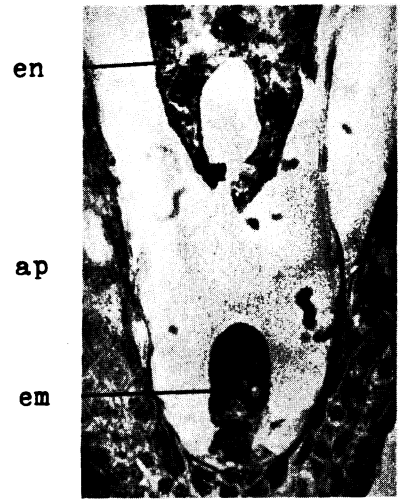
ap = antipodecelle	ls = leidningsstrenger
be = blademne	m = frømunn (mikropyle)
ch = frøfeste (chalaza)	po = sentralkjerner
e = eggcelle	pr = primær grorot
em = kime	rs = rotslire
en = frøkvite	sb = slireblad
env = endospermvegglag	skb = skjoldblad
ep = epiblast	sv = sentralvakuole
ii = indre integument	st = veksepunkt (stengelspiss)
iy = ytre integument	sy = synergidecelle
	vs = ventralskjel



A. 1 (x 105)



B. 1 (x 420)



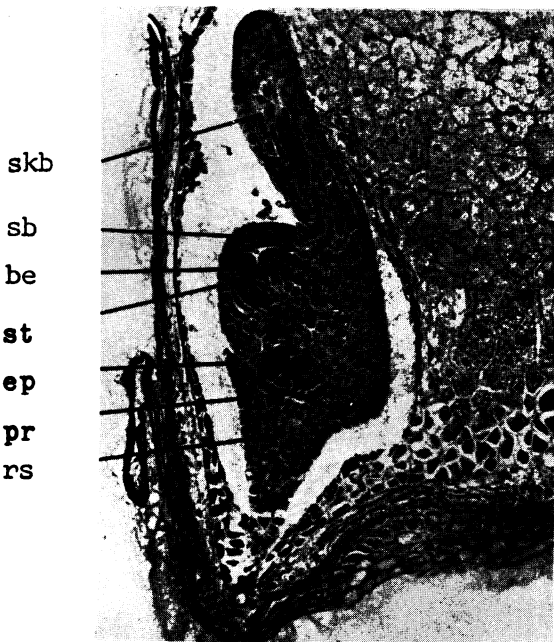
C. 2 (x 420)



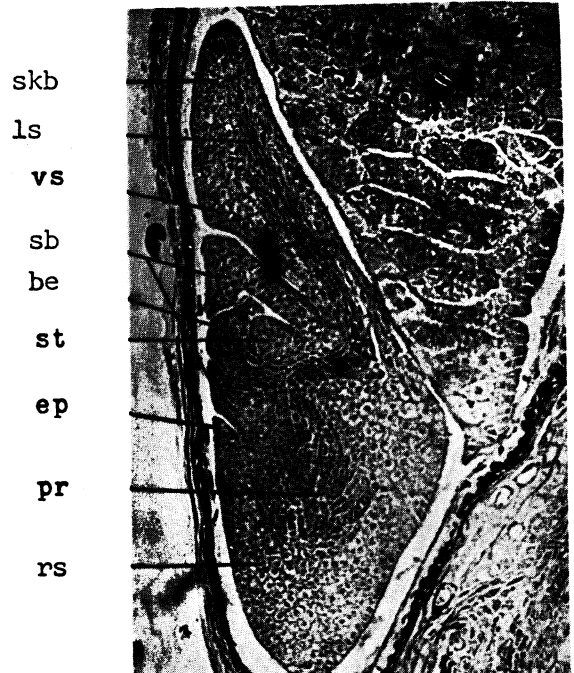
D. 7½ (x 420)



E. 11 (x 130)



F. 30 (x 130)



G. 14 (x 130)

Figur 67.

Karbohydrata hos gras kan delast i to grupper:

- A. Strukturelle karbohydrat som går inn i oppbygginga av "planteskjelettet".
- B. Ikkje strukturelle karbohydrat. Dei er transportable i planten eller ligg som reservar, som lett kan gjerast transportable.

Reservekarbohydrata tener som opplagsnæring, og dei vert lagra i ymse sambindingar og på ymse stader i plantane. Hos bladfaks og strandrøyr er hovudopplaget i rhizoma. Hos timotei ligg det i haplokormen, og hos hundegras finn ein mye i nedste delen av bladslirene. Verdt å nemna er også at raudkløver og luserne har mesteparten av opplagsnæringa i røtene, medan ho hos kvitkløver ligg i stolonane.

A. Strukturelle karbohydrat.

Til denne gruppa høyrer cellulose, hemicellulose og pektin. Cellulosemolekyla som inneheld opp til 5000 glukoserestar, lagar fibrar og trådar med hydrogenbindingar mellom dei lange kjedene. Det prosentiske innhaldet aukar når planten mognar, og det varierer normalt mellom 15 og 35 prosent alt etter utviklingsstadiet.

Ein nesten like stor del av planteskjelettet er hemicellulosar. Analysetal er ikkje alltid samstavande frå forsøk til forsøk, men eit innhald på 16 til 21 prosent av tørrstoffet er funne i fleire artar (McIlroy 1967). Innhaldet aukar med alderen til planten.

Hemicellulosane er for det meste samansette av xylankjeder med påheng av ymse andre suktermolekyl.

I primære cellevegger og midtlamellar finst pektin. Det kjem opp i 1 prosent av tørrstoffet. Hovudkomponenten av pektin er lineære kjeder av galakturonsyre. Pentosan og galaktan finst i tilknytning til pektin, men er ikkje kjemisk bundne til det.

B. Ikkje strukturelle karbohydrat.

1. Monosakkarid

Innhaldet av fruktose ligg omkring 1 prosent og glukoseinnhaldet mellom 1 og 2 prosent av tørrstoffet i planten under eitt. Også i røter er innhaldet mellom 1 og 2 prosent, men i stubb av timotei ved frømogning er det funne opp til 4,2 prosent (Okajima & Smith 1964).

2. Oligosakkarid

Sakkarose (sucrose) er det oligosakkaridet det finst mest av i gras. Hos timotei har innhaldet i stubb variert mellom 1,5 og 3,0 prosent av tørrstoffet. Hos andre artar utgjer sakkarose ein større del av karbohydrata, og det absolute innhaldet er større (fig. 68). Stubben er elles den sukkerrikaste plantedelen, både røter og blad har jamt mindre.

