

# FORMERING MED STIKLINGER



OLE BILLING HANSEN

ÅS-NLH 1985

327

FORMERING MED STIKLINGER  
GENETISKE, ANATOMISKE, FYSIOLOGISKE OG MILJØMESSIGE FORHOLD  
SOM PAVIRKER ADVENTIV ROTDANNING

AV

OLE BILLING HANSEN

INSTITUTT FOR DENDROLOGI OG PLANTESKOLEDRIFT  
NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE

AS-NLH 1985

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE  
INSTITUTT FOR DENDROLOGI  
OG PLANTESKOLEDRIFT

## FORORD

Denne oppgaven er et ledd i studiene for dr.scient.-graden ved Norges landbrukshøgskole. Studieplanen la opp til to semesteroppgaver; en om morplantebehandling og en om behandling av stiklingene etter skjæring. Men i løpet av litteratur-studiene ble det klart at det var behov for et innledende avsnitt om de mer grunnleggende sidene ved formering med stiklinger (Avsnitt 2). Mange av de samme faktorene påvirker både intakte morplanter og stiklingene etter at de er skåret. Det er derfor ikke til å unngå at det forekommer en viss overlapping mellom avsnittene 3 og 4, og at enkelte detaljer er tatt med under stiklingebehandling selv om de i praksis hører til morplantebehandling.

Leseren vil oppdage at en stor del av referansene er knyttet til grunnstamme-produksjon. Dette skyldes at "stiklingformering av frukttre-grunnstammer" er temaet for forsøkene som er knyttet til dr.scient.-graden. En del av litteraturstudiene er utført under studieopphold i USA. De fleste referanser er derfor hentet fra internasjonale tidsskrifter. Det hadde vært ønskelig med flere norske kilder, men dette var geografisk og tidsmessig vanskelig.

Det er mitt håp at denne sammenstillingen kan gi en viss oversikt over litteraturen innen emnet stiklingformering, og at den kan virke som en spore for videre studier innen de enkelte del-emner.

Jeg ønsker å rette en takk til professor dr.agric. Atle Håbjørg og Norges Landbruksvitenskapelige Forskningsråd som hver på sin måte var med på å gjøre studieoppholdet i USA mulig. Videre vil jeg takke kollegaer og venner ved Horticultural Crops Research Laboratory, U.S.D.A.-A.R.S., Oregon, for hyggelig arbeidsmiljø og moralsk støtte under skrivningen. Marit Svensen har utført et stort arbeid ved å skrive manuskriptet på maskin.

Corvallis, 6. februar 1985

Ole Billing Hansen

INNHOOLD:	Side
1. INNLEDNING	3
2. GRUNNLAGET FOR FORMERING MED STIKLINGER	4
2.1 <u>Genetiske forhold</u>	4
2.1.1 Klonen	4
2.1.2 Endringer i klonen	5
2.1.3 Aldringsfenomener	6
2.1.4 Genotypisk variasjon i rotdanningsevnen	10
2.2 <u>Anatomiske forhold</u>	11
2.2.1 Stiklingstyper	11
2.2.2 Adventive røtters opprinnelse	13
2.2.3 Anatomiske årsaker til redusert rotdanningsevne	17
2.3 <u>Fysiologiske forhold</u>	19
2.3.1 Plantenes vekstregulatorer	19
2.3.1.1 Auxin	19
2.3.1.2 Cytokininer	21
2.3.1.3 Gibberelliner	22
2.3.1.4 Abskissinsyre	23
2.3.1.5 Etylen	24
2.3.1.6 Veksthemmende stoffer	25
2.3.2 Andre naturlig forekommende stoffer i plantene	26
2.3.2.1 Kofaktorer (auxin-synergister)	26
2.3.2.2 Rhizokalin	31
2.3.2.3 Inhibitorer	32
2.3.2.4 Karbohydrater	33
2.3.2.5 Nitrogenholdige forbindelser; proteiner og nukleinsyrer	37
2.3.2.6 Mineraler	40
2.3.2.7 Vitaminer og ekstrakter fra plantemateriale	41
2.3.3 Bladenes og knoppenes betydning for rotdanningen	42
2.3.3.1 Fotosyntese	42
2.3.3.2 Andre effekter	43
2.3.4 En samlet modell for adventiv rotdanning	44
3. MORPLANTEBEHANDLING	46
3.1 <u>Fysiologiske forhold</u>	47
3.1.1 Effekter av nitrogen og fotosynteseprodukter; C/N-forholdet	47
3.1.2 Effekter av andre mineralnæringsstoffer	48
3.1.3 Behandling med vekstregulatorer	49
3.1.4 Ringing, snøring og poding	50
3.2 <u>Tilbakeskjæring</u>	50
3.3 <u>Miljømessige forhold</u>	51
3.3.1 Driving	51
3.3.2 Skygging, effekter av lysintensitet	52
3.3.3 Etiolering	53
3.3.4 Daglengdebehandling	55
3.4 <u>Valg av stiklingsmateriale</u>	56
3.5 <u>Sykdomsfritt plantemateriale</u>	60
3.6 <u>Arstidsvariasjoner</u>	61
4. STIKLINGEBEHANDLING	64
4.1 <u>Fysiologiske forhold</u>	64
4.1.1 Auxiner	64
4.1.2 Mineralnæring	68

4.1.3	Karbondioksyd	69
4.1.4	Soppmidler	69
4.1.5	Andre behandlinger som påvirker stiklingenes fysiologi	70
4.1.6	Såring	71
4.1.7	Reduksjon av bladareal	72
4.2	<u>Miljømessige forhold</u>	73
4.2.1	Lysintensitet	73
4.2.2	Lyskvalitet	74
4.2.3	Daglengde	75
4.2.4	Medium	76
4.2.5	Luftfuktighet, vannbalanse	78
4.2.6	Temperatur	82
5.	LITTERATUR	87

## 1. INNLEDNING

Formering med stiklinger er en av de mest nyttede formeringsmåtene for blomster-, pryd- og landskapsplanter. De viktigste blomsterkulturene, som begonia og julestjerne, formeres med stiklinger, og om lag 65 prosent av de småplantene som produseres i norske hagebruksplanteskoler har sitt utgangspunkt i stiklinger (NORGES LANDBRUKSVITENSKAPELIGE FORSKNINGSRAD 1983). Formering in vitro er i noen grad tatt i bruk til masseformerings av utvalgte kloner. Meristemkultur kan betraktes som en form for stiklingformerings med bruk av svært små stiklinger under aseptiske og tilnærmet optimale forhold.

En stikling er en differensiert plantedel som skjæres fra morplanten og som derfor mangler rot og/eller skudd, men som under gunstige miljøforhold kan nydanne det manglende organet. Stiklingen kan være en del av et skudd, et blad eller ei rot. Enhver plantecelle inneholder den informasjonen som er nødvendig for å produsere en ny, fullstendig plante. Men for at et manglende organ skal bli utviklet, kreves det celler som har evne til å dedifferensiere. Med dedifferensiering menes at celler som er lite spesialisert, kan omdannes og få en meristematisk natur. Disse cellene kan under de rette fysiologiske og miljømessige forhold gi opphav til nye skudd eller røtter. Eldre og mer spesialiserte celler kan miste evnen til dedifferensiering. Stiklinger som bare består av slike celler, har derfor ingen mulighet for å utvikle adventive skudd eller røtter.

Formering med stiklinger er mest nyttet for nakenfrøete og tofrøbladete planteslag, men det finnes også eksempler på stiklingformerings av enfrøbladete planter, som *Lilium* og *Asparagus*. Et flertall av de stiklingformerte planteslagene formeres med skuddstiklinger.

Stiklingformerings er bare ett eksempel på vegetativ formerings. Andre eksempler er avlegging og poding. Innen hagebruket finnes mange planteslag som er genetisk heterozygote, og de ville ved frøformerings gi lite ensartet avkom. Vegetativ formerings av slike planter gir avkom som er genetisk identisk med morplanten. Heterozygote varieteter kan dermed opprettholdes.

Formering med stiklinger krever ingen avansert teknikk (jfr. poding) og er ikke spesielt arbeidskrevende (jfr. avlegging). Arbeidsoperasjonene kan forholdsvis lett settes i system. Ved avansert stiklingformerings kreves imidlertid en del kapital til tekniske installasjoner. I det følgende vil verken metoder eller tekniske innretninger bli omtalt dersom det ikke har betydning for de mer grunnleggende plantefysiologiske og miljømessige sider av stiklingformerings.

Selv om det har foregått en rask utvikling av nye metoder (bruk av vekststoffer, tåkeformerings), finnes det fremdeles en rekke planteslag som det er vanskelig å formere med stiklinger. En finner ofte store forskjeller i rotdanning mellom kultivarer innen samme art og nesten like store forskjeller fra år til år. Det må finnes forklaringer på disse variasjonene. En rekke forskere har vært opptatt av problemer i forbindelse med rotdanning hos stiklinger. Mange av de plantefy-

siologiske forsøkene er utført med stiklinger fra unge frøplanter av ert, bønne eller furu. Ved å velge slikt stiklingsmateriale kan en i stor grad standardisere forsøksbetingelsene, men likevel kan betingelsene aldri bli identiske. Blant annet kan forhold som påvirker morplantene overføres til avkommet, for eksempel via opplagsnæringen i frøene. Dessuten kan det diskuteres om resultater som oppnås i forsøk med dette spesielle stiklingsmaterialet, kan brukes som informasjon om stiklingformering generelt.

Vi mangler altså fremdeles grunnleggende kunnskaper om de prosesser som foregår i en stikling under rotdanningen. En kan imidlertid nytte den kunnskapen som er samlet, til å sette opp "sannsynlige modeller" for adventiv rotdanning.

## 2. GRUNNLAGET FOR FORMERING MED STIKLINGER

### 2.1 Genetiske forhold

Genene regulerer rotdanningsevnen på samme måte som de regulerer alle andre fysiologiske og anatomiske egenskaper hos plantene. At genene gir forskjellig utslag hos ulike planter, kan vi blant annet se på de store forskjellene i rotdanningsevne mellom og innen slekter og arter. Latente røtter finnes for eksempel bare hos noen bestemte planteslag. I mikrokultur har en funnet at rotdanningsevnen er avhengig av helt spesifikke gener og at disse genene kan bli endret ved mutasjoner (HAIS-SIG ). Men foreløpig står en rekke spørsmål ubesvart: Hvor mange gener styrer reproduksjonsevnen? Hvilke produkter syntetiseres? Hvilke reaksjonskjeder må foregå for at røtter skal bli indusert? Hvilke kontrollmekanismer finnes? Det er nødvendig med fortsatt forskningsinnsats for å få svar på disse spørsmålene.

Prinsippet om totipotensitet er viktig ved all vegetativ formering, og dette prinsippet utgjør grunnlaget for vevskulturmetodene. Alle levende celler i en organisme inneholder det samme genmaterialet. Hvilken som helst celle kan derfor i prinsippet nyttes som utgangspunkt for vegetativ formering. Men i praksis vil den samlede informasjonen i en organisme også bestå av samspillet mellom organer som er bygd opp av spesialiserte celler (GRANT 1978). Spesialiseringen oppstår som en følge av endret genavlesing. Ulike reguleringsmekanismer sørger for at avlesingen av visse gener blir blokkert, mens andre gener blir avlest. Spesialiserte celler mister ofte evnen til å utnytte all informasjon fra genene. Evnen til adventiv rotdanning kan for eksempel gå tapt hos celler i visse planteorganer.

#### 2.1.1 Klonen

Mange av kulturplantene våre er selektert fra viltvoksende arter. De er hentet fra sine naturlige voksesteder og tatt i kultur fordi de har spesielle egenskaper som enten er til pryd eller til nytte. Ved vegetativ formering vil avkom etter den opprinnelige morplanten være genetisk identisk (en genotype). Morplanten og avkommet betegnes en klon. I skogbruket brukes betegnelsen ortet for den utvalgte morplanten, og stiklinger fra denne morplanten kalles rameter. I noen få tilfeller kan en klon formeres med frø. Når frøet utvikles

uten befruktning (apomiksi), vil avkommet bli identisk med morplanten.

At alle planter innen en klon er genetisk identiske, må sies å være en sannhet med modifikasjoner. Mutasjoner og forskjeller i den ekstra-kromosomale nedarvingen kan føre til endringer innen klonen (Avsnitt 2.1.2). Ved utvalg av slike avvikere kan en lage nye kloner.

Videre er det selvfølgelig ikke slik at alle individer innen en klon er identiske i betydningen "ser likedan ut". Fenotypen bestemmes som kjent av genene, miljøet og samspillet mellom gener og miljø. Derfor kan individene variere i en rekke egenskaper som vokseform, fruktform og bladfarge selv om de tilhører samme klon. Klima, jordbunnsforhold og konkurranse mellom plantene er med på å bestemme fenotypen.

Selv om en klon i teorien kan holdes ved like i årevis, vil mutasjoner, virusangrep og spesielle miljøforhold ofte føre til redusert vitalitet (HARTMANN og KESTER 1975).

### 2.1.2 Endringer i klonen

Mutasjoner er de vanligste mekanismene bak endringer i en klon. Slike plutselige forandringer i genene er relativt sjeldne, men på grunn av stort antall gener og utallige celledelinger, vil sannsynligheten for mutasjoner innen organismen sett under ett være forholdsvis stor. Den omfattende heterozygotien vi finner hos mange av de vegetativt formerte kulturplantene, øker sjansen for at mutasjonene kommer til syne. En mutasjon i en celle vil for øvrig bare bli synlig dersom denne cellen gir opphav til et nytt skudd eller et nytt individ (HARTMANN og KESTER 1975).

Plantecellene inneholder en del genmateriale som ikke er knyttet til kromosomene. Dette ekstra-kromosomale genmaterialet nedarves derfor ikke etter vanlige arvelighetsregler. Nedarvingen betegnes isteden cytoplasmatisk. De fleste av de ekstra-kromosomale genene finnes i mitokondrier og kloroplast, og ettersom disse organellene overføres til neste generasjon via eggcellen, vil den cytoplasmatiske nedarvingen være bestemt av morindividet. De ekstra-kromosomale genene er like utsatt for punkt-mutasjoner som annet genmateriale.

Variegerte blader (blader med hvite eller gule partier) finner vi hos en rekke planteslag. Mutasjoner i kloroplastene er en årsak til at slike blader forekommer. Genetiske endringer fører til at noen av plastidene mister evnen til å produsere klorofyll. Ved celledeling fordeles kloroplastene tilfeldig til dattercellene, slik at antall muterte kloroplaste i hver celle vil variere. Derfor kan vi på samme plante hos kultivarer av *Hedera helix*, finne skudd som er helt klorofyllfrie, men også normale skudd og en rekke mellomformer.

Når en plante består av to arvemessig ulike deler, kalles den en kimære. Mutasjoner i plantenes vekstpunkter framtrer ofte som kimærer. Enten er det ytre laget av et skudd avvikende (periklinal-kimære), en sektor av skuddet avviker (sektorial-kimære) eller en sektor av det ytre laget er forskjellig fra resten av planten (meriklinal-kimære). Tornefrie bjørnebær er ett eksempel på en periklinal-kimære. Stiklinger som tas fra torne-frie skudd, vil danne røtter fra den indre delen av skuddet. Denne delen består av celler som ikke har mutert,



og de inneholder følgelig informasjon om å produsere torner. Rotskudd fra slike nye planter vil derfor ha torner slik som den opprinnelige morplanten (HARTMANN og KESTER 1975). Det finnes også eksempler på kimærer hvor de to ulike delene har forskjellig antall kromosomsett; én del av planten kan være tetraploid, mens resten er diploid.

Angrep av virus og mykoplasma kan gi endringer i klonen som likner genetiske forandringer. Disse organismene overføres fra morplante til avkom ved den vegetative formeringen. Plantens utseende kan bli forandret, og avling og rotdanningsevne kan bli redusert. Det hevdes at eplegrunnstammen M9 mistet noe av sin svaktvoksende egenskap etter at den ble rensset for virus. Rotdanningsevnen ble også dårligere, trolig på grunn av kraftigere skuddvekst, men dette ble til en viss grad kompensert av flere skudd pr. grunnstamme (HOWARD og SHEPHERD 1977).

### 2.1.3 Aldringsfenomener

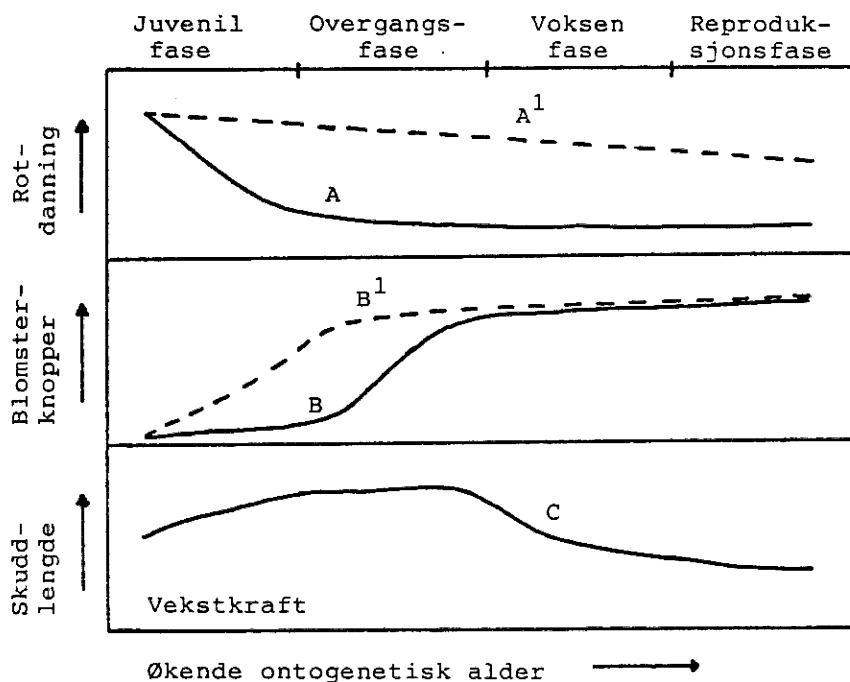
En har lenge visst at morplantenes alder og utviklingsstadium påvirker stiklingenes rotdanningsevne og til en viss grad ungpplantenes vokseform. GARDNER (1929) arbeidet med en rekke ulike planteslag og viste at stiklinger fra frøplanter ga en høyere rotdanningsprosent og raskere rotdanning enn stiklinger fra eldre planter. STOUTEMYER (1937) var den første som beskrev to distinkt forskjellige vekstfaser hos epletrær. Den juvenile fasen er karakterisert ved torner, tynne blader, kraftig vekst og god rotdanningsevne hos stiklingene. Overgangen fra juvenil til voksen fase manifesterer seg ved evnen til å indusere blomstring, mens andre juvenile karakterer ofte ikke viser særlig god korrelasjon med vekstfasen (HARTMANN og KESTER 1975, BORCHERT 1976).

Den gode rotdanningsevnen til stiklinger fra juvenile planter er bekreftet utallige ganger både hos koniferer (BLACK 1972, ROULUND 1975, HAISSIG 1982c) og hos tofrøbladete planter (BLAIR et al. 1956, HESS 1962, ALI og WESTWOOD 1968, FISCHER 1969, PATON et al. 1970). Rotstiklinger fra unge planter har også bedre regenerasjonsevne enn tilsvarende stiklinger fra eldre planter (HARTMANN og KESTER 1975). God regenerasjonsevne antas derfor å være karakteristisk for planter i det juvenile stadium, noe som også antas å være økologisk fordelaktig (KESTER 1976). Dette betyr imidlertid ikke at god rotdanningsevne er en egenskap som er begrenset til juvenile planter. Mange planteslag har like god evne til å danne røtter gjennom hele livssyklus. I enkelte tilfeller har rotdanningsevnen faktisk vært bedre hos eldre planter. ROBERTS og MOELLER (1978) oppnådde bedre rotdanning hos stiklinger fra 15 år gamle mortrær av *Pseudotsuga* enn fra 8 år gamle trær. De eldste individene blomstret og produserte frø. O'ROURKE (1951) hevder at juvenilitet ikke har noe å gjøre med kronologisk alder, men at fenomenet skyldes fysiologiske forhold i plantene. Fysiologiske endringer fører til at plantene går gjennom ulike faser fra spiring til aldring og død. Plantenes livssyklus kan deles inn i følgende faser (KESTER 1976):

1. Embryo-fase
2. Juvenil fase

3. Overgangsfase
4. Voksen fase
5. Dødsfase

Evnen til adventiv rotdanning, blomstring og vegetativ vekst er forskjellig i de ulike fasene (Figur 1). Den gradvise overgangen fra fase til fase kalles ontogenetisk aldring eller modning (eng. maturation). Ontogenetisk aldring er "genetisk programmert, lokalisert til meristemene, kan akselereres under bedrede vokseforhold og er vanskelig å reversere" (FORTANIER og JONKERS 1976).



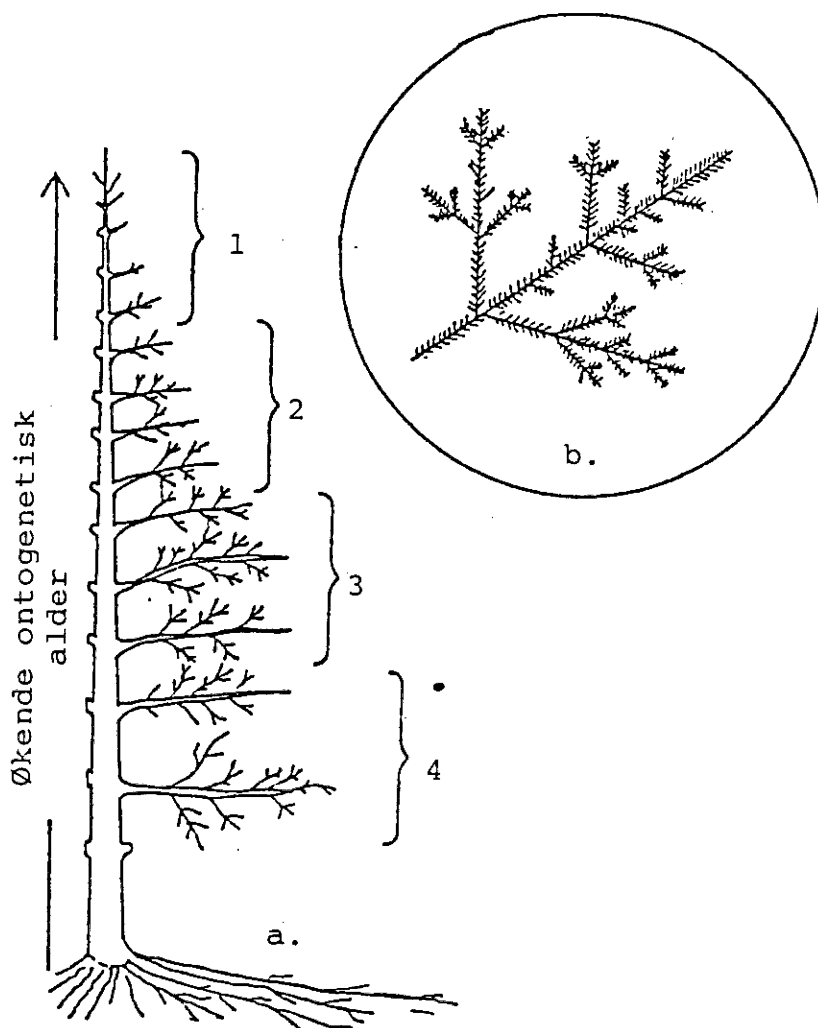
Figur 1. Variasjon i rotdanningsevne, blomstring og vekstkraft med økende ontogenetisk alder. Hos mange lignoser blir rotdanningsevnen redusert ved overgang fra juvenilt til voksent stadium (A), mens andre planteslag beholder god rotdanningsevne også i det voksne stadiet (A<sup>1</sup>). De fleste planteslag faller trolig mellom disse ekstremene. Evnen til å indusere blomster markerer ofte overgangen fra juvenil til voksen fase (B). En del planteslag har imidlertid ikke så markert overgang fra vegetativ til generativ vekst (B<sup>1</sup>). Den juvenile fasen er ofte forbundet med stor vekstkraft (C). Etter KESTER (1976).

Syklofysis kan defineres som de endringer som foregår i de apikale meristemene over tid og som kontrollerer modningsprosessen (ontogenesen) (OLESEN 1978). Hastigheten til ontogenesen kan påvirkes av endringer i ytre forhold som gjødsling, skjæring, poding, lysnivå, tilføring av vekststoffer og klimaforhold (STOUTEMYER 1962).

Ontogenetisk aldring er ikke det samme som kronologisk aldring (antall år). Den ontogenetiske aldringen kan framskyndes betraktelig under optimale vokseforhold. LONGMAN og WAREING (1959) oppnådde for eksempel blomstring hos frøplanter av bjørk før plantene var ett år gamle ved å forsere veksten under langdagsforhold og høy temperatur. Under normale forhold trenger bjørk fra 4 til 6 år for å komme gjennom det juvenile stadiet.

Fysiologisk aldring omfatter indre prosesser i plantene i de to siste fasene av livssyklus. Disse prosessene er ikke lokalisert til meristemene og kan reverseres dersom miljøbetingelsene blir endret. Den fysiologiske aldringen kan sies å omfatte de negative sidene av aldringen, mens ontogenesen omfatter de positive sidene (FORTANIER og JONKERS 1976). Det går fram av disse definisjonene at ontogenesen og den fysiologiske aldringen ikke er uavhengige fenomener. Tvert imot kan en si at den ontogenetiske aldringen avsluttes med fysiologisk aldring og død.

GRACE (1939a) og THIMANN og DELISLE (1939) påviste at stiklinger fra den nedre delen av mortrær av *Picea abies* rotet seg bedre enn stiklinger fra den øvre delen. ROULUND (1975) bekreftet disse resultatene og fant at rotdanningen økte med om lag 2,5 prosent for hver greinkrans fra toppen mot basis av trærne.



Figur 2. Syklofysis-effekten. De kronologisk yngste delene av en plante har høyest ontogenetisk alder (1 og 2), mens de kronologisk eldste delene har lavest ontogenetisk alder (3 og 4). Dette gjelder når en betrakter hele planten (a), men også for hver enkelt sidegrein (b). Figur hos BLACK (1972), teksten endret.

Modningsprosessen (ontogenesen) er ikke like langt framskredet i alle de apikale meristemene hos en plante. Den apikale dominansen fører til at toppskuddet vokser mest. Derfor vil det apikale meristemet i toppskuddet gjennomgå flest celledelinger i løpet av vekstsesongen. For hver celledeling øker den ontogenetiske alderen til meristemet. Dette er bakgrunnen for det tilsynelatende paradokset at de kronologisk yngste delene av en plante har høyest ontogenetisk alder (Figur 2).

De nedre delene av stammen har sitt opphav i et kambium som er dannet fra et juvenilt meristem, mens de øvre delene har sitt opphav i et kambium som er dannet fra et modent meristem (OLESEN 1978). Adventive skudd som dannes fra kambiene, vil derfor ha ulik ontogenetisk alder avhengig av hvor på planten de dannes. Overgangen fra en fase til en annen foregår når meristemet har gjennomgått et visst antall celledelinger (ROBINSON og WAREING 1969). Antall celledelinger er sterkt korrelert med plantestørrelsen, men korrelasjonen behøver ikke være fullstendig. Cellenes strekkingsvekst vil også være bestemmende for plantens størrelse.

Ontogenesen kan reverseres i noen tilfeller. Voksenformen av Hedera kan danne juvenile skudd etter poding på juvenil grunnstamme eller sprøyting med gibberellin (DOORENBOS 1954, ROBBINS 1960, STOUTEMYER et al 1961, KESTER 1976). MUZIK og CRUZADO (1958) fikk voksenformen av Hevea brasiliensis til å danne juvenile skudd. Knopper fra voksne planter ble okulert på frøplanter. Skudd fra okulanten ble deretter stukket, samtidig som knopper fra okulanten ble okulert på nye frøplanter. Etter fjerde og femte poding dannet om lag 30 prosent av stiklingene røtter, mens en tidligere ikke hadde oppnådd rotdanning i det hele tatt. Modningsprosessen er trolig styrt av hormoner. SAX (1962) peker på at auxin kan være en slik regulator, men kofaktornivå (HESS 1967) og forholdet mellom promotorer og inhibitorer (PATON et al. 1970, HEUSER 1976) har også vært antydnet som reguleringsmekanismer. Endringer i hormonbalansen kan føre til endret gen-avlesing og gen-aktivitet (OLESEN 1978).

Det er også påvist en rekke andre ulikheter mellom planter i juvenilt og voksent stadium: Forskjeller i lignifiseringsgrad og enzym-innhold (HAISSIG 1974b), nitrogen- og karbohydratnivå (ALI og WESTWOOD 1968) og antall fiberceller (NELSON 1977).

Sidegreinene hos et tre eller en busk har en mer eller mindre horisontal voksemåte (plagiotrop vekst). Toppskudd har derimot en opprett voksemåte (orthotrop vekst). Podekvister, okulanter eller stiklinger kan fortsette sin plagiotrope voksemåte selv etter at de er etablert som selvstendige planter. Dette fenomenet kalles topofysis (OLESEN 1978). HARTMANN og KESTER (1975) bruker en noe videre definisjon. De inkluderer andre egenskaper som endres under den ontogenetiske aldringen og som opprettholdes etter formering, for eksempel bladfall og sykdomsresistens. Topofysis-effekten kan vare en kort periode eller i årevis, men under de rette miljøforhold vil voksemåten før eller siden bli orthotrop. ROULUND (1975) fant at varigheten av topofysis øker med økende alder hos morplanten. Jo eldre morplanten er, jo lenger tid tar det før den rotede stiklingen endrer voksemåten fra plagiotrop til orthotrop. Varigheten av topofysis varierer for øvrig mellom genotyper innen samme art (OLESEN 1978).

Topofysis er ikke en effekt av økt modning (ontogenese), men snarere en endring i voksemåte induisert av forholdet til andre skudd på planten. Denne induerte voksemåten er vanligvis reversibel og er trolig regulert av andre mekanismer enn ontogenesen. Endringer i plantens eller enkelte plantedelers morfologi som utelukkende skyldes miljøeffekter, kalles perifysis-effekter (SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL 1959). Næringsstilgang, tørkestress, daglengde og lysintensitet er trolig av størst betydning for disse endringene. Miljø-induserte effekter er fullstendig reversible selv om det kan ta tid før plantens morfologi endrer seg.

#### 2.1.4 Genotypisk variasjon i rotdanningsevnen

I praktisk hagebruk er det et kjent fenomen at kloner (genotyper) kan ha forskjellig rotdanningsevne. For eksempel vil stiklinger av noen eplegrunnstammer lett danne røtter, mens andre har svært dårlig rotdanningsevne. Evnen til å danne adventive røtter synes å variere mellom kloner innen de fleste arter, for eksempel Syringa (BOJARCZUK 1979), Hibiscus (HESS 1962) og Rhododendron (DAVIS og POTTER 1983a). Populasjonsundersøkelser i Cotoneaster (OWRENN 1981) og Ribes (ASHEIM 1985) har også avslørt variasjoner i genotypenes rotdanningsevne. DOWNS (1966) fant store forskjeller mellom Ilex-kloner, mens morplantenes kjønn ikke hadde noen betydning. De genotypiske forskjellene i rotdanningsevne kan øke med morplantens alder (BLACK 1972).

Noen kloner mangler tilsynelatende helt evnen til å danne røtter (FISCHER 1969). NICOTRA og DAMIANO (1975) undersøkte rotdanningsevnen til vedstiklinger av plomme og fersken. Av 65 plommekultivarer dannet 38 røtter, mens 141 av 164 fersken-kultivarer dannet røtter i disse undersøkelsene.

En kan, som omtalt, finne genetiske forskjeller mellom klonene med hensyn til rotdanningsprosenten, men også med hensyn til rotdanningshastighet, antall røtter, rotlengde og overleving etter rotdanningen (GOOD et al. 1978, MILLER et al. 1982), kallusdanning (SHIPPY 1930) og evnen til å danne sfæroblaster (Avsnitt 2.2.2) (SWINGLE 1925). Dessuten kan evnen til å danne røtter til ulike tider av året (CHILDERS og SNYDER 1957) og evnen til å reagere på undervarme (MONIN og TREFOIS 1967) variere med genotypen.

Det kan være mange årsaker til forskjeller i rotdanningsevne fra klon til klon. HYUN (1967) framhever de mange mulighetene for fysiologiske forskjeller. En vil aldri finne én enkelt faktor som bestemmer rotdanningsevnen, det kreves trolig en spesiell kombinasjon av en rekke faktorer. Rotdanningsevnen hos ulike kloner er ofte korrelert med nivå av promotorer og inhibitorer (SARKISOVA 1971, BOJARCZUK 1979). RAVIV og REUVENI (1984) undersøkte rotdanningsevnen hos 10 kloner av avocado og fant en positiv korrelasjon mellom rotdanningen og en uidentifisert promotor. Lett-rotede kloner av Vitis har høyere nivå av auxin og lavere nivå av inhibitorer enn vanskelig-rotede kloner (SPIEGEL 1955). JAMES (1983b) fant at den ulike rotdanningsevnen hos skuddstiklinger av eplegrunnstammene M9 og M26 ikke skyldtes forskjellig opptak eller distribusjon av auxin, men trolig forskjeller i auxin-metabolismen. HESS (1962) fant høyere nivå av kofaktorer (auxin-synergister) hos lett-rotede kloner av Hedera og Hibiscus enn hos vanskelig-rotede.

Mengden av karbohydrater i skuddene varierer gjennom vekstsesongen. BRANDON (1939) fant at stivelsesinnholdet i roseskudd varierte i ulik grad hos ulike arter og kultivarer. Av denne grunn vil også C/N-forholdet i skuddene variere (Avsnitt 3.1.1). Hos eple kan ulik sklerifisering (utvikling av fiber-celler) hos ulike kloner være en årsak til forskjellig rotdanningsevne (BEAKBANE 1961). De genotypiske forskjellene i rotdanningsevne hos *Populus* tilskrives delvis forskjeller i antall latente røtter pr. lengdeenhet av skuddet (CUNNINGHAM og FARMER 1984).

KEYES et al. (1980) undersøkte genetisk variasjon hos kalluskulturer av rødkløver. Det ble funnet forskjeller i egenskaper som kallusvekst og -differensiering, rotinitiering, klorofyllproduksjon og embryogenese. Det meste av den genetiske variasjonen kunne tilskrives additive effekter. Ved vevskultur av rødkløver kan en derfor trolig oppnå økt produksjon av småplanter ved foredling og seleksjon av ønskede typer.

Innen skogbruket er det også påvist arvbare forskjeller i rotdanningsevnen. Blant annet er det hos *Pinus banksiana* påvist forskjeller på familiebasis (HAISSIG ). Naturlige populasjoner av en rekke treslag er svært heterogene, og en kan høyst sannsynlig finne lett-rotede kloner som er egnet til masseformering (HOWARD og SHEPHERD 1978).

## 2.2 Anatomiske forhold

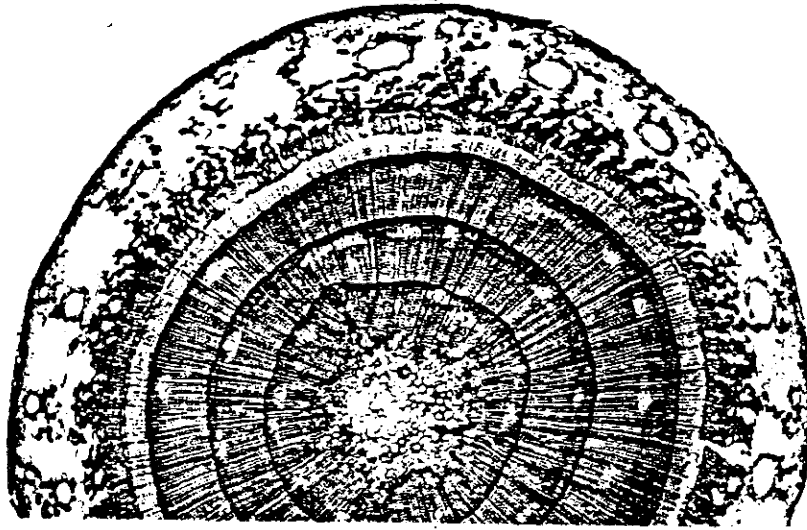
### 2.2.1 Stiklingstyper

Stiklingstypene kan deles inn i fire hovedgrupper (HARTMANN og KESTER 1975):

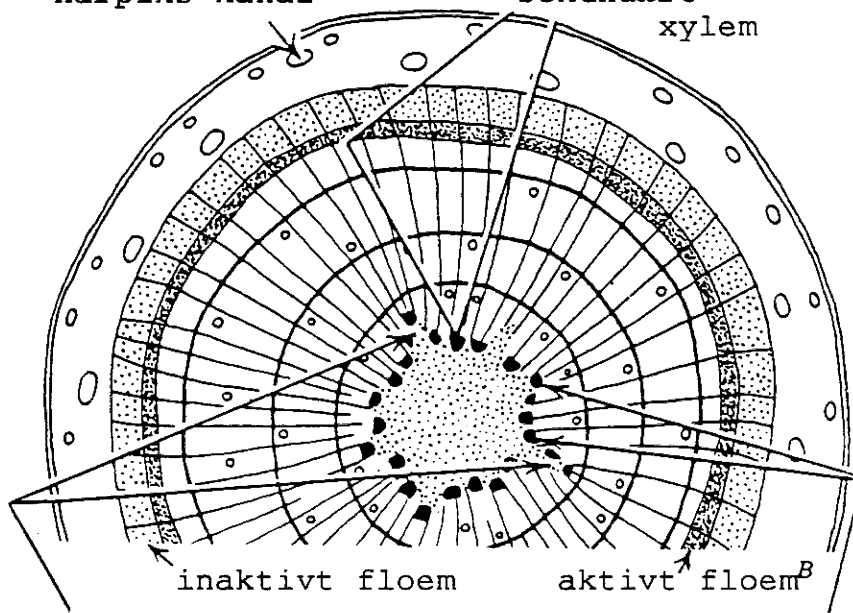
- Skuddstiklinger
- Bladknoppstiklinger
- Rotstiklinger
- Bladstiklinger

Skuddstiklingene mangler røtter og må følgelig nydanne disse organene før de kan etablere seg som selvstendige planter. Et flertall av planteslagene formeres med skuddstiklinger. I de følgende avsnittene vil derfor hovedvekten bli lagt på denne stiklingstypen.

I løpet av vekstsesongen gjennomgår skuddene hos en lignose en utvikling fra urteaktig til treaktig. Stiklingstypen vil følgelig også variere med skjæringstidspunktet. På friland vil en skjære urteaktige stiklinger i juni-juli, halvt treaktige stiklinger i august-september og vedstiklinger i perioden oktober-mars. Anatomien er forskjellig hos urteaktige og treaktige skudd (Figur 3). I flerårige skudd utvikles sekundært ledningsvev, mens urteaktige skudd har en enklere primærstruktur. Oppbyggingen av skuddet kan påvirke rotdanningsevnen (Avsnittene 2.2.2 og 2.2.3). En finner både urteaktige, halvt treaktige og modne vedstiklinger hos vintergrønne planteslag også, men hos disse vil vedstiklingene ha blader eller nåler. Bladknoppstiklinger kan oppfattes som en form for skuddstikling hvor skuddet er i hvile (knoppstadium).

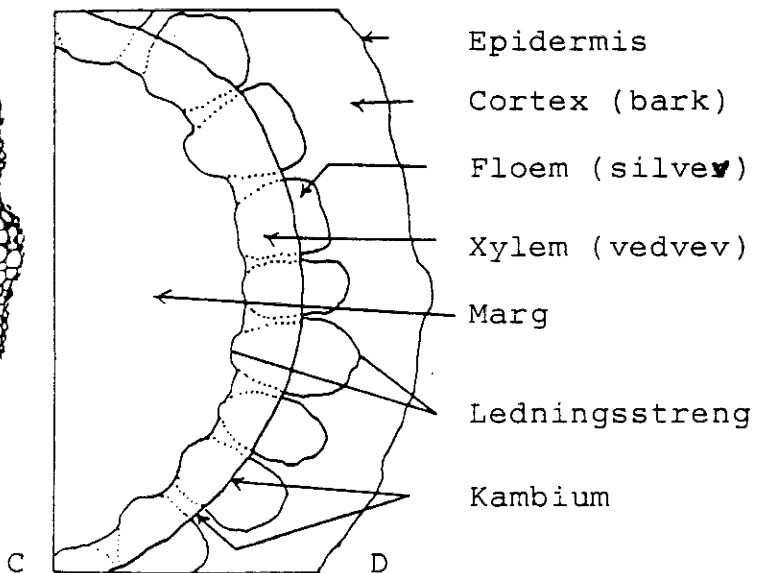
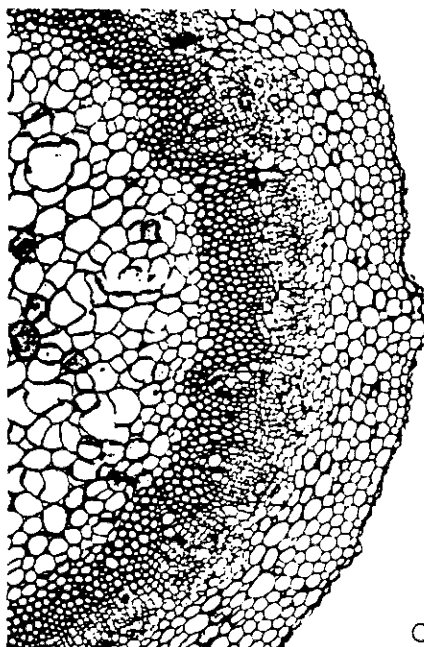


harpiks-kanal                      sekundært xylem                      A



inaktivt floem                      aktivt floem<sup>B</sup>                      primært xylem

område over bladfeste ("leaf gap")



Figur 3. Tverrsnitt av flerårig skudd fra furu (A og B) og urteaktig skudd fra Hedera helix (C og D). Etter henholdsvis ESAU (1965) og GIROUARD (1967).

Rotstiklinger mangler skudd og må dessuten ofte danne nye røtter. Både skudd og røtter hos slike stiklinger kan dannes adventivt eller fra latente knopper. Adventive skudd må utvikle forbindelser med det eksisterende ledningsvevet. SIEGLER og BOWMAN (1939) hevder at årsaken til de store forskjellene i vekst hos adventive knopper ligger i den ulike evnen til danne vaskulære forbindelser. En vellykket formering med rotstiklinger er for øvrig avhengig av at rotutviklingen greier å holde tritt med skuddveksten.

Bladstiklinger mangler både skudd og røtter. Disse organene kan nydannes på to ulike måter, enten fra primære eller fra sekundære meristemer (HARTMANN og KESTER 1975). Med primære meristemer menes vekstpunkter som finnes hos stiklingen når den fjernes fra morplanten, for eksempel yngleknopper hos Bryophyllum. Sekundære meristemer dannes derimot etter at bladet er fjernet fra morplanten. Modne celler må da omdannes til meristematiske celler (dedifferensieres). Bladstiklinger fra Begonia, Saintpaulia, Sedum og Lilium danner skudd og røtter på denne måten. Noen planteslag kan formeres med flere typer stiklinger. For eksempel kan en rekke Begonia-arter formeres både med bladog skuddstiklinger, og mange lignoseslag danner røtter fra både urteaktige og treaktige stiklinger. Faktorer som arbeidssituasjon, økonomi, teknisk utstyr og tilgang på stiklingsmateriale vil avgjøre hvilken stiklingstype som nyttes i praksis.

### 2.2.2 Adventive røtters opprinnelse

Adventive røtter dannes fra knopper, greiner, blader, skudd eller eldre røtter i motsetning til primære røtter som utvikles direkte fra embryo eller som forgreininger fra primærrota (ESAU 1965). Adventivrøtter kan dannes før eller etter at stiklingen er fjernet fra morplanten. Rotanlegg som er dannet før stiklingen skjæres fra morplanten, betegnes latente, mens røtter som initieres etter skjæring kalles induserte. Utviklingen av de adventive røttene kan deles inn i ulike faser (HARTMANN og KESTER 1975):

1. Cellulær dedifferensiering og initiering av meristematiske celler (rotinitialer).
2. Differensiering av meristematiske celler til rotprimordier.
3. Vekst og utvikling av rotprimordiene, inkludert gjennombryting av vev og bark og sammenvoksing med opprinnelig ledningsvev.

Hver av disse fasene er kontrollert ved en balanse mellom hormoner, næringsstoffer og andre stoffer i stiklingene (HAISSIG 1972, CAMERON og ROOK 1974). Minstekravene for rotdanning hos en stikling er at den har evne til å danne meristematiske celler og at de fysiologiske forholdene gir muligheter for rotinitiering. Men selv om begge disse kravene er oppfylt kan det i en del tilfeller være umulig å oppnå rotdanning (se for eksempel avsnittene 2.2.3 og 3.3.2).

Induserte røtter dannes etter at stiklingen er såret. Såringen består oftest bare i at stiklingen skjæres fra morplanten. VAN DER LEK (1924) kaller denne typen adventivrøtter sårindu-

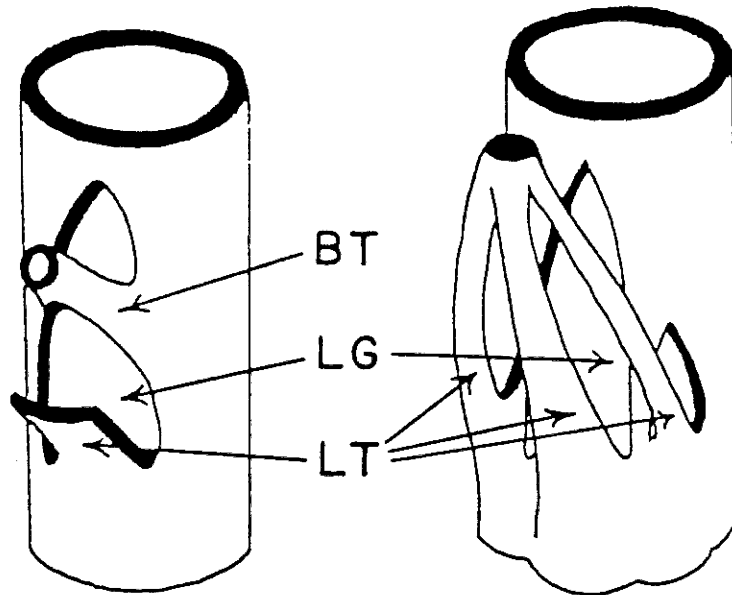


serte røtter. Slike røtter kan oppstå på to ulike måter, enten i stiklingen eller i det kallusvevet som dannes etter at stiklingen er skåret (HAISSIG 1982c). I begge tilfeller dannes røttene oftest nær basis av stiklingen.