Små mengder av melibiose, raffinose og stachyose er også funne hos gras (McIlroy 1967).

3. Polysakkarid

Fruktan hos gras er til vanleg ugreina kjeder av fruktoserestar med ein glukoserest i eine enden. Tal fruktosemolekyl varierer mye alt etter art, plantedel og miljø. Hos timotei er det funne ein polymeriseringsgrad på 18 for rotfruktan, på 35-50 i bladverk og strå og heilt opp til 260 for haplokormfruktan. I fleire andre grasartar ligg polymeriseringsgraden jamt mellom 15 og 30 for fruktan frå nedre del av stengelen (Grotelueschen & Smith 1968).

Fruktan er jamt det viktigaste reservekarbohydratet hos artar frå nordlege opphavsstader, medan stive er reservekarbohydrat hos dei fleste subtropiske og tropiske artane. Men også blant artar som er vanlege hos oss, finn ein gras som likjest meir på sørlegare grasartar, jamfør tala for takrøyr i figur 68. Ho høyrer ikkje til dei festucoide artane, men subfamilien Arundinoideae.

Fruktaninnhaldet er jamt størst i stubben. Fleire analysar har komme ut med maksimalinnhald på vèl 30 prosent av tørrstoffet. Nedre grense har i norske forsøk òge ned mot 2 prosent, men det maksimale innhaldet har sjeldan vore så høgt, heller omkring 20 prosent (Sjøseth 1971, Skjelvåg 1972). Analyseprosedyrane er svært varierende, og ein kan ikkje gjera beinveges jamføringar dersom analysemåttane er ulike.

I bladverk er gjerne fruktaninnhaldet mindre enn 10 prosent av tørrstoffet, men der òg varierer det mye med miljø og utviklingssteg (McIlroy 1967). Også i røter av timotei har innhaldet vore mindre enn 10 prosent, og med ein stor variasjon (Sjøseth 1971).

Stive er anten ugreina (amylose) eller greina (amylopektin) kjeder av glukoserestar. Stive finst i størst konsentrasjon i frø, men er også eit reservekarbohydrat i enggras (fig. 68).

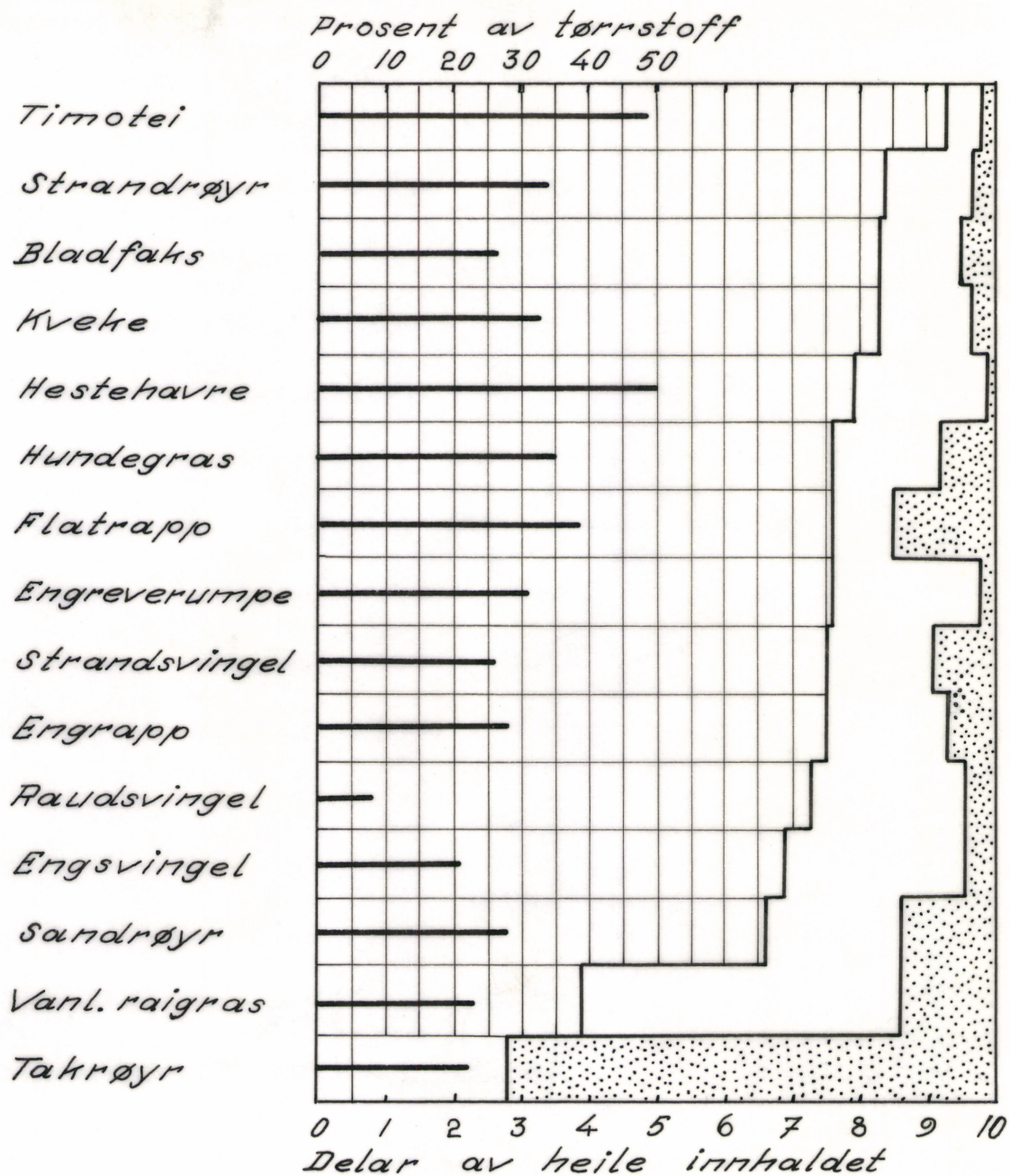
C. Miljøfaktorar som verkar på reservekarbohydratmengdene

Det er stor artsvariasjon i det prosentiske innhaldet av reservekarbohydrat (fig. 68). Også mellom sortar er det skilnader, men helst da som eit resultat av dyrkingsåtgjerder. Ved låg stubbing og ofte hausting hadde Engmotimotei tre gonger så stort fruktaninnhald i stubb som sorten Grindstad, men ved færre haustingar og høgare stubb var dei nesten like (Sjøseth 1971).

1. Omgrepet reservekarbohydrat

Det var tidleg i dette hundreåret at det først vart hevda at dei relativt store, ikkje strukturelle karbohydratmengdene i nedre del av strået hos gras tener som opplagsnæring og reservar til bruk i anding om vinteren, og i ny vekst om våren og etter hausting.

Den enklaste demonstrasjonen av dette er nok frå luserne, men ein har gode grunnar til å meina at det er likeins i gras. Plantar fekk stå i $^{14}\text{CO}_2$ -atmosfære føre slått, og radioaktivt karbon vart "lagra" i røter og stubb. Om lag halvta av det "lagra" karbonet vart ført attende til skotta, og fire femdelar av dette var overført til den første veksten før plantane var



Figur 68. Innhald av reservekarbohydrat (sukker (=mono- og oligosakkarid) + fruktan + stive(ise)) i prosent av tørrstoffet som stolpediagram i venstre del av figuren, skala i øvre kant. Fordeling av reservekarbohydrata på fraksjonane fruktan (ruteskravert), sukker (blank) og stive (prikkskravert). Prøver frå nedre del av stengelen ved frømogning; røter, rhizom og stolonar er ikkje medtekne (etter data frå Smith 1968).

15 cm høge (Smith & Marten 1970). Også i gras har ein funne at verknaden av ymist reservekarbohydratinnhald på atterveksten etter hausting ikkje er langvarig i seg sjølv. Høgt innhald kan fremma den første veksten av nytt, grønt plantemateriale, men ein rask start vil plantane ha føremønner av i lengre tid.

Dersom plantane får stå urørte gjennom veksetida, er det vêret og den fysiologiske utviklinga som verkar på reservekarbohydratinnhaldet. Frå våren av er det gjerne ein nedgang fram til skyting. Deretter kjem ein oppgang til eit maksimalt innhald ved deigmogning av frøet. På nytt vert det ein nedgang i samband med ny framvekst av sideskott, men utetter hausten stig innhaldet att (fig. 69).

2. Hausting

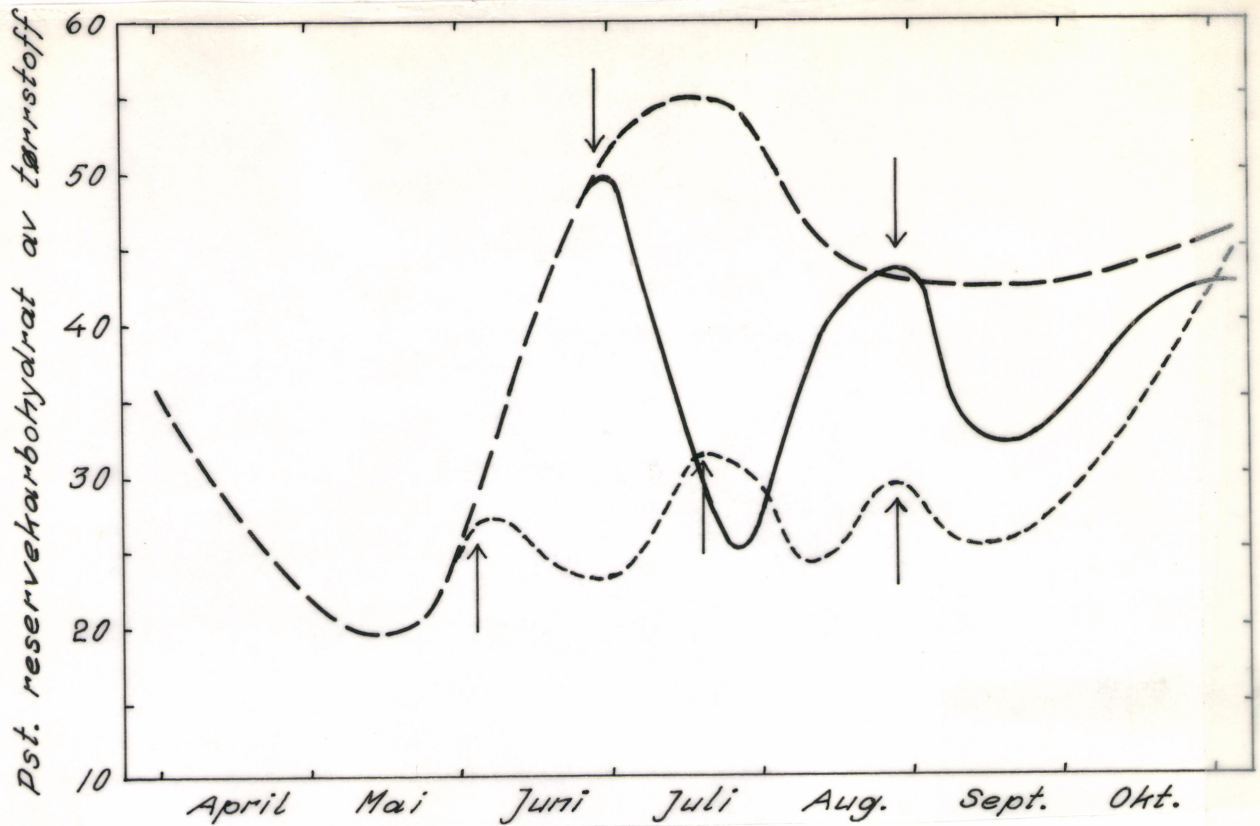
a. Tal haustingar

Hausting set ned reservekarbohydratinnhaldet mellom anna for di noko går med til igangsetjing av ny vekst. Oftare hausting held gjerne innhaldet på eit lågare nivå (fig.69). Mange andre faktorar verkar også på det prosentiske innhaldet, og det gir ofte meir kompliserte samanhengar enn dei som er framstelte i figur 69.