Hos arter som ikke danner kallus, er differensierbare celler til stede når stiklingen skjæres. Røttene stammer fra vev som har lett for å dedifferensiere, det vil si grupper av parenkymatiske celler. Slike cellegrupper finnes mange steder i plantene: I knopper, epidermis, cortex, perisykel, floem, kambium, xylem, marg og margstråler (SATOO 1956, GIROUARD 1967, HAISSIG 1974a). Rotprimordier kan oppstå i alle disse vevstypene, men dannes oftest i nærheten av ledningsvev (HARTMANN og KESTER 1975, TUKEY 1979) og mest vanlig i kambium, sekundært floem eller perisykel (HAISSIG 1974a). Tabell 1 gir en oversikt over opphavet til adventive røtter hos en del planteslag. GIROUARD (1967) påpeker at rotprimordiene svært ofte dannes i det "tomrommet" som finnes over hvert nodium (Figur 4). I slike områder finnes både parenkymatisk vev og kort vei til ledningsbanene hvor det finnes mineraler, karbohydrater og hormoner.

Tabell 1. Opphavet til adventive røtter hos en del planteslag. Etter SATOO (1956) og GIROUARD (1967).  
S = sårinduserte røtter  
L = latente røtter

Planteslag	Rotttype	Opphav
<i>Abies</i> spp.	S	Kallus
<i>Caragana arborescens</i>	S	Sekundært floem, kallus
<i>Chamaecyparis</i> spp.	S	Parenkym nær ledningsvev
<i>Clematis</i> spp.	S	Vaskulært kambium
<i>Cotoneaster dammeri</i>	L	Parenkym over bladarr og sideknopper
<i>Forsythia suspensa</i>	S	Blad- og knopparr
<i>Hedera helix</i> (juvenil)	S	Parenkym i floem
<i>H. h.</i> (voksen)	S	Parenkym i floem, kallus
<i>H. h.</i> luftrøtter	L	Celler mellom bark og ledningsvev
<i>Larix</i> spp.	S	Knopparr
<i>Ligustrum vulgare</i>	S	Utvekster fra lenticeller
<i>Picea</i> spp.	S	Bladarr, kallus
<i>Pinus</i> spp.	S	Bladarr, kallus
<i>Ribes alpinum</i>	S	Sekundært xylem, kambium
<i>R. a.</i>	L	I forlengelsen av margstråler
<i>Salix alba</i>	L	Parenkym over bladarr, margstråler i internodier
<i>Sambucus nigra</i>	S	Utvekster fra lenticeller
<i>Taxus cuspidata</i>	S	Floem og nærliggende parenkym
<i>Thuja</i> spp.	S	Parenkym nær ledningsvev
<i>Vaccinium corymbosum</i>	S	Kambium og floem



Figur 4. Blader og knopper er forbundet med ledningsstrengene via bladspor (LT) og knopp-spor (BT). Rett over forgreiningen fra ledningsstrengene dannes et "åpent" rom (LG = "leaf gap"), som i hovedsak består av parenkym-celler. Etter GIROUARD (1967), original hos ESAU (1965).

Hos kallusdannende arter finnes ikke differensierbare celler som kan danne rotinitialer umiddelbart etter at stiklingen er skåret (HAISSIG 1982c). Disse artene er oftest flerårige med lang livssyklus og utvikling av sekundært ledningsvev. Rotinitialene oppstår i eller i nærheten av kallus som dannes etter at stiklingen er skåret. I de fleste tilfeller er kallusdannelsen bare en såringsreaksjon, og rotinitieringen foregår uavhengig av kallusproduksjonen.

Kallus er ustrukturert vekst av parenkym-celler med varierende lignifiseringsgrad (HARTMANN og KESTER 1975). Dette vevet oppstår hovedsaklig fra unge celler i kambiet (HELLRIEGEL 1982). Røttene bryter ofte gjennom kallusmassen, og det kan derfor se ut som røttene oppstår direkte fra kallus. Men dette er som oftest ikke tilfelle. Bare hos enkelte arter som *Abies*, *Picea* og *Pinus* er det vist at rotprimordiene oppstår i selve kallusmassen (SATO 1956). Hos noen planteslag kan kallusveksten være så kraftig at den hindrer rotdanningen (HELLRIEGEL 1982). Kallusutviklingen er påvirket av mange av de samme faktorene som rotdanning, særlig er pH og oksygentilgang viktige faktorer (SHIPPY 1930). Men kallusdanning og rotdan-

god kallusdanning ikke nødvendigvis fører til god rotdanning (ALI og WESTWOOD 1968, HAISSIG 1974a).

Latente røtter (skjulte røtter, rotspirer, morfologiske røtter) finnes hos en rekke lett-rotede planteslag (VAN DER LEK 1930, GIROUARD 1967). Slike røtter kan være lite utviklet som hos *Hydrangea* (MOLNAR og LACROIX 1972b) og *Ribes* (VAN DER LEK 1924), noe utviklet som hos *Salix* (CARLSON 1950, HAISSIG 1972) og *Populus* (VAN DER LEK 1934, CUNNINGHAM og FARMER 1984) eller nærmest ferdig utviklet (luftrøtter) som hos ungdomsformen av *Hedera* og enkelte frukttregrunnstammer, for eksempel *Prunus x Colt* (HOWARD og CHEFFINS 1978). Luftrøttene har i mange tilfeller liten evne til å ta opp vann og næring, slik at også disse artene danner adventive røtter. Latente røtter dannes ofte i eller nær nodier, men hos enkelte arter finnes de i langsgående rekker mellom nodiene. Rotprimordiene har gjerne sitt opphav i kambiumceller eller parenkymceller i margstrålene og har nær tilknytning til ledningsbanene (HAISSIG 1974a). De induseres det første eller andre året skuddet vokser og kan ligge utviklet under barken i årevis (CARLSON 1950). ARGLES (1959) ser en mulig sammenheng mellom tidspunkt for induksjon av latente rotprimordier og tidspunkt for aktiv rotvekst. Hos en del arter kan en finne utvekster eller "knuter" på greiner og stammer. SWINGLE (1925) fant slike utvekster ("burrknots") hos 180 av 500 eplekultivarer. Knutene ble først antatt å være resultatet av en bakterie-infeksjon, men det ble seinere påvist at de besto av samlinger av latente røtter under barken. De fikk navnet "sphaeroblaster". Seinere arbeider viste at slike sfæroblaster lett danner røtter og at de i en del tilfeller gir opphav til adventive skudd (STOUTEMYER 1937, WELLENSIEK 1952, HATCHER og GARNER 1955, BALDINI og MOSSE 1956). Hos bartrær som *Thuja* og *Juniperus* finnes liknende utvekster, og disse betegnes "noduler" (WILMS og O'ROURKE 1960).

En vet forholdsvis lite om hva som skjer på det molekylære nivå under rotinitieringen, men det synes logisk at det må foregå en endring i avlesingen av genene, slik at nye enzymer kan bli produsert (Avsnitt 2.3.2.5). Det virker som det er nokså tilfeldig hvilke celler som dedifferensierer. Rotinitiale kan oppstå fra en enkelt celle (SMITH og THORPE 1975a) eller en cellegruppe (HAISSIG 1974a). Avhengig av planteslag kan det ta noen timer (BLAZICH og HEUSER 1979) eller flere døgn (HAISSIG 1974a) før en kan se cellulære endringer i stiklingene. Rotprimordier kan observeres etter noen døgn (HOWARD 1965a, VIEITEZ et al. 1980) eller måneder (HAISSIG 1974a). Planteslag som danner latente røtter har evnen til å stanse utviklingen på dette trinnet, og rotanleggene vil ikke begynne å vokse igjen før stiklingen er fjernet fra morplanten.

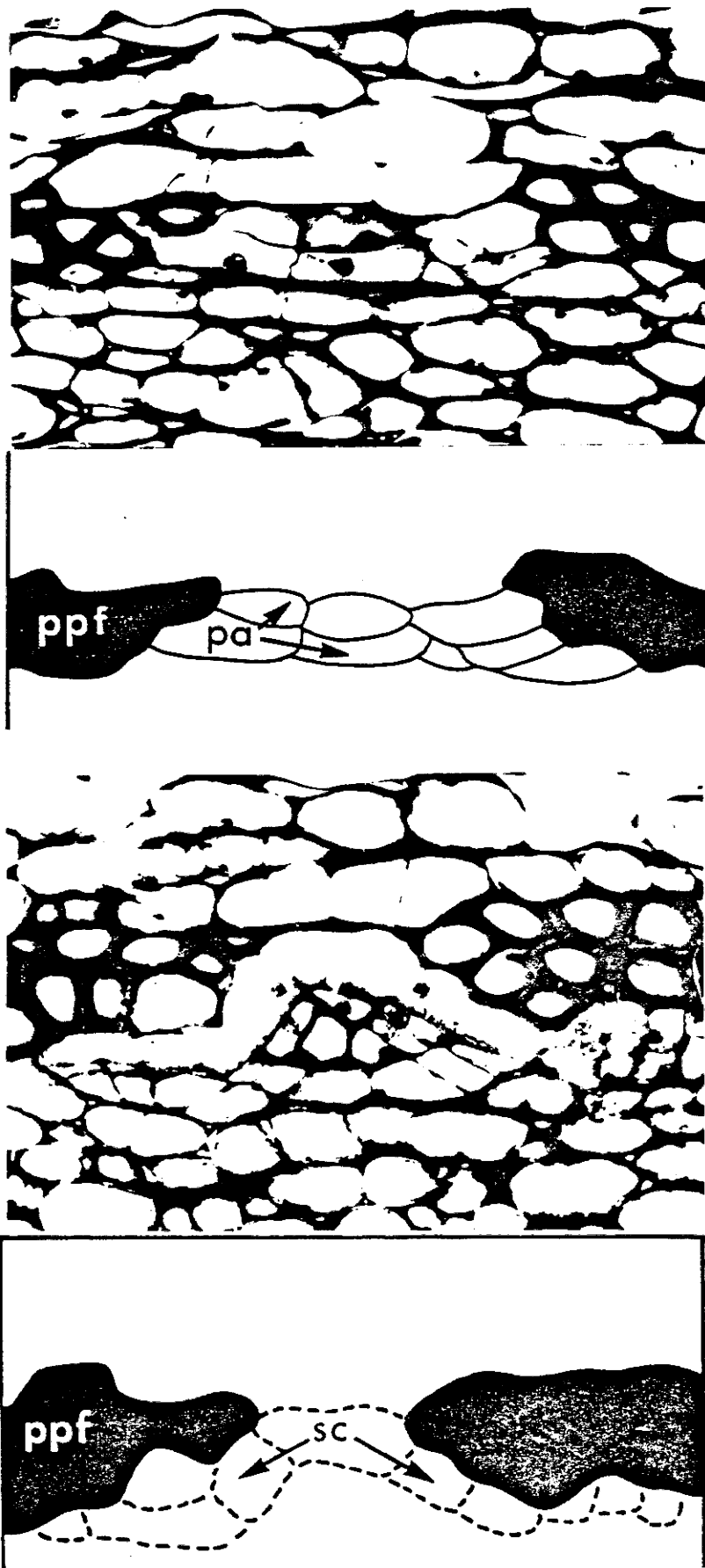
Rotprimordiene utvikler seg videre ved celledeling innen rotinitiale og ved å inkorporere naboceller (HAISSIG 1974a). De trenger gjennom utenforliggende vev i stiklingen ved å knuse eller hydrolysere cellene. Tynnveggede celler blir trolig hydrolysert, mens fibere og sklereider blir ødelagt eller skjøvet til side for å gi plass for adventivrøttene. Tilknytningen mellom adventivrot og ledningsvev kan foregå enten før eller etter at differensieringen av den nye rota tar til. Røttene knytter seg til de ledningsstrengene som ligger nærmest, og denne prosessen er som regel fullført før rota bryter gjennom barken på stiklingen.

### 2.2.3 Anatomiske årsaker til redusert rotdanningsevne

En av forutsetningene for at en stikling skal kunne danne røtter er at den har evnen til å danne meristematiske celler. Men selv om muligheten til å utvikle slike celler er til stede, kan selve anatomien hindre eller hemme rotdanningen. Hos en del planteslag finnes en sylindere av sklerenkymceller mellom floem og cortex (Figur 5) (BEAKBANE 1969, NELSON 1977). Slike sylindere av harde, tykkveggede fiberceller er ofte funnet hos stiklinger med dårlig rotdanningsevne. Blant annet *Fagus*, *Quercus* og noen av frukttre-slektene danner sklerenkym-sylindere som blir kraftigere etter hvert som skuddet utvikler seg. *Erica* utvikler fiberceller svært tidlig under modningen av skuddene og formeres følgelig lettest med små topstiklinger (BEAKBANE 1969). Skudd som er produsert fra sfæroblaster og juvenile eller etiolerte skudd har en svakere utviklet sklerenkym-sylindere og har som regel bedre rotdanningsevne (BEAKBANE 1961). Det er for øvrig store genotypiske forskjeller i utvikling av sklerenkym-sylindere, for eksempel mellom eplekultivarer.

En har diskutert om sklerenkym-sylindere virkelig kan blokkere rotdanningen, enten ved å danne en fysiologisk hindring for rotinduksjon eller ved å danne en fysisk barriere for framvekst av røttene. Hos en del planteslag kan en se at rotprimordiene utvikles radiale en viss periode for så å bøye av og trenge ut gjennom basis av stiklingen. Men dette skjer selv om det ikke finnes fysiske hindringer for røttene og er derfor trolig en naturlig utviklingsmåte for adventivrøttene hos visse planteslag (HAISSIG 1974a, HARTMANN og KESTER 1975).

Studier av stiklingenes anatomi har vist at sklerenkym-sylindere ikke danner noen fysisk barriere for rotdanningen (BEAKBANE 1961, 1969, SACHS et al. 1964, GIROUARD 1967, EDWARDS og THOMAS 1980). Podingsforsøk har imidlertid vist at noen typer plantevev har lettere for å danne røtter enn andre (HARTMANN og KESTER 1975) og at stengelstrukturen er viktigere for rotdanningen enn transporten av stoffer fra bladene (RYAN et al. 1958). De fleste forskere heller derfor nå til den oppfatning at sklerenkym-sylindere danner en fysiologisk hindring, muligens ved å hemme transporten av viktige stoffer for rotdanningsprosessen.



Figur 5. Tverrsnitt av voksende skuddspisser fra en lett-rotet klon (øverst) og en vanskelig-rotet klon (nederst) av *Camellia sinensis* L.  
ppf = floem-fibere, pa = parenkym-celler, sc = sklerenkym-celler som dannes fra aldrende floem-fibere.  
Den lett-rotede klonen mangler sklerenkym og danner i stedet parenkym som lett gir opphav til røtter.  
Etter BEAKBANE (1969).

## 2.3 Fysiologiske forhold

Mange naturlig forekommende stoffer i plantene kan påvirke rotinitieringen og utviklingen av røttene. Men intet enkeltstoff har evne til å initiere røtter. Det må foreligge et samspill mellom ulike kjemiske komponenter. Stoffene kan ha forskjellig virkning under de ulike stadiene i rotdanningen, og virkningen må sees i sammenheng med stiklingens anatomi. Mye av den kunnskapen vi har om effekten av de ulike stoffene, er basert på forsøk hvor stoffene er tilført enkeltvis, ofte i mye større konsentrasjoner enn det naturlige nivået i plantene. Det sier seg selv at effekten av tilførte stoffer ikke behøver å gjenspeile den naturlige virkemåten i plantevevet. Modningsgrad og sesongvariasjoner kan for eksempel ha innflytelse på virkningen i stiklingene. Dessuten er det ikke sikkert at de tilførte stoffene når fram til de cellene i stiklingen hvor naturlig forekommende stoffer har størst effekt. En bør ha disse reservasjonene i minne når effekten av de enkelte stoffene som finnes i stiklinger, blir gjennomgått i de følgende avsnitt.

### 2.3.1 Plantenes vekstregulatorer

Plantehormoner er naturlig forekommende stoffer i plantene. De produseres ett sted og transporteres i lave konsentrasjoner til andre steder hvor de utøver sin effekt. Vekststoffer er syntetisk framstilte hormoner eller stoffer med liknende effekter, men med en annen kjemisk oppbygning enn hormonene. De mest kjente plantehormonene er auxin, gibberelliner og cytokininer, men også abskisinsyre og etylen produseres i plantevev og fungerer som vekstregulatorer.

#### 2.3.1.1 Auxin

Det naturlig forekommende auxinet indol-3-<sup>o</sup>eddiksyre (IAA) produseres i svellende knopper, unge blader, skuddspisser, rotspisser, pollen og frukter. Auxin transporteres hovedsaklig i basipetal retning (fra topp til basis) i skudd. Den retningsbestemte transporten fortsetter også etter at stiklingen er skåret, og dette fører til en opphoping av auxin i basis av stiklingen (HEMBERG 1951, ODOM og CARPENTER 1965b, SMITH og WAREING 1972a, 1972b, FRIEDMAN et al. 1979, WEIGEL et al. 1984). Denne opphopingen foregår raskere når morplantene har stått under høyt lysnivå (BAADSMAND og ANDERSEN 1984). Den retningsbestemte transporten av auxin er trolig hovedårsaken til fenomenet polaritet. Skuddstiklinger vil danne røtter i den basale enden uansett hvilken posisjon stiklingene blir plassert i under rotdanningen (HARTMANN og KESTER 1975). Auxinproduksjonen er ikke konstant gjennom vekstsesongen og vil blant annet variere med den fysiologiske tilstanden til plantene. SELIM (1956) hevder at det optimale nivået av auxin er forskjellig for vegetativ og generativ vekst. Auxin-nivået kan påvirkes av daglengden (THURLOW og BONNER 1947, WAREING og ROBERTS 1956, SMITH og WAREING 1972b). Mengden av auxin i skudd og blader øker utover i vekstsesongen (SARKISOVA 1971), men bladenes rolle som auxinkilde avtar når plantene nærmer seg vekst avslutning (WAREING 1973). Under vinterhvilen er auxin-nivået i stiklingene lavt. Men etter kuldebehandling vil syntesen av auxin starte, og rotdanningsevnen øker (SMITH og WAREING 1972a).

Indol-3-eddiksyre ble identifisert i 1934 (HARTMANN og KESTER 1975), og det tok ikke lang tid før stoffet ble framstilt syntetisk og brukt for å fremme rotdanningen hos stiklinger. Snart ble også andre auxiner syntetisert. Av disse viste det seg at indol-3-s-mørsyre (IBA) og alfa-naftalen-eddiksyre (NAA) hadde større effekt på rotdanningen enn det naturlige auxinet. Dette skyldes trolig at IBA og NAA ikke brytes ned så lett som IAA.

Auxinene er den eneste gruppen av vekstregulatorer som entydig har vist positiv effekt på rotdanningen, men det er usikkert om auxinene i seg selv utøver denne effekten (HAISSIG 1974b, WEIGEL et al. 1984). Auxiner kan omdannes i plantevevet ved forestring, oksydasjon eller kompleksdanning. Enzymet IAA-oksydase ble opprinnelig antatt å ha negativ virkning på rotdanningen, men settes nå i forbindelse med prosesser som går forut for rotdanningen (BRUNNER 1978, CHIBBAR et al. 1979). Aktiviteten til dette enzymet, som oksyderer det naturlige auxinet i plantene, er større hos lett-rotede planteslag enn hos planteslag som har vanskelig for å danne røtter (BANSAL og NANDA 1981). HAISSIG (1979) fant at syntetiske estere av IAA og IBA hadde større effekt på rotdanningen enn utgangsstoffene.

En forutsetning for at auxiner skal ha noen virkning, er at det finnes celler i stiklingen som er mottakelige for auxin-impulsen (jfr. FRIEDMAN et al. 1979). Dersom slike celler ikke er til stede, vil tilført auxin heller ikke ha noen virkning på rotdanningsevnen (HUCKENPAHLER 1957, ODOM og CARPENTER 1965a). Tilførsel av auxiner er viktig både før og etter initieringen av de første anlegg til røtter (SMITH og THORPE 1975b). Den videre veksten av rotprimodier og røtter fremmes også av auxiner (HAISSIG 1974b), og hos fullt utviklede røtter er auxinene viktige for regulering av strekkingsveksten i rotcellene (SCOTT 1972).

Den positive effekten av auxin på rotdanningen har vært forklart på ulike måter. Virkningen kan skyldes at hormonet fører til en opphoping av karbohydrater i basis av stiklingen og at disse karbohydratene blir lettere tilgjengelig for energiproduserende reaksjoner (ALTMAN 1972, ALTMAN og WAREING 1975, HAISSIG 1982a,b, VEIERSKOV og ANDERSEN 1982). Auxin-tilføring har imidlertid ikke alltid ført til opphoping av karbohydrater (BREEN og MURAOKA 1973, 1974, GREENWOOD og BERLYN 1973). De varierende resultatene kan skyldes at tilførte auxiner virker annerledes enn naturlige. Dessuten er det vanskelig å vite om det er auxinet som mobiliserer karbohydratene eller om auxin og karbohydrater hopper seg opp i stiklingenes basis uavhengig av hverandre.

Det har vært hevdet at auxin har en direkte virkning på avlesingen av DNA (genene) (JAIN og NANDA 1972). Endret avlesing av DNA vil føre til produksjon av nye mRNA-molekyler og syntese av et nytt sett enzymer. BASU (1971) refererer til resultater som viser at auxin-tilførsel faktisk fører til økt enzymproduksjon. FELLEBERG (1969a,b) hevder at auxinene virker ved å gjøre bindingene innen DNA-molekylene og bindingene mellom DNA og histoner løsere. Dette skulle føre til at nye gener blir frigjort for avlesing. KANTHARAJ et al. (1979) mener at auxin virker på et seinere stadium, nemlig ved oversettelsen av mRNA og produksjonen av proteiner. IBA-behandling av bønnestiklinger førte til økt proteinsyntese fulgt av raskere rotinitiering. Økningen i proteinsyntesen kunne observeres

allerede etter 30 minutter, og det må bety at mRNA finnes i cellene før stiklingen skjæres fra morplanten.

Den best funderte teorien for auxinenes rolle i rotdanningen synes å være "rhizokalin-teorien" (Avsnitt 2.3.2.2). Ut fra denne teorien kan auxin påvirke rotdanningen på to ulike måter:

- For det første inngår auxin i rhizokalin som består av både auxin og fenoler. Stiklingene predisponeres for rotdanning av auxin-fenol-komplekset (HAISSIG 1974b). Predisponeringen kan bestå i de første stadier av rotinitieringen, og planteslag som vanskelig danner røtter, mangler denne evnen til predisponering. Auxin er ifølge teorien nødvendig, men ikke tilstrekkelig for rotinitieringen. De initierende reaksjonene krever i tillegg et visst nivå av kofaktorene.
- For det andre kan frie auxiner påskynde utviklingen av rotinitialene, men de har mindre effekt etter hvert som primordiene vokser (HAISSIG 1972). Sett under ett er altså auxinene viktigst under den første fasen av rotdanningen (HAISSIG 1970, 1972, 1974b).

ERIKSEN og MOHAMMED (1974) konkluderer sine forsøk med at auxinene er aktive bare i den første delen av rotdanningen, men hevder at hormonet virker alene, uavhengig av andre stoffer.

### 2.3.1.2 Cytokininer

Cytokininene er plantehormoner som tar del i reguleringen av celledenes vekst og differensiering. Det finnes både naturlige og syntetiske stoffer med cytokinin-effekt. De naturlig forekommende cytokininene produseres i rotspisser og transporteres oppover i planten (akropetalt). Hos rotstiklinger er det vist at cytokininer transporteres til den øvre delen, mens auxin transporteres mot basis (WAREING 1973). Cytokininer fremmer veksten av udifferensiert vev (kallus), og opphoping av disse hormonene fremmer initieringen av vegetative knopper hos bladstiklinger. Også hos skuddstiklinger kan utviklingen av knoppene framskyndes ved tilføring av cytokininer (KAMINEK 1967, LOACH og WHALLEY 1975).

I de fleste tilfeller har cytokininer hatt hemmende effekt på rotdanningen (HUMPHRIES 1960, BACHELARD og STOWE 1963, KAMINEK 1967, CHIN et al. 1969, KRISHNAMOORTHY 1970, CHANDRA et al. 1973, VARGA og HUMPHRIES 1974, ANDERSEN et al. 1975, SMITH og THORPE 1975b). Når cytokininer ble tilført bladene av *Acer rubrum*-stiklinger, ble imidlertid rotdanningen stimulert (BACHELARD og STOWE 1963). Hos vedstiklinger av osp, som vanligvis roter seg dårlig, fant OKORO og GRACE (1978) et høyere nivå av cytokininer enn hos stiklinger av en *Populus*-art som lett danner røtter. Men det ble ikke påvist noen direkte sammenheng med selve rotdanningen.

Effekten av tilførte cytokininer er avhengig av konsentrasjon og stadium i rotdanningen. Hos rotstiklinger fant ERIKSEN (1974) at høye konsentrasjoner hemmet rotinitieringen, men denne hemmende effekten forsvant når cytokininene ble tilført seinere i rotdanningsprosessen. Stiklinger fra frøplanter av *Pinus radiata* reagerte på samme måte (SMITH og THORPE 1975b).



Lave konsentrasjoner av cytokinin fremmet rotinitieringen hos ertestiklinger når vekstpunktet var fjernet (ERIKSEN 1974).

Både de refererte undersøkelsene og andre resultater (HUMPHRIES 1960, MULLINS 1972, ANDERSEN et al. 1975) indikerer at det foreligger et samsill mellom cytokininer og andre hormoner, i første rekke auxin. Dette samspillet kan studeres hos bladstiklinger, som jo må danne både skudd og røtter. Hos Begonia vil høye nivåer av cytokinin fremme knoppdanningen og hemme rotdanningen (HEIDE 1965). Et høyt nivå av auxin har motsatt effekt. Men lave konsentrasjoner av auxin kan øke den positive effekten av cytokininer på knoppdanning. Likedan kan lavt nivå av cytokinin øke auxinenes effekt på rotdanningen. Samspillet kan for øvrig påvirkes av temperatur, daglengde og lysnivå. VARGA og HUMPHRIES (1974) gir kan hende noe av forklaringen på samspillet mellom cytokininer og auxin. Cytokininene forsinker nedbrytingen av visse proteiner, slik at mengdene av tilgjengelig tryptofan blir redusert. Tryptofan er et utgangspunkt for auxin-syntesen. Cytokininene kan også ha andre biokjemiske effekter i stiklingene. BASU (1971) refererer til resultater som viser at cytokininer kan aktivere syntesen av viktige vitaminer og stimulere syntesen av etylen. KAMINEK (1968) har vist at cytokininer blokkerer syntesen av fenylalanin, en av byggesteinene i lignin. Det er et kjent fenomen at cytokininer kan hemme aldringsprosessene, og noe av denne effekten kan skyldes nedsatt lignifisering. Med økende alder blir cellene normalt mer lignifiserte og mister også gradvis evnen til å danne røtter (HAISSIG 1974b). Cytokininaktiviteten kan reduseres ved lav pH, liten næringstilgang, lav temperatur og ved bruk av veksthemmende stoffer (BANKO og BOE 1975).

### 2.3.1.3 Gibberelliner

Gibberellinene er en gruppe nærslektede plantehormoner som særlig er kjent for sin evne til å øke plantenes strekkingsvekst. Disse hormonene produseres i vekstpunkter i skudd og røtter (WAREING 1973).

I de fleste tilfeller har tilførte gibberelliner virket hemmende på rotdanningen hos stiklinger, særlig ved bruk av "høye" konsentrasjoner (BRIAN et al. 1960, BACHELARD og STOWE 1963, CHIN et al. 1969, ERIKSEN 1971, KRISHNAMOORTHY 1970, HANSEN 1976, MALEIKE 1978). I lave konsentrasjoner har gibberelliner fremmet rotdanningen hos ertestiklinger (ERIKSEN 1971, HANSEN 1976). Effekten av gibberellin økte når morplantene sto under lav lysintensitet (HANSEN 1976). GAUTHERET (1969) fant at gibberelliner hadde fremmende effekt på utviklingen av røtter ved vevskultur av Helianthus i mørke, mens rotdanningen ble hemmet i lys.

SMITH og THORPE (1975b) fant at effekten av tilført gibberellinsyre ( $GA_3$ ) på stiklinger av Pinus radiata var avhengig av stadiet i rotdanningen. Før rotinitieringen virket  $GA_3$  hemmende (jfr. BRIAN et al. 1960), mens  $GA_3$ -tilføring under initieringen førte til at det ble dannet flere rotanlegg. Utviklingen av rotprimordiene ble imidlertid hemmet av gibberellin-tilføring. HAISSIG (1972) observerte den samme stadiumavhengige effekten av gibberellin hos Salix og påpeker at effekten kan ha sammenheng med en blokkering av auxin. Tilført gibberellin hemmet initier-

ingen av adventive skudd og røtter hos bladstiklinger av *Begonia*, trolig ved å blokkere de første celledelingene (HEIDE 1969).

Gibberellin-tilføring har ikke hatt noen effekt på rotdanningen hos skuddstiklinger av lignoser (FLEMING 1966, LOACH og WHALLEY 1975). Men sprøyting av voksen-formen av *Hedera* har ført til utvikling av juvenile skudd som roter seg lettere enn stiklinger fra fullt utviklede planter (DOORENBOS 1954, ROBBINS 1960, STOUTEMYER et al. 1961). Sprøyting med gibberellin kan muligens være en brukbar metode for å forynge morplanter også av andre plante-slag (STOUTEMYER 1962).

Sprøyting av morplanter for direkte å fremme rotdanningen hos stiklingene har imidlertid gitt varierende resultat; bedret rotdanning hos voksenformen av *Hedera* (STOUTEMYER et al. 1961), men redusert rotdanning hos surkirsebær (MEZEI 1973). Tilføring av gibberelliner kan for øvrig føre til bedre bryting og blomstring (LOACH og WHALLEY 1975) og bedret tilvekst hos stiklingene (BOJARCZUK 1975).

Gibberelliner kan virke inn på nivået av andre hormoner i plantene. De kan øke syntesen av IAA i bladene ved å bedre tilgangen på tryptofan (HAISSIG 1972, VARGA og HUMPHRIES 1974). De kan også virke hemmende på IAA-oksyderingen og hemme transporten av IAA i plantene (ERIKSEN 1971). Ifølge BRIAN et al. (1960) og BACHELARD og STOWE (1963) er virkningen av gibberellin avhengig av om auxin er til stede eller ikke. Det foreligger også teorier om at gibberellinene kan regulere enzym-synteser enten på avlesings- eller oversettelses-nivå (BASU 1971).

En reduksjon av det naturlige gibberellin-nivået i morplanter kan bedre stiklingenes rotdanningsevne (HARTMANN og KESTER 1975). Effekten av behandling med anti-gibberelliner har imidlertid vært svært variabel (Avsnitt 2.3.1.6). LESHEM og LUNENFELD (1968) forklarte den rotdanningsfremmende effekten av gonadotropin (et stoff som produseres i menneskekroppen) med at dette stoffet konkurrerer med gibberellin om utnyttelsen av et felles utgangsmateriale. Gibberellin-nivået vil dermed bli lavere, og dette kan virke positivt på rotdanningen.

#### 2.3.1.4 Abskissinsyre

Abskissinsyre (ABA) er et plantehormon som i de fleste tilfeller har hemmende effekt på plantevekst. ABA-produksjonen øker når dagene blir kortere, og hormonet er en viktig regulator for fenomener som frø- og knoppvile. Abskissinsyre inngår også som en viktig faktor i reguleringen av spalteåpningene (RASCHKE 1975). Tilføring av ABA kan få spalteåpningene til å lukke seg, og kan dermed redusere transpirasjonen fra stiklingene (ORTON 1979). Adventiv knoppdanning stimuleres av abskissinsyre (HEIDE 1968).

ABA virker også inn på rotdanningsevnen. Rotdanningen kan både hemmes (HEIDE 1968, KRISHNAMOORTHY 1972) og stimuleres (CHIN et al. 1969, BASU et al. 1970) ved tilføring av abskissinsyre. Den positive effekten har vært forklart på ulike måter. BASU et al. (1970) mener at ABA kan opptre som auxin-synergist (kofaktor), (Avsnitt 2.3.2.1), mens CHIN et al. (1969) og MALEIKE (1978) hevder at hormonet kan motvirke effekten av gibberellin, som gjerne regnes som en hemmer av rotdanningsprosessen. Abskissinsyre kan også ha andre effekter som stimulering av etylen-produksjonen og

regulering av protein-syntesen (BASU 1971).

Det endogene nivået av ABA kan spille en viktig rolle for rotdanningen hos Rhododendron-stiklinger (WU og BARNES 1981). Rotdanningen var best til tider av året hvor det naturlige ABA-nivået var høyt, og ingen andre hormoner viste bedre korrelasjon med rotdanningen enn abskissinsyre. Det ble dessverre ikke vist om tilført ABA hadde den samme positive effekten. RAJAGOPAL og ANDERSEN (1980b) fant at det totale ABA-nivået i ertestiklinger ble redusert med økende grad av tørkestress. Hos stiklinger av Populus økte derimot nivået av fri abskissinsyre når stiklingene ble utsatt for tørkestress (SIVAKUMARAN og HALL 1979). ABA-nivå og regulering av spalteåpningene må sees i sammenheng. RASMUSSEN og ANDERSEN (1980) fant at effekten av abskissinsyre på rotdanningen var avhengig av konsentrasjon og lysnivå som ble gitt til stiklingene. Det hevdes at en kan oppnå nesten alle mulige effekter av ABA bare en endrer forsøksbetingelsene.

### 2.3.1.5 Etylen

Gassen etylen ( $C_2H_4$ ) produseres naturlig i plantene og har virkninger på vekst og utvikling som gjør at stoffet kan regnes til gruppen plantehormoner. Allerede i begynnelsen av 1930-årene ble det påvist at tilført etylen (og andre umettede hydrokarboner) kan stimulere rotdanning og fremme utviklingen av røttene (ZIMMERMAN og HITCHCOCK 1933). Seinere er den positive effekten av etylen påvist hos en rekke planteslag (KRISHNAMOORTHY 1970, KAWASE 1971b, 1972, SWANSON 1976, MALEIKE 1978, ROBBINS et al. 1981, 1983, DHUA et al. 1983). MUDGE og SWANSON (1978) oppnådde derimot ingen bedret rotdanning hos bønne-stiklinger etter etylen-tilføring, og MULLINS (1972) fant at tilføring av etylen hemmet initieringen av rotprimordier, men fremmet veksten av ferdig dannede primordier. Resultatene til GENEVE og HEUSER (1983) kan tolkes på samme måte.

Tilføring av etylenfrigjørende stoffer til lignose-stiklinger har i enkelte tilfeller gitt bedre rotdanning, men behandlingen har som regel ikke hatt noen virkning (SANDERSON og PATTERSON 1980, CHONG 1982). Etylen fremmer derimot lengdevekst og forgreining av Chrysanthemum-røtter (SAMANANDA et al. 1972).

Virkingen av tilført etylen må sees i sammenheng med konsentrasjon, tilføringsmåte og varighet av behandlingen, plantens utviklingsstadium og pH i plantevevet (SANDERSON og PATTERSON 1980). Videre kan såring (ROBBINS et al. 1981) og lysnivå under driving av morplantene (ANDERSEN 1975) endre stiklingenes sensitivitet til etylen. Det er også kjent at vannstress (KAWASE 1971b, RAJAGOPAL og ANDERSEN 1980b) og  $CO_2$ -tilførsel (DHAWAN et al. 1981) kan indusere økt etylen-produksjon i intakte planter. Virkingen av etylen er størst når stoffet tilføres stiklingene noen dager etter skjæring (ANDERSEN 1975). Dette støtter teorien om at etylenet har størst effekt på allerede induserte rotprimordier og latente røtter. Økt konsentrasjon av etylen kan øke respirasjonen og aktiviteten til en rekke enzymer, blant annet poly-

fenol-oksydase (ABELES 1973) (se avsnitt 2.3.2.2). Videre kan den naturlige balansen mellom vekstfremmere og veksthemmere bli endret (SWANSON 1976, MALEIKE 1978, SANDERSON og PATTERSON 1980). Særlig har forholdet mellom auxin og etylen vært omdiskutert. Det er kjent at auxin-tilførsel kan indusere etylen-produksjon (ABELES 1973). ANDERSEN (1975) fant at den naturlige etylenutviklingen i ertestiklinger samsvarte bra med de auxin-sensitive fasene beskrevet av ERIKSEN og MOHAMMED (1974). BATTEN og MULLINS (1978) fant imidlertid ingen sammenheng mellom auxinenes evne til å indusere røtter og evnen til å indusere etylenproduksjon, og GENEVE og HEUSER (1982) kunne ikke fastslå noen korrelasjon mellom mengden av etylen utviklet etter auxin-tilførsel og antall røtter som ble dannet.

MULLINS (1972) hevder at den rotdanningsfremmende effekten av auxin motvirkes av etylen-produksjon, som også er induert av auxin. Denne teorien støttes av GENEVE og HEUSER (1983). Ved lave konsentrasjoner kan auxin faktisk hemme rotdanningen, trolig fordi auxinet induserer etylen-produksjon som igjen virker hemmende på rotdanningen (NORDSTRØM og ELIASSON 1984). Høyere auxin-konsentrasjoner vil imidlertid oppheve den hemmende effekten av etylen. Når etylen og auxin tilføres samtidig, vil effekten ofte bli mer enn additiv (KRISHNAMOORTHY 1970, DHUA et al. 1983). Dette kan skyldes at det er nok auxin til stede til å initiere rotanlegg og samtidig nok etylen til stede til å fremme utviklingen av rotprimordiene.

#### 2.3.1.6 Veksthemmende stoffer.

De veksthemmende stoffene virker inn på syntesen eller transporten av plantehormonene og nyttes for å regulere veksten og indusere blomsterknoppdannning hos en rekke planteslag.

Trijodbensosyre (TIBA) hemmer transporten av auxin. Tilføring av TIBA reduserer rotdanningen (KRISHNAMOORTHY 1970, 1972, VARGA og HUMPHRIES 1974). Når transporten av auxin hemmes, vil opphopingen av auxin i basis av stiklingen gå saktere. Dersom nivået av auxin er underoptimalt, vil rotdanningen bli redusert.

Maleinhydrazid (MH) er et veksthemmende stoff som virker antagonistisk til både auxin og gibberelliner. SEN og BASU (1960) og MEZEI (1973) fant at behandling av stiklinger og morplanter med MH reduserte rotdanningen. SHIBAOKA et al. (1967) fremmet derimot rotdanningen ved tilføring av maleinhydrazid.

Anti-gibberelliner som daminozid (B-Nine, SADH, Alar), klormekvatklorid (Cycocel, CCC) og klorfoniumklorid (Phosfon) virker inn på ulike trinn i syntesen av gibberellinene. Ettersom rotdanningen ofte blir hemmet av gibberelliner, foreslår MALEIKE (1978) at en kan bruke anti-gibberelliner til å motvirke denne hemmende effekten. Men i forsøk har virkningen av anti-gibberelliner vært svært variabel.

READ og HOYSLER (1969) dyppet stiklinger av Pelargonium, Dahlia og Chrysanthemum i løsninger av B-Nine og Cycocel. Stiklinger som var behandlet med B-Nine, økte i vekst og produserte flere røtter enn ubehandlede stiklinger. Cycocel-behandling førte der-

imot til dårligere rotdanning. Read og Hoysler konkluderer derfor med at morplanter ikke bør behandles med Cycocel. Dypping av stiklinger i løsninger av SADH har ikke ført til bedre rotdanning verken hos Ficus (MORGAN og LAWLOR 1976) eller hos vintergrønne lignoser (FRETZ og DAVIS 1971). KRISHNAMOORTHY (1972) fant at både CCC og B-Nine fremmet rotdanningen hos stiklinger av Cucumis melo, mens Fosfon derimot hemmet rotdanningen. Gibberellinsyre ( $GA_3$ ) reduserte også rotdanningen i dette forsøket, og den hemmende effekten av  $GA_3$  ble bare økt etter tilførsel av CCC og B-nine. Anti-gibberelliner tilført stiklingene sammen med auxin har ført til bedre rotdanning hos furu (HARE 1974), solbær og surkirsebær (TURETSKAYA 1976). Morplanter i tettplantingssystem hvor plantene sprøytes med SADH for å redusere den vegetative veksten, produserte vedstiklinger med bedre rotdanningsevne enn morplanter i et vanlig tilhyppingsbed (CHILD og HUGHES 1978).

De varierende resultatene som er oppnådd etter bruk av veksthemmende stoffer, skyldes i stor grad variasjoner i plantematerialet. Stiklingene har vært svært forskjellige i de ulike forsøkene både med hensyn til hormonbalanse og næringstilstand. Virkningen av vekstregulatorerne avhenger av de fysiologiske forholdene i morplanten når stiklingene skjæres. Dessuten vil effekten variere med tilføringsmåte og varighet av behandlingen.

### 2.3.2 Andre naturlig forekommende stoffer i plantene

Foruten hormoner vil både organiske og uorganiske næringsstoffer påvirke stiklingenes rotdanningsevne. Dessuten forekommer både kofaktorer (auxin-synergister) og inhibitorer naturlig i plantene. Stiklingene inneholder ofte svært små mengder av disse stoffene, og det gjør isolering og identifikasjon vanskelig. Moderne teknikk har gjort arbeidet lettere, men selv om det kan isoleres et stort antall ulike stoffer fra stiklinger, bør det vises stor forsiktighet ved tolking av de enkelte stoffenes effekter på rotdanningsprosessene.

#### 2.3.2.1 Kofaktorer (auxin-synergister).

Mange stiklinger danner ikke røtter selv om de har optimale forhold og blir tilført auxin. Det ble derfor tidlig framsatt teorier om at andre stoffer enn auxin var nødvendig for rotdanningen. En mente at disse stoffene ble produsert i knopper og unge blader og transportert basipetalt i stiklingene (VAN OVERBEEK og GREGORY 1945). Det har vært vanskelig å identifisere stoffene. HESS (1962, 1963b, 1965a) undersøkte ekstrakter fra diverse planter ved kromatografi og bioassay. Ekstrakter fra lett-rotede kultivarer av Hedera helix og Hibiscus inneholdt større mengder "kofaktorer" enn kultivarer som hadde vanskelig for å danne røtter. Etter kromatografering av ekstraktene ble det funnet fire soner av aktive komponenter. Kofaktorene ble derfor nummerert 1, 2, 3 og 4. GIROUARD (1969) forsøkte å identifisere kofaktorene og fant at de besto av flere ulike polyfenoler, blant annet klorogensyre og kininsyre. HESS (1963b) fant at den viktige kofaktor 4 var en blanding av oksygenerte terpenoider (en gruppe polyfenoler).

Seinere er det påvist kofaktorer som ikke passer inn i det fire-delte systemet til Hess (se f.eks. TOGNONI og LORENZI 1972). Hos eple er det vist at den aktive kofaktoren er floridzin (LIPECKI og DENNIS 1972, BASSUK et al. 1981). BACHELARD og STOWE (1963) fant en positiv korrelasjon mellom rotdanning og mengden av antocyaniner i bladene hos Acer, men WESTWOOD (1972) kunne ikke påvise noen forskjell i rotdanningsevnen hos pærekultivarer med henholdsvis grønne og røde blader. Antocyaniner er for øvrig også fenol-derivater. HEUSER og HESS (1972b) fant tre lipid-forbindelser hos den lett-rotede juvenile formen av Hedera helix. De samme stoffene ble ikke funnet hos den vanskelig-rotede voksenformen. En finner ofte høyere kofaktor-nivå hos frøplanter enn hos voksne planter (se f.eks. DHUA et al. 1983), og dette samsvarer bra med forskjeller i rotdanningsevne. Det finnes trolig en rekke stoffer som kan fungere som auxinsynergister, men det ser ut til at de fleste tilhører gruppen polyfenoler. Tabell 2 viser en del av de identifiserte kofaktorene. Kofaktorer er funnet hos en rekke planteslag. Noen av slektene er oppført i tabell 3.

Tabell 2. Kofaktorer isolert fra plantemateriale.

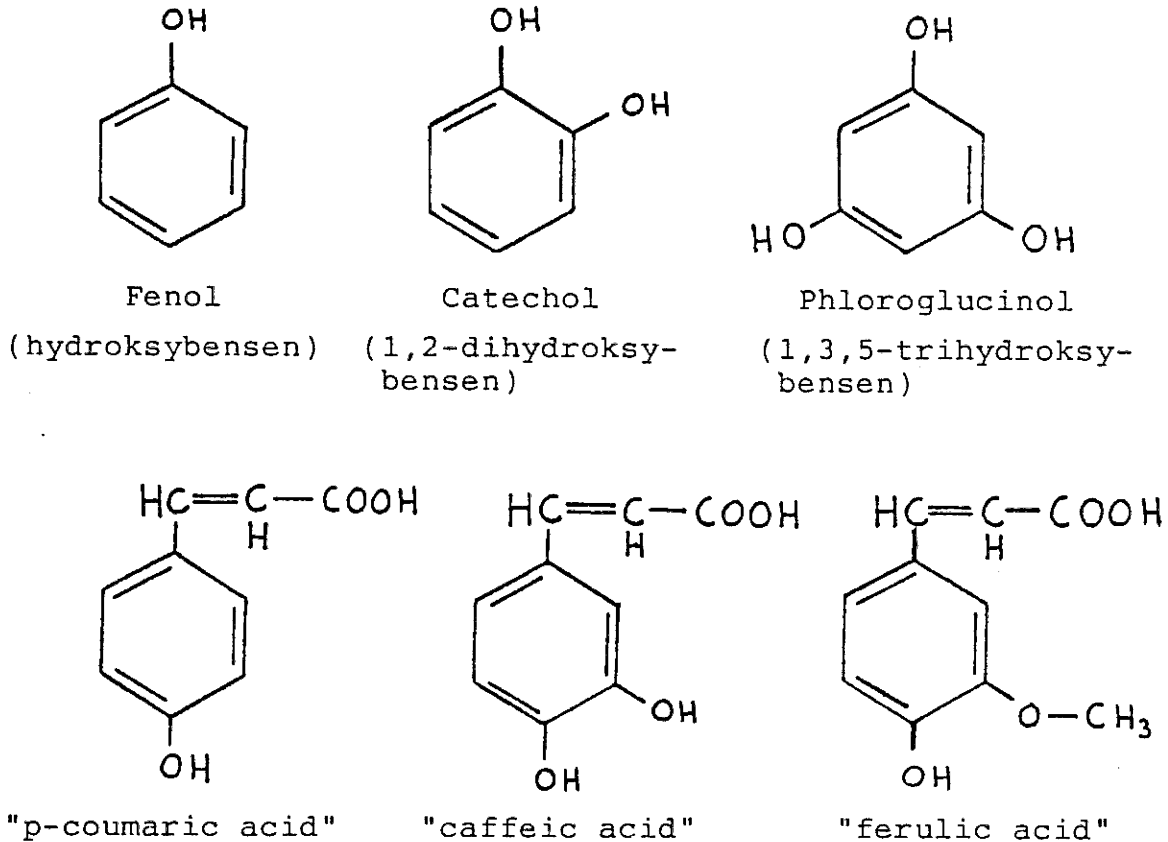
Kjemisk forbindelse (eng. navn)	Referanse
phloridzin	POAPST et al. 1970, BASSUK et al. 1981
p-hydroxybenzoic acid *	POAPST et al. 1970, ROY et al. 1972, BASU og GHOSH 1974
phloretic acid *	POAPST et al. 1970
phloretin *	POAPST et al. 1970
phloroglucinol *	JAMES og THURBON 1981b
p-coumaric acid	ROY et al. 1972, BASU og GHOSH 1974, DHUA et al. 1983
ferulic acid	THOMASZEWSKI og THIMANN 1966, ROY et al. 1972, BASU og GHOSH 1974, DHUA et al. 1983
sinapic acid	THOMASZEWSKI og THIMANN 1966
chlorogenic acid	HYUN 1967, GIROUARD 1969
isochlorogenic acid	HESS 1965a, GIROUARD 1969
quinic acid	GIROUARD 1969
caffeic acid	HYUN 1967
dihydrocholesterol	TOGNONI og LORENZI 1983
vanillyl-alcohols	GESTO et al. 1981
salicyl-alcohols	GESTO et al. 1981

\* nedbrytingsprodukter fra phloridzin

Tabell 3. Kofaktorer (auxin-synergister) og inhibitorer funnet hos ulike planteslekter.