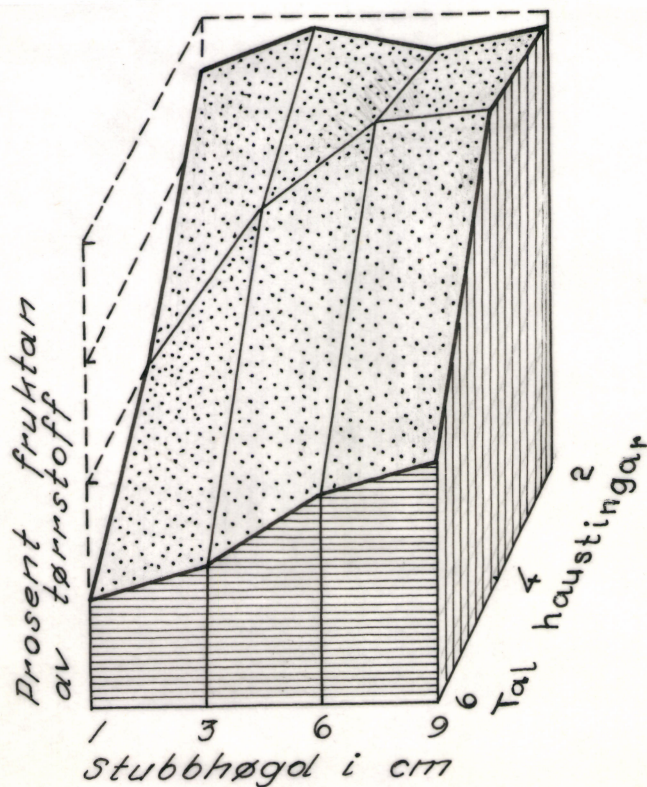
b. Stubbhøgd

Stubbhøgd har sterkast verknad når det vert hausta tidt. I karforsøk med timotei har fruktaninnhaldet vore upåverka ved to gonger slått, men ved fire og seks gonger slått sette låg stubbing ned innhaldet i nedre del av stengelen (fig.70).

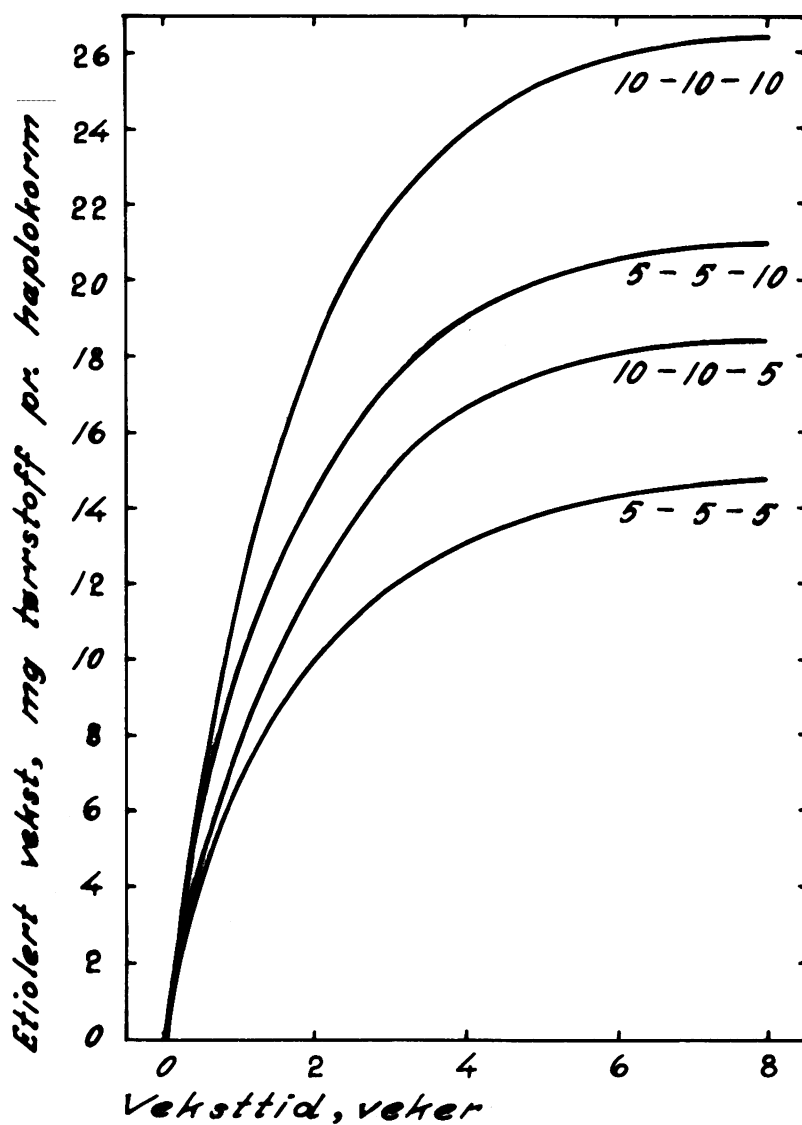
Det synest som det er heller tidgjengd hausting og låg stubbing som må til for å få ein nedgang i konsentrasjon av reservekarbohydrat. I feltforsøk med timotei har ein ikkje funne slik nedgang i jamføring av 5 og 10 cm stubbhøgd ved 2 og 3 gonger slått. Etiolert vekst (vekst utan lystilgang) synte likevel at dei totale reservane var mindre etter låg stubbing, for di storleiken av haplokormane minka (fig. 71).



Figur 69. Innhold av sukker + fruktan i stubb av timotei dyrka i Wisconsin. — — urørte plantar, — plantar hausta to gonger, - - - - plantar hausta tre gonger. Slåttetidene er synte med piler (Modifisert etter Reynolds & Smith 1962).



Figur 70. Innhold av fruktan i stubb hos timotei om hausten etter ymse haustemåtar (Sjøseth 1971).



Figur 71. Etiolert vekst hos haplokormar etter ymis stubbhøgd ved tre haustingar per sesong i tre år. Tala ved kurvene viser stubbhøgd i cm ved første, andre og tredje hausting (Honne 1968).