Slekt	Kofaktor	Inhibitor	Referanse
Acer	+		KLING og MEYER (1981)
Carya	+	+	TAYLOR og ODOM (1970)
Castanea	+	+	GESTO et al. (1981)
Chamaecyparis	+		TOGNONI og LORENZI (1972)
Chrysanthemum	+		HESS (1963b), STOLTZ (1968)
Dahlia	+	+	BIRAN og HALEVY (1973b)
Eucalyptus		+	PATON et al. (1970)
Hedera	+	+	HESS (1962, 1963b), GIROUARD (1969)
Hibiscus	+		HESS (1962), HERMAN og HESS (1963), STOLTZ og HESS (1966b)
Justicia	+		BASU og GHOSH (1974)
Malus	+	+	CHALLENGER et al. (1965), QUAMME og NELSON (1965), ASHIRU og CARLSON (1968), SARKISOVA (1971), LIPECKI og DENNIS (1972), BASSUK og HOWARD (1980,1981), BASSUK et al. (1981)
Mangifera	+		DHUA et al. (1983)
Pelargonium	+	+	JACKSON og HARNEY (1970), MALEIKE (1978)
Persea	+		RAVIV og REUVENI (1984)
Phoenix	+	+	REUVENI og ADATO (1974)
Picea	+		TOGNONI og LORENZI (1972,1983)
Prunus	+		CHALLENGER et al. (1965)
Pyrus	+	+	FADL og HARTMANN (1967b)
Rhododendron	+	+	LEE et al (1969)
Salix	+	+	KAWASE (1964,1970), VIEITEZ og PENA (1968)
Syringa	+	+	BOJARCZUK (1979)
Vitis		+	SPIEGEL (1955)

I mange tilfeller er det funnet en positiv sammenheng mellom innholdet av kofaktorer og rotdanningsevnen (TOGNONI og LORENZI 1972, BASSUK og HOWARD 1981, HAISSIG 1982c). Det kan imidlertid være negativ korrelasjon mellom rotdanningsevnen og enkelte fenoler (ROY et al. 1972). Det hevdes at monofenoler kan ha hemmende virkning på rotdanningen, mens den fremmende effekten øker med antall hydroksylgrupper (polyfenoler har bedre effekt enn tri- og difenoler). Strukturformelen til noen fenoler går fram av figur 6.



Figur 6. Strukturformelen til noen vanlig forekommende fenoler.

Fenoler kan stimulere rotdanningen, særlig når de blir tilført sammen med auxiner (HACKETT 1970, JACKSON og HARNEY 1970, POAPST et al. 1970, PIATKOWSKI et al. 1973, LIPECKI et al. 1975, BOJARCZUK 1975, JAMES 1979, 1983a,b, JONES og HOPGOOD 1979, JAMES og THURBON 1981a,b, ZIMMERMAN og BROOME 1981, KLING og MEYER 1983).

Fenolene blir produsert i svellende knopper (FADL og HARTMANN 1967b) og unge blader (HAISSIG 1974b) og transporteres i basipetal retning. Fenol-produksjon er også en vanlig reaksjon på at plantevev blir såret (RHODES og WOOLTORTON 1978), og fenoler vil derfor alltid bli produsert etter at stiklinger er skåret fra morplanten.

Kofaktornivået øker under varmebehandling av vedstiklinger (CHALLENGER et al. 1965) og kan øke under etiolering, men denne økningen er i seg selv ikke nok til å forklare den positive effekten av etiolering (HERMAN og HESS 1963).

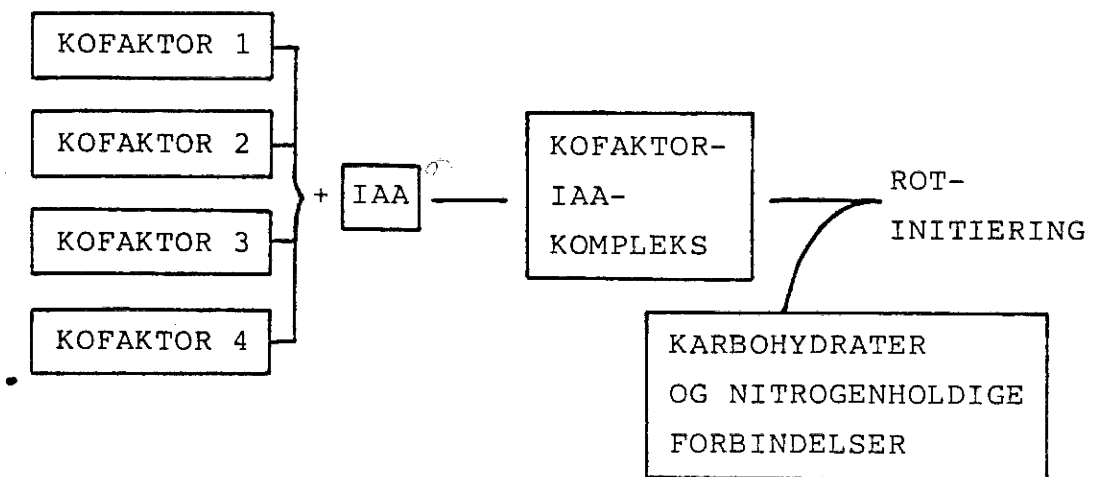
Selv om kofaktorer er ekstrahert fra mange planteslag, er det ikke alltid påvist noen sammenheng mellom mengden av kofaktorer og rotdanningen (LANPHEAR og MEAHL 1963, 1966, TAYLOR og ODOM 1970, LIPECKI og DENNIS 1972, BIRAN og HALEVY 1973b, REUVENI og ADATO 1974). Kofaktorene blir påvist ved å undersøke effekten på rotdanning hos bønnehypokotylar (bioassay), men effekten kan ofte ikke påvises når kofaktorene tilføres den planten stoffene er ekstrahert fra. Kofaktorene finnes i ytterst små konsentrasjoner i plantevevet. Det er derfor vanskelig å isolere og identifisere dem (HEUSER og HESS 1972a).



Virkemåten til kofaktorene er nokså omdiskutert. HAISSIG (1974b) gjennomgår fire av de aktuelle teoriene. Auxinsynergistene kan ha følgende funksjoner:

- De beskytter IAA mot oksydasjon (motvirker enzymet IAA-oksydase) (HESS 1965a, BASTIN 1966, THOMASZEWSKI og THIMANN 1966, HACKETT 1970). BOSE et al. (1972) har gode argumenter mot denne teorien.
- De tar del i auxin-syntesen (GORDON og PALEG 1961).
- De frigjør bundet IAA og gjør auxinet biologisk funksjonsdyktig (GORTER 1958,1969).
- De danner et kompleks sammen med auxin - "rhizokalin" (BOULIENNE og BOULIENNE-WALRAND 1955, LIBBERT 1956).

HAISSIG (1974b) argumenterer mot de tre første hypotesene og hevder at både polyfenolene og auxin blir oksydert eller endret i stiklingene, slik at det dannes et virksomt synteseprodukt av auxin og fenol (Avsnitt 2.3.2.2). HESS (1965a) har introdusert et skjema for virkemåten til kofaktorene og auxin (Figur 7). Rotdanningen vil ifølge denne teorien utebli dersom stiklingen mangler en eller flere av kofaktorene.



Figur 7. Et hypotetisk skjema for adventiv rotdanning. Skjemaset forutsetter at det finnes differensierbare celler i stiklingen. Dersom en eller flere kofaktorer mangler, vil rotdanningen utebli. Etter HESS (1965a).

### 2.3.2.2 Rhizokalin

Et kompleks mellom auxin og kofaktorene ble første gang foreslått av Boulienne og Went i 1933 (se også WENT 1938). Dette komplekset ble definert slik (BOULIENNE og BOULIENNE-WALRAND 1955): Rotdanningen er kontrollert av et kompleks - "rhizokalin" - som består av 3 faktorer:

1. En spesifikk faktor som transporteres fra bladene og som karakteriseres kjemisk ved orto-difenol-grupper.
2. En ikke-spesifikk faktor som transporteres i planten i lave konsentrasjoner; auxin.
3. Et enzym (muligens en polyfenoloksydase - PPO) som er lokalisert til spesielle celler hvor rotinitieringen kan foregå.

Enzymet katalyserer reaksjonen mellom auxin og orto-difenolforbindelsen, og det nye komplekset er nødvendig for initieringen av røtter.

LIBBERT (1956) framsatte en noe annen teori for rhizokalinkomplekset. Ifølge denne teorien består rhizokalin av:

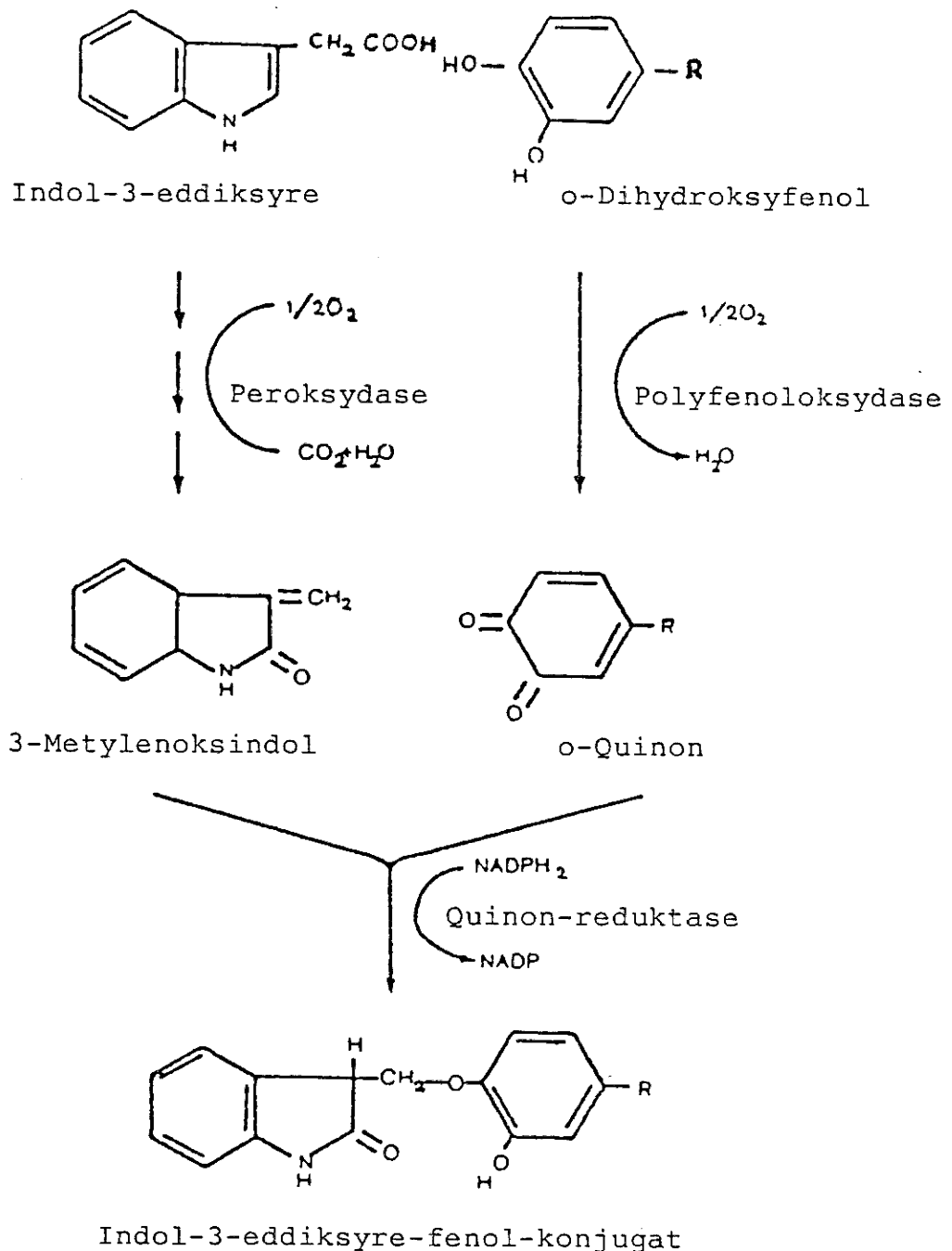
1. Indol-3-eddiksyre (IAA)
2. En udefinert faktor X
3. Den fysiologiske alderen til cellen

Et kompleks av IAA og X induserer rotdanning, men bare i spesielle celler. Både komplekset IAA-X og IAA stimulerer til induksjon av rotanlegg, men i ulik grad og på ulike trinn i rotdanningsprosessen.

HAISSIG (1974b) er uenig i at rhizokalin er et kompleks og tror ikke at stoffene virker som separate enheter. Han velger å anta at rhizokalin er ett eller flere stoffer (konjugater) som dannes ved en syntese mellom auxin og fenol. Dette kan være en ester eller en annen organisk forbindelse (for eksempel en eter som i figur 8). Predisponeringen til å initiere røtter skulle ifølge denne teorien forutsette syntese av rhizokalin, og til denne syntesen kreves IAA, fenoler, oksyderende enzymer og et sett enzymaktivatorer. Ifølge HAISSIG (1974b) kan initiering av rotanlegg utebli selv om det er rikelig med auxin til stede. Teoretisk kan dette forekomme når:

- det er mangel på nødvendige enzymer til syntesen av auxin-fenol-konjugatet.
- det er mangel på enzymaktivatorer.
- det er enzym-inhibitorer til stede.
- det er mangel på fenoler til syntesen.
- alle nødvendige stoffer er til stede, men disse er fysisk adskilt i plantevevet.

Rhizokalin-teoriene må foreløpig bare oppfattes som arbeidshypoteser. Det gjenstår å isolere og identifisere konjugatet eller komplekset. Vanskelighetene ligger i at rhizokalinet kan være sterkt bundet til organeller eller cellemembraner, det finnes trolig i lave konsentrasjoner og det kan være ustabil i isolert tilstand.



Figur 8. Hypotetisk biosyntese av et eter-konjugat mellom indol-3-eddiksyre og et dihydroksy-fenol. Etter HAISSIG (1974b).

### 2.3.2.3 Inhibitorer

Det er funnet stoffer som hemmer rotdanningsprosessene hos en rekke planteslag (Tabell 3). Kultivarer med dårlig rotdannings-evne har ofte høyere nivå av inhibitorer enn lett-rotede kultivarer (FADL og HARTMANN 1967b, ASHIRU og CARLSON 1968, SARKISOVA 1971, BIRAN og HALEVY 1973b, REUVENI og ADATO 1974). PATON et al. (1970) fant en redusert evne til rotdanning hos Eucalyptus-stiklinger med økende morplante-alder. Dette hadde sammenheng med økende nivå av inhibitorer i stiklingene. BIRAN og HALEVY

(1973b) mener at inhibitorene blir dannet i røttene og transportert oppover i planten. Det er vist at rotinhibitorer kan overføres ved poding (jfr. ASHIRU og CARLSON 1968), men bare noen få av disse stoffene er isolert og identifisert (HARTMANN og KESTER 1975). Abkissinsyre (ABA) virker som inhibitor i mange andre plantefysiologiske prosesser, men inhibatoren som hemmet rotdanningen hos Dahlia-stiklinger, var ikke ABA (BIRAN og HALEVY 1973b).

Nivået av inhibitorer har store sesongmessige svingninger (HYUN 1967). Dette kan trolig forklare noe av variasjonen i rotdanningsevne hos stiklinger til ulike tider av året. SARKISOVA (1971) har vist at mengden av rotdanningsinhibitorer øker under induksjon av hvile og avtar gradvis under oppheving av hvilen. Kjølebehandling av vedstiklinger fører til senket inhibitor-nivå (FADL og HARTMANN 1967c, TAYLOR og ODOM 1970, GESTO et al. 1981). Inhibitor-nivået i stiklingene kan også senkes ved utvasking i vannbad (GUR et al. 1982), under tåkeformering (TUKEY 1978) eller ved sentrifugering (FADL og HARTMANN 1967a).

Selv om en har ekstrahert stoffer som kan hemme rotdanningen, finnes ennå intet bevis for at slike endogene inhibitorer kan kontrollere rotinitieringen. En vet heller ikke sikkert om det foreligger et samspill med stoffer som fremmer rotdanningen, men en rekke forskere har hevdet at rotdanningsevnen reguleres av en balanse mellom promotorer og inhibitorer (VIEITEZ og PENA 1968, SARKISOVA 1971, TOGNONI og LORENZI 1972, ROBERTS og FUCHIGAMI 1973, MALEIKE 1978).

#### 2.3.2.4 Karbohydrater

Det er generelt akseptert at karbohydrat-innholdet i stiklinger er viktig for rotdanningen (HARTMANN og KESTER 1975), men karbohydratenes rolle under rotdanningen er ennå ikke helt klarlagt. I plantene finnes tre kilder for karbohydrater (STRUVE 1981).

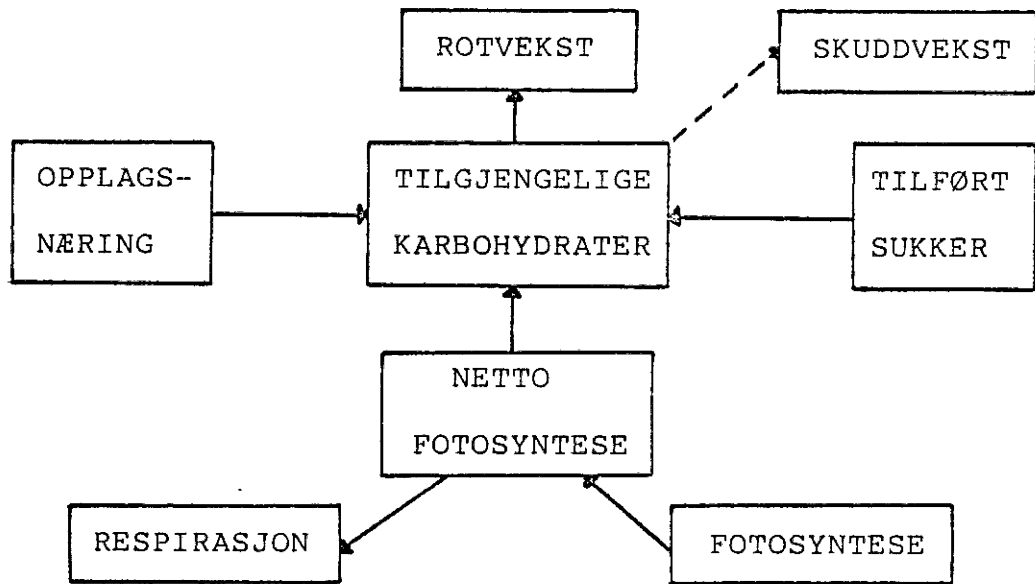
1. Frie sukkerer og løselige karbohydrater
2. Lagringskarbohydrater, stivelse og andre bundne karbohydrater
3. Polysakkarider i celleveggene.

Bare karbohydrater fra gruppe 1 og 2 kan utnyttes direkte under rotdanningen. Nedbryting av karbohydrater frigjør energi og enkle karbonskjeletter som er essensielle for rotinitiering og -utvikling.

Lageret av karbohydrater varierer med planteslag, stiklingstype og tidspunkt i vekstsesongen. Unge skudd inneholder små mengder karbohydrater, og stiklinger fra slike skudd er derfor avhengig av blader som kan sørge for fotosyntese. Mengden av lagrede karbohydrater øker utover i vekstsesongen (SMYTH 1934, 1938) og er størst i de nedre delene av skuddet (HARVEY 1923, TUKEY og GREEN 1934). Karbohydratene lagres som stivelse, først og fremst i margstråler, i de ytre delene av margen og i barken (TUKEY og GREEN 1934, DOUD og CARLSON 1977).

Figur 9 illustrerer forholdet mellom karbohydrat-kilder og forbruk under rotdanning. Stivelsen må spaltes før karbohydratene

kan nyttes til oppbygging av nye stoffer og til energiproduksjon. Spaltingen foregår via glykolyse og TCA-syklus eller via pento-se-fosfat-reaksjonskjeden (HAISSIG 1974c).



Figur 9. Tilførsel og forbruk av karbohydrater i en stikling under rotdanning. Etter LOACH og WHALLEY (1978).

Mange forskere har funnet god korrelasjon mellom karbohydratnivået i stiklingene og evnen til å danne røtter (STARRING 1923, WINKLER 1927, ZIMMERMAN og HITCHCOCK 1928, STOLTZ og HESS 1966a, STOLTZ 1968, TAYLOR og ODOM 1969, MOLNAR og LACROIX 1972a, REUVENI og ADATO 1974, DAVIS og POTTER 1981). Men et optimalt karbohydrat-innhold er ikke tilstrekkelig dersom andre faktorer er begrensende for rotdanningen (BRANDON 1939, CHILDERS og SNYDER 1957, ALI og WESTWOOD 1968, REUVENI og RAVIV 1981). Danske forskere har ikke kunnet påvise noen korrelasjon mellom ekstraherte karbohydrater og rotdanningsevnen (VEIERSKOV og ANDERSEN 1982, VEIERSKOV et al. 1982a, b). Korrelasjonen som ofte påvises mellom karbohydrat-nivå og rotdanning, behøver ikke skyldes karbohydrat-nivået i seg selv, men heller stiklingenes evne til metabolsk aktivitet.

Sterk innstråling, som gir god fotosyntese og høyt karbohydrat-innhold i stiklingene, har i en del tilfeller ført til redusert rotdanning (HANSEN et al. 1978, LOACH og GAY 1979), men her kan også andre faktorer ha påvirket resultatet (se f.eks. avsnitt 3.2.2). Det er vanskelig å undersøke sammenhengen mellom karbohydrat-nivå og rotdanningsevne fordi det som oftest er umulig å endre karbohydrat-nivået i plantene uten samtidig å endre andre faktorer som for eksempel C/N-forhold og hormonbalanse. I de fleste tilfeller vil innholdet av stivelse i stiklingene avta un-

der induksjon av rotprimordier (BREEN og MURAOKA 1973, 1974), men stivelsesnivået kan seinere øke igjen (HAISSIG 1974c). Innholdet av frie sukkerer som sukrose, glukose, fruktose og sorbitol øker vanligvis i basisdelen av stiklingen, både på grunn av stivelseshydrolysen og på grunn av økt transport mot basis (BREEN og MURAOKA 1973, HAISSIG 1984). Når hele stiklingen sees under ett, er imidlertid den totale mengden av disse frie sukrene nokså konstant under rotinitieringen (HAISSIG 1974c).

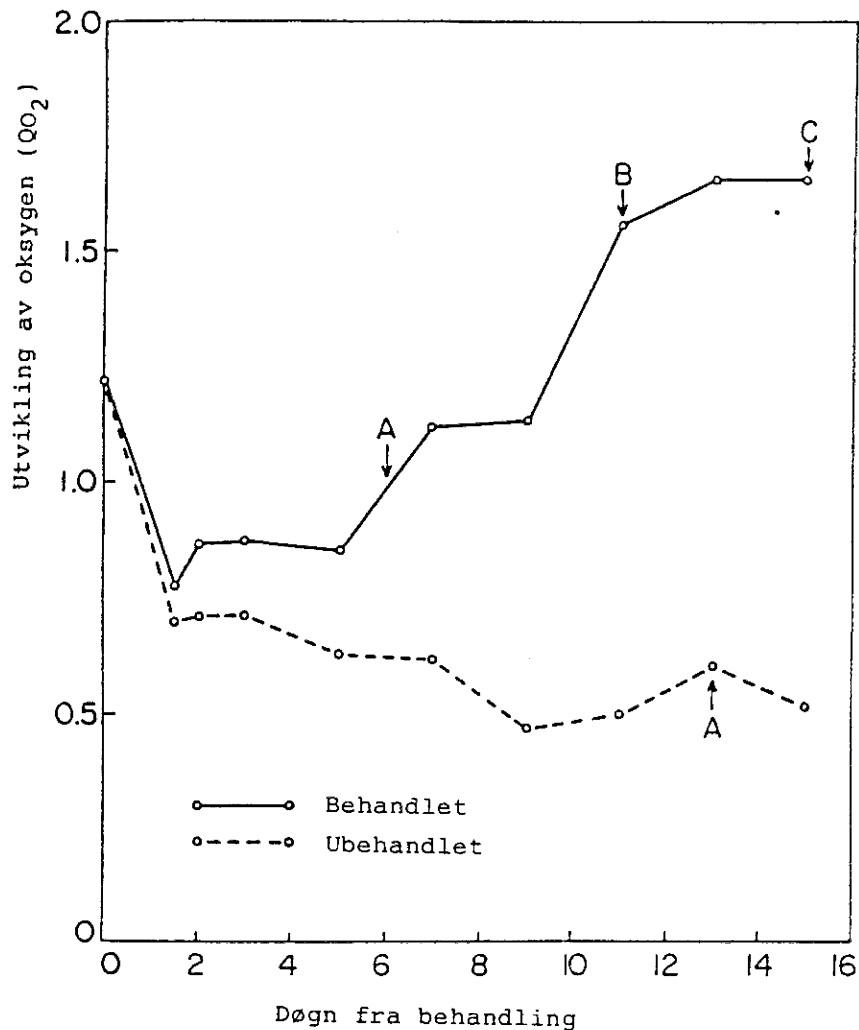
Dersom forbruket av karbohydrater under rotdanningen ikke kan erstattes ved fotosyntese, vil karbohydrat-innholdet i stiklingen avta. Dette er en av årsakene til at bladløse vedstiklinger er særlig utsatt for høye temperaturer som øker respirasjonen og tærer på karbohydratlageret (CHEFFINS 1975, HOWARD og CHEFFINS 1978, CHEFFINS og HOWARD 1982a,b). Stiklinger med blader (nåler) kan til en viss grad erstatte karbohydrat-forbruket med fotosyntese-produkter og kan derfor lettere tolerere høye temperaturer (HOWARD 1965a, GRANGE og LOACH 1984). Men slike stiklinger vil også nyte godt av den reduserte temperaturen som oppnås ved tåkeforming (HESS og SNYDER 1955).

Stiklinger kan tilføres karbohydrater via sukkerløsninger. Mange forskere har oppnådd bedre rotdanning etter tilføring av karbohydrater på denne måten, men helst når stiklingene har manglet stivelseslagere (BRANDON 1939) eller frie karbohydrater (DAVIS og POTTER 1981). Slike begrensninger oppstår når det brukes små vedstiklinger (GRACE 1939e, NANDA et al. 1971, JAIN og NANDA 1972, NANDA og JAIN 1972), stiklinger fra nylig spirte frøplanter (HEUSER og HESS 1972a, GREENWOOD og BERLYN 1973, VEIERSKOV et al. 1976) eller når rotdanningen foregår ved lav lysintensitet (HOWARD og SYKES 1966, ANDERSEN et al. 1975, VEIERSKOV et al. 1976, ELIASSON 1978, LOACH og WHALLEY 1978). Tilføring av karbohydrater har ingen eller negativ effekt når innholdet i stiklingen er høyt fra før (GRACE 1939f, LOVELL et al. 1972, WELANDER 1978).

Som tidligere nevnt, vil det foregå en nedbryting av stivelse i basis av stiklingene. Denne nedbrytingen er trolig en direkte eller indirekte effekt av opphopingen av auxin. Det er ofte vist til et slikt samspill mellom auxin og karbohydrater i reguleringen av rotinitiering (NANDA og ANAND 1970, NANDA et al. 1971, ALTMAN 1972, GREENWOOD og BERLYN 1973, BREEN og MURAOKA 1973, 1974, ANDERSEN et al. 1975, ALTMAN og WAREING 1975, FISCHER og HANSEN 1977, HANSEN et al. 1978, VIEITEZ et al. 1980, HAISSIG 1982a). Det kan være vanskelig å skille mellom årsak og virkning i dette tilfellet. Fører opphopingen av auxin til økt stivelses-metabolisme? Eller kan høyere karbohydrat-nivå påvirke effekten av auxin?

Det er kjent at tilføring av auxiner kan øke transporten av karbohydrater mot basis av stiklingen (Avsnitt 2.3.1.1). Det er også kjent at respirasjonen øker under rotdanning (OISHI et al. 1978), og respirasjonshastigheten øker etter tilføring av auxin (Figur 10) (STRYDOM og HARTMANN 1960a). NANDA og ANAND (1970) mener at auxin kan regulere karbohydratstatus ved å virke inn på aktiviteten til et stivessspaltende enzym. MOLNAR OG LACROIX (1972a) fant at slike enzymer faktisk blir produsert i stiklinger, men ikke i selve rotprimordiene. CHIBBAR et al. (1979) fant at enzymet IAA-oksydase var nødvendig for rotdanningen hos bønne og at sukroseinnholdet i stiklingene kan modifisere virkningen av

dette enzymet. På bakgrunn av disse observasjonene kan det synes som auxin påvirker karbohydrat-metabolismen i større grad enn karbohydratene påvirker effekten av auxin.



Figur 10. Sammenlikning av oksygen-utvikling fra de nedre 5 centimeter av henholdsvis IBA-behandlede og ubehandlede urteaktige stiklinger av plummeklonen Marianna 2624. Respirasjonsaktiviteten øker etter tilføring av auxin. A. Første tegn til kallusdanning. B. Første tegn til røtter. C. Femten prosent av stiklingene med røtter. Etter STRYDOM og HARTMANN (1960a).

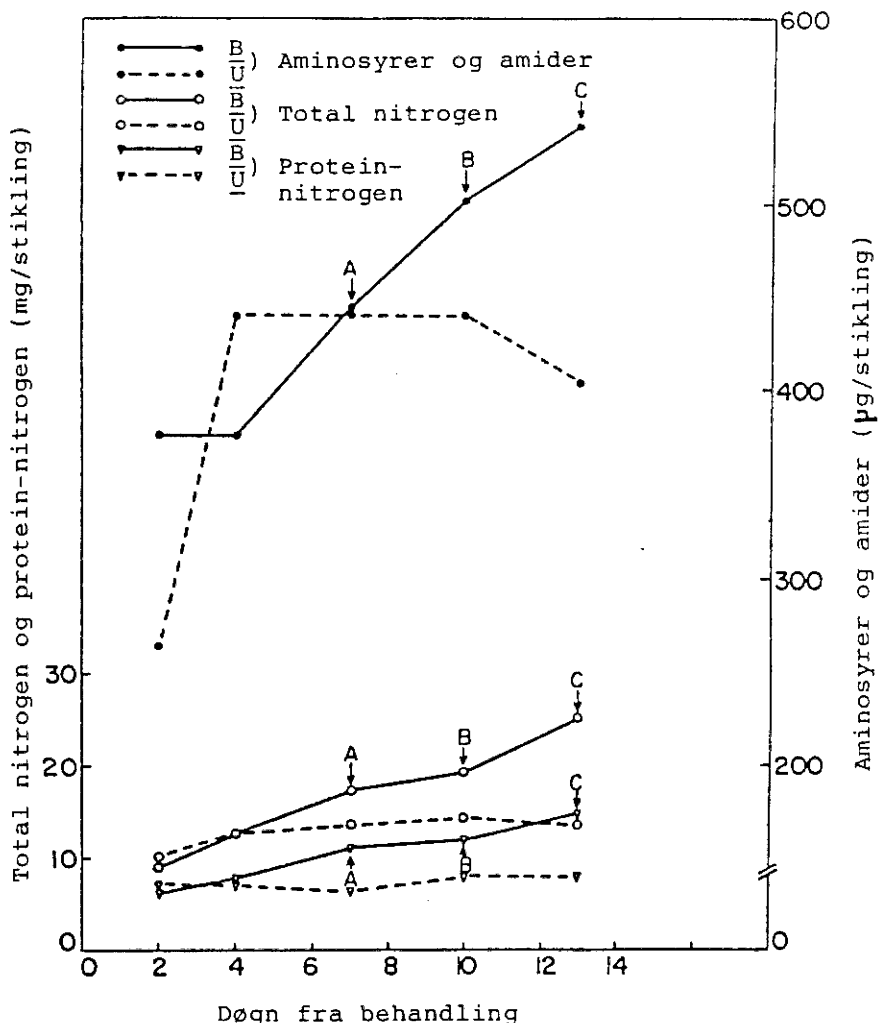
Et balansert forhold mellom karbohydrater og auxin er nødvendig for å oppnå rotdanning (NANDA et al. 1974b, BHATTACHARYA et al. 1976). Forholdet mellom auxin og sukrose påvirker også utviklingen av ledningsvevet i stiklingen. Et høyt innhold av sukrose i forhold til auxin favoriserer utviklingen av floem i Populus-stiklinger. Et lavt sukrose/auxin-forhold fremmer derimot produksjonen av xylem, som er viktig for å få dannet ledningsvev i rotprimordiene (NANDA et al. 1974b).

Spaltingen av stivelse går gjennom flere trinn og ender opp med glukose-6-fosfat. Det er mulig at flere av leddene i denne reaksjonskjeden er viktige kontrollmekanismer for utviklingen av rotprimordiene (HAISSIG 1974b). Spaltingen av glukose-6-fosfat kan foregå på to ulike måter, enten via glykolyse og TCA-syklus eller via pentose-fosfat-reaksjonskjeden. Nedbryting via TCA-syklus dominerer i soner med aktiv vekst, mens spalting via pentose-fosfat-kjeden er mest vanlig i soner hvor det foregår differensiering. Det er mye som tyder på at auxin er en viktig faktor i reguleringen av forholdet mellom disse spaltingsprosessene. Begge reaksjonskjedene nyttes uten tilførsel av auxin, men auxin-tilførsel påskynder de naturlige prosessene og favoriserer spalting via TCA-syklus (HAISSIG 1974c, 1982b). Begge prosesser fører til utvikling av karbondioksyd og produksjon av ATP (energi), men energimessig er TCA-syklus den mest fordelaktige. Det vil si at for hvert glukose-molekyl som spaltes, blir det produsert mest energi via TCA-syklus. Energi er nødvendig i de fleste biokjemiske reaksjoner, fra avlesing av DNA til produksjon av cellulose i celleveggene.

#### 2.3.2.5 Nitrogenholdige forbindelser; proteiner og nukleinsyrer

I plantene finnes en rekke kjemiske forbindelser som inneholder nitrogen: uorganiske stoffer (nitrat og ammonium), aminosyrer, polyaminer, oligopeptider, proteiner og nukleinsyrer (HAISSIG ). Frie nitrogenholdige stoffer som aminosyrer og polyaminer, transporteres til basis av stiklingen under induksjon og utvikling av rotprimordier (STOLTZ og HESS 1966a, MOLNAR og LACROIX 1972b). Tilført auxin øker både transporthastigheten og mengden av transportert materiale (Figur 11). (STRYDOM og HARTMANN 1960a, KANTHARAJ et al. 1979, FRIEDMAN et al. 1982, JARVIS et al. 1983b). HAISSIG (1982a) fant derimot at aminosyre-nivået i basis av Pinus-stiklinger ikke endret seg under rotdanningen. KAMINEK (1968) hevder at uansett nivå av frie aminosyrer, så er det liten korrelasjon mellom mengden av disse stoffene og evnen til rotinitiering. Forholdet mellom mengden av de ulike aminosyrene kan for øvrig påvirkes av lysnivået under rotdanningen (WELANDER 1978).





Figur 11. Endringer i innhold av nitrogen, protein-nitrogen, aminosyrer og amider i de nedre 5 centimeter av henholdsvis IBA-behandlede (B) og ubehandlede (U) urteaktige stiklinger av plommeklonen Marianna 2624. Innholdet av alle de nitrogenholdige stoffene øker etter IBA-behandling, men økningen er mest markert for aminosyrer og aminer. A. Første tegn til kallusdannning. B. Første tegn til røtter. C. Femti prosent av stiklingene med røtter. Etter STRYDOM og HARTMANN (1960a).

Forholdet mellom karbohydrater og nitrogen er viktig under rot-initieringen (Avsnitt 3.1.1). Det synes som stiklingenes evne til å danne røtter i stor grad er bestemt av evnen til å opprettholde nitrogen-metabolisme uten at det oppstår konkurranse med karbohydrat-metabolismen (HAISSIG 1974c). Det er mulig at nitrogen-nivået i stiklingen kan påvirke den auxin-induserte overgangen fra metabolisme via pentose-fosfat-reaksjonskjeden til glykolyse og TCA-syklus (Avsnitt 2.3.2.4). Nitrogen-innholdet i stiklingen synes også å påvirke størrelsesforholdet mellom de organer som utvikles (HAISSIG ).

Rotdanningen er avhengig av en rekke enzymer, og til syntesen av disse kreves tilgjengelige aminosyrer. Mange av aminosyrene er trolig ikke til stede i store nok mengder når stiklingene skjæres. Stiklingene må derfor selv syntetisere disse. Glukose og frie uorganiske nitrogenforbindelser er nødvendige utgangsmaterialer for aminosyre-syntesen. Disse stoffene inngår ikke i syn-

tesen i sin opprinnelige form, men omdannes til enkle organiske molekyler som lettere kan innarbeides i organiske forbindelser. Karbonskjelettet kan for eksempel hentes fra et mellomprodukt i TCA-syklus, alfa-ketoglutarat (KAMINEK 1968). Aminosyrer og polyaminer som transporteres til basis av stiklingene, inngår i syntesen av DNA, RNA og proteiner. Disse stoffene er essensielle for utviklingen av rotprimordier. BHATTACHARYA og NANDA (1978) stimulerte rotdanningen hos bønnehypokotylar ved å tilføre purin- og pyrimidin-baser. Disse basene inngår direkte i syntesen av nukleinsyrene.

Det finnes en rekke stoffer som virker inn på ulike trinn i syntesen av nukleinsyrer og proteiner. Tilføring av slike inhibitorer kan hindre rotdanning (KAMINEK 1967, FELLEBERG 1969a, JAIN og NANDA 1972, NANDA og BHATTACHARYA 1973, NANDA et al 1973b, 1974a, ANZAI 1975, BHATTACHARYA et al. 1975, BRUNNER 1978, BLAZICH og HEUSER 1981). Dessuten kan stoffer som hindrer den oksydative fosforyleringen (overføringen av energi til ATP) hemme rotdanningen (KRUL 1968). Nyere undersøkelser har imidlertid vist at noen av disse inhibitorene faktisk kan fremme rotdanningen (BHATTACHARYA et al. 1976, 1978, NANDA et al. 1978, JARVIS et al. 1983a). Dette kan skyldes at en del prosesser frikoples, slik at ressursene gjøres tilgjengelig for økt respirasjon og økt ATP-produksjon (NANDA et al. 1978).

Auxiner kan påvirke gen-avlesingen ved å gjøre visse deler av DNA tilgjengelig for avlesing (Avsnitt 2.3.1.1). I normale dyre- og planteceller hentes informasjonen fra DNA-molekylene (avlesing) og bringes fra cellekjernen ut i cytoplasmaet ved hjelp av budbærere (mRNA). rRNA er knyttet til ribosomene, og nye enzymer blir produsert ved hjelp av tRNA-molekyler som henter spesifikke aminosyrer i cytoplasma og kobler disse sammen langs ribosomenes rRNA. ANZAI (1975) fant at rotdanningen hos bønne-stiklinger kunne deles inn i to trinn. Det første trinnet er sensitivt for inhibitorer av RNA- og protein-syntesen, mens det andre trinnet er sensitivt for inhibitorer av DNA-syntesen. Dette tyder på at de initierende cellene først må syntetisere RNA og proteiner, og deretter DNA, for at rotdanningen skal foregå normalt. KANTHARAJ et al. (1979) fant at auxin-tilførsel økte syntesen av proteiner allerede etter 30 minutter, mens det ikke var noen endring i RNA-syntesen i løpet av denne perioden. Det må bety at stiklingene inneholder RNA for syntesen av de første proteinene (enzymene) allerede før de fjernes fra morplanten. NANDA og BHATTACHARYA (1973) isolerte to slag lavmolekylære nukleinsyrer (trolig tRNA) fra Populus-stiklinger. Nukleinsyrene ble produsert som en følge av IAA-tilføring. Det kan altså synes som en del viktig mRNA finnes i stiklingen allerede før skjæring, men at auxin-behandling kan framskynde produksjonen av tRNA som bidrar til syntesen av nye proteiner (enzymene).

Aktiviteten til en rekke enzymer øker i basis av stiklingene under rotdanning (MOLNAR og LACROIX 1972a, HAISSIG 1974c). Blant disse enzymene finnes stivelses-spaltende enzymer som amylaser, men også dehydrogenaser (avspalting av protoner), katalaser og peroksydaser (spalting av hydrogenperoksyd til vann og oksygen) og IAA-oksydase (oksydasjon av auxin). BHATTACHARYA et al. (1976, 1978) fant at produksjonen av både amylaser og katalaser økte under rotinitieringen, men ulike former av enzymene (isoen-

zymer) ble syntetisert under de ulike fasene av rotdanningen. En rekke forsøk har vist at nivåene av IAA-oksydase (CHIBBAR et al. 1979, BANSAL og NANDA 1981) og peroksydaser (QUOIRIN et al. 1974, BHATTACHARYA et al. 1978, BRUNNER 1978, DRUART et al. 1983) øker sterkt under rotinitieringen. En del peroksydaser som normalt ikke finnes i plantevev, blir også syntetisert under rotdanningen (CHANDRA et al. 1971, NANDA et al. 1973a,b, BHATTACHARYA et al. 1975). Disse peroksydasene settes i forbindelse med utviklingen av spesielle parenkymceller som er involvert i rotinitieringen (CHANDRA et al. 1973). Det er sannsynlig at syntesen av IAA-oksydase og ulike peroksydaser må sees i sammenheng. Samspillet mellom auxin og ulike oksyderende enzymer kan muligens knyttes til rhizokalin-teorien (Avsnitt 2.3.2.2). En mangler imidlertid ennå grunnleggende kunnskaper om de biokjemiske prosessene som styrer initieringen av adventive røtter. Det kan derfor foreløpig ikke gis noen tilfredsstillende samlet forklaring på disse endringene i enzymproduksjonen.

### 2.3.2.6 Mineraler

Plantene krever tilgang på en rekke mineral-næringsstoffer for å vokse normalt, men for mange av stoffenes vedkommende kreves ytterst små mengder. Når stiklingen skjæres fra morplanten, blir muligheten for å ta opp mineraler gjennom rotsystemet blokkert. Stiklingen må klare seg med de næringsstoffene den bringer med seg fra morplanten.

Stiklingens mineral-næringsstoffer kan gå tapt ved utvasking (GOOD og TUKEY 1964,1965,1966), men de kan også bli redistribuert i stiklingen. Mineralene transporteres til deler av stiklingen som er i aktiv vekst (GOOD og TUKEY 1967). De ulike næringsstoffene er ikke like mobile, blant annet har bor og kalsium liten mobilitet i plantene (GOOD og TUKEY 1967, ELIASSON 1978). Evnen til redistribuering kan også variere med planteslag og tidspunkt i rotdanningsprosessen. Hos stiklinger av *Ilex* ble det ikke funnet noen redistribuering av mineraler under rotinitieringen (BLAZICH og WRIGHT 1979), men etter rotdanningen ble en del mineraler transportert fra bladene til brytende skudd (BLAZICH et al. 1983).

I mange tilfeller kan en ikke påvise noen sammenheng mellom innholdet av næringsstoffer og rotdanningsevnen. Først når planten viser mangelsymptomer, går det ut over rotdanningen (COORTS 1969). REUVENI og RAVIV (1981) analyserte innholdet av næringsstoffene nitrogen, fosfor, kalium, kalsium, magnesium, natrium, klor, bor, jern, sink og mangan i avocado-stiklinger. Det eneste stoffet som viste noen sammenheng med rotdanningen, var mangan, og korrelasjonen mellom rotdanning og Mn-innhold var negativ. Denne effekten kan muligens forklares ut fra manganets rolle som koenzym til det auxin-nedbrytende enzymet IAA-oksydase (WAYGOOD et al. 1956, THOMASZEWSKI og THIMANN 1966). Et høyt Mn-innhold kan redusere auxin-nivået i stiklingen. Denne teorien samsvarer imidlertid ikke så godt med den nye oppfatningen av funksjonene til IAA-oksydase (Avsnitt 2.3.2.5).

En rekke andre metall-ioner fungerer også som koenzym i biokjemiske reaksjoner. Blant annet er magnesium en kofaktor under syntesen av fettstoffer, og sink er et koenzym til syntesen av tryptofan, utgangspunktet for i IAA-syntesen. Metall-ioner kan altså påvirke rotdanningsevnen indirekte. Dersom ionene finnes i underoptimale mengder i stiklingene, kan mineral-tilførsel øke rotdanningen. Dette kan være en forklaring på de positive effektene som er oppnådd etter tilføring av mangan- og sink-sulfat (BOJARCZUK 1975, SCHMIDT og TUSNADI 1979).

Bor er det mikronæringsstoffet som har vært mest omtalt for sin positive virkning på rotdanningen (HEMBERG 1951, MURRAY et al. 1957, GORTER 1958, SEN et al. 1959, WEISER 1959, WEISER og BLANEY 1960, 1967, MIDDLETON et al. 1978, 1980). Undersøkelsene tyder på at bor ikke påvirker selve rotinitieringen, men at stoffet fremmer utviklingen av rotprimordiene og røttenes videre vekst (MURRAY et al. 1957, WEISER og BLANEY 1967, ALBERT 1975, MIDDLETON et al. 1978, 1980, JARVIS og BOOTH 1981). Årsaken til denne effekten er noe omdiskutert. GAUCH og DUGGER (1953) hevder at borat danner et ionisert kompleks med suktermolekyler, og at denne kompleksdannelsen fremmer karbohydrat-transporten gjennom cellemembranene. Resultatene til MIDDLETON et al. (1980) viser også at bor påvirker transporten av karbohydrater. Tilført borsyre fremmet transporten av sukrose og andre sukkerarter. WEISER og BLANEY (1967) fant at hydrogenperoksyd ( $H_2O_2$ ) og god oksygentilgang ga samme effekt på rotdanningen som bor, og de konkluderer med at bor virker inn på oksyderende reaksjoner i stiklingene. Bor inngår også som en kofaktor i syntesen av lignin. Dessuten regulerer bor og auxin differensieringen av xylem (LEWIS 1980). Bor ser altså ut til å ha en rekke oppgaver i plantenes vekst og utvikling. Både transport og metabolisme av karbohydrater, fenoler, lignin, auxin og nukleinsyrer kan påvirkes av bor-nivået, og stoffet synes nødvendig for normal utvikling både hos stiklinger og intakte planter (HAISSIG ).