3. Næringstilgang

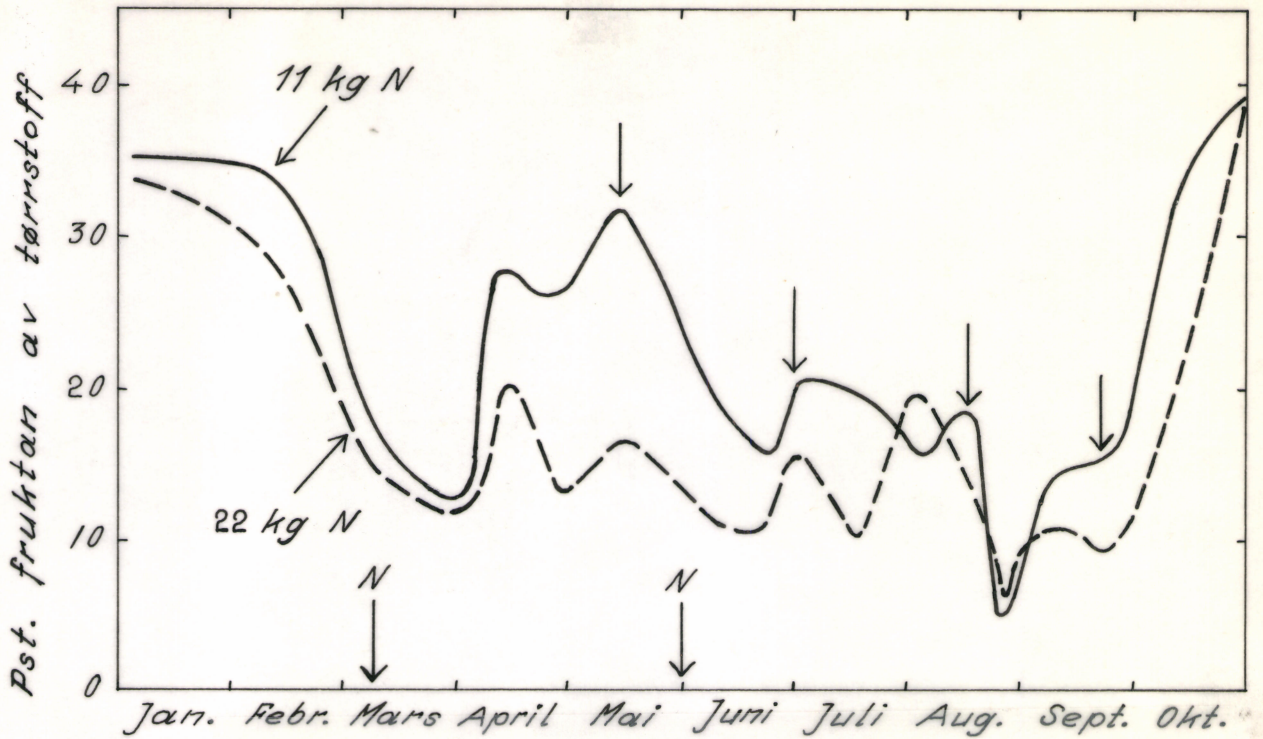
Gjødsling har mangslungen verknad på plantane, og følgjeleg kan verknadene på reservekarbohydratinnhaldet også ymsa noko. Det er særleg ymis nitrogentilgang som gir utslag i reservane. Her er hovudverknaden den at reservekarbohydratinnhaldet går ned ved sterkare gjødsling. Dêt er stadfest i mange forsøk (fig. 72). Nitrogen stimulerer veksten, og det vert ein generelt større etterspurnad på karbohydrat mellom anna til proteinsyntesen og strukturelle karbohydrat. Dette skjer ved vårgjødsling like så vèl som ved gjødsling til håveksten.

4. Temperatur

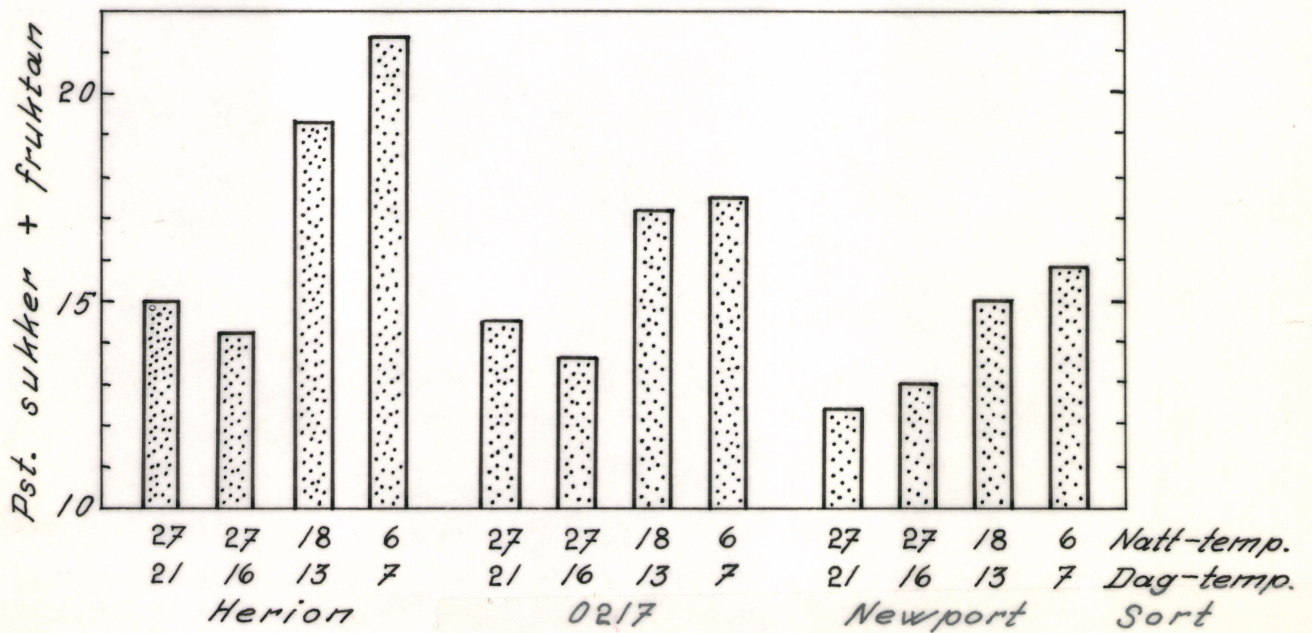
Hos timotei er det først og fremst fruktaninnhaldet som vert påverka av ymis temperatur (Smith 1968). Elles er det nattemperaturen som særleg er avgjerande (fig. 73). Høg nattemperatur aukar andingstapet.

5. Lysintensitet

Sukkerinnhaldet i plantar går ned når lystilgangen minkar. Ved å skugga bort 67 prosent av dagslyset har ein i forsøk med fleire grasartar fått sukkerinnhald på berre halvta av det plantane i fullt dagslys hadde (Myhr & Sæbø 1965). I røter av bladfaks har også sukkerinnhaldet minka på grunn av skygging fram til skyting, men seinare var det ingen skilnad mellom skugga og ikkje skugga plantar. Nitrogengjødsling auka verknaden av skygging (Paulsen & Smith 1969).