#### 2.3.2.7 Vitaminer og ekstrakter fra plantemateriale.

Vitaminer finnes i plantene i små konsentrasjoner, og de virker ofte som katalysatorer i biokjemiske reaksjoner. Flere av vitaminene har hatt fremmede effekt på rotdanningen, særlig når de har vært tilført sammen med auxiner. Tilføring av tiamin (vitamin  $B_1$ ) bedret rotdanningen hos erte-stiklinger og stiklinger av Citrus og Camellia (WENT et al. 1938). Vitaminet økte ikke selve rotinitieringen, men fremmet utviklingen av rotprimordiene. PEARSE (1939), MARGOLITE og GERDVILITE (1973) og GRZYB (1979) fant at vitamin  $B_1$  økte vekstkraften og utviklingen hos stiklingene.

Tilføring av askorbinsyre (Vitamin C) har økt rotdanningen hos stiklinger av eple (DANILOV 1965, REVYAKINA og POLIKARPOVA 1971) og syrin (BOJARCZUK 1975). BASU (1971) refererer til enkeltforsøk hvor pyridoxin (Vitamin  $B_6$ ), nikotinamid og vitamin K har fremmet rotdanning. JARVIS og BOOTH (1981) fant at vitamin  $D_2$  stimulerer rotdanningen hos bønne-stiklinger forutsatt at det er bor til stede.

Vitaminene er viktige i mange biokjemiske prosesser. Dersom plantene mangler vitaminer, kan reaksjonshastigheter bli redusert, og det er trolig i slike tilfeller en oppnår positivt utslag for tilføring av slike stoffer. Men det finnes indisier på at askorbinsyre (vitamin C) kan være en svært viktig vekstregulator i plantene (FELLENBERG 1969b).

Heliangin er et stoff som er isolert fra blader av *Helianthus tuberosus*. Etter tilføring av heliangin ble den adventive rotdanningen hos bønne-hypokotylar tredoblet (SHIBAOKA et al. 1967). Effekten kunne motvirkes av aminosyren cystein.

Portulal er funnet hos *Portulaca grandiflora*. Tilføring av dette stoffet kan øke rotdanningen hos flere urteaktige planter (MITSUHASHI et al. 1969). Portulal synes å virke på samme stadium i rotdanningen som gibberellinene, altså under initieringen av de første anlegg til røtter.

Vannløselige stoffer fra treaktige stiklinger har fremmet rotdanningen hos bønnestiklinger (KAWASE 1970, 1971a), men stoffene er ikke rensert og identifisert. De kan muligens regnes til gruppen kofaktorer.

Filtrater fra bakterien *Agrobacterium rhizogenes* (HOPKINS og DURBIN 1971) og mykorrhiza-sopper (LINDERMAN og CALL 1977) har fremmet rotdanningen når filtratet er tilført stiklinger eller medium. De utskilte stoffene er ikke identifisert.

### 2.3.3 Bladenes og knoppenes betydning for rotdanningen

#### 2.3.3.1 Fotosyntese

Det har vært kjent lenge at bladene er viktige for rotdanningen hos skuddstiklinger (SACHS 1882). ZIMMERMAN (1925) understreker at stiklingens bladareal bør være så stort som mulig uten at stiklingen visner. REUVENI og RAVIV (1981) fant positiv korrelasjon mellom rotdanningsprosenten og antall blader på stiklingene. GORTER (1957) observerte dessuten en direkte sammenheng mellom stiklingenes bladareal og produsert rotmasse. Bladenes hovedoppgave er fotosyntese og produksjon av karbohydrater (Avsnitt 2.3.2.4). Dessuten er bladene en viktig kilde for nitrogenforbindelser i stiklingene (VAN OVERBEEK et al. 1946, SEN og BASU 1960). Fotosyntese-aktiviteten i stiklinger er sterkt redusert sammenliknet med intakte planter (CAMERON og ROOK 1974, OKORO og GRACE 1976, ELIASSON og BRUNES 1980, DAVIS og POTTER 1981). Dette skyldes at spalteåpningene lukker seg på grunn av redusert saftspenning. Rotdanningen kan bedres dersom en klarer å holde stiklingen saftspent. Fotosyntesen kan dermed fortsette og karbohydrat-behovet tilfredsstilles (HOWARD og SYKES 1966, ELIASSON 1978, DAVIS og POTTER 1981). I en del tilfeller har imidlertid fotosyntese-produktene bare hopet seg opp i den øvre delen av stiklingen og ikke direkte påvirket rotdanningen (VAN OVERBEEK et al. 1946, BREEN og MURAOKA 1974). Betydningen av fotosyntese under rotdanning ser derfor ut til å variere med art, stiklingstype og stiklingsstørrelse.

En kan finne støtte for hypotesen om at redusert fotosynteseaktivitet kan hemme rotdanningen i forsøk hvor:

1. Redusert bladareal har redusert rotdanningen (HOWARD 1965a, VEIERSKOV et al. 1976).
2. Tilført CO<sub>2</sub> har økt rotdanningen (MOLNAR og CUMMING 1968).
3. Tilførte karbohydrater har økt rotdanningen når fotosyntesen har vært underoptimal (HOWARD og SYKES 1966, ANDERSEN et al. 1975, ELIASSON 1978, LOACH og WHALLEY 1978).
4. Økt lysintensitet har økt rotdanningen (HOWARD 1965a, ELIASSON 1978).
5. Fotosyntesen er redusert til kompensasjonspunktet, dette har redusert karbohydrat-nivå og rotdanning (DAVIS og POTTER 1981).

Modne, halvt treaktige skuddstiklinger kan inneholde store mengder lagrede karbohydrater. I noen tilfeller kan stiklingene bruke av disse lagrene og behøver dermed ikke være så avhengig av fotosyntesen. Slike stiklinger kan danne røtter selv ved et svært lavt lysnivå (WAXMAN 1967).

Det er ikke lett å klarlegge i hvilken grad fotosyntesen påvirker stiklingenes rotdanningsevne. En kan vanskelig endre fotosyntese-nivået uten samtidig å endre andre faktorer. For eksempel vil et senket lysnivå føre til redusert fotosyntese, men også endringer i vannpotensial (LOACH og GAY 1979) og auxin-innhold i stiklingene (HEIDE 1968).

#### 2.3.3.2 Andre effekter

Det er tidligere nevnt at skuddspisser og blader er kilder for auxin og kofaktorer i stiklingene. Rhizokalin-hypotesen (BOULIENNE og BOULIENNE-WALRAND 1955) er basert på at både auxin og auxin-synergister produseres i bladene og transporteres mot basis av stiklingen. Det framheves ofte i litteraturen at bladene øker effekten av tilført auxin (BACHELARD og STOWE 1963, ALTMAN 1972, BREEN og MURAOKA 1974). Når frøbladene hos stiklinger av spirende tomatplanter fjernes, vil rotdanningen utebli, mens tilføring av auxin opphever denne effekten (AUNG 1972). Dersom TIBA, en vekstregulator som blokkerer transporten av auxin, tilføres stiklingen mellom frøbladene og basis av stiklingen, vil rotdanningen bli blokkert. Intakte blader er også en nødvendig betingelse for å oppnå økt rotdanning hos bønnestiklinger etter tilføring av IBA (MIDDLETON et al. 1980).

Knoppenes innflytelse på rotdanningen er kontroversiell fordi en del resultater viser at fjerning av knoppene enten ikke har noen betydning eller faktisk har positiv effekt på rotdanningen (SWINGLE 1929, ROBERTS 1969, BHELLA og ROBERTS 1975, FISCHER og HANSEN 1977, HUSS-DANELL et al. 1980, HINESLEY og BLAZICH 1981). ERIKSEN (1973) og ERIKSEN og MOHAMMED (1974) fant imidlertid at auxin er absolutt nødvendig for rotdanning hos ertestiklinger og at tilført auxin bare kan erstatte knoppene dersom hormonet blir tilført umiddelbart etter at disse er fjernet. Når knopper og nåler fjernes fra Pinus-stiklinger, fører det til redusert rotdanning, trolig fordi produksjon og transport av auxin og kofaktorer blir hindret (HAISSIG 1982c). FÄDL og HARTMANN (1967c) fant god korrelasjon mellom rotdanningen og antall knopper på vedstiklinger av Pyrus.

VAN DER LEK (1934) oppsummerer sine forsøk med vedstiklinger av *Populus* slik: Hvilende knopper vil hemme rotdanningen. Men så snart hvilen er brutt, vil de voksende knoppene ha positiv effekt på rotdanningen. Forsøk med pære og eple viser også at den fysiologiske tilstanden til stiklingen er viktig (HOWARD 1965b, FADL og HARTMANN 1967c, YOUNG og WESTWOOD 1975). WAREING og SMITH (1963) hevder at vedstiklinger som har gått inn i hvilen, men som har bladene i behold, roter seg fordi basis av stiklingene fremdeles får tilført auxin.

ROBERTS (1969) trekker følgende konklusjoner fra sitt arbeid med *Pseudotsuga*-stiklinger. Knoppene kan påvirke rotdanningen på tre ulike måter. De kan:

1. produsere inhibitorer for rotdanningen
2. produsere promotorer for rotdanningen
3. konkurrere med rotinitialene som lagrede næringsstoffer.

Knoppenes effekt på rotdanningen vil følgelig avhenge av forholdet mellom inhibitorer og promotorer. Når hvilen oppheves, vil promotorene være i overskudd, knoppene sveller og rotdanningsevnen øker. Men voksende knopper og skudd kan også være en "sink" som trekker til seg karbohydrater i større grad enn rotprimordiene, og de kan dermed hemme rotdanningen.

Blomsterknopper kan også være en slik konkurrerende "sink" for karbohydrater og følgelig hemme rotdanningen (RIEHL 1956). I en del tilfeller har en fjernet skuddspisser som var indusert til blomstring. Denne behandlingen har ført til økt rotdanning (JOHNSON og ROBERTS 1968, BIRAN og HALEVY 1973a).

#### 2.3.4 En samlet modell for adventiv rotdanning

Det er satt fram en rekke modeller for den adventive rotdanningen (BASU 1971, ALTMAN 1972, HAISSIG 1974b, 1982c, NANDA et al. 1974b, LOACH og WHALLEY 1978). Men det er umulig å "bevise" modellene. En kan imidlertid hevde at en modell virker mer sannsynlig enn andre. Den modellen som beskrives her, bygger i vesentlig grad på Haissig's teorier og ellers hva som er omtalt i de foregående avsnitt. Modellen må ikke oppfattes som annet enn en "sannsynlig hypotese". Det tas utgangspunkt i en urteaktig eller halvt treaktig skuddstikling som skjæres i løpet av vekstsesongen.

For at en stikling skal kunne danne røtter, må den ha celler som har evne til å dedifferensiere. Evnen til dedifferensiering synes å avta med skuddets ontogenetiske alder, men en rekke fysiologiske faktorer kan modifisere denne egenskapen. Forholdet mellom de fysiologiske faktorene, som hormoner, kofaktorer og næringsstoffer, kan være avgjørende for stiklingens rotdanningsevne. Dessuten vil balansen mellom de fysiologiske faktorene være forskjellig under de ulike fasene av rotdanningen. Effekten av de enkelte plantehormonene går fram av tabell 4. Det bør imidlertid understrekes at samspillene trolig er viktigere enn enkelteffektene.

Tabell 4. Effekter av plantehormonene på adventiv rotdanning.

	Rotinitiering	Rotprimordie-utvikling
Auxin	+ *	+
Cytokininer	-	Ingen
Gibberelliner	+ **	-
Ab-skissinsyre	Variabel	Variabel
Etylen	-	+

+ positiv effekt  
- negativ effekt

\* sammen med fenol(er)?  
\*\* bare i lave konsentrasjoner

Enhver stikling er såret på en eller annen måte og reagerer på såringen med fysiologiske endringer. Stiklingen forsvarer seg mot uttørking ved å lukke spalteåpningene. Dermed blir transpirasjonen, men også fotosyntesen redusert. Videre starter produksjonen av fenoler og suberin som forsvar både mot vanntap og mot angrep fra mikroorganismer. Respirasjonen øker etter såring, og aktiviteten til mRNA-molekylene blir større fordi den økte respirasjonen krever økt syntese av en rekke ulike stoffer. Den basipetale transporten av karbohydrater, organiske nitrogenforbindelser, auxin og kofaktorer fortsetter etter at stiklingen er skåret, noe som fører til opphoping i basis av stiklingen.

TRIPEPI et al. (1983) hevder at de første celledelingene i de parenkymcellene som gir opphav til rotinitialer, er en ren såringsreaksjon. Imidlertid finnes både fenoler og auxin i høyere konsentrasjon enn normalt i stiklingenes basis, og grunnlaget for en kompleksdanning eller reaksjon mellom disse stoffene er dermed til stede. "Rhizokalin" kan følgelig bli syntetisert ved hjelp av oksyderende enzymer og en rekke enzymaktivatorer. Det er mulig at rhizokalin er nødvendig for de første reaksjonene i rotinitieringen, og etter disse reaksjonene er stiklingen predisponert for rotdanning (HAISSIG 1974b). Den videre utviklingen er avhengig av endringer i gen-avlesingen fordi rotdanningen krever syntese av andre enzymer og bygningsmaterialer enn skuddvekst. Det er mulig at auxin gjør nye gener lettere tilgjengelig for avlesing ved å redusere bindinger innen DNA-molekylene. Nye mRNA og rRNA-molekyler produseres ved avlesing av DNA. Nukleinsyrene koder for produksjon av enzymer som videre syntetiserer nye bygningsmaterialer og andre essensielle stoffer for rotdanningen. DNA-molekylene i de dedifferensierte parenkymcellene må bli duplisert før celledelingene kan begynne. Det er mulig at den enkelte cellens stadium i mitosen er avgjørende for evnen til å initiere røtter. TRIPEPI et al. (1983) hevder at de parenkymcellene som initierte røtter hos bønnestiklinger, var i G<sub>1</sub>-fasen når stiklingene ble skåret. G<sub>1</sub> (GAP 1) er den fasen som går forut for syntese-fasen (S), altså rett før dupliseringen av DNA-molekylene.

Den videre utviklingen følger et vanlig forløp med syntese, celledeling og cellestrekking og ender opp med en gruppe celler som betegnes et rotprimordium. Planteslag som danner latente røtter, har evne til å danne rotprimordier på den intakte plan-



ten og krever altså ingen såring for å indusere rotanlegg. Men utviklingen av de adventive røttene stanser opp etter at primordiene er dannet og de vil ikke utvikle seg videre før de ytre forholdene blir endret. Lavere lysnivå og kjemisk eller fysisk behandling kan oppheve blokkeringen hos latente rotprimordier.

Utviklingen fra rotprimordier til ferdig utviklede røtter består i hydrolyse og sammenpressing av de utenforliggende cellene helt til røttene bryter gjennom skuddets epidermis. Ledningsbanene knyttes til det eksisterende ledningsnett i stiklingen.

Som tidligere nevnt, er denne modellen for rotdanning en av flere sannsynlige modeller. Et av problemene med slike modeller er at det er vanskelig å få med samspill mellom alle de ulike faktorene. Samspillene kan være kompliserte, men ikke desto mindre er de trolig avgjørende for rotdanningsprosessene.

Teknikker for isolering og identifikasjon av de enkelte plante-hormoner og kofaktorer er for dårlig utviklet til å gi et entydig bilde av stoffenes funksjoner. En har imidlertid nylig tatt i bruk nye metoder, og en av de mest lovende er beskrevet av WEILER et al. (1981) og benyttet av WEIGEL et al. (1984) til analyse av stiklinger. Metoden kalles immuno-assay og går ut på å bruke antigen-antistoff-reaksjoner for å påvise naturlige stoffer i plantene. Foreløpig har en benyttet metoden for å identifisere IAA og for å kvantifisere innholdet av auxin i ulike deler av stiklingen. En stor fordel med teknikken er at den er rask og svært nøyaktig. Metoden kan trolig også benyttes for andre hormoner og muligens for kofaktorer og den vil dermed bli et nyttig hjelpemiddel i den videre forskningen for å klarlegge fenomenet adventiv rotdanning.

### 3. MORPLANTEBEHANDLING

Ved formering med stiklinger må en ha morplanter som det kan høstes stiklingsmateriale fra. Disse plantene kan være vanlige produksjonsplanter som likevel må beskjæres, eller det kan være planter som er valgt ut og kultivert spesielt for bruk som morplanter. Morplantene bør velges med omhu. Valget kan være avgjørende for resultatet av stiklingformeringen. Kloner innen samme art kan ofte ha svært ulik regenerasjonsevne. Dermed blir noen kloner betraktet som "lette" å formere, mens andre betraktes som "vanskelige". Nytt plantemateriale som velges ut for oppformering, bør ha god regenerasjonsevne. I foredling-sarbeidet bør en derfor legge stor vekt på stiklingenes rotdanningsevne. Dette bør være et utvalgs-kriterium på lik linje med hardførhet og pryddverdi.

Rotdanningsevnen varierer også fra år til år. PATTON og RIKER (1958) tok stiklinger fra de samme morplantene av *Pinus strobus* åtte år på rad. Rotdanningsprosenten hos den samme klonen varierte fra 30 til 90 i løpet av disse årene. HANSEN (1976) og VEIERSKOV et al. (1982a) brukte stiklinger fra nyspirte ertep-lanter av sorten Alaska og fant at både rotdanningsprosenten og antall røtter pr. stikling varierte fra år til år. Dette viser at klimaforhold og kulturmetoder under frøproduksjonen kan påvirke regenerasjonsevnen til stiklinger fra frøplantene. Innen hver enkelt morplante vil dessuten evnen til adventiv rotdanning variere både med vekstsesongen og med stiklingsmaterialet som nyttes. I de følgende avsnittene vil vi se nærmere

på faktorer som påvirker morplantenes vekst og utvikling og som dermed kan ha betydning for stiklingenes regenerasjonsevne.

### 3.1 Fysiologiske forhold

#### 3.1.1 Effekter av nitrogen og fotosyntese-produkter: C/N-forholdet

En har lenge forsøkt å klarlegge forholdet mellom nitrogeninnholdet i morplanter og stiklingenes rotdanningsevne. Mange forskere har sett nitrogenet og fotosyntese-produktene under ett og derfor diskutert karbohydrat/nitrogen (C/N)-forholdets betydning. Karbohydrater er stiklingenes energikilde og karbonskjelettene inngår dessuten i syntesen av nye organiske forbindelser (Avsnitt 2.3.2.5).

Uorganisk nitrogen transporteres raskt til aktive vekstpunkter i plantene, og derfor finner en mye nitrogen i toppen av voksende skudd. Nitrogenmengden avtar mot basis av skuddet (KRAUS og KRAYBILL 1918, HARVEY 1923, TUKEY og GREEN 1934). I modne skudd er det meste av nitrogenet bundet i form av proteiner i barken (MOUSDALE 1983).

Når en betrakter det voksende skuddet under ett, er det også store forskjeller i nitrogenog karbohydrat-nivå gjennom vekstsesongen. Den relative mengden av nitrogen i skuddet avtar med økende modningsgrad, mens mengden av karbohydrater øker med økende modningsgrad (HARVEY 1923, SMYTH 1934). C/N-forholdet vil følgelig være størst i basisdelen av skuddet og mot slutten av vekstsesongen.

De fleste forskere konkluderer med at et høyt C/N-forhold er gunstig for rotinitiering og -utvikling, mens et lavt C/N-forhold er bedre for skuddvekst (STARRING 1923, SEN og BASU 1960). C/N-forholdets innflytelse er imidlertid mer komplisert enn som så. Av størst betydning er trolig det totale innholdet av karbohydrater og nitrogen. Det kan forekomme tilfeller der nivået av både karbohydrater og nitrogen er høyt og tilfeller der innholdet av begge stoffene er lavt (HAISSIG 1974c). Dessuten kan både nitrogen og karbohydrater bli redistribuert i stiklingen etter at den er skåret. Dermed vil C/N-forholdet i stiklingene bli et annet enn hva det var i morplanten. STARRING (1923) fant at skuddets fasthet kunne brukes som en indikator for karbohydrat-innholdet. Skudd som inneholder små mengder stivelse er myke og bøyelige, mens økende innhold gjør skuddene fastere, slik at de brekker når de bøyes. Denne enkle metoden er imidlertid nokså usikker fordi økt lignifisering også kan gjøre skuddene mindre bøyelige. En har derfor forsøkt kjemiske metoder for å vurdere stivelses-innholdet. WINKLER (1927) brukte jod-kaliumjodid-testen og fant god korrelasjon mellom rotdanningsevnen og stivelsesinnholdet i stiklingene.

De første som påpekte at gjødslingen av morplantene har betydning for stiklingenes rotdanningsevne, var KRAUS og KRAYBILL (1918). De fant at tomatstiklinger med et høyt C/N-forhold rotet seg bedre enn stiklinger med et lavt C/N-forhold. Lyse skudd rotet seg lett, men produserte svake planter. Grønne skudd rotet seg derimot dårlig, men ga kraftigere planter. Grønne, bløte skudd med et svært lavt C/N-forhold hadde lett

for å visne før de i det hele tatt viste tegn til å danne røtter. Seinere er det oppnådd tilsvarende resultater med skuddstiklinger av en rekke planteslag: Vitis (PEARSE 1943,1946), Pelargonium (HAUN og CORNELL 1951), Rhododendron (PRESTON et al. 1953), Ilex (KELLEY 1966), Justicia gendarussa (SEN og BASU 1960, GHOSH og BASU 1973, BASU og GHOSH 1974) og Populus (JANSON 1974). VEIERSKOV et al. (1982a) fant derimot ingen sammenheng mellom C/N-forholdet hos morplanter av ert og rotdanningsevnen til stiklingene.

Nitrogen-mangel kan hemme rotdanningen (PEARSE 1943). En viss mengde nitrogen er nemlig nødvendig for syntesen av nukleinsyrer og proteiner (HAISSIG 1974c). Et forholdsvis høyt nitrogen-nivå i stiklingene kan være gunstig for utviklingen av røttene etter rotdanning (HAUN og CORNELL 1951).

Effekten av nitrogen må sees i sammenheng med stiklingstypen. Jo mer treaktig en stikling er, desto mindre betydning har nitrogen-innholdet. Den største mengden tilført nitrogen ga best rotdanning hos modne stiklinger av asalea (PRESTON et al. 1953), Ligustrum (SUNTARASING 1950) og Carya (TAYLOR og ODOM 1969). DHILLON (1963) fant et samspill mellom nitrogengjødsling og daglengde med hensyn til rotdanningsevnen hos vedstiklinger av solbær. Økende nitrogengjødsling under lange dager ga ikke en tilsvarende økt rotdanning. Stiklinger fra kortdagsbehandlede planter rotet seg best etter en midlere nitrogengjødsling.

Ulike former for nitrogengjødsling kan ha forskjellig effekt på rotdanningen. ZUCCONI og PÉRA (1978) fant at ammonium hadde positiv effekt på rotdanningen hos bønnestiklinger, mens nitrat og urea ikke hadde noen effekt.

Det er ikke klarlagt hvorfor høye nivåer av nitrogen virker uheldig på rotdanningen. En vet imidlertid at et lavt C/N-forhold vil føre til raskere vekst og mer sukkulent vev i stiklingene. Den raske veksten kan føre til endringer i konsentrasjonen av stoffer som er viktige under rotdanningen. BASU og GHOSH (1974) fant at innholdet av kofaktorer var negativt korrelert med nitrogen-tilførselen og at aktiviteten til disse stoffene var høyest ved et lavt nitrogen-nivå. Et høyt C/N-forhold i stiklingene synes altså å fremme rotdanning. Men en kan ikke forutsi stiklingenes evne til å danne røtter bare ved å bestemme C/N-forholdet (STRUVE 1981). Karbohydrat/nitrogen-forholdet i morplantene er regulert av mengden nitrogen som tilføres planten og av plantens utviklingsstadium (KELLEY 1965b). I praksis oppnås et gunstig C/N-forhold ved å spare på nitrogengjødslingen (særlig i perioder med kraftig vekst), ved å la plantene få fullt sollys eller tilføre CO<sub>2</sub> (økt fotosyntese) og ved å velge stiklingsmateriale fra deler av morplanten som har et gunstig C/N-forhold.

### 3.1.2 Effekter av andre mineralnæringsstoffer

Plantene trenger et visst minimum av alle næringsstoffene for å vokse normalt. Effekter av en del mineraler er omtalt i avsnitt 2.3.2.6. Rotdanningsevnen blir som oftest ikke påvirket før plantene viser mangelsymptomer (SEN 1944, PEARSE 1946, COORTS 1969, MAIRE 1970). Forsøk med gjødsling av morplanter har i mange tilfeller ikke tatt nok hensyn til plantenes næringstilstand ved starten av forsøket. Videre er det vanskelig

å beholde andre faktorer uendret i gjødslingsforsøk, fordi de enkelte næringsstoffene påvirker hverandre eller kan modifisere virkningen av andre stoffer i plantene. Effekten av gjødsling kan for eksempel være pH-avhengig (ZUCCONI og PÉRA 1978). Forsøksresultatene er ofte sprikende, og det er vanskelig å trekke generelle konklusjoner.

Gjødsling med fosfor og kalium har i enkelte tilfeller gitt positivt utslag på rotdanningen, men bare når nitrogengjødslingen samtidig har vært svak (HAUN og CORNELL 1951, GHOSH og BASU 1973). Verken PRESTON et al. (1953) eller SAMISH og SPIEGEL (1957) oppnådde bedre rotdanning etter gjødsling med fosfor og kalium. Tilføring av disse stoffene hadde heller ikke noen virkning på rotdanningen hos Poinsettia, men begge mineralene hadde stor betydning for morplantenes vekst og dermed for produksjonen av stiklinger (SHANKS og LINK 1952). WILLE (1974) gjødslet morplanter av Chrysanthemum med ulike mengder fosfor og fant at både rotdanningsprosenten, antall røtter og rotlengden pr. stikling økte merkbart. Men opptaket av fosfor er avhengig av pH, og opptaket av kalsium og fosfor virker antagonistisk. Wille gjennomførte den samme gjødslingen til fire ulike veksthus-kulturer. Det viste seg at gjødslingen ga svært forskjellig utslag på rotdanningsevnen hos de ulike planteslagene. Ut fra dette forsøket kan det derfor vanskelig sies noe generelt om virkningen av fosfor.

Magnesium og kalsium kan påvirke surhetsgraden i voksemediet og kan dermed virke inn på opptaket av andre næringsstoffer. PEARSE (1946) fant at av makronæringsstoffene var det særlig magnesium og kalsium som var viktige for rotdanningen. Dersom morplantene manglet et av disse stoffene, ble rotdanningen dårligere enn ved fosforeller kalium-mangel.

Gjødsling av morplanter med mikronæringsstoffet sink har gitt bedre rotdanning hos stiklinger av vindrue (SAMISH og SPIEGEL 1957). Sink er et koenzym til syntesen av aminosyren tryptofan som er et utgangsmateriale for auxin-syntesen.

### 3.1.3 Behandling med vekstregulatorer

Auxiner virker fremmede på rotdanningsprosessene (Avsnitt 2.3.1.1). Skårne stiklinger forbehandles normalt ved å dyppe basisdelen i auxin-løsning eller pulverpreparat (Avsnitt 4.1.1), men en har også forsøkt å tilføre auxin før stiklingene fjernes fra morplanten. STOUTEMYER og O'ROURKE (1945) sprøytet auxinløsning på morplantene en tid før stiklingene skulle skjæres. Stiklinger fra morplanter som var sprøytet med 2,4,5-triklorfenoksy-eddiksyre eller et salt av dette auxinet, rotet seg like bra som stiklinger behandlet på vanlig måte rett før stikking. Undersøkelsen viste at optimal auxin-konsentrasjon varierte fra planteslag til planteslag. Dessuten måtte perioden fra sprøyting til skjæring utprøves i hvert enkelt tilfelle. Tilføring av veksthemmende stoffer til morplanter kan også påvirke stiklingenes rotdanningsevne. Forsøk har vist både positive og negative effekter, avhengig av planteslag og stofftype (Avsnitt 2.3.1.6).

### 3.1.4 Ringing, snøring og poding

Karbohydrater, auxiner og kofaktorer produseres i blader og svellende knopper (Avsnitt 2.3.3). Stoffene transporteres i silvevet i basipetal retning. Denne transporten kan hemmes eller blokkeres på ulike måter. En kan fjerne eller snu en sylinder av bark, en kan snøre skuddet eller en kan hindre transporten på annen måte. Når den basipetale transporten er blokkert, vil stoffer som transporteres nedover i skuddet, hope seg opp ovenfor blokkeringspunktet. Dersom et slikt skudd benyttes som stikling, kan rotdanningssevnen være atskillig bedre i forhold til et normalt skudd, særlig i tilfeller hvor nivået av karbohydrater eller kofaktorer i utgangspunktet er lavere enn optimalt (HESS 1963a, STOLTZ og HESS 1966a,b).

DELARGY og WRIGHT (1978) arbeidet med epleklonen 'Bramley's Seedling' som normalt har svært dårlig rotdanningssevne. Etter en kombinasjon av ringing og etiolering (Avsnitt 3.3.3) ble det oppnådd nesten hundre prosent rotdanning.

Rotdanningen hos stiklinger av vanskelig-rotede kloner kan også bedres ved poding på stengel-biter av lett-rotede kloner (TEUSCHER 1962, HESS 1965a). Dette kan skyldes anatomiske faktorer (RYAN et al. 1958), men kan også ha fysiologiske årsaker. Kofaktorer eller andre essensielle stoffer kan bli overført ved poding (VAN OVERBEEK og GREGORY 1945). En kan også nytte poding på juvenile grunnstammer for å få voksenformen av en del planteslag til å danne juvenile skudd (MUZIK og CRUZADO 1958, STOUTEMYER et al. 1961, KESTER 1976).

### 3.2 Tilbakeskjæring

Enhver plante som starter fra et spirende frø, gjennomgår en genetisk styrt utvikling gjennom ulike vekstfaser (ontogenetisk aldring, avsnitt 2.1.3). Stiklinger har ulik rotdanningssevne i de ulike fasene. Rotdanningsevnen er best hos skudd som har sitt opphav i ontogenetisk unge meristemer. Juvenile skudd, skudd fra sfæroblaster, skudd fra latente og adventive knopper, og sidegreiner fra den nedre delen av en plante har større regenerasjonsevne enn modne skudd og skudd fra de øvre delene av den samme planten. Juvenil vekst kan tvinges fram fra voksne planter ved kraftig tilbakeskjæring, ved poding på juvenile grunnstammer eller ved gibberellin-behandling. Hos Hedera helix kan en også bruke kuldebehandling, redusert lysintensitet og røntgen-stråling (STOUTEMYER 1962).

Ved oppformering av utvalgte genotyper står en ofte overfor et problem. De ønskede egenskapene kan som regel ikke observeres før klonen når en høy ontogenetisk alder, og da er den lite egnet som morplante (ROULUND 1975). Selv om de utvalgte klonene er i det juvenile stadiet, kan regenerasjonsevnen bli redusert over tid fordi den ontogenetiske aldringen fortsetter uhindret og forårsaker en gradvis overgang til det voksne stadiet (NELSON 1977).

Tilbakeskjæring av morplanter tvinger plantene til å utvikle latente eller adventive vekstpunkter med en lav ontogenetisk alder. Skudd fra slike vekstpunkter har som regel atskillig bedre rotdanningssevne enn skudd fra resten av morplanten.

Tilbakeskjæringen vil i tillegg gi økt vekstkraft, noe som også bedrer regenerasjonsevnen (GARNER 1969). Gjentatt tilbakeskjæring kan ikke tvinge ontogenesen til å stanse helt opp. Før eller siden må morplantene fornyes (FORTANIER og JONKERS 1976), men prosessen er tydeligvis kraftig redusert. Vi bruker kloner av eplegrunnstammer som fremdeles er i det juvenile stadiet mer enn hundre år etter at frøplantene spirte (HARTMANN og KESTER 1975). Noen kloner av voksent plantemateriale er enda eldre.

Morplantene kan brukes på to ulike måter. En kan enten høste stiklinger fra samme plante flere år på rad, eller årets rotede stiklinger kan brukes som neste års morplanter (serieproduksjon). I begge tilfeller vil meristemene bli aktivert, og den ontogenetiske aldringen fortsetter, men det kan virke som hver ny syklus i den vegetative formeringen produserer ny vekstkraft hos klonen. Årsaken kan være at den fysiologiske aldringen kan reverseres (Avsnitt 2.1.3).

BLACK (1972) undersøkte effekten av tilbakeskjæring av Pseudotsuga-morplanter. 40 prosent av stiklingene fra tilbakeskårne mortrær rotet seg, mens bare 3 prosent av stiklingene fra ubeskårne morplanter dannet røtter. Arlig tilbakeskjæring av mortrær av Pinus radiata stanset nedgangen i regenerasjonsevne, og de hekkformede morplantene som ble resultatet av skjæringen, produserte store mengder stiklinger (LIBBY et al. 1972).

BLAIR et al. (1956) sammenliknet rotdanningssevnen til stiklinger av eple-grunnstammer fra tilhyppingsbed (avleggingsmetoden) med rotdanningssevnen til stiklinger fra 17 år gamle trær. Rotdanningsprosenten var henholdsvis om lag 90 og om lag 8. Den kraftige tilbakeskjæringen av frukttregrunnstammene som foretas hvert eneste år ved tilhyppingsmetoden, forsinker den ontogenetiske aldringen og sikrer stiklingsmateriale med god rotdanningssevne (BLAIR et al. 1956, NELSON 1977). Morplanter som er produsert fra adventive rotskudd, gir stiklinger med bedre rotdanningssevne enn morplanter fra adventive skudd fra de overjordiske plantedelene (GARNER og HATCHER 1962).

### 3.3 Miljømessige forhold

#### 3.3.1 Driving

TINGA og HAYES (1963) hevder at stiklingenes vekstkraft er viktigere for rotdanningssevnen enn alderen til stiklingene. De nyttet store, kraftige stiklinger av vintergrønne planter for å oppnå god rotdanning og en økonomisk produksjon. Vekstkraft er også viktig ved formering av eplegrunnstammer. SINHA og VYVYAN (1943) fant følgende rotdanningsprosenter hos stiklinger fra ulike typer morplanter:

Skåret hekk:	80 %
Tilhyppingsbed:	69 %
Podede grunnstammer på tilhyppingsbed:	47 %
Ettårige rotede stiklinger:	28 %

GARNER og HATCHER (1957) fant at stiklinger fra morplanter podet på kraftigvoksende grunnstammer etablerte seg bedre enn stiklinger fra morplanter podet på svaktvoksende grunnstammer.

Kraftig vekst kan oppnås etter tilbakeskjæring (Avsnitt 3.2), men også ved å bedre plantenes klimaforhold. Stiklinger fra skudd som er drevet i veksthus, roter seg bedre enn stiklinger fra planter som har vokst under ordinære klimabetingelser (GARNER 1969). Forsering av plantenes vekst er en av de beste metodene for å oppnå rotdanning hos vanskelig-rotede planteslag (STOUTEMYER 1961).

Plastdekking av morplanter på friland er også en egnet metode for driving. GRZYB (1979) dekket morplanter av fire ulike eplegrunnstammer med klar plast. Stiklinger fra disse morplantene rotet seg bedre enn stiklinger fra udekkede planter. Rotdanningsprosenten økte i gjennomsnitt fra 21 til 47.

Drivingen fører til produksjon av kraftigere stiklingsmateriale, men årsakene til bedret rotdanning kan også ligge i høyere luftfuktighet, filtrering av ultrafiolett lys og høyere temperatur (STOUTEMYER 1961). Med økende temperatur øker effektiviteten til de biokjemiske reaksjonene slik at netto-produksjonen blir større (KESTER 1970). Optimal temperatur for mange biologiske reaksjoner ligger omkring 22°C.

### 3.3.2 Skygging, effekter av lysintensitet

Under fotosyntesen omdannes lysenergi til kjemisk bundet energi i form av karbohydrater. Innen visse grenser vil økende lysintensitet føre til økt fotosyntese og dermed økt karbohydratinnhold i plantene. Produksjonen av stiklinger vil dermed være størst ved stor lysintensitet (jfr. MOE 1976). Men sterk innstråling vil også øke bladtemperaturen slik at respirasjonen blir større. En økning i netto karbohydrat-assimilasjon er derfor avhengig av at bladtemperaturen holdes forholdsvis lav (Avsnitt 4.2.6).

Det er tidligere påpekt (Avsnitt 2.3.2.4) at et høyt karbohydrat-innhold i stiklinger kan være gunstig for rotdanningen. I forsøk med belysning av morplanter finner en imidlertid ofte at et lavt lysnivå gir bedre rotdanning enn et høyere lysnivå. Denne effekten er beskrevet hos en rekke planteslag: Ert (HANSEN og ERIKSEN 1974, ANDERSEN et al. 1975, HANSEN 1976, RAJAGOPAL og ANDERSEN 1980a, VEIERSKOV et al. 1982a), bønne og Hibiscus (HERMAN og HESS 1963), dahlia (BIRAN og HALEVY 1973c), Pinus (HANSEN et al. 1978, STRØMQUIST og HANSEN 1980), Populus og Salix (ELIASSON og BRUNES 1980), Berberis og Ligustrum (KNOX og HAMILTON 1982) og Pelargonium formert in vitro (WELANDER 1978).

NILSEN (1976) ga tilleggslys til morplanter av Pelargonium i løpet av vinteren. Stiklingsproduksjonen økte som en følge av økt tørrstoffproduksjon, men stiklinger fra ubelyste morplanter rotet seg best. Fra februar måned ble denne effekten reversert, og stiklinger fra belyste morplanter ga best rotdanning. Stiklinger av Chrysanthemum produserte også flest røtter når morplantene hadde stått ved et høyt lysnivå (FISCHER og HANSEN 1977). CHRISTENSEN et al. (1980) fant derimot ingen forskjell i rotdanning når morplanter av eplegrunnstammen M26 var drevet under ulike lysnivåer. Men effekten av tilført auxin økte når morplantene hadde stått under dårlige lysforhold. Skygging av

morplantene ga dårligere rotdanning hos bladstiklinger av Rhododendron (JOHNSON og ROBERTS 1971).

STOUTEMYER (1961) påpeker at ulike planteslag er tilpasset forskjellig lysklima, og at dette kan påvirke effekten av tilleggslys. I denne forbindelse kan det være verdt å merke seg at noen planteslag danner røtter på skuddet selv om plantene står i full sol, for eksempel Philodendron og den juvenile formen av Hedera helix (RYAN 1969). Slike luftrøtter har imidlertid ofte redusert evne til å ta opp vann og næring.

En har forsøkt å forklare den positive effekten av lav lysintensitet på adventiv rotdanning ut fra endringer både i anatomi og i fysiologi. Av anatomiske endringer kan nevnes: Utviklingen av fiberceller kan være redusert (BEAKBANE 1961), veksten kan være mer urteaktig (BIRAN og HALEVY 1973c) eller strukturen av kutikula kan være endret (CHRISTENSEN et al. 1980). Av fysiologiske endringer nevnes blant annet at karbohydrat-nivået i morplantene kan bli overoptimalt (HANSEN 1976, VEIERSKOV et al. 1978b). Men de mest plausible forklaringene tar utgangspunkt i endringer i balansen mellom plantehormonene. Transporten av auxin går raskere i morplanter som har stått under høyt lysnivå enn i planter som har hatt et lavt lysnivå (BAADSMAND og ANDERSEN 1984). Auxin omdannes imidlertid også raskere i plantene ved høyt lysnivå (CHRISTENSEN et al. 1980). HACKETT (1970) fant endringer i forholdet mellom ekstraherte stoffer som fremmet rotdanningen når morplanter av Hedera helix hadde stått i mørke eller under dårlige lysforhold. En mulig forklaring på den positive effekten av lav lysintensitet til morplantene kan derfor være at mengdeforholdet mellom auxin og kofaktorer endres slik at dette forholdet blir mer optimalt for rotnitiering.

### 3.3.3 Etiolering

HARTMANN og KESTER (1975) definerer etiolering som "utvikling av planter eller plantedeler under fravær av lys". Når planter vokser uten lys, vil bladene bli små og unormalt utviklet mens skuddene blir lange og mangler klorofyll. "Etiolering" har vært brukt som betegnelse på ulike metoder som fører til utvikling av blekede plantedeler:

1. Mørklegging av morplanten eller deler av morplanten for en viss periode fra knoppbryting (GARDNER 1937, DELARGY og WRIGHT 1978,1979). = Etiolering.
2. Tildekking av deler av morplanten etter en viss tids utvikling i lys (HOWARD 1982). Metoden kalles "blanching" i engelsk litteratur fordi den frambringer den samme lyse fargen på skuddene som "ekte" etiolering (HESS 1963a). = "Bleiking".
3. Reduksjon av lysmengden som når fram til morplantene (10-20 prosent av fullt sollys). (BIRAN og HALEVY 1973c, HARRISON-MURRAY 1981), = Skygging.
4. Mørklegging av basisdelen av stiklingen etter at den er fjernet fra morplanten (KAWASE 1965a).

Begrepet "etiolering" burde begrenses til metode nummer 1 ovenfor.



Etiolering (i vid betydning) har i lang tid vært kjent som en effektiv metode for å fremme rotdanningen hos stiklinger. SACHS (1865) var trolig den første som viste effekten av etiolering eksperimentelt. Metoden ble først tatt i praktisk bruk i forbindelse med avlegging og har siden fått stor betydning for produksjon av frukttregrunnstammer (KNIGHT et al. 1928, DOUD og CARLSON 1977).

Mørkleggingen må foretas på et tidlig stadium i skuddets utvikling for å oppnå maksimal etioleringseffekt. En mye nyttet metode går ut på å drive fram nye skudd fra overvintrede planter under svart plast. Etter et par ukers utvikling blir plasten fjernet slik at skuddene får utvikle seg i lys. Denne tilvenningsperioden før stiklingene skjæres er helt avgjørende, og effekten av etiolering vil være ved selv om skuddet nå danner klorofyll og får et tilnærmet normalt utseende (HARRISON-MURRAY 1981).

Hos en del vanskelig-rotede planteslag kan det være gunstig å fortsette etioleringen helt fram til stikking. En dekker da basisdelen av skuddet med svart plast eller aluminiumsfolie. Denne metoden kalles lokalisert etiolering og har gitt bedret rotdanning hos eple-kultivarer (DELARGY og WRIGHT 1978,1979), lønn (FENLON 1982), lind (HOWARD 1983) og Rhododendron (DAVIS og POTTER 1983a). Rotmassen som utvikles etter lokalisert etiolering, er proporsjonal med størrelsen av den mørklagte delen av skuddet (DELARGY 1979). Det er ikke nødvendig med fullstendig mørklegging under etioleringen. HARRISON-MURRAY og HOWARD (1982a) brukte et plastdekke som reduserte lysnivået til 2,5 prosent av normalt dagslys og oppnådde like god effekt som ved fullstendig mørklegging. Dette resultatet kan tyde på at effektene av skygging og etiolering har det samme fysiologiske grunnlaget.

Det har vært fremmet en rekke teorier om årsaken til den positive effekten av etiolering på rotdanningsevnen. PRIESTLY og EWING (1923) fant at utviklingen av sekundært vev ikke ble fullført i etiolerte skudd. BEAKBANE (1961) ser også en mulig sammenheng mellom etiolering og endringer i skuddets anatomi, særlig i forbindelse med utviklingen av fiberceller. Lignifiseringsgraden er lavere i etiolerte skudd. Lignin syntetiseres fra fenol-syrer, og et av trinnene i denne syntesen er avhengig av lys (HESS 1963a).

HERMAN og HESS (1963) sammenliknet normale og etiolerte skudd av bønne og Hibiscus. De fant at etiolerte skudd hadde lavere innhold av stivelse, svakere utviklet støttevev, celler med tynnere cellevegger og et redusert ledningsvev. Mengden av parenkymceller og lite differensierte celler var derimot større i etiolerte skudd. DOUD og CARLSON (1977) fant imidlertid en økning i stivelses-innholdet etter etiolering av eplegrunnstammer, men disse undersøkelsene viste også en korrelasjon mellom økt rotdanning og redusert utvikling av fiberceller (sklerenkym). En reduksjon i mengden av fiberceller og en økning i antall parenkym-celler skulle gi økt sjanse for initiering og utvikling av adventive røtter.

Det har vært hevdet at lys øker nedbrytingen av auxin i plantene (foto-oksydasjon) (STOUTEMYER 1961, GIROUARD 1969, CHRISTENSEN et al. 1980) og at dette kan være en årsak til at mørklegging er gunstig for rotdanningen. Dette anses nå som tvilsomt (HAISSIG) fordi det virker som auxin faktisk må omdannes ved oksydasjoner for å bli aktivt i plantevevet. HARTMANN og KESTER (1975) refererer til rhizokalin-hypotesen og fremmer en

teori om at lys kan blokkere et essensielt trinn i denne prosessen.

Alle disse teoriene bør foreløpig bare anses som spekulasjoner. Den mest troverdige forklaringen på effekten av etiolering ser ut til å være følgende: De endringene som oppnås ved mørklegging gjør skuddet mer mottakelig for påvirkning av auxin, enten auxinet er naturlig forekommende i planten eller det blir tilført utenfra (GALSTON og BAKER 1953, KAWASE og MATSUI 1980).

### 3.3.4 Daglengdebehandling

Fotoperioden bestemmes av årstid og geografisk plassering på kloden. Ved ekvator er fotoperioden 12 timer året rundt, mens forskjellen mellom daglengden i sommer og vinterhalvåret øker med avstanden fra ekvator. Daglengden styrer blant annet blomsterinduksjon og vekstavslutning hos en rekke planteslag. Plantene kan deles inn i grupper, alt etter hvilken kritisk daglengde som skal til for å endre veksten fra vegetativ til generativ. Kortdagsplanter blir indusert til blomstring dersom mørkeperioden i løpet av et døgn overskrider et bestemt antall timer. Langdagsplanter induseres til generativ utvikling når mørkeperioden blir kortere enn et bestemt antall timer. Mange planteslag reagerer imidlertid ikke på endringer i daglengden og blomstrer uansett daglengde etter at planten har nådd en viss størrelse eller utvikling (dagnøytrale planter). Plan-tealder, tørke og temperaturendringer kan modifisere daglengde-reaksjonene hos kortdags- og langdagsplanter.

Daglengden kan indirekte påvirke stiklingenes evne til å danne røtter via effekter på morplantene. I vårt klima kan vi hindre en rekke planteslag i å gå inn i hvile ved å forlenge dagen eller ved å avbryte natten. Dermed kan sesongen for stiklinge-produksjon utvides (WAXMAN 1970).

Det er kjent at rotdanningsevnen til mange planteslag er størst i juni-juli når dagene er lengst. Deretter kan stiklingenes evne til å danne røtter avta, enten brått som hos Syringa (SCHMIDT 1978) eller jevnt mot vekstavslutning som hos Populus (WAREING og SMITH 1963). Langdagsbehandling av morplantene kan øke stiklingenes rotdanningsevne utover høsten (STOUTEMYER og CLOSE 1947, WAXMAN 1970). Men reaksjonen på endringer i daglengden er variabel, og i en del tilfeller har kortdagsbehandling av morplantene økt stiklingenes rotdanningsevne, som hos solbær (DHILLON 1963), Abelia (STEPONKUS og HOGAN 1967) og Ilex (KELLEY 1965a). Variasjonene skyldes nok i første rekke fysiologiske forskjeller mellom planteslagene.

SELIM (1956) undersøkte effekten av ulike daglengder på rotdanningsevnen hos en kortdagsplante (*Perilla crispa*), en langdagsplante (rødkløver) og en dagnøytral plante (tomat). Daglengden hadde ingen betydning for rotdanningsevnen hos tomats-tiklinger, mens daglengder som induserte blomstring, hemmet rotdanningen hos stiklinger av både kortdags- og langdagsplanten. Selim hevder at effekten av daglengde skyldes at fotoperioden påvirker auxin-nivået. Vegetativ og generativ vekst er ifølge denne teorien antagonistiske systemer som konkurrerer om tilgjengelig auxin. STEPONKUS og HOGAN (1967) viste imidlertid at morplanter av Abelia hadde størst innhold av auxiner etter langdagsbehandling, mens det var kortdagsbehandling som fremmet

rotdanningen. MOE (1976) fant at økende daglengde til langdagsplanten *Campanula isophylla* hemmet rotdanningen. Etter 6-8 uker langdagsbehandling var stiklingenes rotdanningsevne så godt som blokkert. Behandling med auxin kunne ikke oppheve denne blokkeringen. THURLOW og BONNER (1947) fant at tilførte auxiner kunne hemme blomster-induksjonen hos kortdagsplanten *Xanthium* og peker på at auxinene kan påvirke transporten av et "blomstringshormon" fra bladene. Auxiner kan ifølge disse forsøkene ikke være den eneste årsaken til at en plante går over fra vegetativ til generativ vekst. Innholdet av andre hormoner som gibberelliner og cytokininer, og konkurranse om karbohydrater (BIRAN og HALEVY 1973a) er trolig også viktige faktorer i denne prosessen.

### 3.4 Valg av stiklingsmateriale

Av de tre stiklingstypene skudd-, blad- og rotstiklinger er skuddstiklingene mest benyttet i praktisk formeringsarbeid. I dette avsnittet vil vi derfor vie oppmerksomheten til valg av stiklingsmateriale for skuddstiklinger.

Et skudd kan brukes som stiklingsmateriale gjennom hele utviklingen fra bryting til modning. Unge skudd er følsomme for klimapåvirkning under rotdanningen, mens eldre skudd er hardere og krever mindre påpasselighet. Det er ikke mulig å framheve én type stiklingsmateriale som det beste for alle planteslag. Rotdanningsevnen til de forskjellige delene av et skudd varierer i løpet av vekstsesongen og fra planteslag til planteslag. Noen arter og kultivarer roter seg lett fra alle typer stiklingsmateriale, mens andre krever helt spesiell modningsgrad eller stiklingstørrelse. Rotdanningsevnen er ofte satt i forbindelse med vekstkraften til morplanten (SINGH et al. 1957a,b) eller med den mest aktive vekstperioden i løpet av året (MEZEI 1968). Men ZIMMERMAN (1925) viste at vekstperiode og rotdanningsevne slett ikke alltid er korrelert. *Tsuga canadensis* danner for eksempel røtter dersom en bruker unge skudd i god vekst skåret i juni, mens moden ved sjelden danner røtter. Det motsatte er tilfelle for *Picea pungens*. Bare modne skudd som skjæres i løpet av vinteren, vil danne røtter hos denne arten.

Forskjell mellom genotyper. Rotdanningsevnen er en arvelig egenskap (Avsnitt 2.1.4). Det er derfor naturlig at rotdanningsevnen er forskjellig hos ulike genotyper. SNOW (1939) fant for eksempel at rotdanningen hos 24 forskjellige genotyper av *Acer rubrum* varierte fra 18 til 97 prosent. Det er også kjent at rotdanningsevnen varierer mye mellom utvalgte kloner av en rekke kulturplanter som eple og rose. En rekke eksempler er nevnt i avsnitt 2.1.4.

Forskjell mellom topp- og sideskudd. Det er en vanlig erfaring at sideskudd roter seg lettere enn toppskudd. Dette skyldes først og fremst at den ontogenetiske alderen er forskjellig hos de to skuddtypene (Se syklofysis, avsnitt 2.1.3). Syklofysis-effekter er særlig påvist hos bartrær (FARRAR og GRACE 1942, MILLER et al. 1982, HOVIND 1984), men også hos mange dekkfrøede planteslag. Det er for eksempel enklere å forme *Rhododendron* (WELLS 1965) og plommegrønnstammer (HOWARD og NAHLAWI 1969) med tynne sideskudd enn med kraftige toppskudd.

Fysiologiske og anatomiske forhold kan imidlertid også være viktige i disse tilfellene.

Hos en del planteslag vil sideskuddet fortsette å vokse på samme måte som på morplanten etter at stiklingen er etablert som selvstendig plante (se topofysis, avsnitt 2.1.3). For kultivarer med opprett vokseform kan det derfor være nødvendig å bruke toppskudd til formeringen, slik at klonen beholder sin karakteristiske voksemåte (HARTMANN og KESTER 1975).

Forskjell mellom ulike deler av skuddet. En del planteslag danner lange årsskudd slik at det er mulig å skjære mange stiklinger av hvert enkelt skudd. Den kjemiske sammensetningen er forskjellig i den øvre og den nedre delen av skuddet, både med hensyn til karbohydrater, nitrogenholdige stoffer, mineraler og hormoner (HARVEY 1923, SMYTH 1934, 1938, TUKEY og GREEN 1934). Dessuten oppheves vinterhvilen i knoppene tidligere i den nedre enn i den øvre delen av skuddet (VAN DER LEK 1934). Det er derfor ikke overraskende at ulike deler av skuddet har forskjellig rotdanningsevne.

ASSAF (1966) undersøkte hvilke nodier på skuddene som lettest dannet røtter. Resultatene varierte med planteslag og årstid. I vinterhalvåret var rotdanningsevnen best hos de midtre og nedre knoppene, mens knopper fra den øvre delen av skuddet ofte rotet seg bedre i løpet av sommeren. For vedstiklinger er det ofte vist at basisdelen av skuddet har bedre rotdanningsevne enn toppdelen (O'ROURKE 1944, GARNER og HATCHER 1955, HARTMANN og HANSEN 1958, LORETI og HARTMANN 1964, TUKEY 1964, FONTANAZZA 1969, DOUD og CARLSON 1972, WHALLEY 1974, GOLDSCHMIDT-REISCHEL 1984). Denne effekten kan skyldes opphoping av karbohydrater og hormoner, men i noen tilfeller også et større antall latente røtter (HARTMANN og KESTER 1975).

For noen planteslag, for eksempel *Salix caprea* og *Syringa vulgaris*, er det vist at vedstiklinger fra den midtre delen av skuddet har bedre rotdanningsevne enn basisstiklinger (PRAVDIN 1944, CHADWICH 1954). CHMELAR (1974) undersøkte rotdanningsevnen hos *Salix*-arter og fant at denne slekten kunne deles inn i to grupper med hensyn til rotdanning. Arter i den lett-rotede gruppen danner røtter langs hele skuddet, mens arter som har vanskelig for å danne røtter, bare danner røtter fra basisdelen. Stiklinger av disse vanskelig-rotede artene skjæres derfor med en bit av eldre ved. Tilføring av auxin og utvasking av inhibitorer kan endre forholdet i rotdanningsevne mellom ulike deler av skuddet (GUR et al. 1982).

Terminale deler av urteaktige skudd roter seg ofte bedre enn basale deler (SCHØNBERG 1963, FREGONI og ROVERSI 1969, SCHMIDT 1978, FLEMER 1982). Men det forutsetter at fotosyntesen opprettholdes, og derfor må stiklingene være saftspente. Urteaktige stiklinger kan ha et gunstigere forhold mellom hormoner og kofaktorer enn vedstiklinger, og de har ofte flere lite differensierte celler som lett danner meristematisk vev (HARTMANN og KESTER 1975).

Forskjell mellom stiklingstørrelser. Vedstiklinger har ingen fotosyntese (lauvfellende planteslag) eller fotosyntesen er sterkt redusert (vintergrønne planter). Derfor er stiklingene avhengig av lagrede karbohydrater. Slike energirike forbindelser er viktige under rotdanningsprosessen, og reservene er spesielt viktige ved høye temperaturer og høyt respirasjonsnivå.

En stor stikling vil inneholde mer opplagsnæring enn en liten stikling, og dette er trolig den viktigste årsaken til at kraftige stiklinger ofte danner røtter lettere enn tynne og svake stiklinger. Dette gjelder først og fremst vinterstiklinger (TINGA og HAYES 1963, WELLS 1965, MILLER et al. 1982, GOLDSCHMIDT-REISCHEL 1984), men også sommerstiklinger (DONNELLY og YAWNEY 1972, GRANGE og LOACH 1984). Den ontogenetiske alderen kan imidlertid spille inn slik at kraftigvoksende toppskudd gir dårligere stiklingsmateriale enn sideskudd.

Bladknoppstiklinger og små stiklinger med ett nodium kan ha dårligere rotdanningsevne enn større stiklinger (BUTTROSE 1966), særlig fordi karbohydratreservene blir for små og blada-realet for lite til å opprettholde et nødvendig fotosyntese-nivå. Bladknoppstiklinger av arter med store blader kan imidlertid klare seg bedre enn vanlige skuddstiklinger. Dette er tilfelle for noen av Rhododendron-artene (CHADWICH 1949).

Når en bruker kraftige stiklinger, kan en sikre bedre overlevelsessevne etter utplanting (WHALLEY 1975), og en kan raskere produsere salgsferdige planter (TINGA og HAYES 1963). ZIMMERMAN (1925) arbeidet med eple, fersken og kristtorn og fant at store, kraftige stiklinger med toårig ved produserte et bedre rotsystem enn mindre stiklinger. Som en kuriositet kan nevnes at Salix-arter kan danne røtter fra kjempestiklinger som er opptil 70 cm i diameter (CHMELAR 1974). Vanlige vedstiklinger har som regel diameter under en centimeter. I praksis brukes vedstiklinger som er 20 til 40 centimeter lange (CHADWICK 1954, WESTWOOD og BROOKS 1963). For grunnstammeproduksjon av eple og plomme brukes ofte kraftige vedstiklinger som er fra 30 til 50 cm lange (se f.eks. GOLDSCHMIDT-REISCHEL 1984).

Forskjell mellom skjæringsmåter. En stikling kan skjæres på ulike måter både i forhold til knoppene på skuddet og i forhold til eldre ved. HITCHCOCK og ZIMMERMAN (1930) undersøkte sammenhengen mellom skjæringsmåte og rotdanningsevne hos stiklinger av 24 planteslag. For de fleste av planteslagene hadde ikke skjæringsmåten noen betydning, mens noen planteslag (f.eks. Weigela og Cornus florida) rotet seg bedre når en del av fjorårsskuddet fulgte med som basis av stiklingen ("mallet"-stikling). Rotdanningen hos en del andre planteslag (f.eks. Spiraea x vanhouttei) ble hemmet dersom en hæl eller en større del av fjorårsveden fulgte med stiklingen. Stiklinger av en del frukttregrunnstammer har imidlertid rotet seg bedre med hæl enn uten hæl (TUKEY og BRASE 1931, HARTMANN og KESTER 1975). Hos plommegrunnstammer hemmet hælen rotdanning, men ved tilføring av auxin ble denne hemmingen opphevet (FONTANAZZA 1969). Stiklinger av Picea abies danner som regel røtter lettere uten hæl. Men sommerstiklinger kan ha fordel av at en del av fjorårsveden følger stiklingen, fordi dette kan hemme angrep av bakterier og sopper (FARRAR og GRACE 1942).

I de fleste tilfeller er det intet å vinne ved å skjære stiklinger med hæl. Nøyaktig tilskjæring av stiklingene er som regel heller ikke nødvendig, og en røff skjæring med saks vil som oftest gi like bra resultat. RIEHL (1956) hevder for eksempel å ha oppnådd like god rotdanning når stiklingene ble revet fra morplanten som ved nøyaktig tilskjæring. I eldre litteratur understrekes imidlertid ofte at snittet bør være rent og at det bør legges i underkant av en knopp (CHADWICH 1930).

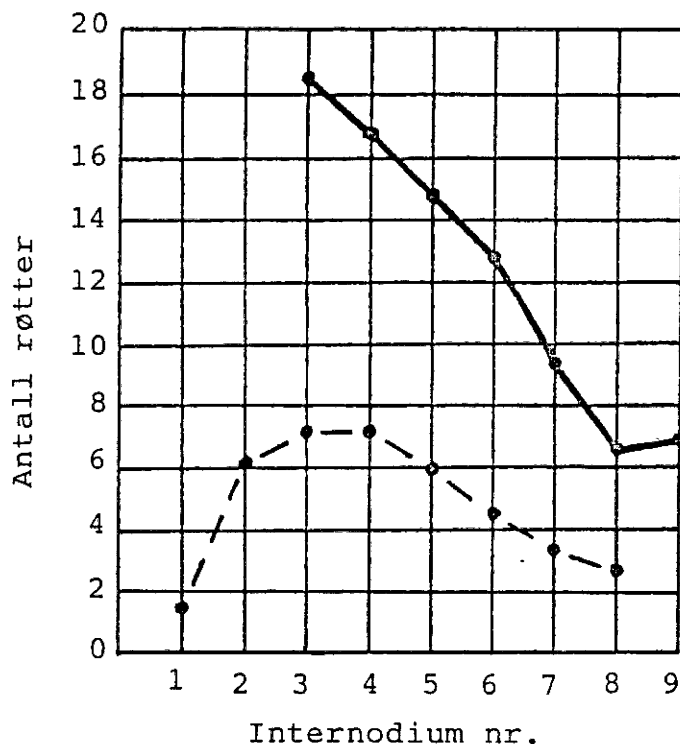
Weigela-stiklinger danner ofte mye kallus dersom en legger snittet like under en knopp. Kallusdanningen kan reduseres dersom snittet legges 5 til 10 mm under knoppen (CHADWICH 1933). Plasseringen av snittet kan ha betydning i enkelte tilfeller, men den generelle regelen synes å være at snittets plassering ikke har noen betydning (SINHA og VYVYAN 1943, CHADWICH 1954).

VEIERSKOV (1978) undersøkte betydningen av lengden fra nederste nodium til basis av ertestiklinger. Han fant en positiv korrelasjon mellom denne lengden og rotdanningsevnen, men metodene som ble brukt for å oppnå ulike skuddlengder, kan ha påvirket resultatet. Best rotdanning ble oppnådd når snittet var lagt rett ovenfor en knopp, altså når mest mulig av internodiet fulgte stiklingen.

Forskjell mellom vegetative og generative skudd. Stiklinger av mange lett-rotede planteslag danner røtter like lett fra generative som fra vegetative skudd (CHADWICH 1953). Men det finnes en rekke eksempler på at rotdanningen kan være svært dårlig når skuddene har blomsterknopper. O'ROURKE (1940) fant for eksempel hos *Vaccinium* at skudd med blomsterknopper hadde svært dårlig rotdanningsevne. Det var ikke selve blomsterknoppene som hemmet rotdanningen, men de fysiologiske endringene som fulgte med den generative utviklingen.

Blomsterknopp-induksjon og bruk av generative skudd som stiklingsmateriale har ført til dårlig rotdanning hos en rekke planteslag: *Perilla crispa* og rødkløver (SELIM 1956), *Coleus* (GORTER 1957), pære (WESTWOOD og BROOKS 1963), *Rhododendron* (JOHNSON og ROBERTS 1967, 1968), *Dahlia* (BIRAN og HALEVY 1973a), fersken (GUERRIERO og LORETI 1975) og *Campanula* (MOE 1976). DORE (1953) refererer til en tabell gjengitt hos GRAHAM (1936) og peker på at de fleste av de undersøkte planteslagene roter seg best før eller etter blomstring, mens bare noen få planteslag roter seg bra under selve blomstringen. Antagonismen mellom blomstring og rotdanningsevne synes følgelig å være et vanlig fenomen i planteriket (DORE 1953, SELIM 1956).

GORTER (1957) undersøkte rotdanningsevnen til ulike deler av generative og vegetative skudd hos *Coleus rhenaltianus*. Alle knopper på vegetative skudd hadde bedre rotdanningsevne enn de tilsvarende knoppene på blomstrende skudd (Figur 12). Hos denne arten var årsaken til redusert rotdanningsevne ikke selve blomstringen, men en endring i bladform og bladstørrelse som førte til at knoppene i bladhjørnene ble tilført færre karbohydrater og andre essensielle stoffer for rotdanningen.



Figur 12. Adventiv rotdanning hos stiklinger fra vegetative (—) og generative ( - - ) planter av *Coleus rhenaltianus*. Stiklingene er høstet fra hvert nodium langs skuddet. Nodium nr. 1 er nær apex, mens nodium nr. 9 er nær basis. Etter GORTER (1957).

I de fleste tilfeller pekes det på at nettopp endringer i karbohydrat-nivå (CHADWICH 1953, RIEHL 1956, JOHNSON og ROBERTS 1967) eller hormonbalansen (SELIM 1956, BIRAN og HALEVY 1973b) er årsak til den hemmende virkningen av blomsterknopper. Generative knopper er en kraftig "sink" for karbohydrater. Dersom denne "sinken" fjernes, for eksempel ved at induserte skuddspisser eller blomsterknopper skjæres vekk, kan basisdelen av stiklingene bli sterkere i konkurransen om karbohydrater, og rotdanningsevnen vil bli bedre. Produksjon av stiklingsmateriale med god rotdanningsevne kan sikres ved å regulere miljøforholdene omkring morplantene, slik at disse ikke blir indusert til generativ utvikling.

### 3.5 Sykdomsfritt plantemateriale

Mange av de kultivarene vi bruker som nytteplanter, er infisert av virus. Dette er ofte et resultat av vegetativ formering gjennom mange generasjoner (HARTMANN og KESTER 1975). En har nå klart å rense en rekke av klonene og har dermed kunnet vise i hvilken grad virusinfeksjoner kan hemme rotdanningen og redusere antall røtter på stiklingene.

HOWARD (1972) viste at infeksjoner av fem ulike virustyper kunne redusere rotdanningen hos eplegrunnstammen MM 106. VAN DER MEER (1965) påviste hvordan infeksjon av mosaikk-virus hos stikkelsbær-morplanter reduserte rotdanningen. Halvparten av stiklingene fra friske morplanter rotet seg, mens bare 25 prosent av infiserte stiklinger dannet røtter.

Både virusinfeksjoner og ugunstig morplantekultur kan dessuten resultere i svakt stiklingsmateriale som er spesielt utsatt for gråskimmel og andre infeksjoner under selve rotdanningen.

### 3.6 Arstidsvariasjoner.

Stiklinger kan skjæres hele året, men hos mange planteslag vil rotdanningsevnen variere med årstiden, eller retttere sagt med plantens vekststadium. I løpet av vekstsesongen gjennomgår hvert nytt skudd en utvikling som gjør det gradvis mer forvedet. Tidlig i vekstsesongen er stiklingene urteaktige, seinere halvt treaktige og ved vekstavslutning er stiklingene helt treaktige.

Noen planteslag har god regenerasjonsevne hele året. HARTMANN og KESTER (1975) nevner *Ligustrum* som et eksempel på en slik slekt. Oliven-stiklinger danner derimot røtter bare om våren og sommeren (HARTMANN og LORETI 1965). Andre planteslag kan ha svært begrensede perioder med god regenerasjonsevne. *Sciadopitys verticillata* danner røtter bare i en kort periode fra februar til april (WAXMAN 1960), mens vegetative skudd hos *Syringa* har en kort rotdanningsperiode under blomstringen og en ny periode etter at blomsterinduksjonen er avsluttet i juli (HUME og OWENS 1970, BOJARCZUK og JANKIEWICZ 1975, SCHMIDT 1978). Urteaktige stiklinger roter seg ofte best mens de nye skuddene er i sin mest aktive vekstperiode (BAKER og LINK 1963, SPETHMANN 1982). Ukene fra slutten av mai til begynnelsen av juli er et godt stikketidspunkt for mange planteslag, blant annet lønn (CHAPMAN 1979), alm (BROEKHUIZEN 1963), lind (KLAHR og STILL 1979, FLEMER 1980), rose (BRANDON 1939), eple (FURUTA 1960, BURD og DIRR 1977), pære (HARTMANN et al. 1963), plomme (FONTANAZZA 1969) og surkirsebær (HARTMANN og BROOKS 1958, SCHØNBERG 1963, FREGONI og ROVERSI 1969). Mormaterialet bør ha fullt utviklede blader, og det må tas hensyn til at stiklingene har lett for å visne.

En del planteslag har like god rotdanningsevne helt fram til utknoppingen, som ofte foregår i august, blant annet *Prunus*-arter (BUSH 1978, FLORE og SAMS 1979) og *Acer saccharum* (DONNELLY og YAWNEY 1972). Men rotdanningsevnen avtar gjerne med økende lignifiseringsgrad (FISCHER 1969) og bladfall (WAREING 1973). SMITH og WAREING (1972b) fant for eksempel at rotdanningsevnen hos *Populus* avtar gradvis fram til midten av august.

Under modningen av skuddene foregår en rekke fysiologiske endringer, både med hensyn til karbohydrater og hormoner. Resultatet er vekststans og knoppvile. Fra september er knoppene hos de fleste lauvfellende lignoser i vårt klima i hvile. Hvilten brytes under påvirkning av den lave temperaturen i løpet av vinteren og vil som regel være fullstendig opphevet en gang i løpet av perioden desember til februar. Også under oppheving av hvilten foregår det hormonelle endringer i skuddene, og disse forandringene påvirker rotdanningsevnen.

Vedstiklingenes evne til å danne røtter øker etter hvert som hvilten brytes og kambier og knopper blir aktive (HOWARD 1965b, CHEFFINS 1975). Svellende knopper kan ha en gunstig virkning på rotdanningsevnen (VAN DER LEK 1934, WAREING 1973). FADL og HARTMANN (1967c) fant at den fysiologiske aktiviteten i pærknopper og stiklingenes evne til å danne røtter varierte på samme måte i løpet av vintermånedene. BASSUK og HOWARD (1980) påviste at fluktuasjoner i mengden av kofaktoren floridzin og



enzymet polyfenoloksydase i eplegrunnstammer samsvarte bra med endringer i rotdanningsevnen.

CUNNINGHAM og FARMER (1984) viste at rotdanningen hos vedstiklinger av *Populus balsamifera* økte fra 41 prosent i oktober til 85 prosent i april. Tilsvarende resultater er funnet for andre *Populus*-arter (VAN DER LEK 1934, NANDA og ANAND 1970), *Tilia* (SCHMIDT og TUSNADI 1979), *Salix* (VIEITEZ og PENA 1968) og en rekke andre lignoser (CHADWICH 1954). Vedstiklinger av en del rosearter rotet seg imidlertid best i perioden oktober til desember (BRANDON 1939).

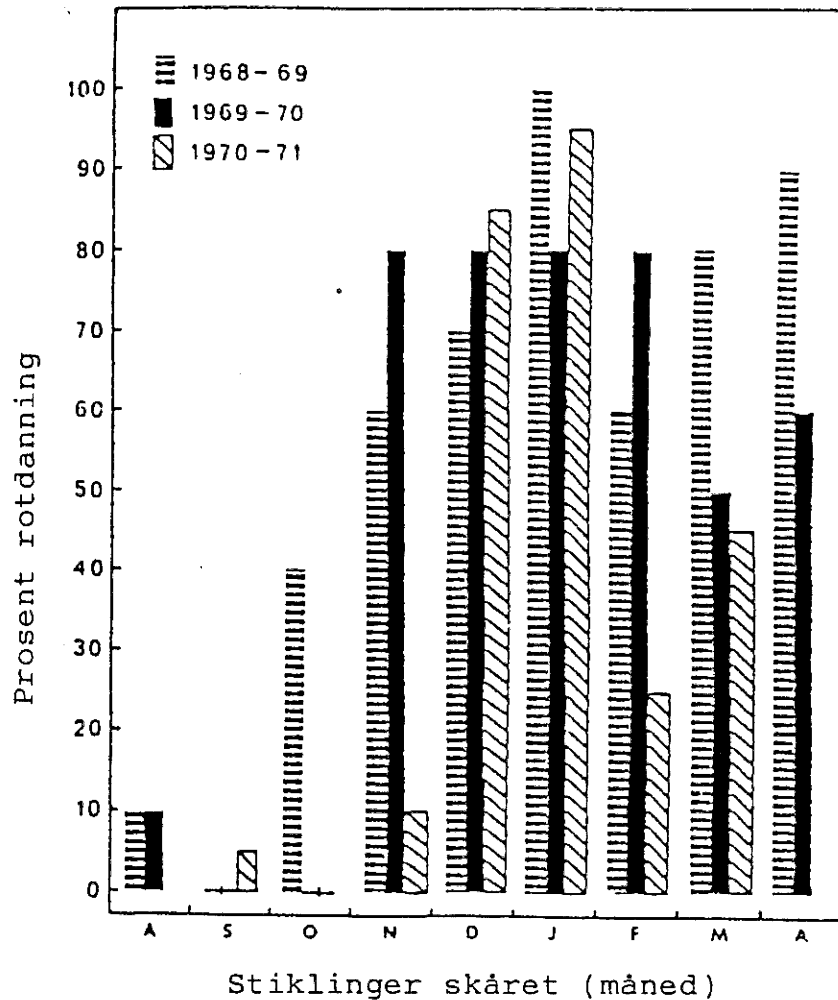
Frukttrær og grunnstammer ser ut til å ha en topp i rotdanningsevnen nokså seint på høsten, en dårlig periode i løpet av vinteren og en god periode igjen rett for knopphvilen er brutt (HANSEN og HARTMANN 1968, HOWARD og NAHLAWI 1969, DOUD og CARLSON 1972, CHAUHAN og REDDY 1974, GUERRIERO og LORETI 1975, GOLDSCHMIDT-REISCHEL 1984). Det kan ofte være gunstig å skjære stiklingene om høsten for å unngå frostskafer. De blir deretter varmebehandlet for kallusdanning og rotinitiering, kjølelagret for å bryte hvilen og så stukket rett før hvilen er fullstendig opphevet (HARTMANN og HANSEN 1958, HOWARD og GARNER 1965, ALI og WESTWOOD 1966). Stiklingene kan dermed rekke å utvikle en del røtter før knoppene bryter og transpirasjonen fra bladene begynner å trekke vann ut av dem. Vintergrønne planteslag gjennomgår også ulike vekstfaser. WAXMAN (1962) gjennomgår disse og deler året inn i fire faser:

1. Aktiv vekst (vår og forsommer)
2. Redusert vekst og inngang i hvile (sensommer og høst)
3. Hvile (vinter)
4. Utgang av hvile og vekststart (vår)

Regenerasjonsevnen i de ulike stadiene varierer fra planteslag til planteslag. Under perioden med aktiv vekst vil stiklingene være utsatt for uttørking og er avhengig av at fotosyntesen opprettholdes. Under vinterhvilen har stiklingene derimot lagre av karbohydrater, men forholdet mellom promotorer og inhibitorer kan være ugunstig for rotdanningen. Mange vintergrønne planteslag har god regenerasjonsevne etter at den aktive vekstperioden er avsluttet, det vil si i løpet av høstog vintermånedene. CHILDERS og SNYDER (1957) fant at september var en gunstig måned for rotdanning hos *Ilex*, mens rotdanningen var bedre i januar enn i november - desember for *Pieris* (CHADWICH 1949). KELLEY (1965a) økte rotdanningsevnen hos *Ilex* ved å kortdagsbehandle morplantene. Det ser derfor ut til at daglengden er en viktig regulator, i hvert fall for noen av de vintergrønne planteslagene.

Mange bartrær har samme reaksjonsmønster som lauvfellende planter; rotdanningsevnen øker under oppheving av hvilen (Figur 13). Dette er vist for *Pseudotsuga* (ROBERTS 1969, BHELLA og ROBERTS 1974), *Abies fraseri* (HINESLEY og BLAZICH 1981), *Picea glauca Conica* (JENSINGER og HOPP 1967) og *Juniperus communis Suecica* (TEUSCHER 1962). Det finnes imidlertid bartrær som avviker fra denne generelle regelen, for eksempel *Abies concolor* som ser ut til å ha bra rotdanningsevne i perioden oktober-april og *Juniperus chinensis* som danner røtter hele året (JENSINGER og HOPP 1967). *Juniperus horizontalis* rotet seg dårligst under perioden med aktiv vekst og best i løpet av høsten og vinteren (LANPHEAR og MEAHL 1963, 1966). Verken dag-

lengde eller temperatur var avgjørende for denne reaksjonsmåten. *Taxus cuspidata* hadde også best regenerasjonsevne i vinterhalvåret, men hos denne arten førte langdagsbehandling til nedgang i rotdanningssevnen. SNYDER (1955) fant for øvrig ingen sammenheng mellom rotdanningssevnen hos *Taxus*-stiklinger og knoppenes evne til å bryte.



Figur 13. Arstidsvariasjon i rotdanningen hos toppstiklinger av *Pseudotsuga menziesii*. Standard auxin-behandling er nyttet og stiklingene er skåret fra to juvenile mortrær over en 3-års periode. Ingen innsamling av stiklinger i august og april 1970-1971. Etter ROBERTS og FUCHIGAMI (1973).

Planter som formeres med rotstiklinger, viser også sesongmessige svingninger i rotdanningssevnen. Noen av disse planteslagene kan formeres til et hvilket som helst tidspunkt av året, mens andre planteslag har like typiske av- og på-perioder som skuddstiklinger (HUDSON 1955). Bringebær kan produsere nye planter fra rotbiter hele vinterhalvåret, mens rotstiklinger som tas i løpet av sommeren, slår feil. Rotbiter av løvetann og andre ugrasplanter kan imidlertid regenerere nye planter hele året igjennom.

#### 4. STIKLINGEBEHANDLING

Stiklingenes evne til å danne adventive røtter er i første rekke bestemt av genetiske, anatomiske og fysiologiske forhold hos morplanten. Men rotdanningen kan modifiseres av ulike behandlinger etter at stiklingen er skåret. Dessuten er miljømessige forhold ofte avgjørende for resultatet av stiklingformeringen.

##### 4.1 Fysiologiske forhold

###### 4.1.1 Auxiner

Auxinene ble identifisert i 1930-årene (Avsnitt 2.3.1.1). En lærte snart å utnytte den positive effekten disse stoffene har på adventiv rotdanning. Framstilling og bruk av syntetiske auxiner regnes som en milepæl i utviklingen av teknikker for vegetativ formering (HARTMANN og KESTER 1975).

I dag nyttes syntetisk framstilte auxiner i stor skala ved stiklingformering, og de er nødvendige bestanddeler i medier til in vitro-kultur (se f.eks. OLIEMAN-VAN DER MEER et al. 1971). Auxin-behandling fører til raskere rotdanning, en større rotdanningsprosent og produksjon av et større antall røtter. Tilføring av auxiner kan også bedre nydanningen av røtter hos tilbakeskårne småplanter (STRUVE og MOSER 1984). Det naturlig forekommende auxinet indol-3-eddiksyre (IAA) kan framstilles syntetisk, men det har vist seg at to andre auxiner, indol-3-smørsyre (IBA) og alfa-naftalen-eddiksyre (NAA), har større rotdanningsfremmende effekt (PEARSE og GARNER 1937, SEN og BASU 1960, HACKETT 1970). Forskjellen mellom IAA og IBA kan illustreres ved resultatene til NANDA et al. (1974b). Etter at IAA var blitt tilført basis av Populus-stiklinger, var kallus-danningen konsentrert til området nær basis av stiklingene, mens tilføring av IBA førte til kallusdanning langs en større del av stiklingene. Denne forskjellen kan skyldes at det naturlige auxinet brytes ned både av sollys og enzymer i plantene, mens de syntetiske stoffene IBA og NAA er mer bestandige (STRYDOM og HARTMANN 1960b, HARTMANN og KESTER 1975).

GRACE (1939b,g) undersøkte effekten av en rekke ulike naftalen- og indol-syrer. Mange av disse stoffene hadde like god virkning som de mest benyttede syntetiske auxinene. Seinere har både NEMETH (1981) og HAISSIG (1983) konstatert at flere syntetiske auxiner har bedre effekt enn IBA. Valget av auxin-forbindelse kan også påvirke rotkvaliteten. PEARSE (1939) fant at IBA-tilføring ga et mer findelt rotsystem enn tilføring av NAA. HAISSIG (1979) fant at aryl-estere av IAA og IBA hadde opptil 10 ganger bedre effekt enn utgangsstoffene. Ut fra disse resultatene framsatte han en hypotese om at tilførte auxiner omdannes i stiklingene før de blir virksomme (Avsnitt 2.3.1.1).

En blanding av ulike auxiner kan i en del tilfeller ha bedre effekt enn enkelt-stoffene. HARTMANN og KESTER (1975) refererer til forsøk som viser at små doser av ugrasmidler i fenoksyregruppen sammen med NAA kan ha en svært gunstig effekt

på rotdanningen, men stoffene kan dessverre i tillegg virke hemmende på utviklingen av knopper og skudd.

De syntetiske auxinene framstilles både som rene syrer og som salter av syrene. Løseligheten til disse forbindelsene er svært forskjellig, og mange av dem løser seg for dårlig i vann. Etanol er derfor mye nyttet som løsningsmiddel for auxiner. Men andre stoffer, som aceton (BECKER og DAUTZENBERG 1980), ammoniakk (NICOTRA og DAMIANO 1975) og metyl-alkoholer (HOWARD 1970) har også vært brukt. Mange av disse stoffene har hatt skadelig effekt på stiklingene. BANKO (1983) sammenliknet effekten av det vannløselige kaliumsaltet av IBA (K-IBA) og IBA løst i 50 prosent etanol. Stiklinger av *Juniperus chinensis* rotet seg atskillig bedre etter behandling med K-IBA. Auxinet kunne tilføres i overoptimale konsentrasjoner uten uheldige bivirkninger, mens stiklingene lett fikk skader ved bruk av etanol som løsningsmiddel. Pris og tilgang vil avgjøre hvilken auxin-type som nyttes i praksis. Auxiner kan tilføres stiklingene på en rekke ulike måter (HARTMANN og KESTER 1975) (konsentrasjonsområdet gjelder IBA):

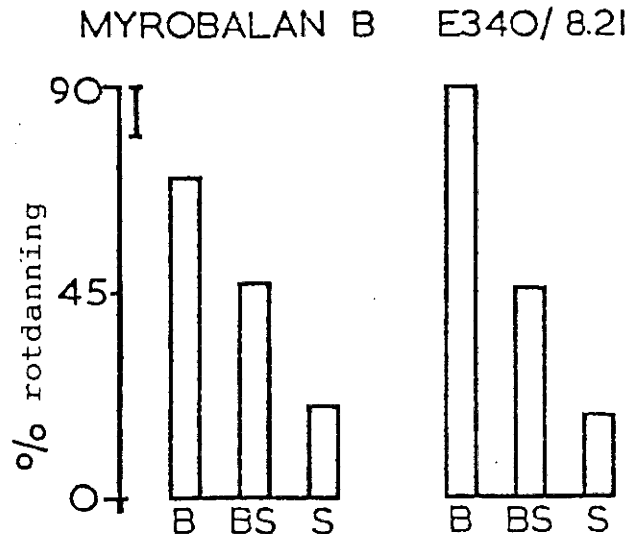
1. Dypping i talkum-pulver iblandet auxin (0,25-4,0 prosent)
2. Kortvarig (inntil 10 sek.) dypping i sterk løsning (500-10000 ppm).
3. Langvarig (24 timer) dypping i svak løsning (20-200 ppm).
4. Kultur i vann eller agar tilsatt små mengder auxin (1-50 ppm).

Det har vært utført en rekke forsøk for å sammenlikne de ulike metodene. De fleste undersøkelsene har vist at løste auxiner har bedre effekt på rotdanningen enn auxin i talkum-pulver (GRACE 1939f, MCGUIRE og SORENSEN 1966, TICKNOR 1981). HEUNG og MCGUIRE (1973) fant at det var behov for 4 1/2 ganger så mye IAA i talkum som i løsning for å oppnå den samme rotdanningen hos *Ilex*-stiklinger. Maksimalt opptak av IAA var fullført 24 timer etter dypping i løsning, mens opptaket tok 76 timer etter behandling med talkum. Det finnes imidlertid også eksempler på forsøk hvor auxin tilført i talkum-pulver har gitt best resultat (GRACE 1939c, MORGAN og LAWLOR 1976). Overoptimale konsentrasjoner av auxin virker mindre toksisk når det er blandet i talkum-pulver enn når det er løst i alkohol eller vann (BECKER og DAUTZENBERG 1980). Stiklingenes hårkledning, fuktighetsgrad og størrelsen av snittflatene er med på å bestemme hvor mye talkum som fester seg til stiklingebasis. Auxiner som er løst i væske fordeler seg jevnere og tas lettere opp av stiklingene. HOWARD (1973) gjennomgår faktorer som kan påvirke effekten av ulike auxin-konsentrasjoner. De viktigste faktorene er stiklingenes saftspenning, hvilke deler av stiklingen som blir eksponert for auxin og varigheten av behandlingen. Auxin-opptaket øker når stiklingene får tørke litt ut før de dyppes i løsningen (HOWARD og NAHLAWI 1972). NAHLAWI (1970) fant at optimal varighet av auxin-behandlingen hang nøye sammen med konsentrasjonen. Vedstiklinger av plommegrønnstammer ble behandlet med ulike konsentrasjoner av IBA løst i etanol og vann. Følgende optimale kombinasjoner av konsentrasjon og varighet ble funnet:

- 5000 ppm - 5 sekunder
- 500 ppm - 30 sekunder
- 50 ppm - 18 minutter

Det var også markert forskjell i optimal konsentrasjon ved behandling i henholdsvis 1 og 5 sekunder.

Effekten av tilførte auxiner kan være avhengig av hvor dypt stiklingene er dyppet i løsningen (Figur 14).



Figur 14. Rotdanningen hos to plommekloner etter at IBA var tilført på tre ulike måter.  
B = IBA tilført den basale sårflaten.  
BS = IBA tilført sårflaten og 2,5 cm av stiklingens basisdel.  
S = IBA tilført 2,5 cm av stiklingens basisdel, sårflaten skjermet.  
Etter NAHLAWI (1970).

NAHLAWI (1970) og HOWARD og NAHLAWI (1970) viste at rottdanningen ble redusert når vedstiklingene ble dyppet for dypt. Det var faktisk mest gunstig bare å dyppe sårflaten i auxinløsningen, mens all tilførsel av auxin til epidermis og bark syntes å virke skadelig på rottdanningen. Det er imidlertid en fare for at auxin-opptaket kan bli for lite ved en slik forsiktig dypping. I praksis må derfor dyppingen bli et kompromiss mellom eventuell skadelig effekt og ingen effekt i det hele tatt. For vedstiklinger anbefales at omlag 0,5 cm av basis dyppes i auxin-løsningen. Behandlingens varighet vil avhenge av auxin-konsentrasjon, planteslag og stiklingstype. NAHLAWI og HOWARD (1973) konstaterte at stiklinger av alle de undersøkte grunnstammene reagerte bedre på én behandling med 5000 ppm (kortvarig dypping) enn gjentatte behandlinger med lavere konsentrasjoner.

Tilføring av høye konsentrasjoner av syntetiske auxiner kan hemme utviklingen av knoppene, men kan også redusere rottdanningen (FLEMING 1966, NAHLAWI 1970, CHAUHAN og REDDY 1974, STRØMQUIST og HANSEN 1980). I mange tilfeller kan for høye auxinkonsentrasjoner virke direkte skadelig ved at auxinene gjør celler og vev i basis av stiklingene mer utsatt for angrep av mikroorganismer. Dermed får en råtning og ingen rottdanning (FLEMING 1966, HOWARD 1968, BURD og DIRR 1977, TUSTIN 1977, HOCKING og THOMAS 1981).

Optimale konsentrasjoner av auxin vil variere med årstid og stiklingstype. NANDA og ANAND (1970) påpeker at den naturlige produksjonen av auxin i stiklingene er stor om sommeren og at sommerstiklinger derfor ofte ikke behøver tilføring av syntetiske auxiner. I oktober er derimot det endogene nivået lavt, og tilføring av auxin vil ha større effekt. Høyere konsentrasjoner kan være nødvendig utover høsten. Resultatene til ROBERTS (1969) støtter denne forklaringen, mens WAREING (1973) påpeker at vinterhvilen kan medføre endringer i en rekke andre faktorer som vil være mer avgjørende for rotdanningen enn auxin-nivået. I slike tilfeller vil en ikke nødvendigvis oppnå noen virkning av auxin-tilføring.

DONELLY og YAWNEY (1972) undersøkte effekten av auxin på halvt treaktige stiklinger av *Acer saccharum*. Noen genotyper reagerte positivt på lave auxin-konsentrasjoner, mens rotdanningen hos andre genotyper ble fullstendig hemmet av alle konsentrasjoner.

En kan vanskelig gi generelle regler for auxin-behandling fordi det må tas hensyn til så mange ulike forhold ved valg av tilføringsmåte og konsentrasjon. Det finnes imidlertid flere oppslagsbøker om bruk av auxiner (se f.eks. THIMANN og BEHNKE-ROGERS 1950). Men det må understrekes at informasjonen i disse oppslagsbøkene ikke må oppfattes som eksakte anbefalinger. Til det varierer forholdene med hensyn til tid, sted og stiklingsmateriale for mye.

Den naturlige transporten av auxin i plantene foregår i basipetal retning (fra skuddspissene mot basis). Dermed skulle auxin som tilføres toppen av stiklingene, i teorien bli transportert mot basis hvor stoffet skulle hope seg opp. PEARSE (1938) behandlet vedstiklinger av *Salix* med IBA. Når auxinet ble tilført basis av stiklingen, ble røttene i hovedsak dannet fra stiklingebasis. Men når auxinet ble tilført den apikale enden ble det utviklet røtter langs hele stiklingens lengde. STRYDOM og HARTMANN (1960b) hevder at auxin-transporten i stiklingene foregår både basipetalt og akropetalt (fra basis mot apex). De fant at auxinet ble fordelt gjennom hele stiklingen i løpet av 24 timer uansett om vekststoffet ble tilført gjennom bladene eller fra stiklingebasis. Det var ingen forskjell i auxin-opptak hos stiklinger med blader og stiklinger uten blader.

MCGUIRE (1967) og MCGUIRE et al. (1969) dyppet toppen eller basis av *Ilex*-stiklinger i auxin-løsning. Auxinene ble tatt opp gjennom bladarr, sår, snittflater og gjennom intakt vev. Tilføring til basis-delen av stiklingene var mest effektivt for rotdanningen. Tilsvarende resultater er oppnådd med stiklinger fra frøplanter av furu (HAISSIG 1982c). Men effekten varierer fra planteslag til planteslag. Auxin-tilføring til bladene har vist seg mest effektivt for stiklinger av en del andre planteslag (MCGUIRE og SORENSEN 1966, MCGUIRE et al. 1968). Konsentrasjonen av auxin bør imidlertid være større når bladene tilføres auxin enn ved tilføring til stiklingebasis.

PIERIK et al. (1975) og VAN BRAGT et al. (1976) behandlet stiklinger av en rekke lignoser ved å bløtlegge hele stiklingen i 1-prosent løsninger av IAA, IBA eller NAA i noen minutter. Denne behandlingsmåten viste seg å være mer effektiv enn

de vanlige metodene for mange planteslag. Dessuten var framgangsmåten svært arbeidsbesparende.

#### 4.1.2 Mineralnæring

Et lavt innhold av mineralnæringsstoffer i stiklingene kan begrense rotdanningen. GRACE og THISTLE (1939) oppnådde for eksempel bedre rotdanning hos vedstiklinger av *Lonicera* etter at stiklingene hadde fått suge opp en svak næringsløsning. Tilsvarende resultater er oppnådd med stiklinger av *Picea abies* (GRACE 1939d) og urteaktige stiklinger av *krysantemum* og nellik (KAMP og BLUHM 1950). ELIASSON (1978) viste at næringsstoffene ikke påvirket antall røtter som ble initiert, men at røttene vokste bedre med næring i mediet. Kalsium-innholdet i løsningen var særlig viktig. Liten næringstilgang i voksemediet har ført til dårligere rotdanning hos *Ficus* (MORGAN og LAWLOR 1976), mens VAN ELK (1972) derimot registrerte lavere rotdanningsprosent med økende gjødslingsnivå. RAABE og VLAMIS (1966) fant at salter tilført gjennom vanningsvannet kunne hope seg opp i mediet og blokkere rotdanningen.

Tukey og hans medarbeidere (GOOD og TUKEY 1964, 1965, 1966, WOTT og TUKEY 1965, 1973) har utført et stort arbeid for å klarlegge effekten av utvasking av mineraler under takeformering. Det viser seg at mineralene vaskes lettest ut av eldre stiklinger som er delvis avmodnet og som vokser dårlig. Dette skyldes både at slike stiklinger inneholder flere frie mineral-ioner og at cellemembranene trolig er lettere gjennomtrengelig i eldre celler. Unge stiklinger i god vekst binder mange frie ioner under oppbyggingen av nye celler, og mineralene blir dermed beskyttet mot utvasking. Likevel kan det oppstå næringsmangel i unge stiklinger fordi syntesen av karbohydrater fortsetter uten at stiklingene har tilgang på nødvendige mineraler. Mange næringsstoffer blir transportert fra eldre blader til voksende skuddspisser. Næringsmangel vil derfor ofte vise seg først i de eldste delene av stiklingen.

Utvaskingen av næringsstoffer under takeformering kan motvirkes ved å tilføre næringsstoffer gjennom dysevannet ("nutrient mist"). Næringsstoffene kan tas opp gjennom bladene både hos urteaktige og treaktige (vintergrønne) stiklinger. De urteaktige stiklingene har imidlertid størst behov for jevn tilgang av næringsstoffer og har i mange tilfeller også størst evne til å ta opp næring. Opptak gjennom bladene er en egenskap som varierer mye fra planteslag til planteslag. Effekten av næringstilførsel kan derfor også være svært variabel.

Bedret næringstilstand i stiklingene fører ikke alltid til økt rotdanning. SORENSEN og COORTS (1968) sammenliknet takeformering med og uten tilførsel av næring. Stiklinger under take uten mineralnæring hadde størst rotdanningsprosent og dannet flest røtter. Forklaringen på den dårlige rotdanningen under "nutrient mist" kan muligens ligge i at stiklingene ikke "behøvde" å danne røtter for å lete etter næring i og med at de var vel forsynt gjennom bladene.

En stor ulempe med tilførsel av næring gjennom dysevannet er den økte algeveksten på rotdanningsmediet. En har derfor forsøkt å tilføre næring ved å blande inn langtidsvirkende gjødsel ('Osmocote') i voksemediet (MCGUIRE og BUNCE 1970, DEEN 1973). Resultatene har vært nokså varierende, men DEEN (1973) hevder at denne metoden kan ha stor betydning for planteslag som danner røtter raskt og som stikkes seint i vekstsesongen. Virkningen av de enkelte næringsstoffene er omtalt i avsnittene 2.3.2.5, 2.3.2.6, 3.1.1 og 3.1.2.