Figur 72. Fruktaninnhold i stubb av hundegrass slått fire gonger (merkte med piler) og gjødsla to gonger (tidspunkt merkte med pil og N) med 11 og 22 kg N per dekar (Reynolds 1969).



Figur 73. Fruktan + sukker i stubb hos tre sortar engrapp ved fire temperaturkombinasjonar. Innhold i prosent av tørrstoff (Youngner & Nudge 1968).

V. L I T T E R A T U R

- Amen, R. D. 1968. A model of seed dormancy. Bot.Rev. 34: 1-31.
- Arber, A. 1934. The gramineae. Cambridge university press. 480s.
- Aspinall, D. 1961. The control of tillering in the barley plant.
I. The pattern of tillering and its relation to
nutrient supply. Aust. J. biol. Sci. 14:493-505.
- Bachtahler, G. 1957. Untersuchung zur Keimungsphysiologie des
Flughafers (*Avena fatua* L.). Z. Acker- u. PflBau
103:128-156.
- Barnard, C. 1964. Grasses and grasslands. Macmillan, London 269s.
- Berlyn, G. P. 1972. Seed germination and morphogenesis. I T.T.
Koslowski. 1972. Seed biology. Acad. Press Lond.:
223-312.
- Black, M. 1959. Dormancy study in seed of *Avena fatua*. 1. The
possible role of germination inhibitors. Can. J. Bot.
37: 393-402.
- Booth, E. 1964. Agrostology. Edwards Brothers, Michigan. 222 s.
- Brouwer, W. 1972. Handbuch des Speziellen Pflanzenbaues. Band I.
Paul Parey, Berlin. 622s.
- Brown, R. 1931. The absorption of water by seeds of *Lolium perenne*
(L.) and certain other Gramineae. Ann. appl. Biol.
18: 559-573.
- Burton, G. W. 1939. Scarification studies on southern grass seeds.
J. Am. Soc. Agron. 31: 179-187.
- Baadshaug, O.H. 1970. Røtter og rotutvikling hos gras. Stensil-
prent. Ås-NLH. 75 s.
- 1971. Virkninger av jordarter og jordpakking på
vekst og overvintring hos ulike grasarter ved for-
skjellige overvintringsforhold. Lisensiatavhandling
Norges landbrukshøgskole. 140 s.

- Canode, C. L. 1965. Germination of normal and hulled grass seed stored under three conditions. Crop Sci. 5: 409-411
- " — 1972. Germination of grass seed as influenced by storage condition. Crop Sci. 12: 79-80.
- Canode, C. L., E.V. Horning, and J. D. Maguire. 1963. Seed dormancy in *Dactylis glomerata* L. Crop Sci. 3: 17-19.
- Celius, R. 1969. Forsøk med ulike stubbehøyder i flerårig eng. Meddr. norske Myrselsk. 67: 1-20.
- Clowes, F.A.L. 1969. Anatomical aspects of structure and development. ~~J~~ W. J. Whittington. 1969. ^(e. d.) Root growth. Butterworths Lond.: 3-19.
- Côme, D., and T. Tissaoui. 1973. Interrelated effects of inhibition, temperature and oxygen on seed germination. I W. Heydecker. 1973. Seed ecology. Butterworths Lond.: 157-168.
- Dasberg, S., H. Enoch, and D. Hillel. 1966. Effect of oxygen and carbon dioxide concentration on the germination of range grasses. Agr. J. 58: 206-208.
- Dorph-Petersen, K. 1904. Hvorledes bevarer de forskjellige Frøsorter Spireevnen? Tidsskr. for Planteavl 11: 176-180.
- " — 1906. Spireevnens Bevarelse hos Frø, nedgravet i Jorden. Tidsskr. for Planteavl 13: 42-46.
- " — 1907. Spireevnens Bevarelse hos frø nedgravede i Jorden. Tidsskr. for Planteavl 14: 40-44.
- " — 1925. Hvor lenge bevarer de forskjellige Frøarter Spireevnen? Tidsskr. for Planteavl 31: 338-352.
- Drew, M. C., and M. J. Goss. 1973. Effect of soil physical factors on root growth. Chemistry and industry 14/1973: 679-684.
- Eames, A. J., and H. L. MacDaniels 1947. An introduction to plant anatomy. M. Graw-Hill Book Co, Inc. Lond. 2. ed. 427s.

- Eden, A., G. Alderman, and C.J.L. Baker. 1951. The effect of ground water-level upon productivity and composition of Fenland grass. *J. agric. Sci* 41: 191-202.
- Edwards, J. R. 1967a. Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 1. Basic patterns of leaf development in *L. multiflorum* and *L. perenne*. *Genet. Res. Camb.* 9: 233-245.
- " — 1967b. Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 2. Analysis of selection lines. *Genet. Res. Camb.* 9: 247-257.
- Evans, L.T. 1964. *Reproduction*. I C. Barnard. 1964. *Grasses and grasslands*. Macmillan Lond.: 126-153.
- Evans, M.V. 1927. The life history of timothy. *USDA Bull.* no. 1450. 55s.
- Fendall, R. K., and C. L. Canode. 1971. Dormancy-related growth inhibitors in seeds of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.). *Crop Sci.* 11: 727-730.
- Fryxell, P. A. 1957. Mode of reproduction in higher plants. *Bot. Rev.* 23: 135-233.
- Fykse, H. 1970. Studium vedkomande spiring, dormans og levetid for frø av fløghavre. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 49 (5). 120s.
- Garwood, E. A. 1968. Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots of grasses and clover. *J. Br. Grassld. Soc.* 23: 117-128.
- Gill, N.T., and K.C. Vear. 1969. *Agricultural botany*. Duckworth, Lond. 636s.
- Greenwood, D. J. 1969. Effect of oxygen distribution in the soil on plant growth. I W. J. Whittington. 1969. *Root growth*. Butterworths Lond.: 202-223.