#### 4.1.3 Karbondioksyd

Under fotosyntesen bindes karbondioksyd fra lufta i karbohydrater. CO<sub>2</sub>-tilføring vil derfor som oftest øke tørrstoffproduksjonen hos plantene, og hver morplante kan dermed produsere flere og større stiklinger. En stikling med et høyt karbohydrat-innhold kan ha bedre rotdanningsevne enn en stikling med få reserver. Dessuten vil de rotede stiklingene ofte vokse raskere og opparbeide større tørrvekt når de er skåret fra en morplante tilført CO<sub>2</sub> (VON HENTIG 1974, MOE 1976). Karbondioksyd kan også tilføres stiklingene under rotdanning. Det høyere nivået av CO<sub>2</sub> fører til økt karbohydrat-assimilasjon som kan resultere i bedre rotdanningsprosent, økt antall røtter og bedre rotvekst (MOLNAR og CUMMING 1968, DAVIS og POTTER 1983b). Overvintringsevnen til rotede stiklinger kan også bedres (LOACH og WHALLEY 1975). En del planteslag ser imidlertid ikke ut til å reagere på CO<sub>2</sub>-tilførsel (LIN og MOLNAR 1980, DAVIS og POTTER 1983b). Dette kan blant annet skyldes forskjeller i plantenes evne til å regulere spalteåpningene. Når stomata er lukket, vil CO<sub>2</sub>-opptaket bli sterkt redusert. Plantenes evne til å tolerere tørkestress varierer, og CO<sub>2</sub>-opptaket kan også hemmes av vannfilmen på bladene under taakeformering. Bladoverflatens struktur og behåring kan dessuten virke inn på effekten av tilført karbondioksyd (GRANGE og LOACH 1984).

Det er tvilsomt om tilføring av karbondioksyd i seg selv har noen som helst betydning for initieringen av røtter, men røttene vokser raskere når stiklingene tilføres CO<sub>2</sub> (STRUVE 1981). Effekten av CO<sub>2</sub>-tilførsel skyldes trolig i første rekke økt produksjon av karbohydrater, men også andre prosesser kan påvirkes av karbondioksyd. CO<sub>2</sub>-nivået er en viktig faktor i reguleringen av spalteåpningene (RASCHKE 1975). Dermed vil også transpirasjonen og vannpotensialet i stiklingene påvirkes. Tilføring av høye CO<sub>2</sub>-konsentrasjoner kan også øke etylenproduksjonen (DHAWAN et al. 1981) og produksjonen av "veksthormoner" (trolig auxin) (AVERY et al. 1937).

#### 4.1.4 Soppmidler

Under rotdanningen utsettes stiklingene for angrep fra en rekke mikroorganismer. Behandling med fungicider vil derfor ofte bedre rotdanningsprosenten, særlig for planteslag som roter seg seint (DORAN 1952, HANSEN og HARTMANN 1968, MCGUIRE og VALLONE 1971, PIATKOWSKI et al. 1973, HARE 1974, GORECKI 1979, GUR et al. 1982). Soppmidlene kan tilføres sammen med vekststoff i pulverform eller i løsning, eller ved at stikkebedet vannes un-



der rotdanningen. Fungicid-behandlingen er særlig viktig de første dagene på stikkebedet, men effekten kan vare lenge (FIORINO et al. 1969, HARTMANN og KESTER 1975). For høye konsentrasjoner kan imidlertid redusere rotdanningen og utviklingen av røttene (HOCKING og THOMAS 1979, 1981). Toleransen overfor fungicider varierer fra planteslag til planteslag, og virkningen av de ulike midlene varierer blant annet med voksemedium (SMITH og POWELL 1973) og forholdene under rotdanningen (lufttilgang, temperatur).

Det har vært hevdet at virkningen av soppmidler som benomyl og kaptan ikke kan forklares bare ut fra en beskyttelse mot mikroorganismer, men at de kan ha cytokinin-liknende effekter (MCGUIRE og FLOCK 1975). HANSEN og HARTMANN (1968) kunne ikke stadfeste denne teorien, og ved nærmere undersøkelse har ikke disse stoffene hatt entydig positiv effekt på rotdanningen. TRIPATHI og SCHLOSSER (1979) fant at karbendazim, som tilhører samme fungicid-gruppe som benomyl, hadde den samme hemmende effekten på de første stadier i rotdanningen som cytokinin (Avsnitt 2.3.1.2). Den hemmende effekten ble gradvis redusert etter 3 døgn og ble satt i forbindelse med redusert nivå av DNA og RNA.

#### 4.1.5 Andre behandlinger som påvirker stiklingenes fysiologi

Allerede før auxinene ble oppdaget, forsøkte en å bedre rotdanningen ved å tilføre kjemiske stoffer. De første stoffene med en viss effekt var oksygen-frigjørende forbindelser. WINKLER (1927) brukte blant annet hydrogenperoksyd ( $H_2O_2$ ) og kaliumpermanganat ( $KMnO_4$ ) og rapporterte om bedret rotdanning hos "vanskelige" planteslag. Antall røtter økte og rotkvaliteten ble bedre, og til sammen førte dette til bedret småplantekvalitet. Etter at auxinene ble oppdaget, gikk de oksyderende stoffene ut av bruk. Men også CHILDERS og SNYDER (1957) oppnådde bedret rotdanning og utvikling av et kraftigere rotsystem etter bruk av kaliumpermanganat.

De neste stoffene som ble tatt i bruk, var umettede hydrokarboner, i første rekke etylen (ZIMMERMAN og HITCHCOCK 1933) (Avsnitt 2.3.1.5). Auxinene ble imidlertid identifisert og tatt i bruk i årene som fulgte. Disse stoffene hadde effekter på rotdanningsevnen som de største optimister spådde ville revolusjonere den vegetative formeringen. Auxinbehandling er nå en anerkjent metode, men vekststoffet auxin kan ikke betraktes som et vidundermiddel selv om det fremmer rotdanningen hos stiklinger av en rekke planteslag.

I enkelte tilfeller har hormoner som gibberelliner, cytokininer og abskissinsyre hatt positiv effekt på rotdanningen, men resultatene har hittil vært så varierende at ingen av disse stoffene er tatt i bruk kommersielt (Avsnittene 2.3.1.2, 2.3.1.3 og 2.3.1.4). Det samme kan sies om fenoler som antas å virke sammen med auxin under rotinitieringen (Avsnitt 2.3.2.1) og vitaminer som i noen tilfeller har bedret rotdanningen hos stiklinger (Avsnitt 2.3.2.7).

Tilføring av sukrose og nitrogenholdige stoffer kan ha positiv effekt på rotdanningen hos stiklinger med få reserver eller hos

stiklinger med små muligheter for fotosyntese (Avsnittene 2.3.2.4 og 2.3.2.5). Både sukker og nitrogenforbindelser er nødvendige bestanddeler i medier for in vitro-kultur (se f.eks. GAUTHERET 1969 og WELANDER 1978).

Støpsetting (plassering av deler av stiklingene under vann) kan bedre rotdanningen hos vanskelig-rotede planteslag. Den positive effekten av støpsetting kan skyldes utvasking av inhibitorer (SPIEGEL 1955), men økt respirasjon og økt etylenproduksjon er trolig medvirkende faktorer (KAWASE 1972). SWINGLE (1929) oppnådde bedret rotdanning hos vedstiklinger av *Malus* etter støpsetting i vann i ett døgn, men dersom behandlingen varte i to døgn, ble rotdanningen sterkt redusert. GUR et al. (1982) oppnådde også god rotdanning hos *Malus*-stiklinger etter støpsetting i 24 timer. En kombinasjon av støpsetting og tilføring av IBA og soppmiddel ga best rotdanning for toppstiklinger, men kombinasjonen var ikke så gunstig for basis og mellom-stiklinger.

Sentrifugering av stiklinger, både med og uten blader, har i noen tilfeller bedret rotdanningsevnen, men bare når stiklingenes basis var plassert i vann (KAWASE 1964, FADL og HARTMANN 1967a). Årsaken til den positive effekten av sentrifugering har vært tilskrevet utvasking av inhibitorer (FADL og HARTMANN 1967a), økt basipetal transport av kofaktorer (KAWASE 1964) eller en opphoping av etylen (KAWASE 1972). Resultater med stiklinger av en del ulike planteslag har imidlertid vært nokså varierende (KAWASE 1967), og stiklinger med blader tar lett skade av den uforsiktige handteringen.

#### 4.1.6 Såring

Enhver stikling har sår. En stikling er jo ifølge definisjonen en plantedel som skilles fra morplanten, og denne fradelingen kan ikke foregå uten at det oppstår sår. Så snart stiklingen er skilt fra morplanten, starter sårhelingsprosessen. Denne består av tre trinn: Suberin-produksjon, utvikling av en indre bark og kallusdanning (CHADWICH 1954, MAHLSTEDE 1954).

Suberin er en kompleks forbindelse som består av celleveggmateriale, fenolaggregater og polymerer av kitin-liknende stoffer (KOLATTUKUDY 1978). Produksjonen av suberin krever tilgang på oksygen og er fullført fra 1 til 48 timer etter skjæring av stiklingen. Suberinlaget er den første beskyttelsen mot angrep av mikroorganismer, men etter hvert som innvendig bark og kallus utvikles, blir forsvaret sterkere. Såringen utløser også produksjon av monoog polyfenoler og starter oksyderingen av allerede eksisterende fenoler (RHODES og WOOLTORTON 1978). Selv om alle stiklinger pr. definisjon er såret, brukes begrepet "såring" som regel når en del av barken nær basis av stiklingen fjernes eller når stiklingen splittes opp fra basis. Et skråsnitt kan også betraktes som en form for såring, og i tillegg er alle arr etter fjernede knopper og blader større eller mindre sår. Ulike typer såring har bedret rotdanningen hos stiklinger av en rekke planteslag: *Ligustrum* og *Vitis* (DAY 1932), *Hedera* (STOUTEMYER og BRITT 1962), *Rhododendron* og *Juniperus* (HARTMANN og KESTER 1975), *Abies* (HINESLEY og BLAZICH 1981), *Malus* (GORECKI 1979), *Magnolia* (HIEKE 1967) og *Tilia* (SCHMIDT og TUSNADI 1979). Effekten av såring er ofte større hos stiklinger med eldre ved og når auxiner tilføres etter såringen.

WELLS (1962) hevder at såring i seg selv ikke kan få en stikling til å danne røtter. Rotdanningsprosenten vil følgelig ikke bli endret. Såringen framskynder bare en prosess som det er fysiologisk grunnlag for i stiklingen. Effektene av såring er foruten en raskere rotdanning; utvikling av flere røtter og en bedre rotkvalitet fordi rotfestene blir sterkere (WELLS 1962, GORECKI 1979). YOUNG og WESTWOOD (1975) fant samme rotdanningsprosent hos sårede og usårede vedstiklinger av pære, men rotmassen var i dette tilfellet redusert hos sårede stiklinger.

Den fysiologiske mekanismen bak effekten av såring er ikke kjent. Men en rekke teorier er drøftet i litteraturen:

- Såringen fjerner en fysisk eller fysiologisk barriere (Avsnitt 2.2.3). Det har vært hevdet at et lag av sklerifiserte fiberceller kan danne slike barrierer, og at såring av stiklingene vil lage åpninger i barrieren slik at rotutvikling og gassveksling kan foregå uhindret (EDWARDS og THOMAS 1980).
- Såringen øker opptaket av auxiner (NAHLAWI 1970, HOWARD 1971), vann (DAY 1932, WELLS 1962, GRANGE og LOACH 1983b) eller andre stoffer, for eksempel sukrose (STOUTEMYER og BRITT 1962). MCGUIRE (1967) fant imidlertid at såring av Ilex-stiklinger ikke førte til noen vesentlig økning i auxin-opptaket, mens NAHLAWI (1970) hevder at opptaket av auxin gjennom sår er større enn gjennom snittflater og bladarr. HOWARD (1971) konkluderer en større undersøkelse av effekten av såring og auxinbehandling med å dele inn responsen i tre grupper:
  1. Stiklinger som hadde fordel av såring; auxiner var som oftest gitt i form av pulver-preparat.
  2. Stiklinger som rotet seg dårlig etter såring: auxiner var som regel tilført som oppløsning i etanol, og denne løsningen var trolig skadelig for stiklingene.
  3. Stiklinger som hadde fordel av såring uansett hvordan auxin ble tilført.
- Såringen utløser produksjon av etylen (ABELES 1973, ROBBINS et al. 1981, 1983) og andre fysiologisk aktive stoffer (f.eks. fenoler og enzymer (polyfenoloksydase)) (KRUL 1968, HAISSIG 1974b, RHODES og WOOLTORTON 1978). Samspillet mellom etylen og auxin kan føre til en rekke endringer i plantevevet, blant annet opphoping av karbohydrater og aminosyrer (ROBBINS et al. 1983) og økt respirasjon (ABELES 1973).

Såringsreaksjoner kan også oppstå etter at stiklingene er dyppet i sterk syre eller base. LEE et al. (1976) oppnådde bedre rotdanning hos stiklinger av en rekke planteslag etter en slik behandling. Effekten ble forklart med at de etsende stoffene bryter kjemiske bindinger, løsner cellevegger og bedrer opptaket av auxin. Men seinere undersøkelser har gitt varierende resultater, og i de fleste tilfeller har en ikke oppnådd de samme gunstige effektene (MCGUIRE 1980).

#### 4.1.7 Reduksjon av bladareal

Bladene har en rekke oppgaver. De produserer karbohydrater, auxiner, fenoler og andre stoffer som er essensielle for stiklingene (Avsnitt 2.3.3). Så lenge stiklingformeringen foregikk

under benkevinduer, var det vanskelig å holde stiklingene saftspente. Derfor ble de nederste bladene fjernet eller noe av bladflaten skåret vekk fra større blader. Dette arbeidet tar tid og er unødvendig ved tåkeformering (MAHLSTEDE 1954, CUMMING 1968, HANNAH 1979). Under forutsetning av at en klarer å holde stiklingene saftspente, vil det være en fordel at de får beholde så mange blader som mulig (ZIMMERMAN 1925). I noen tilfeller er det funnet en direkte sammenheng mellom rotdanningssevnen og antall blader på stiklingene (GORTER 1957, REUVENI og RAVIV 1981). Når en ikke fjerner blader, vil en samtidig redusere antall sår og inngangsporter for mikroorganismer. Dessuten kan bladene (nålene) være av betydning for stiklingenes vannopptak (CAMERON og ROOK 1974). Det er særlig bladene nærmest stiklingebasis som er viktige for rotdanningen (GRAHAM 1936, HANNAH 1979). Fjerning av torner kan derimot bedre rotdanningen, for eksempel hos *Pyracantha* (GRAHAM 1936).

#### 4.2 Miljømessige forhold

##### 4.2.1 Lysintensitet

Stiklingenes reaksjon på lys er avhengig av hvilke deler av stiklingene som blir eksponert for lyset. Forsøket til STRØMQUIST og ELIASSON (1979) illustrerer dette. Stiklinger av *Picea abies* ble stukket under to ulike lysnivåer og slik at enten de øvre to tredeler av stiklingen eller hele stiklingen ble belyst. Rotdanningen ble nesten fullstendig undertrykt når hele stiklingen ble eksponert for lys. Når de øvre to tredeler av stiklingen ble belyst, var rotdanningen best ved det laveste lysnivået.

En rekke forsøk har vist at belysning av basis-delen av stiklingene hemmer rotdanningen. Dette gjelder stiklinger både av urteaktige planter (SELIM 1956, ELIASSON 1978, 1980, KAWASE og MATSUI 1980) og av lignoser (KAWASE 1965a, OLIEMANVAN DER MEER et al. 1971, STRØMQUIST og ELIASSON 1979, ELIASSON og BRUNES 1980, HUSS-DANELL et al. 1980). Så lavt lysnivå som  $20 \text{ Wm}^{-2}$  førte til en halvering av rotdanningen ved in vitro-formering av eplegrunnstammen M9 sammenliknet med formering i mørke (JAMES 1983a).

Det er nokså uklart om auxin-innholdet i stiklingen øker under fravær av lys, slik som rapportert av HERMAN og HESS (1963) og KAWASE (1965a). GALSTON og HAND (1949) belyste etiolerte stengelbiter fra nyspirte erteplanter med hvitt lys. Denne behandlingen førte til redusert vekst, ikke fordi auxin-innholdet ble redusert, men trolig fordi lyset endret stengelens evne til å reagere på auxin. Seinere fant GALSTON og BAKER (1953) at lyset reduserte stengelbitenes sensitivitet til auxin hundre ganger. KAWASE og MATSUI (1980) konkluderer sine forsøk med etiolerte bønnestiklinger på samme måte, auxininholdet endrer seg ikke under mørkleggingen, men sensitiviteten til auxin øker. HACKETT (1970) arbeidet med stengelbiter av voksenformen av *Hedera helix*. Stiklingene rotet seg bra etter at de var tilført auxin og kofaktoren catechol, men bare når stiklingene sto under lavt lysnivå eller i mørke. Under høyt lysnivå dannet stiklingene svært få røtter.

Lys som tilføres den øvre delen av stiklingen, kan påvirke rotdanningen på ulike måter. Lyset kan virke hemmende (LOACH og

og WHALLEY 1978, LOACH og GAY 1979, ELIASSON og BRUNES 1980, LIN og MOLNAR 1980), fremmede (HOWARD 1965a, CARPENTER et al. 1973, ELIASSON 1978, LIN og MOLNAR 1980, HUGHES og TSUJITA 1981) eller ikke ha noen effekt (HANSEN et al. 1978, HUSS-DANELL et al. 1980, STRØMQUIST og HANSEN 1980). WAXMAN (1967) fant heller ingen entydig sammenheng mellom lysintensitet og rotdanning, men selv det laveste lysnivået (2-4 % av lysintensitet for optimal vekst) var nok til å holde stiklingene i god kondisjon mens de dannet røtter.

Artenes evne til å opprettholde fotosyntesen under dårlige lysforhold varierer (WAXMAN 1970), men toleransen hos den enkelte arten kan modifiseres av omgivelsene (akklimerings-effekt). Kompensasjonspunktet kan senkes dersom morplanten eller stiklingen får tid til å venne seg til det reduserte lysnivået.

De varierende resultatene av ulike lysintensiteter gjenspeiler også stiklingenes vannstatus og behovet for fotosynteseprodukter. Bladenes spalteåpninger vil som oftest lukke seg så snart stiklingen er skåret (CAMERON og ROOK 1974, VEIERSKOV 1984), og stiklingene har derfor små muligheter til å utnytte de tilførte lysmengdene de første dagene etter stikking. Stomata åpner seg imidlertid etter hvert som vannbalansen gjenopprettes. Dersom stiklingene etter denne perioden har et underskudd på karbohydrater (små stiklinger, dårlige lysforhold), vil tilleggslys virke positivt fordi det øker fotosyntesen. Men dersom stiklingene har nok karbohydratreserver, vil ikke tilleggslyset ha noen særlig betydning. For sterk innstråling vil øke temperaturen i bladene og kan føre til sviskader. En av de store fordelene med tåkeformering er at stiklingene kan opprettholde fotosyntesen (om enn redusert) fordi de er saftspente og dermed kan greie å holde stomata åpne. HESS og SNYDER (1955) fant at stiklinger under tåke i fullt sollys kunne akkumulere opptil åtte ganger så mye karbohydrater som stiklinger under skygget glass.

Så snart røttene er dannet, vil høy lysintensitet være gunstig for å oppnå maksimal vekst (LOACH og GAY 1979, STRUVE 1981). Tilleggslys under rotdanning kan i noen tilfeller hindre at stiklingene går inn i hvile eller at rotede stiklinger dør under overvintring (MACDONALD 1969).

#### 4.2.2 Lyskvalitet

Det er den røde delen av spekteret som har størst effekt på vekst og rotdanning hos etiolerte ertestiklinger (GALSTON og BAKER 1953). FURUYA og TORREY (1964) arbeidet med rotbiter av ert. De fant at initieringen av siderøtter ble hemmet av rødt lys. Effekten av rødt lys kunne reverseres av mørkerødt lys. Rotinitieringen syntes derfor å være styrt av fytokrom-systemet. SHAPIRO (1958) mener at fytokrom-systemet også kan være involvert i utviklingen av latente røtter hos Salix. Den røde delen av spekteret hemmet utviklingen av rotspirene i størst grad, mens mørkerødt lys kunne motvirke denne hemmingen. En mørkeperiode på 5-6 døgn var nødvendig for at de latente røttene skulle utvikle seg.

STOUTEMYER og CLOSE (1947) nyttet ulike lampetyper under driving av morplanter. Rotdanningsprosenten til stiklinger fra

disse morplantene varierte med lyskvaliteten, og det blir antyd- det at den beste rotdanningen ble oppnådd etter bruk av en lam- petype som avga lys uten den røde delen av spekteret. I tidli- gere forsøk med belysning av stiklinger (STOUTEMYER og CLOSE 1946) var den rød-oransje delen av spekteret mest gunstig, men i dette tilfellet var basis av stiklingene skjernet mot lyset.

#### 4.2.3 Daglengde

BAKER og LINK (1963) undersøkte effekten av ulike daglengder på rotdanningsevnen til stiklinger av en del lignoseslag. De fleste av de 26 planteslagene viste ingen forskjell i rotdan- ning, men hos 7 av de vanskeligste artene ga kontinuerlig belysning bedre rotdanning.

Stiklingenes reaksjon på daglengdebehandling er en direkte føl- ge av tilstanden til morplanten idet stiklingene blir skåret. Fysiologiske endringer i morplantene som følge av daglengdere- gulering kan overføres til stiklingene (Avsnitt 3.3.4). Effek- ten av daglengdebehandling vil også variere med stiklingstype og tidspunkt i vekstsesongen. Blادلøse vedstiklinger påvirkes ikke av daglengden (WAXMAN 1970), men rotdanningen hos stiklin- ger av bartrær og andre vintergrønne planter kan påvirkes i ulik grad. Vinterhvilen hos stiklinger av *Pseudotsuga* vil gradvis bli opphevet under langdagsbehandling, og dermed øker både evnen til rotdanning og evnen til vegetativ vekst (WAREING og ROBERTS 1956, BHELLA og ROBERTS 1974). MILLER (1982) fant at langdagsbehandling av *Abies*-stiklinger i 6 uker fremmet rot- danningen, selv om knopphvilen ikke var brutt før etter 10 u- ker.

Langdagsbehandling kan imidlertid hemme rotdanningen hos andre koniferer som *einer* og *barlind*, særlig når hvilen er opphevet på forhånd (KAMP og VAN DRUNEN 1958, LANPHEAR og MEAHL 1961, 1963, 1966, EVANS og MARTELL 1983). I og med at langdags- behandling kan fremme den vegetative veksten etter vinterhvi- len, må rotprimordiene konkurrere om karbohydrater og andre stoffer i stiklingene. RICHER-LECLERC et al. (1984) fant at stiklinger av *Juniperus sabina* og *Thuja occidentalis* skåret i november rotet seg bedre under 16 timers fotoperiode enn under normal daglengde (om lag 9 timer). SNYDER (1955) viste at kor- te dager forlenger hvilen hos *Taxus*, mens lange dager fremmer oppheving av hvile. Men daglengden hadde ingen betydning ver- ken for rotdanning eller rotutvikling. Korte dager under rot- danningen kunne imidlertid føre til økt vekst sesongen etter, trolig fordi næringsreserver hopet seg opp i stiklingene mens de var i hvile.

Hos andre vintergrønne arter som *Ilex*, *Buxus* og *Euonymus* har langdagsbehandling utover høsten og vinteren ført til bedre rotdanning og bedre rotkvalitet (lengre og mer findelte røtter) (LANPHEAR og MEAHL 1961, PIRINGER 1961, KELLEY 1965a, DOWNS 1966). Rotkvaliteten er imidlertid også avhengig av tempera- turforholdene under rotdanningen (PIRINGER 1961). Stiklinger av de lauvfellende planteslagene som formeres i lø- pet av sommeren, får lys nok og trenger ingen dagforlengelse. Men utover høsten kan langdagsbehandling bedre plantekvaliteten og overvintringsevnen (BAKER og LINK 1963, WAREING og SMITH 1963, WAXMAN 1965, 1970, LOACH og WHALLEY 1975).

#### 4.2.4 Medium

Rotdanningsmediet har en rekke oppgaver (MAHLSTEDE 1954, REISCH 1967, HARTMANN og KESTER 1975):

- Det må holde stiklingen i opprett posisjon.
- Det må sørge for vanntilførsel til basisdelen av stiklingen.
- Det må sørge for at stiklingens luftskifte (opptak av oksygen og utskilling av karbondioksyd) går uhindret.
- Det må danne et gunstig miljø for rotforlengelse.

Et godt medium for rotdanning karakteriseres ved følgende egenskaper (REISCH 1967): Det må være rimelig i innkjøp, lett tilgjengelig, bestandig, sykdomsfritt og lett å arbeide med. Sammensetningen av mediet må være konstant fra innkjøp til innkjøp, og mediet må være godt blandet slik at det ikke oppstår hindringer for en jevn temperaturfordeling. Mediet må videre være tilstrekkelig porøst for å sikre god lufttilgang, men må samtidig ha evne til å holde på fuktighet. Når mediet er for fuktig, vil stiklingene danne mye kallus. Et tørrere medium er fordelaktig for rotdanningen.

Mediet har ingen direkte innflytelse på initieringen av røtter, men påvirker utviklingen av røttene. Intet medium er like gunstig for alle planteslag (REISCH 1967). Kravene til medium kan også variere i forhold til årstid, stiklingstype, auxinbehandling, lysnivå, temperatur, drenering og vanningsmetode. GARNER (1969) understreker betydningen av god lufttilgang i mediet og nevner en eldre metode som gikk ut på å legge stiklinger direkte på fuktig torvmose. Lufttilgangen ble sikret samtidig som mosen sørget for å holde luftfuktigheten nær metningspunktet.

God lufttilgang er av stor betydning fordi oksygenet har viktige funksjoner i stoffskiftet og under celledeling. Utviklingen av primordier er helt avhengig av oksygen, men det er mulig at et lavt oksygen-nivå kan være gunstig for selve rotinitieringen (HAISSIG). Diffusjonen av gasser som oksygen og karbondioksyd går for øvrig mye raskere i luft enn i vann.

HITCHCOCK (1928) nevner et godt eksempel på mediets betydning for rotdanningen. Urteaktige stiklinger av *Ligustrum* utviklet ingen røtter i rein torv selv om de fikk stå i to måneder. Men etter at stiklingene var flyttet over i sand, dannet de røtter i løpet av to uker.

Vedstiklinger er mindre utsatt for uttørking enn urteaktige stiklinger og foretrekker ofte et luftigere medium (CARLSON 1966, HOWARD 1975, SPETHMANN 1982). HARRISON-MURRAY og HOWARD (1982b) undersøkte de optimale mengdene av luft og vann i mediet ved formering med bladløse vedstiklinger. Rotdanningen økte til 80 prosent ved et luftinnhold i mediet på om lag 70 volumprosent. Dette var det høyeste luftinnholdet som ble nyttet i forsøket. Svært få stiklinger dannet røtter når luftandelen var så lav som 15 prosent, og de fleste av stiklingene råtnet. Det var ingen tegn på underskudd av vann, for rotdanningen var bra selv når vanninnholdet i mediet var 7 prosent. Ved formering med vedstiklinger kan en derfor bruke et medium sammensatt av nokså grove partikler.

MAHLSTEDE (1954) og ARNOLD BIK (1973) anbefaler et luftinnhold i mediet på omlag 20 prosent ved formering med urteaktige stiklinger. GISLERØD (1982) konkluderer sine undersøkelser med at

optimalområdet ligger nær 20 prosent, men at det i enkelte tilfeller bør være å høyt som 45 prosent. Om vinteren bør mediet inneholde mer luft enn om sommeren. Luftinnholdet i mediet kan økes ved å øke dreneringshøyden (GISLERØD 1982), redusere vanningen eller tilføre oksygen (HOWARD 1975) eller ved å endre sammensetningen av mediet (HARRISON-MURRAY og HOWARD 1982b).

Stiklinger av ulike planteslag har forskjellige krav til mediet. En rekke forsøk har derfor gått ut på å sammenlikne rot-danningen hos forskjellige planteslag i ulike medier. Men en må huske at medium og vanntilførsel må sees i sammenheng (CHADWICH 1949, COPEs 1977, O'DELL og STOLTZ 1978). Et medium sammensatt av grove partikler kan tåle større vanntilførsel enn et medium av finere partikler. HITCHCOCK (1928) undersøkte rot-danningen hos en rekke planteslag etter stikking i sand, torv eller en blanding av de to mediene. De fleste planteslag kunne danne røtter i blandingen av sand og torv, men noen av slagene ga best resultat i torv, og noen dannet flest røtter i sand. Seinere års forsøk har som regel vist at medier med grøvre sammensetning har gitt best rot-danning (O'ROURKE og MAXON 1948, PATTON og RIKER 1958, LORETI og HARTMANN 1964, HARTMANN og LORETI 1965, HUME og OWENS 1970, SMITH og POWELL 1973, COPEs 1977, O'DELL og STOLTZ 1978). Det ble nyttet tåkeformering i de fleste av disse forsøkene.

Av medier som har vært prøvd, kan nevnes torv, sand, grus, jord, bark, perlite, vermiculite og vann (REISCH 1967), steinull (GISLERØD 1982), leca (HOVIND 1984), sagflis (DUNN og EGERT 1959) og kompostert slam (LEWANDOWSKI og GOVIN 1982). Nyere formeringsteknikker har til en viss grad gått bort fra de tradisjonelle mediene. Ved in vitro-kultur brukes et flytende medium eller agar, og ved nye former for tåkeformering har en forsøkt å unngå medium ved å bruke dyseanlegg som tilfører vann både ovenfra og nedenfra (BRIGGS 1966, COSTON et al. 1983).

Rotstrukturen kan påvirkes av forhold i mediet. Med stigende innhold av torv øker antallet tynne, bøyelige og forgreinede røtter. I rein sand eller et annet grovkornet medium danner stiklingene derimot tykke, skjøre og lite forgreinede røtter (LONG 1932, MAHLSTEDE 1954, COPEs 1977). LONG (1932) viste at det var forholdet mellom luft og vann i mediet som i første rekke påvirker rotstrukturen.

Surhetsgraden i mediet kan også påvirke kallusdanning og rotutvikling (HITCHCOCK og ZIMMERMAN 1926). HITCHCOCK (1928) fant at de fleste planteslag kan danne røtter ved pH-verdier mellom 4,5 og 7,0, men enkelte surjordsplanter har optimalområde mellom 3,6 og 4,1. Kallusdanningen kan bli hemmet ved pH-verdier lavere enn 4 (MAHLSTEDE 1954), mens høye pH-verdier kan føre til utvikling av en hard og kompakt kallus som kan hindre rotvekst (VAN DRUNEN og KAMP 1959). Virkningen av pH er dessuten avhengig av andre forhold i mediet som fuktighet, tilgang på oksygen og innhold av mineraler. BRUCKEL og JOHNSON (1969) fant at rot-danningen hos stiklinger av Thuja ble påvirket av surhetsgraden i mediet. Både rot-danningsprosenten og rotkvaliteten ble bedre etter hvert som pH økte fra 5,1 til 7,1, men høyere pH-verdier ga ingen ytterligere bedring. ZUCCONI og PÉRA (1978) fant at surhetsgraden i mediet hadde større virkning på rot-danningen hos bønnestiklinger enn noen av de tilførte næringsstoffene nitrogen, fosfor og kalium.



Mengden av utnyttbart kalsium i mediet kan påvirke rotdanningen, men planteslagene reagerer forskjellig (PAUL og LEISER 1968). CORMACK (1965) arbeidet med stiklinger av *Populus* og fant at rotdanningen ble dårligere etter hvert som pH økte fra 6,0 til 11,0. I alle tilfeller ble det dannet kallus, men kallus-strukturen ble endret når kalsiuminnholdet økte. Celleveggene i kallus-vevet ble etter hvert så lite gjennomtrengelige at rotprimordiene ikke greide å bryte igjennom. Forholdet mellom utnyttbare ioner av kalsium og magnesium kan også påvirke rotdanningen. PAUL og THORNHILL (1969) fant at høyere nivå enn 70 prosent utnyttbart magnesium blokkerte rotdanningen og induiserte symptomer på kalsium-mangel.

#### 4.2.5 Luftfuktighet, vannbalanse

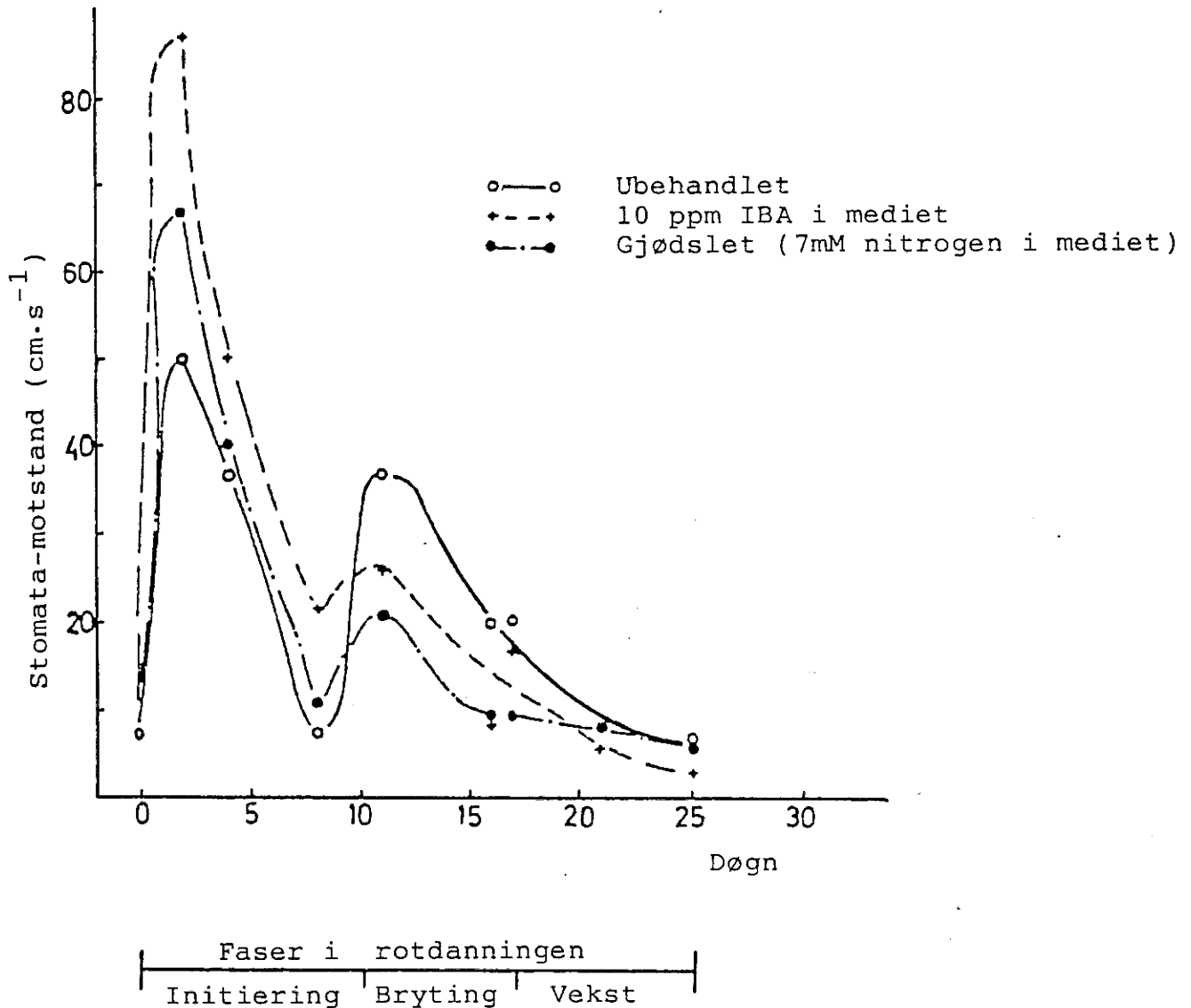
En bladstikling eller en skuddstikling mangler røtter og har derfor ingen mulighet til å erstatte vanntap på samme måte som intakte planter. Slike stiklinger er derfor utsatt for uttørring. Unge rotbiter kan også lett tørke ut (GARNER 1969). Plantene har tre måter å regulere sin indre vannbalanse på (KOZLOWSKI 1970): Absorpsjon, transpirasjon og indre redistribusjon. Stiklinger har en viss evne til å omfordele vann-reservene, men dette kan ikke på noen måte tilfredsstille bladenes behov for vann.

Stiklingene kan til en viss grad ta opp vann gjennom snittflater, bladarr og sår eller direkte gjennom bladoverflatene. GRANGE og LOACH (1983b) fant at stiklinger som hadde stått i rotdanningsmediet i om lag en uke, hadde utviklet en betydelig motstand mot vannopptak gjennom basis av stiklingen. Dette kan skyldes suberin-dannelse, en vanlig reaksjon på såring (Avsnitt 4.1.6). Stiklingene var ikke istand til å absorbere nok vann gjennom basis til å erstatte transpirasjonstapet. Dårlig kontakt mellom stiklingene og partiklene i mediet reduserte vannopptaket ytterligere. Når noe av barken ble fjernet, økte vannopptaket. Såring kan derfor bedre stiklingenes vannbalanse.

Vannbalansen vil i hovedsak være bestemt av væsketapet fra stiklingen, hvorav transpirasjonen utgjør storparten (GRANGE og LOACH 1983b). Transpirasjonen er kontrollert av atmosfæriske faktorer som innstråling, luftfuktighet, temperatur og vind, men bladstruktur og regulering av spalteåpningene påvirker også fordampingen fra stiklingene (KOZLOWSKI 1970). Vanntapet fra bladene er proporsjonalt med forskjellen mellom vandamptrykket i stiklingen og vandamptrykket i lufta utenfor stiklingen (GAY og LOACH 1977, GRANGE og LOACH 1983a). Denne differansen betegnes  $\Delta v$ . Transpirasjonen er sterkt avhengig av temperaturen, og temperaturen bestemmes i hovedsak av innstrålingen. Med økende temperatur stiger  $\Delta v$ , og dermed øker vanntapet fra stiklingen. Om natten er temperaturen lav, og innstrålingen er redusert til null. Stiklingene har derfor ofte mulighet til å gjenopprette vannbalansen i løpet av natten.

Spalteåpningene lukker seg raskt etter at stiklingen er skåret (CAMERON og ROOK 1974, GAY og LOACH 1977, SIVAKUMARAN og HALL 1979, ELIASSON og BRUNES 1980, VEIERSKOV 1984). Redusert saftspenning i plantevevet fører til at trykket i lukkecellene synker, og dermed vil stomata lukke seg. For en nærmere for-

klaring av disse mekanismene, se RASCHKE (1975). Spalteåpningenes maksimale kapasitet vil ikke bli gjenopprettet før det er dannet røtter som kan forsyne stiklingen med vann (Figur 15). Men dersom stiklingens saftspenning og luftfuktigheten rundt stiklingen kan holdes på et høyt nivå, vil motstanden mot luftskifte gjennom spalteåpningene være mindre.



Figur 15. Rotdanning hos Fuchsia-stiklinger. Etter at stiklingene er skåret, vil spalteåpningene lukke seg, selv ved tåkeformering. Transpirasjon og fotosyntese stanser opp. Spalteåpningene åpner seg gradvis i løpet av rotinitieringen, men kan seinere lukke seg igjen fordi det dannes barrierer mot vannopptak gjennom stiklingenes basis. Først når røttene har nådd en viss størrelse, blir normal vannbalanse gjenopprettet. Etter VEIERSKOV (1984).

Spalteåpningene regulerer også forholdet mellom fotosyntese og respirasjon. CAMERON og ROOK (1974) fant at spalteåpningene hos furustiklinger lukket seg raskt etter skjæring, og at fotosyntesen dermed ble redusert til et nivå så vidt over kompensasjonspunktet. Så snart røttene begynte å bryte, ble fotosyntesen omtrent tredoblet.

Det er noe uklart hvordan stiklingenes vannbalanse påvirker rotdanningssevnen. RAJAGOPAL og ANDERSEN (1980a) hevder at langvarig tørkestress hos morplantene kan redusere stiklingenes rotdanning. ARGLES (1959) hevder derimot at den stress-perioden alle stiklinger gjennomgår etter stikking, kan ha en positiv effekt på rotdanningen. Denne hypotesen kan muligens være riktig når stress-perioden er kortvarig og vannbalansen gjenopprettes raskt. Men mange forsøk har vist at dårlig saftspenning hos stiklingene eller lav luftfuktighet under formeringen fører til redusert rotdanning (SLEZINSKI og DAVIDSON 1973, GAY og LOACH 1977, LOACH 1977, LOACH og GAY 1979, RAJAGOPAL og ANDERSEN 1980a).

Selve mekanismen bak vannbalansens innflytelse på rotdanningen er ukjent. En vet imidlertid at vannpotensialet påvirker celledenes strekkingsvekst og at det derfor kan påvirke rotveksten. Men vannpotensialet har kan hende også en mer indirekte effekt på rotdanningen ved at det påvirker prosesser i plantene som karbohydratog hormonsyntese, transport og osmotiske forhold (HAISSIG ).

Ved tåkeformering kan en klare å holde stiklingene saftspente, og en del av spalteåpningene holdes åpne. Ved høye lysintensiteter vil fotosyntesen dermed bidra med karbohydrater som er viktige under rotdanningen (HOWARD 1965a). Dessuten vil vannfilmen på bladene bedre vannbalansen på andre måter. For det første senkes bladtemperaturen  $5-7^{\circ}\text{C}$  fordi varme fjernes fra bladene når vannet fordampes, og for det andre tas fordampingsvannet fra vannfilmen og ikke fra stiklingenes eget vannlager (HESS og SNYDER 1955, HESS 1965b, RASCHKE 1975).

Det kan trolig også foregå et visst vannopptak direkte gjennom bladflatene. GRANGE og LOACH (1983b) fant at dette vannopptaket utgjorde 5-20 prosent av transpirasjonen, og at det var tilstrekkelig til å bedre vannbalansen hos stressede stiklinger. Under tåkeformering kan dessuten inhibitorer bli vasket ut (TUKEY 1978) og promotornivået øke (LEE og TUKEY 1971). Tåkeformering, som gir en konstant vannfilm på bladene, kan imidlertid også ha ulemper som hemmet  $\text{CO}_2$ -opptak og utvasking av mineralnæringsstoffer. Dessuten finnes en del planteslag som ikke tåler den konstante fuktigheten på bladene. De første tåkeanleggene som var i bruk, gikk kontinuerlig hele dagen, men HESS og SNYDER (1955) fant at avbrutt tåkeformering var gunstigere. Ved avbrutt tåkeformering blir vannet tilført med passende intervaller. Når tåkeanlegget går kontinuerlig, blir mediet tilført store mengder vann, luftinnholdet blir for lite og temperaturen synker under det optimale nivået for rotdanning. Temperaturen i mediet kan økes  $6-12^{\circ}\text{C}$  når en går over fra kontinuerlig til avbrutt tåkeformering.

LOACH (1977), LOACH og WHALLEY (1978) og GRANGE og LOACH (1983a) har sammenliknet fuktighetsforholdene under tåkeformering og ved bruk av plastdekking. Ved lav lysintensitet (om høsten) var plastdekking å foretrekke, mens tåkeformering var mest gunstig under de gode lysforholdene om sommeren. Når plastdekking ble brukt i løpet av sommeren, måtte stiklingene skygges, og dermed ble fotosyntesen redusert. Innstrålingen måtte holdes under  $100 \text{ Wm}^{-2}$  for at  $\Delta v$  (differansen i vann-damptrykk) skulle ha det samme nivå som under tåkeformering. Plast lagt direkte på stiklingene var å foretrekke framfor plasttelt fordi  $\Delta v$  kunne holdes lavere selv om innstrålingen lå på et høyt nivå.

Tåkeformeringen har gjennomgått en rask utvikling med hensyn til teknisk utstyr, blant annet når det gjelder utvalg i dysetyper og reguleringsteknikk. En har også utviklet avledete metoder. Noen av disse skal kort nevnes her.

GRANGE og LOACH (1984) nyttet en kombinasjon av plastdekking og tåkeformering. Det ble konstruert et tåkeanlegg under en plasttunnel inne i veksthuset. Dette systemet ble sammenliknet med vanlig tåkeformering. For de fleste planteslag var rotdanningen den samme i de to systemene, men stiklinger med tynne, umodne blader klarte seg bedre i det nye systemet fordi det var enklere å holde en høy luftfuktighet.

WHITCOMB (1982) bygde et "vått telt" ved å dekke stiklingene med et klede som ble holdt fuktig av et tåkeanlegg. Vannmengdene kunne reduseres og dermed ble både utvaskingen av mineralnæring fra stiklingene og tilslammingen av mediet redusert i forhold til vanlig tåkeformering. Resultatene så langt har vært best ved formering i løpet av høsten og vinteren, men resultatet med sommerstiklinger kan trolig bli bedre dersom en velger et klede som greier å holde lufta rundt stiklingene vannmettet.

LEWANDOWSKI og GOUIN (1982) nyttet en duk av isolasjonsmateriale over stiklingene ved formering om sommeren. Temperaturen kunne holdes lavere under dette materialet enn under hvit plast.

På grunn av stor vanntilførsel ved vanlig tåkeformering, har en forsøkt å gå over til dysetyper som gir redusert dråpestørrelse (høytrykksdyser). SLEZINSKI og DAVIDSON (1973) oppnådde gode resultater med slikt utstyr. Formeringskammeret bør imidlertid være forholdsvis lite og en må kunne regulere lufttemperaturen. Rotdanningen under høytrykksdyser er som regel best om høsten og våren. Den sterke innstrålingen i løpet av sommeren fører til for høye temperaturer og sviskader på bladene.

Regulering av luftfuktigheten i stiklingenes omgivelser er den vanligste metoden for å redusere vanntapet. Men andre metoder har også vært forsøkt. Stiklingene kan for eksempel dyppes i eller sprøytes med en løsning av et fordampingshindrende middel. Det finnes to grupper av slike midler. Noen av midlene virker inn på stoffskifte-reaksjoner, mens de fleste av stoffene danner en hinne på overflaten av plantevevet (KOZLOWSKI 1970). De metabolske inhibitorene har hatt for mange skadelige bieffekter til å kunne brukes i praksis. Når de hinnedannende stoffene har vært nyttet til stiklinger med blader, har en som oftest redusert rotdanningen (FURUTA 1960, KOZLOWSKI 1970, BAGGOTT og JOINER 1975, DAVIS og POTTER 1981). Dette skyldes at hinnen som legger seg utenpå plantevevet, blokkerer spalteåpningene. Dermed blir ikke bare transpirasjonen, men også fotosyntesen hindret. Veksten blir følgelig redusert og i en del tilfeller dør stiklingen av mangel på karbohydrater. LOACH (1977) fant at fordampingshindrende midler økte bladenes vannpotensial midlertidig ved plastdekking, men den samme positive effekten ble ikke oppnådd ved tåkeformering. Midlet forsvant fra stiklingenes overflate i løpet av en periode på seks uker. Fordampingshindrende midler har virket positivt på rotdanningen hos vedstiklinger (WHALLEY 1974, BLAIN og DUDNEY 1978, HOWARD og CHEFFINS 1978) og hos store, halvt treaktige stiklinger av noen vintergrønne planteslag (WHITCOMB og DAVIS 1970).

#### 4.2.6 Temperatur

Det er vanskelig å beskrive generelle effekter av temperatur på rotdanningen. Virkningen vil variere med planteslag, stiklingstype og miljøforhold. Temperaturen kan dessuten påvirke rotdanningen indirekte ved å endre hormonbalansen (HEIDE 1965), kofaktor-nivået (CHALLENGER et al. 1965) og virksomheten til mikroorganismer (CAMERON og ROOK 1974, WHALLEY og LOACH 1977). Røttenes struktur kan også påvirkes av temperaturen i voksemediet. Høyere temperaturer ga et mer findelt rotsystem hos stiklinger av Buxus og Ilex (PIRINGER 1961).

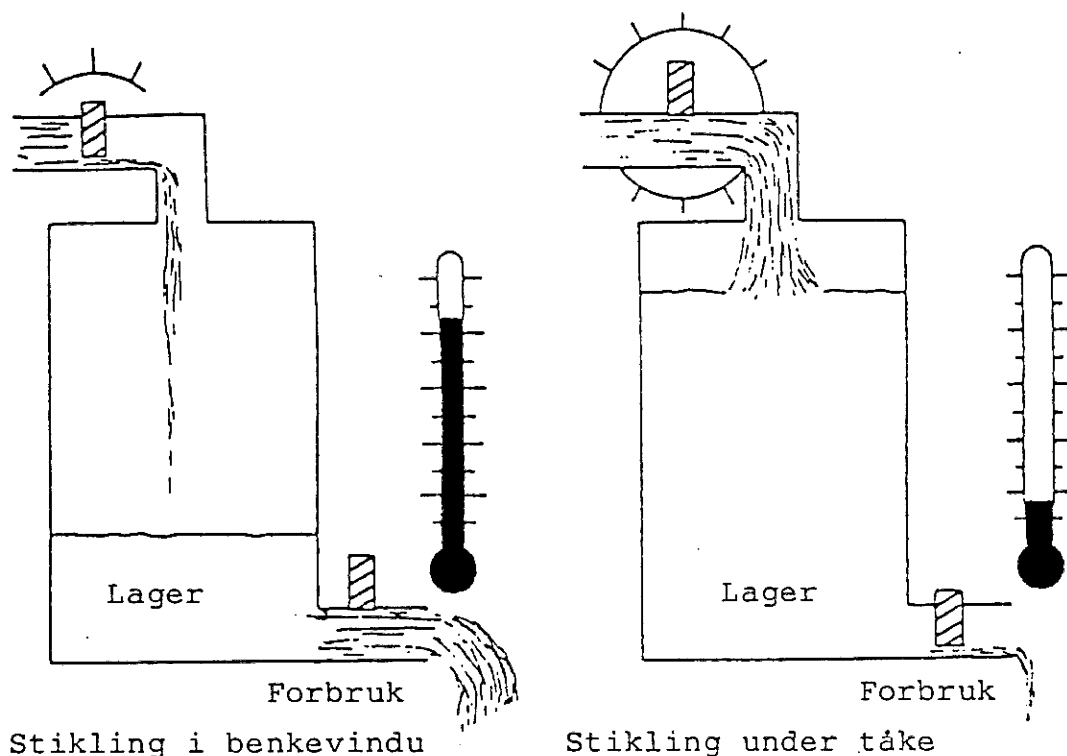
Temperaturen virker inn på rotdanningen først og fremst fordi den bestemmer forholdet mellom fotosyntese og respirasjon. Fotosyntesen er sammensatt av to ulike reaksjoner; en reaksjon som er avhengig av lys og en annen som kan foregå uten lys. Lysreaksjonen består i binding av lysenergi ved hjelp av klorofyll, mens mørkereaksjonen nytter den bundne energien til å omdanne karbondioksyd til karbohydrater. Lysreaksjonen er lite påvirket av temperaturen, mens mørkereaksjonen har en  $Q_{10}$ -verdi over 2 (KESTER 1970). Det betyr at for hver gang temperaturen øker med 10 grader, vil hastigheten til mørkereaksjonen mer enn fordobles. Ved lave temperaturer vil de enzymatiske reaksjonene (som mørkereaksjonen) begrense den samlede reaksjonshastigheten til fotosyntesen, mens prosesser som  $CO_2$ -diffusjon og binding av lysenergi vil være begrensende ved høyere temperaturer.

VEIERSKOV et al. (1982b) mener at den temperaturen morplantene vokser ved, er viktigere for karbohydrat-innholdet i stiklingene enn fotosyntesen. Temperaturen bestemmer nemlig også hastigheten til respirasjonen ( $Q_{10}$  for respirasjonen er større eller lik 2). Jo høyere temperaturen er, desto høyere vil respirasjonen være.

Ved formering med urteaktige stiklinger kan balansen mellom fotosyntese og respirasjon illustreres ved å sammenlikne forholdene i benkevinduer og under tåkeanlegg (Figur 16) (HESS og SNYDER 1955, HESS 1965b). Benkevinduene må skygges for at temperaturen ikke skal bli for høy, men likevel blir ofte bladtemperaturen høyere enn hva som er optimalt for å holde respirasjonen på et ønskelig nivå. På grunn av skyggingen blir dessuten fotosyntesen redusert. Ved tåkeforming er derimot lysnivået lite redusert og bladtemperaturen holdes lav på grunn av fordamping fra vannfilmen på bladene. Fotosyntesen blir dermed stor samtidig som respirasjonen holdes på et lavt nivå. Netto-produksjonen av karbohydrater er følgelig også stor ved tåkeforming.

Produksjon

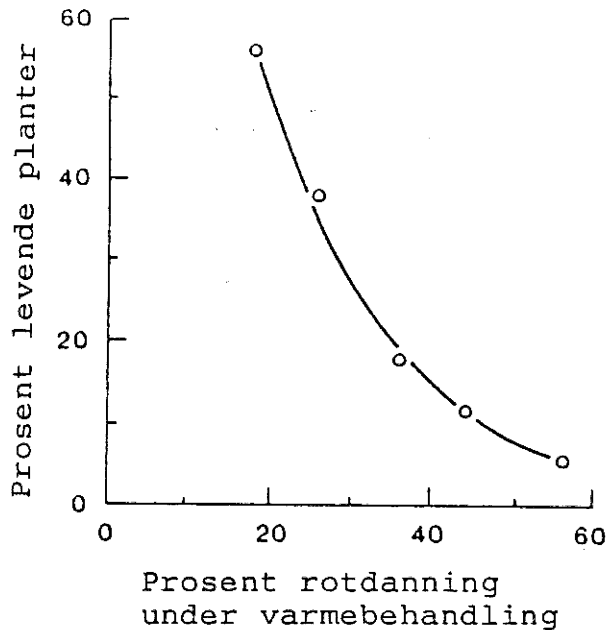
Produksjon



Figur 16. Skjematisk framstilling av samspillet mellom lysintensitet og temperatur ved formering i benkevindu og under tåke. Stiklingen er framstilt som en lagringstank for karbohydrater. Innløps-kranen er kontrollert av lysintensiteten (fotosyntese), og avløpskranen er kontrollert av temperaturen (respirasjon). I skyggede benkevinduer er lysintensiteten redusert, mens temperaturen er høy. Lavt fotosyntese-nivå og høyt respirasjonsnivå fører til at karbohydratlagrene blir små. Under tåkeformering kan fotosyntesen opprettholdes, mens respirasjonen holdes på et lavt nivå fordi vanntilføring og fordamping senker bladtemperaturen. Dette fører til opphoping av karbohydrater. Etter HESS (1965b).

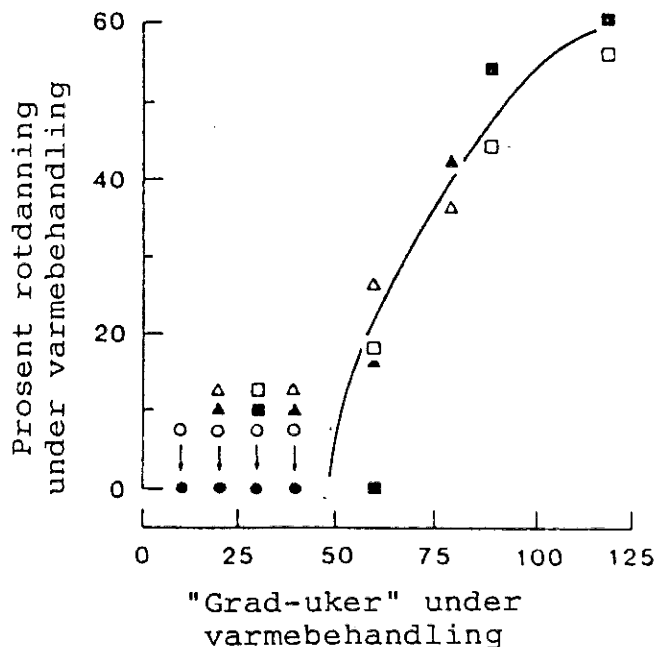
Lufttemperaturen bør holdes under om lag  $27^{\circ}\text{C}$  i løpet av dagen. Optimal temperatur for mange biokjemiske reaksjoner ligger i området  $20\text{-}25^{\circ}\text{C}$  (KESTER 1970). Om natten kan det være fordelaktig å senke lufttemperaturen så mye som mulig for å redusere respirasjonen. CAMERON og ROOK (1974) anbefaler en natt-temperatur helt ned til  $5\text{-}10^{\circ}\text{C}$ .

Vedstiklinger gjennomgår ofte en varmebehandling før de stikkes. Varmebehandlingen fremmer sårhelingen, øker respirasjonen og setter igang initieringen av rotanlegg (CHADWICH 1954). Det har vært utført en rekke forsøk for å bestemme optimal varighet og temperatur under varmebehandlingen (HARTMANN og HANSEN 1958, HOWARD og GARNER 1965, CARLSON 1966, HOWARD 1968, CHEFFINS 1975). For vedstiklinger av frukttregrunnstammer har en funnet at en behandling i to uker ved omlag  $21^{\circ}\text{C}$  er optimalt, men stiklinger som behandles i løpet av vinteren kan ha fordel av en noe lengre behandling (HOWARD 1978). Ved langvarig varmebehandling vil rotdanningen ofte bli bedre, men prosenten av etablerte stiklinger går ned (Figur 17).



Figur 17. Levende planter i november som en funksjon av rotddanning under varmebehandling om våren. Data gjelder vedstiklinger av *Acer saccharinum*. Etter WHALLEY OG LOACH (1982).

Dette skyldes først og fremst at karbohydratlagrene blir redusert på grunn av økt respirasjon (CHEFFINS og HOWARD 1982a,b), men også at den høye temperaturen bedrer forholdene for sopper og bakterier (HOWARD 1968, CAMERON og ROOK 1974, WHALLEY og LOACH 1977). En finner ofte at rotddanningen påvirkes av et samspill mellom vekststoff-behandling og temperatur under varmebehandling. Basisdelen av stiklingene kan holdes friske, og rotddanningen kan økes ved å senke temperaturen og redusere IBA-konsentrasjonen (WHALLEY 1974, TUSTIN 1977). WHALLEY og LOACH (1981,1982) har innført faktoren "grad-uker" for å beskrive effekten av varmebehandling. Denne faktoren finnes ved å multiplisere temperaturen i grader Celsius med antall uker varmebehandling varer. Rotddanningsprosenten øker med stigende verdi av faktoren "grad-uker" (Figur 18). En må imidlertid merke seg at prosenten av etablerte stiklinger avtar med økende verdi av "grad-uker" (jfr. Figur 17).



Figur 18. Rotdanning som en funksjon av akkumulert temperatur ("grad-uker") under varmebehandling av vedstiklinger. Apne symboler viser *Acer saccharinum* og lukkede symboler viser *Laburnum x vossii*. Varmebehandling i 2 uker (○●), 4 uker (△▲) eller 6 uker (□■). Ingen røtter ble dannet før stiklingene var behandlet i 50 "grad-uker". Etter WHALLEY og LOACH (1982).

Etter varmebehandling bør stiklingene lagres kjølig for å redusere respirasjonen og bryte knoppvilen (HATCHER og GARNER 1957). Stikkingen bør foregå tidlig om våren mens temperaturen i luften er lav. Dermed hemmes knoppbrytingen. Brytende knopper konkurrerer med rotprimordiene om karbohydrater, og skuddveksten kan føre til at stiklingen tørker ut før røttene er dannet.

Skuddstiklinger med blader kan lagres inntil 10-12 uker dersom temperaturen er mellom 0 og 2°C, luftfuktigheten holdes over 90 prosent og en kan hindre soppangrep (PRYOR og STEWART 1963, HEURSEL og KAMOEN 1976, EISENBERG et al. 1978, DAVIS og POTTER 1985).

Kallus-utviklingen er også sterkt temperatur-avhengig. SHIPPY (1930) observerte kallus-danning i temperatur-området fra 0 til 40°C hos vedstiklinger av eple, men i området fra 0 til 5°C gikk utviklingen svært sakte. Kallus-danningen økte med stigende temperatur i området fra 5 til 32°C. Ved høyere temperaturer oppsto det lett skader. Temperaturer under 20°C var mest gunstig for å unngå råtning.

SWINGLE (1929) fant at rotdanningen hadde en noe høyere optimumtemperatur enn utviklingen av kallus. Hos eplestiklinger var det mest gunstige temperatur-området for rotdanning 24-29°C. Optimumtemperaturen var lavere når mediet var fuktig eller når det hadde et lavt oksygeninnhold. ALBERT (1975) hevder at optimumtemperaturen for rotvekst ligger mel-



lom 20 og 28°C, men temperatur-området vil trolig variere fra planteslag til planteslag (se f.eks. OOISHI et al. 1978). DYKEMAN (1976) hevder at optimal temperatur for rotinitiering ikke nødvendigvis behøver å være den samme som optimal temperatur for rotvekst. Hos stiklinger av Chrysanthemum og Forsythia var rotinitieringen best ved om lag 30°C, men rotutviklingen var bedre ved om lag 25°C. Temperaturen under rotinitiering bør ifølge Dykeman ligge i området 27-33°C, mens rotutviklingen bør foregå ved temperaturer mellom 17 og 25°C. I praksis kan det derfor være fornuftig å nytte en forholdsvis høy temperatur de første døgnene etter stikking og deretter senke temperaturen til et nivå som er gunstigere for rotutvikling. Varigheten av de to periodene vil variere både med årstid og planteslag.

Det er også fordelaktig å holde bladtemperaturen lavere enn temperaturen i stiklingenes basis. Dermed reduseres vanntap og respirasjon fra bladene, mens rotinitieringen får optimale forhold. Det er vanlig å heve temperaturen i rotdanningsmediet ved å tilføre undervarme. Dette kan for eksempel gjøres ved å legge termostat-styrte varmekabler i stikkebedet (HARTMANN og KESTER 1975, WHALLEY og RANDALL 1976).

ZIMMERMAN (1925) konkluderte sine formeringsforsøk med at temperaturen hadde liten betydning for rotdanningen hos "vanskelige" planteslag. Disse dannet få røtter uansett. Men temperaturen påvirket rotdanningshastigheten hos planteslag som lett dannet røtter. NELSON (1966) undersøkte effekten av undervarme på stiklinger av mer enn 80 planteslag og fant at 65 av disse rotet seg like bra uten undervarme. Han stiller derfor spørsmålsteget ved nødvendigheten av å bruke undervarme til stiklinger av alle planteslag.

PATTON og RIKER (1958) hevder at undervarme kan øke rotdanningen enkelte "gode år", men at økt temperatur ofte har skadelig effekt når stiklingene er svake eller når forholdene ellers er ugunstige for rotdanning.

## 5. LITTERATUR

- ABELES, F.B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press, New York, 302 s.
- ALBERT, L.S. 1975. Physiology of roots. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 25: 392-399.
- ALI, N. og M.N. WESTWOOD, 1966. Rooting of pear cuttings as related to carbohydrates, nitrogen, and rest period. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 88: 145-150.
- - 1968. Juvenility as related to chemical content and rooting of stem cuttings of *Pyrus* species. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 93: 77-82.
- ALTMAN, A. 1972. The role of auxin in root initiation in cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 22: 280-294.
- ALTMAN, A. og P.F. WAREING, 1975. The effect of IAA on sugar accumulation and basipetal transport of <sup>14</sup>C-labelled assimilates in relation to root formation in *Phaseolus vulgaris* cuttings. Physiol. Plant. 33: 32-38.
- ANDERSEN, A.S. 1975. Ethylene and root initiation in cuttings. Proc. 2nd int. Symp. Plant Growth Regulators, Sofia: 524-530.
- ANDERSEN, A.S., J. HANSEN, B. VEIERSKOV og E.N. ERIKSEN, 1975. Stock plant conditions and root initiation on cuttings. Acta Hort., 54: 33-38.
- ANZAI, T. 1975. Two phases in adventitious root formation in *Phaseolus mungo* hypocotyl cuttings, a phase sensitive to an inhibitor of RNA or protein synthesis and a phase sensitive to an inhibitor of DNA synthesis. J. Exp. Bot., 26: 580-588.
- ARGLES, G.K. 1959. Root formation and root development in stem cuttings: a re-examination of certain fundamental aspects. Ann. Appl. Biol., 47: 626-627.
- ARNOLD BIK, R. 1973. Some thoughts of the physical properties of substrates with special reference to aeration. Acta Hort., 31: 149-160.
- ASHEIM, H. 1985. Studium over variasjon hjå *Ribes rubrum* L. i Skandinavia. Hovedoppgave, NLH. 62 s.
- ASHIRU, G.A. og R.F. CARLSON, 1968. Some endogenous rooting factors associated with rooting of East Malling II and Malling-Merton 106 apple clones. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 92: 106-112.
- ASSAF, R. 1966. (The rooting ability of successive nodes and internodes of branches of some fruiting species). J. Agric. trop. Bot. appl., 13: 289-335 (Ikke sett, ref. HcA, 37: 2020).
- AUNG, L.H. 1972. The nature of root-promoting substances in *Lycopersicon esculentum* seedlings. Physiol. Plant. 26: 306-309.
- AVERY, Jr., G.S., P.R. BURKHOLDER og H.B. CREIGHTON, 1937. Growth hormone in terminal shoots of *Nicotiana* in relation to light. Am. J. Bot., 24: 666-673.
- BAADSMAND, S. og A.S. ANDERSEN, 1984. Transport and accumulation of indole-3-acetic acid in pea cuttings under two levels of irradiance. Physiol. Plant., 61: 107-113.

- BACHELARD, E.P. og B.B. STOWE, 1963. Rooting of cuttings of *Acer rubrum* L. and *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Austr. J. Biol. Sci.*, 16: 751-767.
- BAGGOTT, A.J. og J.N. JOINER, 1975. Effects of shade, mist and anti-transpirant on rooting and nutrient leaching of *Ligustrum japonicum* and *Chrysanthemum morifolium* cuttings. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, 87: 474-477.
- BAKER, R.L. og C.B. LINK, 1963. The influence of photoperiod on the rooting of cuttings of some woody ornamental plants. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 82: 596-601.
- BALDINI, E. og B. MOSSE, 1956. Observations on the origin and development of sphaeroblasts in the apple. *J. hort. Sci.*, 31: 156-162.
- BANKO, T.J. 1983. Effects of IBA, K-IBA, and ethyl alcohol on rooting of *Juniperus chinensis* L. *Hetzii*. *Plant Prop.*, 29(2): 8-10.
- BANKO, T.J. og A.A. BOE, 1975. Effects of pH, temperature, nutrition, Ethephon, and Chlormequat on endogenous cytokinin levels of *Coleus blumei* Benth. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 100: 168-172.
- BANSAL, M.P. og K.K. NANDA, 1981. IAA oxidase activity in relation to adventitious root formation on stem cuttings of some forest tree species. *Experimentia*, 37: 1273-1274.
- BASSUK, N.L. og B.H. HOWARD, 1980. Seasonal rooting changes in apple hardwood cuttings and their implications to nurserymen. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 30: 289-293.
- - 1981. A positive correlation between endogenous root-inducing cofactor activity in vacuum-extracted sap and seasonal changes in rooting of M26 winter apple cuttings. *J. hort. Sci.*, 56: 301-312.
- BASSUK, N.L., L.D. HUNTER og B.H. HOWARD, 1981. The apparent involvement of polyphenol oxidase and phloridzin in the production of apple rooting cofactors. *J. hort. Sci.*, 56: 313-322.
- BASTIN, M. 1966. Root initiation, auxin level and biosynthesis of phenolic compounds. *Photochem. Photobiol.*, 5: 423-429.
- BASU, R.N. 1971. Hormonal basis of regeneration of roots on cuttings. *Indian Agric.*, 15: 69-85.
- BASU, R.N. og S.K. GHOSH, 1974. Effect of nitrogen nutrition of stock plants of *Justicia gendarussa* L. on the rooting of cuttings. *J. hort. Sci.*, 49: 245-252.
- BASU, R.N., B.N. ROY og T.K. BOSE, 1970. Interaction of abscisic acid and auxins in rooting of cuttings. *Plant and Cell Physiol.*, 11: 681-684.
- BATTEN, D.J. og M.G. MULLINS, 1978. Ethylene and adventitious root formation in hypocotyl segments of etiolated mungbean (*Vigna radiata* (L.)Wilczek) seedlings. *Planta*, 138: 193-197.
- BEAKBANE, A.B. 1961. Structure of the plant stem in relation to adventitious rooting. *Nature*, 192: 954-955.
- 1969. Relationships between structure and adventitious rooting. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 192-201.
- BECKER, A. og H. DAUTZENBERG, 1980. Wuchsstofftrager im Test. *Dtsch. Baumsch.*, 32(1): 10-12.
- BHATTACHARYA, S. og K.K. NANDA, 1978. Stimulatory effect of purine and pyrimidine bases and their role in the mediation of auxin action through the regulation of carbohydrate metabolism during adventitious root formation in hypocotyl cuttings of *Phaseolus mungo*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 88: 283-293.

- BHATTACHARYA, N.C., N.P. KAUR og K.K. NANDA, 1975. Transients in isoperoxidases during rooting of etiolated stem segments of *Populus nigra*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 167: 159-164.
- BHATTACHARYA, N.C., S.S. PARMAR og K.K. NANDA, 1976. Isoenzyme polymorfism of amylase and catalase in relation to rooting etiolated stem segments of *Populus nigra*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 170: 133-142.
- BHATTACHARYA, N.C., S. BHATTACHARYA og K.K. NANDA, 1978. Isoenzyme polymorfism of peroxidase, IAA-oxidase, catalase and amylase in rooting etiolated stem segments of *Salix tetrasperma*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 172: 439-452.
- BHELLA, H.S. og A.N. ROBERTS, 1974. The influence of photoperiod and rooting temperatures on rooting of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 99: 551-555.
- - 1975. Bud and cambial activity in Douglas-fir as related to stem cutting rootability. *For. Sci.*, 22: 269-275.
- BIRAN, I. og A.H. HALEVY, 1973a. The relationship between rooting of dahlia cuttings and the presence and type of bud. *Physiol. Plant.*, 28: 244-247.
- - 1973b. Endogenous levels of growth regulators and their relationship to the rooting of dahlia cuttings. *Physiol. Plant.*, 28: 436-442.
- - 1973c. Stock plant shading and rooting of dahlia cuttings. *Scientia Hort.*, 1: 125-131.
- BLACK, D.K. 1972. The influence of shoot origin on the rooting of douglas-fir stem cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 22: 142-157.
- BLAIN, A.Q.M. og P.J. DUDNEY, 1978. Water status in relation to rooting hardwood quince cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 28: 245-248.
- BLAIR, D.S., M. MACARTHUR og S.H. NELSON, 1956. Observations in the growth phases of fruit trees. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 67: 75-79.
- BLAZICH, F.A. og C.W. HEUSER, 1979. A histological study of adventitious root initiation in mung bean cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 104: 63-67.
- - 1981. Effects of selected putative inhibitors of ribonucleic acid or protein synthesis on adventitious root formation in mung bean cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 106: 8-11.
- BLAZICH, F.A. og R.D. WRIGHT, 1979. Non-mobilization of nutrients during rooting of *Ilex crenata* Thunb. cv. *Convexa* stem cuttings. *HortScience*, 14: 242.
- BLAZICH, F.A., R.D. WRIGHT og H.E. SCHAFFER, 1983. Mineral nutrient status of 'Convexa' holly cuttings during intermittent mist propagation as influenced by exogenous auxin application. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 108: 425-429.
- BOJARCZUK, K. 1975. Effect of auxin cofactors on rooting and the effect of gibberellic acid on shoot growth of lilac softwood cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 25: 485-491.
- 1979. Studies on rooting cofactors in lilac (*Syringa vulgaris* L.) cuttings. *Acta Hort.*, 91: 501-505.
- BOJARCZUK, K. og L.S. JANKIEWICZ, 1975. Rooting of *Syringa vulgaris* L. softwood cuttings using auxin, vitamins, phenolic substances, indole, SADH and abscisic acid. *Acta Agrobot.*, 28: 229-239 (Ikke sett, ref. *HcA*, 47: 721).

- BORCHERT, R. 1976. The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hort.*, 56: 21-36.
- BOSE, T.K., B.N. ROY og R.N. BASU, 1972. Synergism between auxins and phenolic compounds in the rooting of cuttings. *Indian Agric.*, 16: 171-176.
- BOULIENNE, R. og M. BOULIENNE-WALRAND, 1955. Auxines et boutarage. Rpt. 14th int. hort. Cong., Vol. I: 231-238.
- BRANDON, D. 1939. Seasonal variations of starch content in the genus *Rosa* and their relation to propagation by stem cuttings. *J. pomol. hort. Sci.*, 17: 233-253.
- BREEN, P.J. og T. MURAOKA, 1973. Effect of indolebutyric acid on distribution of <sup>14</sup>C-photosynthate in softwood cuttings of 'Marianna 2624' plum. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 98: 436-439.
- - 1974. Effect of leaves on carbohydrate content and movement of <sup>14</sup>C-assimilate in plum cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 99: 326-332.
- BRIAN, P.W., H.G. HEMMING og D. LOWE, 1960. Inhibition of rooting of cuttings by gibberellic acid. *Ann. Bot. N.S.*, 24: 407-419.
- BRIGGS, B.A. 1966. An experiment in air rooting. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 16: 139-141.
- BROEKHUIZEN, J.T.M. 1963. Verdere ervaringen met het stekken onder waternevel. *Ned. Bosb. Tijdschr.*, 35: 435-444.
- BRUCKEL, D.W. og E.P. JOHNSON, 1969. Effects of pH on rootability of *Thuja occidentalis*. *Plant Prop.*, 15(4): 10-12.
- BRUNNER, H. 1978. Einfluss verschiedener Wuchsstoffe und Stoffwechselgifte auf wurzelregenerierendes Gewebe von *Phaseolus vulgaris* L. Veränderungen des Wuchsstoffgehaltes sowie der Peroxydase- und der IAA-Oxidase Aktivität. *Z. Pflanzenphysiol.*, 88: 13-23.
- BURD, S.M. og M. DIRR, 1977. Propagation of selected *Malus taxa* from softwood cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 27: 427-432.
- BUSH, R. 1978. Summer rooting of stone fruit understock cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 28: 63-64.
- BUTTROSE, M.S. 1966. Use of carbohydrate reserves during growth from cuttings of grape vine. *Austr. J. Biol. Sci.*, 19: 247-256.
- CAMERON, R.J. og D.A. ROOK, 1974. Rooting stem cuttings of radiata pine: environmental and physiological aspects. *N.Z.J. For. Sci.*, 4: 291-298.
- CARLSON, M.C. 1950. Nodal adventitious roots in willow stems of different ages. *Am. J. Bot.*, 37: 555-561.
- CARLSON, R.F. 1966. Factors influencing root formation in hardwood cuttings of fruit trees. *Mich. Quart. Bul.*, 48: 449-454.
- CARPENTER, W.J., G.R. BECK og G.A. ANDERSON, 1973. High intensity supplementary lighting during rooting of herbaceous cuttings. *HortScience*, 8: 338-340.
- CHADWICK, L.C. 1930. Influence of position of basal cut on rooting and arrangement of roots on deciduous softwood cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 27: 487-494.
- 1933. Studies in plant propagation. The influence of chemicals, of the medium, and of the position of the basal cut, on the rooting of evergreen and deciduous cuttings. Cornell, N.Y. Agr. Exp. Stn. Bul. 571. 53 s.
- 1949. The effect of certain mediums and watering methods on the rooting of cuttings of some deciduous and evergreen plants. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 53: 555-566.

- CHADWICK, L.C. 1953. The importance of uniformity and timeliness in the selection of propagating wood. Proc. int. Plant Prop. Soc., 2: 43-50.
- 1954. The fundamentals of propagating deciduous shrubs by hardwood cuttings. Proc. int. Plant Prop. Soc., 3: 120-133.
- CHALLENGER, S., H.J. LACEY og B.H. HOWARD, 1965. The demonstration of root promoting substances in apple and plum rootstocks. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1964: 124-128.
- CHANDRA, G.R., L.E. GREGORY og J.F. WORLEY, 1971. Studies on the initiation of adventitious roots on mung bean hypocotyl. Plant and Cell Physiol., 12: 317-324.
- CHANDRA, G.R., J.F. WORLEY, L.E. GREGORY og H.D. CLARK, 1973. Effect of 6-benzyladenine on the initiation of adventitious roots on mung bean hypocotyl. Plant and Cell Physiol., 14: 1209-1212.
- CHAPMAN, D.J. 1979. Propagation of *Acer campestre*, *A. platanooides*, *A. rubrum* and *A. ginnala* by cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 29: 345-348.
- CHAUHAN, K.S. og T.S. REDDY, 1974. Effect of growth regulators and mist on rooting in stem cuttings of plum (*Prunus domestica* L.). Indian J. Hort., 31: 229-231 (Ikke sett, ref. HcA, 46: 3014).
- CHEFFINS, N.J. 1975. Nursery practice in relation to the carbohydrate resources of leafless hardwood cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 25: 190-193.
- CHEFFINS, N.J. og B.H. HOWARD, 1982a. Carbohydrate changes in leafless winter apple cuttings. I. The influence of level and duration of bottom heat. J. hort. Sci., 57: 1-8.
- - 1982b. Carbohydrate changes in leafless winter apple cuttings. II. Effects of ambient air temperature during rooting. J. hort. Sci., 57: 9-15.
- CHIBBAR, R.N., K. GURUMURTI og K.K. NANDA, 1979. Changes in IAA oxidase activity in rooting hypocotyl cuttings of *Phaseolus mungo* L. Experimentia, 35: 202-203.
- CHILD, R.D. og R.F. HUGHES, 1978. Factors influencing rooting in hardwood cuttings of apple cultivars. Acta Hort., 79: 43-48.
- CHILDERS, J.T. og W.E. SNYDER, 1957. The effect of time of taking cuttings on the rooting of three cultivars of American holly (*Ilex opaca* Ait.). Proc. Am. Soc. hort. Sci., 70: 445-450.
- CHIN, T.-Y., M.M. MEYER, Jr. og L. BEEVERS, 1969. Abscisic acid stimulated rooting of stem cuttings. Planta, 88: 192-196.
- CHMELAR, J. 1974. Propagation of willows by cuttings. N.Z.J. For. Sci., 4: 185-190.
- CHONG, C. 1982. Rooting cuttings with ethephon. Am. Nurserym., 156(2): 81-83.
- CHRISTENSEN, M.V., E.N. ERIKSEN og A.S. ANDERSEN, 1980. Interaction of stock plant irradiance and auxin in the propagation of apple rootstocks by cuttings. Scientia Hort., 12: 11-17.
- COORTS, G.D. 1969. The effect of minor element deficiency on rooting of woody ornamentals. Plant Prop. 15(3): 15-16.
- COPES, D.L. 1977. Influence of rooting media on root structure and rooting percentage of Douglas-fir cuttings. Silvae Gen. 26: 102-106.

- CORMACK, R.G.H. 1965. The effect of calcium ions and pH on the development of callus tissue on stem cuttings of balsam poplar. *Can. J. Bot.*, 43: 75-83.
- COSTON, D.C., G.W. KREWER, R.C. OWINGS og E.G. DENNY, 1983. Air rooting of peach semihardwood cuttings. *HortScience*, 18: 323-324.
- CUMMING, W.A. 1968. Trimmed versus untrimmed cuttings under mist. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 18: 309-311.
- CUNNINGHAM, T.W. og R.E. FARMER, Jr. 1984. Seasonal variation in propagability of dormant balsam poplar cuttings. *Plant Prop.*, 30(1): 13-15.
- DANILOV, A.I. 1965. (The rooting of apple cuttings with electrical heating and artificial mist). *Dokl. mosk. sel.-hoz. Akad. K.A. Timirjazeva No. 111(2): 53-59.* (Ikke sett, ref. *Hca*, 36: 6011).
- DAVIS, T.D. og J.R. POTTER, 1981. Current photosynthate as a limiting factor in adventitious root formation on leafy pea cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 106: 278-283.
- - 1983a. Effect of localized etiolation of stock plants on the rooting of *Rhododendron* cuttings. *J. Environ. Hort.*, 1: 96-98.
- - 1983b. High CO<sub>2</sub> applied to cuttings: Effects on rooting and subsequent growth in ornamental species. *HortScience*, 18: 194-196.
- - 1985. Carbohydrates, water potential and subsequent rooting of stored *Rhododendron* cuttings. *HortScience*, 20: 292-293.
- DAY, L.H. 1932. Is the increased rooting of wounded cuttings sometime due to water absorption? *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 29: 350-352.
- DEEN, J.L.W. 1973. Nutrition of cuttings under mist. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 23: 137-141.
- DELARGY, J.A. 1979. Etiolation and root formation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 29: 32-36.
- DELARGY, J.A. og C.E. WRIGHT, 1978. Root formation in cuttings of apple (cv. Bramley's Seedling) in relation to ringbarking and to etiolation. *New Phytol.*, 81: 117-127.
- - 1979. Root formation in cuttings of apple in relation to auxin application and to etiolation. *New Phytol.*, 82: 341-347.
- DHAWAN, K.R., P.K. BASSI og M.S. SPENCER, 1981. Effects of carbon dioxide on ethylene production and action in intact sunflower plants. *Plant Physiol.*, 68: 831-834.
- DHILLON, B.S. 1963. Influence of stock plants treated with various levels of nitrogen in combination with day-length on rooting of black currant stem cuttings. *Indian J. Hort.*, 20: 34-37.
- DHUA, R.S., S.K. MITRA, S.K. SEN og T.K. BOSE, 1983. Changes in endogenous growth substances, cofactors and metabolites in the rooting of mango cuttings. *Acta Hort.*, 134: 147-162.
- DONNELLY, J.R. og H.W. YAWNEY, 1972. Some factors associated with vegetatively propagating sugar maple by stem cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 22: 413-430.
- DOORENBOS, J. 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combinations. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Ser. C*, 57: 99-102.
- DORAN, W.L. 1952. Effects of treating cuttings of woody plants with both a root inducing substance and a fungicide. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 60: 487-491.

- DORE, J. 1953. Seasonal variation in the regeneration of root cuttings. *Nature*, 172: 1189.
- DOUD, S.L. og R.F. CARLSON, 1972. Propagation methods of fruit tree cultivars from hardwood cuttings. *Fruit Var. Hort. Dig.*, 26(4): 80-83.
- - 1977. Effect of etiolation, stem anatomy, and starch reserves on root initiation of layered *Malus* clones. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 102: 487-491.
- DOWNES, R.J. 1966. Light and the growth of hollies. *Proc. 40th Mtg. Holly Soc. Am.*: 6-7. (Ikke sett, ref. HcA, 37: 1461).
- DRUART, P., C. KEVERS, P. BOXUS og T. GASPAR, 1983. In vitro promotion of root formation by apple shoots through darkness effect on endogenous phenols and peroxidases. *Z. Pflanzenphysiol.*, 108: 429-436.
- DUNN, S. og R. EGGERT, 1959. Propagation of woody plants. *Stn. Bul. N.H. Agr. Exp. Stn.* 465. 12 s.
- DYKEMAN, B. 1976. Temperature relationship in root initiation and development of cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 26: 201-207.
- EDWARDS, R.A. og M.B. THOMAS, 1980. Observations on physical barriers to root formation in cuttings. *Plant Prop.*, 26(2): 6-8.
- EISENBERG, B.A., G.L. STABY og T.A. FRETZ, 1978. Low pressure and refrigerated storage of rooted and unrooted ornamental cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 103: 732-737.
- ELIASSON, L. 1978. Effects of nutrients and light on growth and root formation in *Pisum sativum* cuttings. *Physiol. Plant.*, 43: 13-18.
- 1980. Interaction of light and auxin in the regulation of rooting in pea stem cuttings. *Physiol. Plant.*, 48: 78-82.
- ELIASSON, L. og L. BRUNES, 1980. Light effects on root formation in aspen and willow cuttings. *Physiol. Plant.*, 48: 261-265.
- ERIKSEN, E.N. 1971. Promotion of root initiation by gibberellin. *Kgl. Vet.- og Landbohøjsk. Arsskr.* 1971: 50-59.
- 1973. Root formation in pea cuttings. I. Effects of decapitation and disbudding at different developmental stages. *Physiol. Plant.*, 28: 503-506.
- 1974. Root formation in pea cuttings. III. The influence of cytokinin at different developmental stages. *Physiol. Plant.*, 30: 163-167.
- ERIKSEN, E.N. og S. MOHAMMED, 1974. Root formation in pea cuttings. II. The influence of indole-3-acetic acid at different developmental stages. *Physiol. Plant.*, 30: 158-162.
- ESAU, K. 1965. *Plant anatomy*. Second edition. John Wiley and Sons, New York. 767 s.
- EVANS, G. og C. MARTELL, 1983. The effect of daylight and IBA treatment on root generation in *Juniperus sabina* L. cuttings. *Plant Prop.*, 29(2): 3-5.
- FADL, M.S. og H.T. HARTMANN, 1967a. Effect of reciprocal bud-graft transfers between 'Old Home' and 'Bartlett' pears and centrifugation on translocation of endogenous growth substances in hardwood cuttings. *Physiol. Plant.*, 20: 802-813.



- FADL, M.S. og H.T. HARTMANN, 1967b. Isolation, purification and characterization of an endogenous root-promoting factor obtained from the basal sections of pear hardwood cuttings. *Plant Physiol.*, 42: 541-549.
- - 1967c. Relationship between seasonal changes in endogenous promoters and inhibitors in pear buds and cutting bases and the rooting of pear hardwood cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 91: 96-112.
- FARRAR, J.H. og N.H. GRACE, 1942. Vegetative propagation of conifers. XI. Effects of type of cutting on the rooting of Norway spruce cuttings. *Can. J. Res., Sect. C*, 20: 116-121.
- FELLENBERG, G. 1969a. Veränderungen des Nucleoproteids von Erbsenepikotylen durch synthetische Auxine bei der Induktion der Wurzelneubildung. *Planta*, 84: 195-198.
- 1969b. Veränderungen des Nucleoproteids unter dem Einfluss von Auxin und Ascorbinsäure bei der Wurzelneubildung an Erbsenepikotylen. *Planta*, 84: 324-338.
- FENLON, C.A. 1983. Rooting cuttings of *Acer platanoides* 'Crimson King'. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1982: 71.
- FIORINO, P., J.N. CUMMINS og J. GILPATRICK, 1969. Increased production of rooted *Prunus besseyi* Bailey softwood cuttings with preplanting soak in benomyl. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 320-329.
- FISCHER, M. 1969. Verklonung von Unterlagen-Zuchtmaterial von *Malus*, *Pirus* und *Prunus mahaleb* durch Grünstecklinge unter Sprühnebel. *Arch. Gartenb.*, 17: 15-33.
- FISCHER, P. og J. HANSEN, 1977. Rooting of chrysanthemum cuttings. Influence of irradiance during stock plant growth and of decapitation and disbudding of cuttings. *Scientia Hort.* 7: 171-178.
- FLEMER III, W. 1980. Linden propagation - a review. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 30: 333-336.
- 1982. Propagating shade trees by cuttings and grafts. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 32: 569-579.
- FLEMING, R.A. 1966. Physiological and anatomical effects of gibberellic acid on plant cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 16: 263-267.
- FLORE, J.A. og C. SAMS, 1979. Rooting softwood cuttings of sour cherry (*Prunus cerasus* L. Montmorency): a preliminary report. *Compact Fruit Tree*, 12: 85-86 (Ikke sett, ref. HcA, 50: 193).
- FONTANAZZA, G. 1969. (Propagation tests with softwood, semihardwood and hardwood cuttings of two plum varieties under mist). *Riv. Ortoflorofruttic. ital.*, 53: 321-341 (Ikke sett, ref. HcA, 40: 3201).
- FORTANIER, E.J. og H. JONKERS, 1976. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Hort.*, 56: 37-44.
- FREGONI, M. og A. ROVERSI, 1969. (Studies on dwarfing rootstocks for sweet cherry. II. Four-year studies on the propagation of the Piacenza sour cherry). *Ann. Fac. Agrar, S. Cuore, Milano*, 9: 251-278 (Ikke sett, ref. HcA, 41: 500).
- FRETZ, T.A. og T.S. DAVIS, 1971. Effect of indolebutyric acid and succinic acid-2,2-dimethyl-hydrazide on adventitious root formation of woody cuttings. *HortScience*, 6: 18-19.
- FRIEDMAN, R., A. ALTMAN og E. ZAMSKI, 1979. Adventitious root formation in bean hypocotyl cuttings in relation to IAA translocation and hypocotyl anatomy. *J. Exp. Bot.*, 30: 767-777.

- FRIEDMAN, R., A. ALTMAN og U. BACHRACH, 1982. Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cuttings. I. Effects of exogenous compounds on endogenous polyamine content. *Plant Physiol.*, 70: 844-848.
- FURUTA, T. 1960. Ala. studies evaluates production methods, polyethylene packing. *Flor. Exch.*, 135(1): 22-32 (Ikke sett, ref. HcA, 31: 1038).
- FURUYA, M. og J.G. TORREY, 1964. The reversible inhibition by red and far-red light of auxin-induced lateral root initiation in isolated pea roots. *Plant Physiol.*, 39: 987-991.
- GALSTON, A.W. og R.S. BAKER, 1953. Studies on the physiology of light action. V. Photoinductive alteration of auxin metabolism in etiolated peas. *Am. J. Bot.*, 40: 512-516.
- GALSTON, A.W. og M.E. HAND, 1949. Studies on the physiology of light action. I. Auxin and the light inhibition of growth. *Am. J. Bot.*, 36: 85-94.
- GARDNER, F.E. 1929. The relationship between tree age and the rooting of cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 26: 101-104.
- 1937. Etiolation as a method of rooting apple variety stem cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 34: 323-329.
- GARNER, R.J. 1969. Forget not the essentials. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 202-203.
- GARNER, R.J. og E.S.J. HATCHER, 1955. The influence of source and growth substance on the behavior of apple and plum cuttings. *J. hort. Sci.*, 30: 116-128.
- - 1957. Rootstock effect on the regeneration of apple cuttings. *Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1956*: 60-62.
- - 1962. Regeneration in relation to vegetative growth and flowering. *Proc. 16th int. hort. Cong., Vol. III*: 105-111.
- GAUCH, H.G. og W.M. DUGGER, Jr., 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.*, 28: 457-466.
- GAUTHERET, R.J. 1969. Investigations on the root formation in the tissues of *Helianthus tuberosus* cultured in vitro. *Am. J. Bot.*, 56: 702-717.
- GAY, A.P. og K. LOACH, 1977. Leaf conductance changes on leafy cuttings of *Cornus* and *Rhododendron* during propagation. *J. hort. Sci.*, 52: 509-516.
- GENEVE, R.L. og C.W. HEUSER, 1982. The effect of IAA, IBA, NAA, and 2,4-D on root promotion and ethylene evolution in *Vigna radiata* cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 107: 202-205.
- - 1983. The relationship between ethephon and auxin on adventitious root initiation in cuttings of *Vigna radiata* (L.)R.Wilcz. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 108: 330-333.
- GESTO, M.D.V., A. VAZQUES og E. VIEITEZ, 1981. Changes in the rooting inhibitory effect of chestnut extracts during cold storage of cuttings. *Physiol. Plant.*, 51: 365-367.
- GHOSH, S.K. og R.N. BASU, 1973. Effect of nutrition of stock plant on rooting of cuttings. *Indian Agric.*, 17: 7-16 (Ikke sett, ref. HcA, 46: 571).
- GIROUARD, R.M. 1967. Anatomy of adventitious root formation in stem cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 17: 289-302.
- 1969. Physiological and biochemical studies of adventitious root formation. Extractible rooting co-factors from *Hedera helix*. *Can. J. Bot.*, 47: 687-699.

- GISLERØD, H.R. 1982. Physical conditions of propagation media and their influence on the rooting of cuttings. I. Air content and oxygen diffusion at different moisture tensions. *Plant and Soil*, 69: 445-456.
- GOLDSCHMIDT-REISCHEL, E. 1984. Försök med vedartade sticklingar av grundstammar till fruktträd. SLU, Inst. för trädgårdsvetenskap, Rapport 32. 31 s.
- GOOD, G.L. og H.B. TUKEY, Jr., 1964. Leaching of nutrients from cuttings under mist. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 14: 138-142.
- - 1965. The influence of intermittent mist on the mineral nutrient content of cuttings during propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 78-86.
  - - 1966. Leaching of metabolites from cuttings under intermittent mist. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 89: 727-733.
  - - 1967. Redistribution of mineral nutrients in *Chrysanthemum morifolium* during propagation. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 90: 384-388.
- GOOD, J.E.G., J.A. BELLIS og R.C. MUNRO, 1978. Clonal variation in rooting of softwood cuttings of woody perennials occurring naturally on derelict land. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 28: 192-201.
- GORDON, J.A. og L.G. PALEG, 1961. Formation of auxin from tryptophan through action of polyphenols. *Plant Physiol.*, 36: 838-845.
- GORECKI, R.S. 1979. The effect of an auxin (IBA), fungicide (captan) and of wounding on the rooting of softwood apple (*Malus Mill.*) cuttings. *Acta Agrobot.*, 32: 223-232 (Ikke sett, ref. HcA, 50: 5983).
- GORTER, C.J. 1957. The rooting of cuttings of vegetative and flowering plants. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Ser. C*, 60: 61-66.
- 1958. Synergism of indole and indole-3-acetic acid in root production of *Phaseolus* cuttings. *Physiol. Plant.*, 11: 1-9.
  - 1969. Auxin synergists in the rooting of cuttings. *Physiol. Plant.*, 22: 497-502.
- GRACE, N.H. 1939a. Vegetative propagation of conifers. I. Rooting of cuttings taken from the upper and lower regions of a Norway spruce tree. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 178-180.
- 1939b. Physiological activity of a series of naphthyl acids. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 247-255.
  - 1939c. Effects of plant and animal hormones on the rooting of dust- and solution-treated dormant stem cuttings. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 305-311.
  - 1939d. Vegetative propagation of conifers. II. Effects of nutrient solution and phytohormone dusts on the rooting of Norway spruce cuttings. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 312-316.
  - 1939e. Effects of cane sugar, ethyl mercuric phosphate, and indolylacetic acid in talc on the rooting of cuttings. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 321-333.
  - 1939f. Responses of dormant cuttings of *Lonicera tartarica* to solutions of cane sugar and indolylacetic acid. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 334-338.
  - 1939g. Physiological activity of a series of indolyl acids. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 373-375.