- Grotelueschen, R. D., and D. Smith 1968. Carbohydrates in grasses III. Estimation of the degree of polymerization of the fructosans in the stem bases of timothy and bromegrass near seed maturity. *Crop Sci.* 8:210-212.
- Gulliver, R. L., and W. Heydecker. 1973. Establishment of seedlings in a changeable environment. I W. Heydecker. 1973. *Seed ecology*. Butterworths Lond.: 433-462.
- Harbo, S. H. 1973. Avling og skottutvikling i eng ved to og tre haustingar i sesongen og ved aukande gjødselmengder. Hovedoppgåve Norges landbrukshøgskole. 68s.
- Hendricks, S. B., V. K. Tool, and H. A. Borthwick. 1968. Opposing actions of light in seed germination of *Poa pratensis* and *Amaranthus arenicola*. *Pl. Physiol. Lanc.* 43:2023-2028.
- Hertzsch, W. 1959. Die Gräser. Allgemeiner Teil. I H. Kappert und W. Rudolf. 1959. *Handbuch der Pflanzenzüchtung*. Band IV.: 346-376.
- Honne, B. I. 1968. Måling av carbohydratreserver hos timotei. Hovedoppgave Norges landbrukshøgskole. 82s.
- " — 1973. Vekstrytme og genetisk variasjon i fire populasjoner av hundegras (*Dactylis glomerata* L.). Lisensiatavhandling Norges landbrukshøgskole. 138s.
- Hunter, J. R., and A. E. Erickson. 1952. Relation of seed germination to soil moisture tension. *Agr. J.* 44: 107-109.
- Huokuna, E. 1964. The effect of frequency and height of cutting on cocksfoot sward. *Ann. agric. Fenn.* 3 Suppl. 4: 1-83.
- International Seed Testing Association. 1966. International rules for seed testing 1966. *Proc. Int. Seed Test. Ass.* 31. 968s.
- Jewiss, D. R. 1966. Morphological and physiological aspects of growth of grasses during the vegetative phase. I F.L. Milthorpe, and I.D. Ivins. 1966. *The growth of cereals and grasses*. Butterworths Lond.: 39-54.

- Juhren, M., W. M. Hiesey, and F. W. Went. 1953. Germination and early growth of grasses in controlled conditions. Ecology 34: 288-300.
- Koblet, R., J. Lehmann und J. Nösberger. 1969. Über die Bestockung und ihre Auswirkungen auf die Ertragsbildung bei Futtergräsern. Schweizer. landw. Forsch. 8: 80-108.
- Koller, D., A. M. Mayer, A. Poljakoff-Mayber, and S. Klein. 1962. Seed germination. Ann. Rev. Plant Physiol. 13: 437-465.
- Korsmo, E. 1952. Anatomy of weeds. Grøndal & Søn's forlag, Oslo. 413s.
- Krasil'nikova, A. I., V. I. Esyreva i M. P. Porošina. 1967. Nekotorye dannye o stroenii kornej i kluben'kov Alopecurus pratensis L. Bot. Žur. 52 (5): 686-689.
- Langer, R. H. M. 1955. Ear formation in timothy grass (*Phleum pratense* L.) following vernalization and short-day treatments. Nature 176: 263.
- "—" 1956. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). I. The life history of individual tillers. Ann. appl. Biol. 44: 166-187.
- "—" 1959a. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*) IV: The effect of nitrogen, phosphorus and potassium supply on growth during the first year. Ann. appl. Biol. 47:211-221.
- "—" 1959b. Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*) V. Growth and flowering at different levels of nitrogen. Ann. appl. Biol. 47:740-751.
- "—" 1972. How grasses grow. Edward Arnold. Studies in Biology No. 34, London. 60s.
- Langer, R. H. M., S. M. Ryle, and O. R. Jewiss 1964. The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards. I. Plant survival and the pattern of tillering. J. appl. Ecol. 1:197-208.

- Lehmann, E. und F. Aichele. 1931. Keimungsphysiologie der Gräser (Gramineen). Verlag von Ferd. Enke, Stuttgart. 680s.
- Lid, J. 1963. Norsk og svensk flora. D. n. Samlaget. Oslo. 800s.
- Madison, J. H. 1970. Principles of turfgrass culture. Van Nostrand Reinhold Company, N.Y. 420s.
- Mayer, A. H., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. The germination of seeds. Pergamon Press. 236s.
- McIlroy, R.J. 1967. Carbohydrates of grassland herbage. Herb. Abstr. 37:79-87.
- Metcalf, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. Oxford Univ. Press. 731s.
- Mitchell, K. J. 1953. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* spp). I. Pattern of vegetative development. *Physiol. Pl.* 6: 21-46.
- Morinaga, T. 1926. Germination of seeds under water. *Am. J. Bot.* 13: 126-140.
- Myhr, K. og S. Sæbø 1969. Verknaden av skygging på vekst, utvikling og kjemisk sammensetning hos nokre grasarter. *Forsk. Fors. Landbr.* 20:297-315.
- Müller, D. 1957. Planteanatomi. 3. Udgave. N. Olaf Møller, Kbh. 90s.
- Nikol'skaja, L. G. i V. N. Sokolov. 1966. O vlijanii kornevyh ostatkov nekotoryh mnogoletnik trav na vshozhest' semjan i rost timofeevki lugovoj. *Trudy prikl. bot. genet. selekt.* 38 (1): 61-64. (Engelsk samandrag).
- Nogtev, V. P. 1938. Kluben'ki na kornjah lugovogo lusohvosta (*Alopecurus pratensis* L.) ih proishozhdenie i fiziologičeskaja funkcija. *Bot. Žur. SSSR* 23:145-150. (Engelsk samandrag).

- Nygren, A. 1967. Apomixis in the angiosperms. I W. Ruhland. 1967. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Band XVIII: 551-596.
- Nyquist, W. E., and J. D. Schulke. 1961. Genetics of morphological characters in *Lolium*. I. Branched culm in *L. multiflorum* and rudimentary spikelet in *L. perenne* and *L. multiflorum*. *Crop Sci.* 1: 441-445.
- Odgaard, P. 1970. Fortsatte undersøgelser over skuddannelse m.m. hos græsser til frøavl. I referat af indlæg ved 4. nordiske seminar vedrørende frøavlsforsøg. Stensilprent. 39-57.
- Okajima, H., and D. Smith. 1964. Available carbohydrate fractions in the stem bases and seed of timothy, smooth brome-grass, and several other northern grasses. *Crop Sci.* 4:317-320.
- Oswalt, D. L., A. R. Bertrand, and M. R. Teel. 1959. Influence of nitrogen fertilization and clipping on grass roots. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 23:228-230.
- Paulsen, G. M., and D. Smith. 1969. Organic reserves, axillary bud activity, and herbage yields of smooth brome-grass as influenced by time of cutting, nitrogen fertilization, and shading. *Crop Sci.* 9:529-534.
- Power, J. F., D. L. Grunes, G. A. Reichmann, and W. O. Willis. 1970. Effect of soil temperature on rate of barley development and nutrition. *Agr. J.* 62: 567-571.
- Rapp, K. 1972. Systematikk, cytologi og genetikk hos *Alopecurus pratensis* L. Stensilprent 32s.
- Reynolds, J. H. 1969. Carbohydrate reserve trends in orchard-grass (*Dactylis glomerata* L.) grown under different cutting frequencies and nitrogen fertilization levels. *Crop Sci.* 9:720-723.
- Reynolds, J. H., and D. Smith. 1962. Trend of carbohydrate reserves in alfalfa, smooth brome-grass, and timothy grown under various cutting schedules. *Crop Sci.* 2:333-336.

- Rhodes, I. 1968a. The growth and development of some grass species under competitive stress. 1. Competition between seedlings, and between seedlings and established plants. J. Br. Grassld Soc. 23: 129-136.
- Rhodes, I. 1968b. The growth and development of some grass species under competitive stress. 3. The nature of competitive stress, and characters associated with competitive ability during seedling growth. J. Br. Grassld Soc. 23: 330-335.
- " — 1973. The relationship between productivity and some components of canopy structure in ryegrass (*Lolium* spp). III. Spaced plant characters, their heritabilities and relationship to sward yield. J. agric. Sci. Camb. 80:171-176.
- Ringlund, K. 1967. Leaf pubescence in common wheat, *Triticum aestivum* L., and resistance to the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (L.). Diss. Abstr. Jan. 1968. 4847-B.
- Ringlund, K., and E. A. Strand. 1970. Seed dormancy and alpha amylase activity in wheat, *Triticum aestivum* L. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 49 (14). 5s.
- Ryle, G. J. A. 1961. Effect of light intensity on reproduction in S.48 timothy (*Phleum pratense* L.) Nature Lond. 191:196-197.
- " — 1964. A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. J. Br. Grassld Soc. 19:281-290.
- " — 1965. Effects of daylength and temperature on ear size in S.24 perennial ryegrass. Ann. appl. Biol. 55: 107-114.
- " — 1967. Effect of shading on inflorescence size and development in temperate perennial grasses. Ann. appl. Biol. 59: 297-308.

- Ryle, G. I. A., and R. H. M. Langer. 1963a. Studies on the physiology of flowering of timothy (*Phleum pratense* L.). I. Influence of daylength and temperature on initiation and differentiation of the inflorescence. *Ann. Bot.* 27: 213-231.
- " — 1963b. Studies on the physiology of flowering of timothy (*Phleum pratense* L.). II. Influence of daylength and temperature on size of the inflorescence. *Ann. Bot.* 27: 233-244.
- Rytova, N. G. 1967. Nekotorye zakonomernosti rosta list'ev i vegetativnyh pobegov lugovyh slakov. *Bot. Žur.* 52: 249-256.
- Samuelsen, R. 1967. Morfologiske studier i norske sorter av timotei (*Phleum pratense* L.). Hovedoppgave Norges landbrukshøgskole. 105s.
- Serebrjakova, T. I. 1971. Morfogenez pobegov i evoljucija žiznjennik form zlakov. Izdatel'stvo Nauka, Moskva. 359 s.
- Sharman, B. C. 1945. Leaf and bud initiation in the gramineae. *Bot. Gaz.* 106:269-289.
- Sheard, R. W. 1964. Influence of defoliation and nitrogen on the development and the fructan composition of the vegetative reproductive system of timothy (*Phleum pratense* L.). *Crop Sci.* 8:55-60.
- Sjøseth, H. 1971. Virkninger av ulike høsting på vekst, rotutvikling og karbohydratinnhold hos timotei. *Meld. Norg. LandbrHøgsk.* 50 (14):30s.
- Skjelvåg, A. O. 1972. Vekst og utvikling ved ymse miljøpåverknader hos to ekstreme økotyper av norsk timotei (*Phleum pratense* L.) som grunnlag for dyrkingsmåte og utvalskriterium ved foredling. *Lisensiatavhandling Noregs landbrukshøgskole.* 143s.

- Smith, D. 1968. Classification of several native North American grasses as starch or fructosan accumulators in relation to taxonomy. J. Br. Grassld Soc. 23:306-309.
- Smith, D., and O. R. Jewiss. 1966. Effect of temperature and nitrogen supply on the growth of timothy (*Phleum pratense* L.). Ann. appl. Biol. 58:145-157.
- Smith, L. H., and G. C. Marten 1970. Foliar regrowth of alfalfa utilizing ^{14}C -labeled carbohydrates stored in roots. Crop Sci. 10: 146-150.
- Strand, E. 1965. Studies on seed dormancy in barley. Meld. Norg. LandbrHøgsk. 44 (7). 23s.
- Sumere, C. van, H. Hilderson, and L. Massart. 1958. Coumarins and phenolic acids of barley and malt husk. Naturwissenschaften 45: 292.
- Stählin, A. und A. Eren. 1972. Beziehungen zwischen Standortfaktoren, morphologischen Merkmalen und physiologischen Eigenschaften sowie der Chromosomenzahl bei Wiesenrispe (*Poa pratensis* L.) Z. Acker u. PflBau 138: 197-219.
- Troughton, A. 1957. The underground organs of herbage grasses. Bull. 44 Commonw. Bur. Past. Field Crops. 163s.
- Valberg, E. 1968. Forsøk med gjenlegg til eng i Nordland fylke. Forsk. fors. Landbr. 19: 9-41.
- Walker, J. M. 1969. One-degree increments in soil temperature affect maize seedling behavior. Proc. Soil Sci. Soc. Am. 33: 729-736.
- Ward, C. Y., and R. E. Blaser. 1961. Carbohydrate food reserves and leaf area in regrowth of orchardgrass. Crop Sci. 1: 366-370.
- Wiesner, L. E., and D. F. Grabe. 1970. Seed dormancy in annual ryegrass as affected by temperature during seed maturation. Agr. Abstr. 1970: 64.

Woledge, J. 1972. The effect of shading on the photosynthetic rate and longevity of grass leaves. *Ann. Bot.* 36: 551-561.

Wølner, K. 1971. Vekst, utvikling og frøproduksjon hos timotei (*Phleum pratense*) og engsvingel (*Festuca pratensis*) og virkninger av gjødsling og enkelte andre faktorer på disse egenskaper. Lisensiatavhandling Norges landbrukshøgskole. 135s.

Youngner, V. B., and F. J. Nudge 1968. Growth and carbohydrate storage of three *Poa pratensis* L. strains as influenced by temperature. *Crop Sci* 8:455-457.