- GRACE, N.H. og M.W. THISTLE, 1939. Responses of dormant cuttings of *Lonicera tartarica* to solutions of indolylacetic acid and nutrient salts. *Can. J. Res., Sect. C*, 17: 317-320.
- GRAHAM, R.J.D. 1936. Laurence Baxter Stewart's methods of vegetative propagation at Edinburgh. *Scientif. Hort.*, 4: 97-113.
- GRANGE, R.I. og K. LOACH, 1983a. Environmental factors affecting water loss from leafy cuttings in different propagation systems. *J. hort. Sci.*, 58: 1-7.
- - 1983b. The water economy of unrooted leafy cuttings. *J. hort. Sci.*, 58: 9-17.
- - 1984. Comparative rooting of eighty-one species of leafy cuttings in open and polyethylene-enclosed mist systems. *J. hort. Sci.*, 59: 15-22.
- GRANT, P. 1978. *Biology of developmental systems*. Holt, Rinehart and Winston, New York. 720 s.
- GREENWOOD, M.S. og G.P. BERLYN, 1973. Sucrose - indole-3-acetic acid interactions on root regeneration by *Pinus lambertiana* embryo cuttings. *Am. J. Bot.*, 60: 42-47.
- GRZYB, Z. 1979. Propagation of dwarf apple rootstocks by softwood cuttings. *Fruit Sci. Rep.*, 6(4): 153-162.
- GUERRIERO, R. og F. LORETI, 1975. Relationships between bud dormancy and rooting ability in peach hardwood cuttings. *Acta Hort.*, 54: 51-58.
- GUR, A., A. ZEREM og E. LEDERMAN, 1982. Die Vermehrung von Apfelunterlagen. *Erwerbsobstbau*, 24(2): 29-33.
- HACKETT, W.P. 1970. The influence of auxin, catechol, and methanolic tissue extracts on root initiation in aseptically cultured shoot apices of the juvenile and adult forms of *Hedera helix*. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 95: 398-402.
- HAISSIG, B.E. 1970. Influence of indole-3-acetic acid on adventitious root primordia of brittle willow. *Planta*, 95: 27-35.
- 1972. Meristematic activity during adventitious root primordium development. *Plant Physiol.*, 49: 886-892.
- 1974a. Origins of adventitious roots. *N.Z.J. For. Sci.*, 4: 299-310.
- 1974b. Influences of auxins and auxin synergists on adventitious root primordium initiation and development. *N.Z.J. For. Sci.*, 4: 311-323.
- 1974c. Metabolism during adventitious root primordium initiation and development. *N.Z.J. For. Sci.*, 4: 324-337.
- 1979. Influence of aryl esters of indole-3-acetic and indole-3-butyric acids on adventitious root primordium initiation and development. *Physiol. Plant.*, 47: 29-33.
- 1982a. Carbohydrate and amino acid concentrations during adventitious root primordium development in *Pinus banksiana* Lamb. cuttings. *For. Sci.*, 28: 813-821.
- 1982b. Activity of some glycolytic and pentose phosphate pathway enzymes during the development of adventitious roots. *Physiol. Plant.*, 55: 261-272.
- 1982c. The rooting stimulus in pine cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 32: 625-638.
- 1983. N-phenyl indolyl-3-butyramide and phenyl indole-3-thiobutyrate enhance adventitious root primordium development. *Physiol. Plant.*, 57: 435-440.
- 1984. Carbohydrate accumulation and partitioning in *Pinus banksiana* seedlings and seedling cuttings. *Physiol. Plant.*, 61: 13-19.

- HAISSIG, B.E. . Metabolic processes in adventitious rooting. I: JACKSON, M.B. (red.), New root formation in plants and cuttings. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Haag. (Under trykking).
- HANNAH, J.R. 1979. A systematic approach to propagation of shrubs by softwood cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 29: 284-289.
- HANSEN, C.J. og H.T. HARTMANN, 1968. The use of indolebutyric acid and captan in the propagation of clonal peach-almond hybrid rootstocks by hardwood cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 92: 135-140.
- HANSEN, J. 1976. Adventitious root formation induced by gibberellic acid and regulated by irradiance to the stock plants. Physiol. Plant., 36: 77-81.
- HANSEN, J. og E.N. ERIKSEN, 1974. Root formation of pea cuttings in relation to the irradiance of the stock plants. Physiol. Plant., 32: 170-173.
- HANSEN, J., L.-H. STRØMQUIST og A. ERICSSON, 1978. Influence of the irradiance on carbohydrate content and rooting of cuttings of pine seedlings (*Pinus sylvestris* L.). Plant Physiol., 61: 975-979.
- HARE, R.C., 1974. Chemical and environmental treatments promoting rooting of pine cuttings. Can. J. For. Res., 4: 101-106.
- HARRISON-MURRAY, R.S. 1981. Etiolation of stock plants for improved rooting of cuttings. I. Opportunities suggested by work with apple. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 31: 386-391.
- HARRISON-MURRAY, R.S. og B.H. HOWARD, 1982a. Effects of prior etiolation on adventitious rooting of apple cuttings. ISHS 21st. int. hort. Cong., Abstract 1281.
- - 1982b. Air/water relations of rooting media for leafless winter cuttings. ISHS 21st. int. hort. Cong., Abstract 1787.
- HARTMANN, H.T. og R.M. BROOKS, 1958. Propagation of 'Stockton Morello' cherry rootstock by softwood cuttings under mist sprays. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 71: 127-134.
- HARTMANN, H.T. og C.J. HANSEN, 1958. Effect of season of collecting, indolebutyric acid, and pre-planting storage treatments on rooting of 'Marianna' plum, peach, and quince hardwood cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 71: 57-66.
- HARTMANN, H.T. og D.E. KESTER, 1975. Plant propagation - principles and practices, 3rd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 662 s.
- HARTMANN, H.T. og F. LORETI, 1965. Seasonal variation in the rooting of olive cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 87: 194-198.
- HARTMANN, H.T., W.H. GRIGGS og C.J. HANSEN, 1963. Propagation of, own-rooted 'Old Home' and 'Bartlett' pears to produce trees resistant to pear decline. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 82: 92-102.
- HARVEY, E.M. 1923. A study of growth in summer shoots of the apple with special consideration of the role of carbohydrates and nitrogen. Ore. Agr. Exp. Stn. Bul. 200. 51 s.
- HATCHER, E.S.J. og R.J. GARNER, 1955. The production of sphaeroblast shoots of apple from cuttings. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1954: 73-75.

- HATCHER, E.S.J. og R.J. GARNER, 1957. Aspects of rootstock propagation. IV. The winter storage of hardwood cuttings. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1956: 101-106.
- HAUN, J.R. og P.W. CORNELL, 1951. Rooting response of geranium (*Pelargonium hortorum*, Bailey, var. Ricard) cuttings as influenced by nitrogen, phosphorus, and potassium nutrition of the stock plant. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 58: 317-323.
- HEIDE, O.M. 1965. Interaction of temperature, auxins, and kinins in the regeneration ability of *Begonia* leaf cuttings. *Physiol. Plant.*, 18: 891-919.
- 1968. Stimulation of adventitious bud formation in *Begonia* leaves by abscisic acid. *Nature*, 219: 960-961.
  - 1969. Non-reversibility of gibberellin-induced inhibition of regeneration in *Begonia* leaves. *Physiol. Plant.*, 22: 671-679.
- HELLRIEGEL, F.C. 1982. The nature of callus and its importance to the plant propagator. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 32: 65-74.
- HEMBERG, T. 1951. Rooting experiments with hypocotyls of *Phaseolus vulgaris* L. *Physiol. Plant.*, 4: 358-369.
- HERMAN, D.E. og C.E. HESS, 1963. The effect of etiolation upon the rooting of cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 13: 42-62.
- HESS, C.E. 1962. A physiological comparison of rooting in easy- and difficult-to-root cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 12: 265-268.
- 1963a. Why certain cuttings are hard to root. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 13: 63-71.
  - 1963b. Naturally-occurring substances which stimulate root initiation. *Col. Int. du Centre Nat. Rech. Sci. No. 123*: 517-527.
  - 1965a. Rooting cofactors - identification and functions. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 181-186.
  - 1965b. Mist from a cutting's viewpoint. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 71-73.
  - 1967. Root initiation and juvenility - a possible implication of terpene compounds. *Proc. 17th int. hort. Cong.*, Vol. III: 443-451.
- HESS, C.E. og M.E. SNYDER, 1955. A physiological comparison of the use of mist with other propagation procedures used in rooting cuttings. Rpt. 14th int. hort. Cong., Vol. II: 1133-1139.
- HEUNG, S.-L.R. og J.J. MCGUIRE, 1973. Effect of formulation on uptake of 3-indoleacetic acid in cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 23: 296-304.
- HEURSEL, J. og O. KAMOEN, 1976. Preservation of cuttings of *Rhododendron obtusum* Planch., *R. ponticum* L., and *R. simsii* Planch. *Scientia Hort.*, 4: 87-90.
- HEUSER, C.W. 1976. Juvenility and rooting cofactors. *Acta Hort.*, 56: 251-261.
- HEUSER, C.W. og C.E. HESS, 1972a. Endogenous regulators of root initiation in mung bean hypocotyls. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 97: 392-396.
- - 1972b. Isolation of three lipid root-initiating substances from juvenile *Hedera helix* shoot tissue. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 97: 571-574.

- HIEKE, G. 1967. Zur Stecklingsvermehrung von Magnolien. Dtsch. Baumsch., 19: 158-166.
- HINESLEY, L.E. og F.A. BLAZICH, 1981. Influence of postseverance treatments on the rooting of Fraser fir stem cuttings. Can. J. For. Res., 11: 316-323.
- HITCHCOCK, A.E. 1928. Effect of peat moss and sand on rooting response of cuttings. Bot. Gaz. 86: 121-148.
- HITCHCOCK, A.E. og P.W. ZIMMERMAN, 1926. Variation in rooting response of cuttings placed in media of different pH values. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 23: 383-389.
- - 1930. Rooting of greenwood cuttings as influenced by age of tissue at base. Proc. Am. Soc. hort. Sci. 27: 136-138.
- HOCKING, P.J. og M.B. THOMAS, 1979. Effect of IBA in combination with thiram, captan, and benomyl on the rooting of four ornamental species. N.Z.J. Exp. Agr., 7: 263-269.
- - 1981. Effect of fungicide and IBA mixtures on the rooting of cuttings of three ornamental shrub species. N.Z.J. Exp. Agr., 9: 343-349.
- HOPKINS, D.L. og R.D. DURBIN, 1971. Induction of adventitious roots by culture filtrates of the hairy root bacterium, Agrobacterium rhizogenes. Can. J. Microbiol., 17: 1409-1412.
- HOVIND, J. 1984. Småplanteproduksjon av bartrær ved stiklingsformering. Hovedoppgave, NLH. 72 s.
- HOWARD, B.H. 1965a. Regeneration of the hop plant (*Humulus lupulus* L.) from softwood cuttings. I. The cutting and its rooting environment. J. hort. Sci., 40: 181-191.
- 1965b. Increase during winter in capacity for root regeneration in detached shoots of fruit tree rootstocks. Nature, 208: 912-913.
- 1968. The influence of 4(indolyl-3)butyric acid and basal temperature on the rooting of apple rootstock hardwood cuttings. J. hort. Sci., 43: 23-31.
- 1970. Solvents for the application of indolylbutyric acid to hardwood cuttings. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1969: 95-97.
- 1971. Nursery experiment report: the response of cuttings to basal wounding in relation to time of auxin treatment. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 21: 267-274.
- 1972. Depressing effects of virus infection on adventitious root production in apple hardwood cuttings. J. hort. Sci., 47: 255-258.
- 1973. Factors affecting the rooting response of plants to growth regulator application. Acta Hort., 34: 93-105.
- 1975. Improved rooting of cuttings by diffusion of oxygen through the rooting medium. J. hort. Sci., 50: 173-174.
- 1978. Field establishment of apple rootstock hardwood cuttings as influenced by conditions during a prior stage in heated bins. J. hort. Sci., 53: 31-37.
- 1983. Pre-etiolating and blanching Tilia shoots for summer cuttings. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1982: 70-71.
- HOWARD, B.H. og N.J. CHEFFINS, 1978. Cultural factors affecting the establishment of fruit rootstock hardwood cuttings. Acta Hort., 79: 33-41.
- HOWARD, B.H. og R.J. GARNER, 1965. High temperature storage of hardwood cuttings as an aid to improved establishment in the nursery. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1964: 83-87.

- HOWARD, B.H. og N. NAHLAWI, 1969. Factors affecting the rooting of plum hardwood cuttings. *J. hort. Sci.*, 44: 303-310.
- - 1970. Dipping depth as a factor in the treatment of hardwood cuttings with indolyl-butyric acid. *Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1969*: 91-94.
- HOWARD, B.H. og H.R. SHEPHERD, 1977. Rooting of EMLA9. *Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1976*: 36.
- - 1978. Opportunities for the selection of vegetatively propagated clones within ornamental tree species normally propagated by seed. *Acta Hort.*, 79: 139-144.
- HOWARD, B.H. og J.T. SYKES, 1966. Regeneration of the hop plant (*Humulus lupulus* L.) from softwood cuttings. II. Modification of the carbohydrate resources within the cutting. *J. hort. Sci.*, 41: 155-163.
- HUCKENPAHLER, B.J. 1957. Auxins fail to stimulate rooting of yellow poplar cuttings. *Bot. Gaz.*, 117: 73-75.
- HUDSON, J.P.. 1955. The regeneration of plants from roots. *Proc. 14th int. hort. Cong.*, Vol. II: 1165-1172.
- HUGHES, B.R. og M.J. TSUJITA, 1981. The effect of supplemental HPS lighting during propagation on rooting and quality of 'White Marble' cut *Chrysanthemum*. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 106: 613-615.
- HUME, E.P. og P. OWENS, 1970. Rooting of hybrid lilac cuttings in outdoor beds. *Plant Prop.*, 16(2): 14-17.
- HUMPHRIES, E.C., 1960. Inhibition of root development on petioles and hypocotyls of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) by kinetin. *Physiol. Plant.*, 13: 659-663.
- HUSS-DANELL, K., L. ELIASSON og I. ØHBERG, 1980. Conditions for rooting of leafy cuttings of *Alnus incana*. *Physiol. Plant.*, 49: 113-116.
- HYUN, S.K., 1967. Physiological differences among trees with respect to rooting. *IUFRO Cong.*, Munchen 1967, sect. 22: 168-190.
- JACKSON, M.B. og P.M. HARNEY, 1970. Rooting cofactors, indoleacetic acid, and adventitious root formation in mung bean cuttings (*Phaseolus aureus*). *Can J. Bot.*, 48: 943-946.
- JAIN, M.K. og K.K. NANDA, 1972. Effect of temperature and some antimetabolites on the interaction effects of auxin and nutrition in rooting etiolated stem segments of *Salix tetrasperma*. *Physiol. Plant.*, 27: 169-172.
- JAMES, D.J. 1979. The role of auxins and phloroglucinol in adventitious root formation in *Rubus* and *Fragaria* grown in vitro. *J. hort. Sci.*, 54: 273-277.
- 1983a. Adventitious root formation in vitro in apple rootstocks (*Malus pumila*). I. Factors affecting the length of the auxin-sensitive phase in M9. *Physiol. Plant.*, 57: 149-153.
  - 1983b. Adventitious root formation in vitro in apple rootstocks (*Malus pumila*). II. Uptake and distribution of indol-3yl-acetic acid during the auxin-sensitive phase in M9 and M26. *Physiol. Plant.*, 57: 154-158.
- JAMES, D.J. og I.J. THURBON, 1981a. Shoot and root initiation in vitro in the apple rootstock M9 and the promotive effects of phloroglucinol. *J. hort. Sci.*, 56: 15-20.
- - 1981b. Phenolic compounds and other factors controlling rhizogenesis in vitro in the apple rootstocks M9 and M26. *Z. Pflanzenphysiol.*, 105: 11-20.



- JANSON, L. 1974. (Investigations on the effect of mineral fertilizing of parent plants of two Poplar clones of Sect. Leuce on the results of their vegetative propagation). Prace Instytutu Badawczego Lesnictwa, no. 477. 78 s. (Ikke sett, ref. FA, 36: 6972).
- JARVIS, B.C. og A. BOOTH, 1981. Influence of indole-butyric acid, boron, myo-inositol, vitamin D2 and seedling age on adventitious root development in cuttings of *Phaseolus aureus*. *Physiol. Plant.*, 53: 213-218.
- JARVIS, B.C., P.R.M. SHANNON og S. YASMIN, 1983a. Influence of IBA and cordycepin on rooting and RNA synthesis in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. *Plant and Cell Physiol.*, 24: 139-146.
- - - 1983b. Involvement of polyamines with adventitious root development in stem cuttings of mung bean. *Plant and Cell Physiol.*, 24: 677-683.
- JENSINGER og HOPP, 1967. Einfluss der Jahreszeit auf die Stecklingsvermehrung von Koniferen. *Gartenwelt*, 15: 309-311.
- JOHNSON, C.R. og A.N. ROBERTS, 1967. Leaf and apical bud removal as a means of studying the influence of flowering on rooting in *Rhododendron*. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 17: 180-183.
- - 1968. The influence of terminal bud removal of successive stages of shoot development on rooting of *Rhododendron* leaves. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 93: 673-678.
- - 1971. The effect of shading *Rhododendron* stock plants on flowering and rooting. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 96: 166-168.
- JONES, O.P. og M.E. HOPGOOD, 1979. The successful propagation in vitro of two rootstocks of *Prunus*: the plum rootstock 'Pixy', *P. insititia*, and the cherry rootstock Fl2/1, *P. avium*. *J. hort. Sci.*, 54: 63-66.
- KAMINEK, M. 1967. Root formation in pea stem sections and its inhibition by kinetin, ethionine and chloramphenicol. *Biol. Plant.*, 9: 86-91.
- 1968. Dynamics of amino acids in pea stem sections during root formation and its inhibition by kinetin and ethionine. *Biol. Plant.*, 10: 462-471.
- KAMP, J.R. og C.R. BLUHM, 1950. Effects of nutrients on the rooting responses of softwood cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 56: 482-484.
- KAMP, J.R. og E. VAN DRUNEN, 1958. Factors affecting propagation of *Taxus cuspidata capitata*. *Flor. Exch.*, 131(14): 28-30.
- KANTHARAJ, G.R., S. MAHADEVAN og G. PADMANABAN, 1979. Early biochemical events during adventitious root initiation in the hypocotyl of *Phaseolus vulgaris*. *Phytochemistry*, 18: 383-387.
- KAWASE, M. 1964. Centrifugation, rhizocaline, and rooting in *Salix alba* L. *Physiol. Plant.*, 17: 855-865.
- 1965a. Etiolation and rooting in cuttings. *Physiol. Plant*, 18: 1066-1076.
- 1965b. Centrifugation promotes rooting of softwood cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 191-198.
- 1967. Effect of centrifugation on rooting of softwood cuttings. *Proc. 17th int. hort. Cong.*, Vol. III: 453-467.
- 1970. Root promoting substances in *Salix alba*. *Physiol. Plant.*, 23: 159-170.

- KAWASE, M. 1971a. Diffusible rooting substances in woody ornamentals. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 96: 116-120.
- 1971b. Causes of centrifugal root promotion. *Physiol. Plant.*, 25: 64-70.
  - 1972. Submersion increases ethylene and stimulates rooting in cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 22: 360-366.
- KAWASE, M. og H. MATSUI, 1980. Role of auxin in root primordium formation in etiolated 'Red Kidney' bean stems. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 105: 898-902.
- KELLEY, J.D. 1965a. Rooting of cuttings as influenced by the photoperiod of the stock plant. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 186-190.
- 1965b. Role of stock plant nutrition on rooting response of cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 233-235.
  - 1966. Vegetative propagation as affected by nutrition - a review. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 16: 302-306.
- KESTER, D.E. 1970. Temperature and plant propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 20: 153-163.
- 1976. The relationship of juvenility to plant propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 26: 71-84.
- KEYES, G.J., G.B. COLLINS og N.L. TAYLOR, 1980. Genetic variation in tissue cultures of red clover. *Theor. Appl. Gen.*, 58: 265-271.
- KLAHR, M.D. og S.M. STILL, 1979. Effect of indolebutyric acid and sampling-dates on the rooting of four *Tilia* taxa. *Scientia Hort.*, 11: 391-397.
- KLING, G.J. og M.M. MEYER, Jr., 1983. Effects of phenolic compounds and indoleacetic acid on adventitious root initiation in cuttings of *Phaseolus aureus*, *Acer saccharinum* and *Acer griseum*. *HortScience*, 18: 352-354.
- KNIGHT, R.C., J. AMOS, R.G. HATTON og A.W. WITT, 1928. The vegetative propagation of fruit tree rootstocks. *Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1926 and 1927, Suppl. II*, A10: 11-30.
- KNOX, G.W. og D.F. HAMILTON, 1982. Rooting of *Berberis* and *Ligustrum* cuttings from stock plants grown at selected light intensities. *Scientia Hort.*, 16: 85-90.
- KOLATTUKUDY, P.E. 1978. Chemistry and biochemistry of the aliphatic components of suberin. I: KAHL, G. (red.) *Biochemistry of wounded plant tissues*. W. de Gruyter, Berlin: 43-84.
- KOZLOWSKI, T.T. 1970. Role of environment in plant propagation: Water relations. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 20: 123-139.
- KRAUS, E.J. og H.R. KRAYBILL, 1918. Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. *Ore. Agr. Exp. Stn. Bul.* 149. 90 s.
- KRISHNAMOORTHY, H.N. 1970. Promotion of rooting in mung bean hypocotyl cuttings with Ethrel, an ethylene releasing compound. *Plant and Cell Physiol.*, 11: 979-982.
- 1972. Effect of growth retardants and abscisic acid on the rooting of hypocotyl cuttings of musk melon (*Cucumis melo* cv. Kutana). *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 163: 513-517.
- KRUL, W.R. 1968. Increased root initiation in Pinto bean hypocotyls with 2,4-dinitrophenol. *Plant Physiol.*, 43: 439-441.

- LANPHEAR, F.O. og R.P. MEAHL, 1961. The effect of various photoperiods on rooting and subsequent growth of selected woody ornamental plants. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 77: 620-634.
- - 1963. Influence of endogenous rooting cofactors and environment on the seasonal fluctuation in root initiation of selected evergreen cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 83: 811-818.
- - 1966. Influence of the stock plant environment on the rooting of *Juniperus horizontalis* 'Plumosa'. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 89: 666-671.
- LEE, C.I. og H.B. TUKEY, Jr. 1971. Induction of root promoting substances in *Euonymus alatus* 'Compactus' by intermittent mist. J. Am. Soc. hort. Sci., 96: 731-736.
- LEE, C.I., J.J. MCGUIRE og J.T. KITCHEN, 1969. The relationship between rooting cofactors of easy and difficult to root cuttings of three clones of *Rhododendron*. J. Am. Soc. hort. Sci., 94: 45-48.
- LEE, C.I., J.L. PAUL og W.P. HACKETT, 1976. Root promotion on stem cuttings of several ornamental plant species by acid or base pretreatment. HortScience, 12: 41-42.
- LESHEM, Y. og B. LUNENFELD, 1968. Gonadotropin promotion of adventitious root production on cuttings of *Begonia semperflorens* and *Vitis vinifera*. Plant Physiol., 43: 313-317.
- LEWANDOWSKI, R.J. og F.R. GOUIN, 1982. Rooting *Euonymus* cuttings outdoors under thermo-blankets or under greenhouse intermittent mist using propagating media with and without composted sewage sludge. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 32: 525-534.
- LEWIS, D.H. 1980. Boron, lignification and the origin of vascular plants - a unified hypothesis. New Phytol. 84: 209-229.
- LIBBERT, E. 1956. Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung. I. Die Wirkungsweise einiger Komponenten des "Rhizokalinkomplexes". Flora, 144: 121-150.
- LIBBY, W.J., A.G. BROWN og J.M. FIELDING, 1972. Effects of hedging *Radiata* pine on production, rooting, and early growth of cuttings. N.Z.J. For. Sci., 2: 263-283.
- LIN, W.C. og J.M. MOLNAR, 1980. Carbonated mist and high intensity supplementary lighting for propagation of selected woody ornamentals. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 30: 104-109.
- LINDERMAN, R.G. og C.A. CALL, 1977. Enhanced rooting of woody plant cuttings by mycorrhizal fungi. J. Am. Soc. hort. Sci., 102: 629-632.
- LIPECKI, J. og F.G. DENNIS, 1972. Growth inhibitors and rooting cofactors in relation to rooting response of softwood apple cuttings. HortScience, 7: 136-138.
- LIPECKI, J., J. SELWA, Z. BLAMOWSKI og D. GRZYBOWSKA, 1975. Effect of some growth regulators on the rooting of black currant, sour cherry and *Forsythia* softwood cuttings. Fruit Sci. Rep. 2(1): 55-64.
- LOACH, K. 1977. Leaf water potential and the rooting of cuttings under mist and polythene. Physiol. Plant, 40: 191-197.

- LOACH, K. og A.P. GAY, 1979. The light requirement for propagating hardy ornamental species from leafy cuttings. *Scientia Hort.*, 10: 217-230.
- LOACH, K. og D.N. WHALLEY, 1975. Use of light, carbon dioxide enrichment and growth regulators in the overwintering of hardy ornamental nursery stock cuttings. *Acta Hort.*, 54: 105-116.
- - 1978. Water and carbohydrate relationships during the rooting of cuttings. *Acta Hort.*, 79: 161-168.
- LONG, J.C., 1932. The influence of rooting media on the character of roots produced by cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 29: 352-355.
- LONGMAN, K.A. og P.F. WAREING, 1959. Early induction of flowering in birch seedlings. *Nature*, 184: 2037.
- LORETI, F. og H.T. HARTMANN, 1964. Propagation of olive trees by rooting leafy cuttings under mist. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 85: 257-268.
- LOVELL, P.H., A. ILLSLEY og K.G. MOORE, 1972. The effects of light intensity and sucrose on root formation, photosynthetic ability and senescence in detached cotyledons of *Sinapis alba* L. and *Raphanus sativus* L. *Ann. Bot. N.S.*, 36: 123-134.
- MACDONALD, A.B., 1969. Lighting - its effect on rooting and establishment of cuttings (A short review). *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 241-247.
- MAHLSTEDE, J.P., 1954. Principles of rooting softwood cuttings of deciduous shrubs. *Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 3: 140-150.
- MAIRE, R.G., 1970. The role of nutrition in plant propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 20: 164-168.
- MALEIKE, R., 1978. Ethylene and adventitious root formation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 28: 519-525.
- MARGOLITE, R. og L. GERDVILITE, 1973. (Application of some growth stimulators for rooting sour cherry softwood cuttings). *Nauchnye Trudy Vysshikh Uchebnykh Zavedenii Litovskoi SSR, Biologiya* No. 12: 67-72 (Ikke sett, ref. *HcA*, 44: 2151).
- MCGUIRE, J.J., 1967. Entrance of synthetic growth regulator IAA-2-14C into cuttings of *Ilex crenata* 'Convexa'. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 17: 322-327.
- 1980. Root initiation: A survey of current literature. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 30: 282-288.
- MCGUIRE, J.J. og V.J. BUNCE, 1970. Use of slow-release fertilizers in a propagating medium. *Plant Prop.*, 16(2): 10-14.
- MCGUIRE, J.J. og J.Y. FLOCK, 1975. Growth regulators and rooting of cuttings of woody ornamental plants. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 25: 400-402.
- MCGUIRE, J.J. og D.C. SORENSEN, 1966. Effect of terminal applications of IBA on rooting of woody ornamental plants. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 16: 257-260.
- MCGUIRE, J.J. og V.H. VALLONE, 1971. Interaction of 3-indolebutyric acid and benomyl in promoting root initiation in stem cuttings of woody ornamental plants. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 21: 374-380.

- MCGUIRE, J.J., L.S. ALBERT og V.G. SHUTAK, 1968. Effect of foliar applications of 3-indolebutyric acid on rooting of cuttings of ornamental plants. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 93: 699-704.
- - - 1969. Uptake of IAA-2-14C by cuttings of *Ilex crenata* 'Convexa'. J. Am. Soc. hort. Sci., 94: 44-45.
- MEZEI, G. 1968. (The rooting of softwood cuttings of sour cherries under mist in relation to the developmental stage of the shoots). Szölo-Gyümölcssterm., 4: 91-101 (Ikke sett, ref. HcA, 40: 401).
- 1973. (Rooting sour cherry softwood cuttings pre-treated with maleic hydrazide and gibberellic acid under mist). Szölo-Gyümölcssterm., 8: 17-22 (Ikke sett, ref. HcA, 44: 6363).
- MIDDLETON, W., B.C. JARVIS og A. BOOTH, 1978. The boron requirement for root development in stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. New Phytol., 81: 287-297.
- - - 1980. The role of leaves in auxin- and boron-dependent rooting of stem cuttings of *Phaseolus aureus* Roxb. New Phytol., 84: 251-259.
- MILLER, N.F. 1982. Rooting of Fraser fir cuttings: Effects of postseverance chilling and of photoperiod during rooting. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 32: 557-564.
- MILLER, N.F., L.E. HINESLEY og F.A. BLAZICH, 1982. Propagation of Fraser fir by stem cuttings: Effects of type of cutting, length of cutting, and genotype. HortScience, 17: 827-829.
- MITSUHASHI, M., H. SHIBAOKA og M. SHINOKOUYAMA, 1969. Portulal: a root promoting substance in *Portulaca* leaves. Plant and Cell Physiol., 10: 715-723.
- MOE, R. 1976. Environmental effects of stock plants on rooting and further growth of the cuttings of *Campanula isophylla* Moretti. Acta Hort., 64: 71-81.
- MOLNAR, J.M. og W.A. CUMMING, 1968. Effect of carbon dioxide on propagation of softwood, conifer, and herbaceous cuttings. Can. J. Plant Sci., 48: 595-599.
- MOLNAR, J.M. og L.J. LACROIX, 1972a. Studies of the rooting of cuttings of *Hydrangea macrophylla*: enzyme changes. Can. J. Bot., 50: 315-322.
- - 1972b. Studies of the rooting of cuttings of *Hydrangea macrophylla*: DNA and protein changes. Can. J. Bot., 50: 387-392.
- MONIN, A. og R. TREFOIS, 1967. (Mist propagation of ornamental *Prunus* spp. Part I). Stat. Rech. Etat. Amel. Plantes fruit maraich, Gembloux. 120 s. (Ikke sett, ref. HcA, 38: 6247).
- MORGAN, J.V. og H.W. LAWLOR, 1976. Influence of external factors on the rooting of leaf-bud cuttings of *Ficus*. Acta Hort., 64: 39-46.
- MOUSDALE, D.M.A. 1983. Abscisic acid-regulated proteolysis and nitrogen recycling in apple shoot bark. Acta Hort. 134: 163-168.
- MUDGE, K.W. og B.T. SWANSON, 1978. Effect of ethephon, indole butyric acid and treatment solution pH on rooting and on ethylene levels within mung bean cuttings. Plant Physiol., 61: 271-273.
- MULLINS, M.G. 1972. Auxin and ethylene in adventitious root formation in *Phaseolus aureus* (Roxb.). Proc. 7th int. Conf. Plant Growth Subst., Canberra 1970: 526-533.

- MURRAY, R.H., C.D. TAPER, T. PICKUP og A.N. NUSSEY, 1957. Boron nutrition of softwood cuttings of geranium and currant in relation to root development. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 69: 498-501.
- MUZIK, T.J. og H.J. CRUZADO, 1958. Transmission of juvenile rooting ability from seedlings to adults of *Hevea brasiliensis*. Nature, 181: 1288.
- NAHLAWI, N. 1970. The effect of dipping depth and duration of auxin treatment on the rooting of cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 20: 292-300.
- NAHLAWI, N. og B.H. HOWARD, 1972. Rooting response of plum hardwood cuttings to IBA in relation to treatment duration and cutting moisture content. J. hort.Sci., 47: 301-307.
- - 1973. The effects of duration of the propagation period and frequency of auxin treatment on the response of plum hardwood cuttings to IBA. J. hort. Sci., 48: 169-174.
- NANDA, K.K. og V.K. ANAND, 1970. Seasonal changes in auxin effects on rooting of stem cuttings of *Populus nigra* and its relationship with mobilization of starch. Physiol. Plant., 23: 99-107.
- NANDA, K.K. og N.C. BHATTACHARYA, 1973. Electrophoretic separation of ribonucleic acids on polyacrylamide gels in relation to rooting etiolated stem segments of *Populus nigra*. Biochem. Physiol. Pflanzen, 164: 632-635.
- NANDA, K.K. og M.K. JAIN, 1972. Utilization of sugars and starch as carbon sources in the rooting of etiolated stem segments of *Populus nigra*. New Phytol., 71: 825-828.
- NANDA, K.K., M.K. JAIN og S. MALHOTRA, 1971. Effect of glucose and auxins in rooting etiolated stem segments of *Populus nigra*. Physiol. Plant., 24: 387-391.
- NANDA, K.K., N.C. BHATTACHARYA og N.P. KAUR, 1973a. Effect of morphactin on peroxidases and its relationship to rooting hypocotyl cuttings of *Impatiens balsamina*. Plant and Cell Physiol., 14: 207-211.
- - - 1973b. Disc electrophoretic studies of IAA oxidases and their relationship with rooting of etiolated stem segments of *Populus nigra*. Physiol. Plant., 29: 442-444.
- NANDA, K.K., N.C. BHATTACHARYA og V.K. KOCHHAR, 1974a. Biochemical basis of adventitious root formation on etiolated stem segments. N.Z.J. For. Sci., 4: 347-358.
- NANDA, K.K., P. KUMAR og V.K. KOCHHAR, 1974b. Role of auxins, antiauxin and phenol in the production and differentiation of callus on stem cuttings of *Populus robusta*. N.Z.J. For. Sci., 4: 338-346.
- NANDA, K.K., G.L. BANSAL, V.K. KOCHHAR og N.C. BHATTACHARYA, 1978. Effect of some metabolic inhibitors of oxidative phosphorylation on rooting of cuttings of *Phaseolus mungo*. Ann. Bot. N.S., 42: 659-663.
- NELSON, S.H. 1966. The role of bottom heat in the rooting of cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 16: 174-181.
- 1977. Loss of productivity in clonal apple rootstocks. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 27: 350-355.
- NEMETH, G. 1981. Adventitious root induction by substituted 2-chloro-3-phenyl-propionitriles in apple root stocks cultured in vitro. Scientia Hort., 14: 253-259.

- NICOTRA, A. og C. DAMIANO, 1975. Rooting trial of several peach and plum varieties by hardwood cuttings. *Acta Hort.*, 54: 63-70.
- NILSEN, J.H. 1976. Effects of irradiation of the motherplants on rooting of pelargonium cuttings. *Acta Hort.*, 64: 65-69.
- NORDSTRØM, A.-C. og L. ELIASSON, 1984. Regulation of root formation by auxin-ethylene interaction in pea stem cuttings. *Physiol. Plant.*, 61: 298-302.
- NORGES LANDBRUKSVITENSKAPELIGE FORSKNINGSRAD, 1983. Planteskoleforskning. NLVF-utredning nr. 126, Oslo. 44 s.
- O'DELL, G.A. og L.P. STOLTZ, 1978. Media particle-size effects on rooting. *Plant Prop.*, 24(3): 4-8.
- ODOM, R.E. og W.J. CARPENTER, Jr., 1965a. Endogenous acidic and neutral auxins and the rooting of cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 168-172.
- - 1965b. The relationship between endogenous indole auxins and the rooting of herbaceous cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 87: 494-501.
- OKORO, O.O. og J. GRACE, 1976. The physiology of rooting *Populus* cuttings. I. Carbohydrates and photosynthesis. *Physiol. Plant.*, 36: 133-138.
- - 1978. The physiology of rooting *Populus* cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. *Physiol. Plant.*, 44: 167-170.
- OLESEN, P.O. 1978. On cyclophysis and topophysis. *Silvae Gen.*, 27: 173-178.
- OLIEMAN-VAN DER MEER, A.W., R.L.M. PIERIK og S. ROEST, 1971. Effects of sugar, auxin, and light on adventitious root formation in isolated stem explants of *Phaseolus* and *Rhododendron*. *Med. Fac. Landbouwwetensch. Gent*, 36: 511-518.
- OOISHI, A., H. MACHIDA, T. HOSOI og M. KOMATSU, 1978. Root formation and respiration of cuttings under different temperatures. *J. Japan. Soc. hort. Sci.*, 47: 243-247.
- O'ROURKE, F.L. 1940. The influence of blossom buds on rooting of hardwood cuttings of blueberry. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 40: 332-334.
- 1944. Wood type and original position on shoot with reference to rooting in hardwood cuttings of blueberry. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 45: 195-197.
- 1951. The effect of juvenility on plant propagation. *Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 1: 33-38.
- O'ROURKE, F.L. og M.A. MAXON, 1948. Effect of particle size of vermiculite media on the rooting of cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 51: 654-656.
- ORTON, P.J. 1979. The influence of water stress and abscisic acid on the root development of *Chrysanthemum morifolium* cuttings during propagation. *J. hort. Sci.*, 54: 171-180.
- OWRENN, D. 1981. Studiar over variasjonar i *Cotoneaster lucidus*. Hovedoppgave, NLH. 73 s.
- PATON, D.M., R.R. WILLING, W. NICHOLLS og L.D. PRYOR, 1970. Rooting of stem cuttings of *Eucalyptus*: a rooting inhibitor in adult tissue. *Austr. J. Bot.*, 18: 175-183.
- PATTON, R.F. og A.J. RIKER, 1958. Rooting cuttings of white pine. *For. Sci.*, 4: 116-127.
- PAUL, J.L. og A.T. LEISER, 1968. Influence of calcium saturation of sphagnum peat on the rooting of five woody species. *Hort. Res.*, 8: 41-50.

- PAUL, J.L. og W.H. THORNHILL, 1969. Effect of magnesium on rooting of Chrysanthemum. J. Am. Soc. hort. Sci., 94: 280-282.
- PEARSE, H.L. 1938. Experiments with growth-controlling substances. I. The reaction of leafless woody cuttings to treatment with rootforming substances. Ann. Bot. N.S., 2: 227-236.
- 1939. Experiments with growth-controlling substances. II. Response of fruit tree cuttings to treatment with synthetic root-forming substances. Rpt. E. Malling Res. Stn. for 1938: 157-166.
- 1943. The effect of nutrition and phytohormones on the rooting of vine cuttings. Ann. Bot. N.S. 7: 123-132.
- 1946. Rooting of vine and plum cuttings as affected by nutrition of the parent plant and treatment with phytohormones. Sci. Bul. 249, Dep. Agr., Union of S. Africa. 13 s.
- PEARSE, H.L. og R.J. GARNER, 1937. A note on the use of  $\alpha$ -naphthalene acetic acid for rooting softwood cuttings of fruit tree stocks. J. pomol. hort. Sci., 15: 248-251.
- PIATKOWSKI, M.G., L.S. JANKIEWICZ og S. KASPRZYK, 1973. Use of auxin, fungicides and rooting cofactors to induce adventitious root formation in softwood cuttings of apple, gooseberry and some ornamental plants. Acta Agrobot., 26: 191-201 (Ikke sett, ref. HcA, 44: 2990).
- PIERIK, R.L.M., J. VAN BRAGT og H. VAN GELDER, 1975. Beworteling van stekken. Onderdompeling in groeistofoplossing. Vakbl. Bloem., 30(50): 18-19.
- PIRINGER, A.A. 1961. Photoperiod, supplemental light, and rooting of cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 11: 261-264.
- POAPST, P.A., A.B. DURKEE og F.B. JOHNSTON, 1970. Root differentiating properties of some glycosides and polycyclic phenolic compounds found in apple and pear fruits. J. hort. Sci., 45: 69-74.
- PRAVDIN, L.F. 1944. (The influence of size and age of cuttings on their root forming capacity). Sov. Bot., 2: 28-37 (Ikke sett, ref. HcA, 15: 461).
- PRESTON, W.H., J.B. SHANKS og P.W. CORNELL, 1953. Influence of mineral nutrition on production, rooting and survival of cuttings of azaleas. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 61: 499-507.
- PRIESTLY, J.H. og J. EWING, 1923. Physiological studies on plant anatomy and etiolation. New Phytol., 22: 30-44.
- PRYOR, R.L. og R.N. STEWART, 1963. Storage of unrooted softwood azalea cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 82: 483-484.
- QUAMME, H.A. og S.H. NELSON, 1965. Root-promoting substances in the juvenile phase of Malus robusta 5. Can. J. Plant Sci., 45: 509-511.
- QUOIRIN, M., P. BOXUS og T. GASPAR, 1974. Root initiation and isoperoxidases of stem tip cuttings from mature Prunus plants. Physiol. Veg., 12: 165-174.
- RAABE, R.D. og J. VLAMIS, 1966. Rooting failure of chrysanthemum cuttings resulting from excess sodium or potassium. Phytopathology, 56: 713-717.



- RAJAGOPAL, V. og A.S. ANDERSEN, 1980a. Water stress and root formation in pea cuttings. I. Influence of the degree and duration of water stress on stock plants grown under two levels of irradiance. *Physiol. Plant.*, 48: 144-149.
- - 1980b. Water stress and root formation in pea cuttings. III. Changes in the endogenous level of abscisic acid and ethylene production in the stock plants under two levels of irradiance. *Physiol. Plant.*, 48: 155-160.
- RASCHKE, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26: 309-340.
- RASMUSSEN, S. og A.S. ANDERSEN, 1980. Water stress and root formation in pea cuttings. II. Effect of abscisic acid treatment of cuttings from stock plants grown under two levels of irradiance. *Physiol. Plant.*, 48: 150-154.
- RAVIV, M. og O. REUVENI, 1984. Endogenous content of a leaf substance(s) associated with rooting ability of avocado cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 109: 284-287.
- READ, P.E. og V.C. HOYSLER, 1969. Stimulation and retardation of adventitious root formation by application of B-Nine and Cycocel. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 94: 314-316.
- REISCH, K.W. 1967. Rooting mediums. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 17: 356-363.
- REUVENI, O. og I. ADATO, 1974. Endogenous carbohydrates, root promoters and root inhibitors in easy- and difficult-to-root date palm (*Phoenix dactylifera* L.) offshoots. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 99: 361-363.
- REUVENI, O. og M. RAVIV, 1981. Importance of leaf retention to rooting of avocado cuttings. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 106: 127-130.
- REVYAKINA, N.T. og F.Ya. POLIKARPOVA, 1971. (Increasing the propagation of clonal apple rootstocks by softwood cuttings). *Sborn. Nauch. Rabot, Plodov. Yagodov. Nech. Polosy. Vol. III: 237-241.* (Ikke sett, ref. HcA, 43: 7338).
- RHODES, J.M. og L.S.C. WOOLTORTON, 1978. The biosynthesis of phenolic compounds in wounded plant storage tissues. I: KAHL, G. (red.) *Biochemistry of wounded plant tissues.* W. de Gruyter, Berlin: 243-286.
- RICHER-LECLERC, C., C. CHONG og M.R. BINNS, 1984. Rooting of two evergreen species in response to photoperiod and plant extract treatments. *Plant Prop.*, 30(4): 9-11.
- RIEHL, G. 1956. Der Einfluss verschiedener Umweltbedingungen in der gärtnerischen Stecklingsvermehrung bei Unterbewässerung. *Arch. Gartenb.*, 4: 433-522 (Ikke sett, ref. HcA, 28: 653).
- ROBBINS, J.A., S.J. KAYS og M.A. DIRR, 1981. Ethylene and its role in the rooting of wounded mung bean cuttings. *HortScience*, 16: 401.
- - - 1983. Enhanced rooting of wounded mung bean cuttings by wounding and ethephon. *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 108: 325-329.
- ROBBINS, W.J. 1960. Further observations on juvenile and adult *Hedera*. *Am. J. Bot.*, 47: 485-491.
- ROBERTS, A.N. 1969. Timing in cutting propagation as related to developmental physiology. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 77-82.
- ROBERTS, A.N. og L.H. FUCHIGAMI, 1973. Seasonal changes in auxin effect on rooting of Douglas-fir stem cuttings as related to bud activity. *Physiol. Plant*, 28: 215-221.

- ROBERTS, A.N. og F.W. MOELLER, 1978. Speculations relating to the loss of rooting potential with aging of Douglas-fir stock plants. *Plant Prop.*, 24(1): 2-4.
- ROBINSON, L.W. og P.F. WAREING, 1969. Experiments on the juvenile - adult phase change in some woody species. *New Phytol.*, 68: 67-78.
- ROULUND, H. 1975. The effect of the cyclophysis and the topophysis on the rooting and behaviour of Norway spruce cuttings. *Acta Hort.*, 54: 39-51.
- ROY, B.N., N. ROYCHOUDHURY, T.K. BOSE og R.N. BASU, 1972. Endogenous phenolic compounds as regulators of rooting in cuttings. *Phyton*, 30: 147-151.
- RYAN, G.F. 1969. Etiolation as an aid in propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 19: 69-74.
- RYAN, G.F., E.F. FROLICH og T.P. KINSELLA, 1958. Some factors influencing rooting of grafted cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 72: 454-461.
- SACHS, J. 1865. Über die Neubildung von Adventivwurzeln durch Dunkelheit. *Verh. naturhist. Vereines preuss. Rheinlande und Westphalens*: 110-111. - Sammendrag i *Bul. Soc. Bot. France*, 12(2): 221. (Ikke sett, ref. i HARTMANN og KESTER, 1975).
- 1880 og 1882. Stoff und Form der Pflanzenorgane. I og II. *Arb. bot. Inst. Wurzburg*, 2: 452-88 og 4: 689-718 (Ikke sett, ref. i HARTMANN og KESTER, 1975).
- SACHS, R.M., F. LORETI og J. DEBIE, 1964. Plant rooting studies indicate schlerenchyma tissue is not a restricting factor. *Calif. Agr.*, 18(9): 4-5.
- SAMANANDA, N., D.P. ORMROD og N.O. ADEDIPE, 1972. Rooting of chrysanthemum stem cuttings as affected by (2-chloroethyl) phosphonic acid and indolebutyric acid. *Ann. Bot. N.S.*, 36: 961-965.
- SAMISH, R.M. og P. SPIEGEL, 1957. The influence of the nutrition of the mother vine on the rooting of cuttings. *Ktavim*, 8: 93-100.
- SANDERSON, K.C. og R.M. PATTERSON, 1980. An examination of ethphon as a root-inducing substance. *Am. Nurserym.*, 152(7): 18, 117-119.
- SARKISOVA, M.M. 1971. Synthesis and change of endogenous growth regulators in fruit tree shoots during the annual cycle of development. *Sov. Plant Physiol.*, 18: 676-680.
- SATOO, S. 1956. Anatomical studies on the rooting of cuttings in coniferous species. *Bul. Tokyo Univ. For.*, No. 51: 109-158.
- SAX, K. 1962. Aspects of aging in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 13: 489-506.
- SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M. 1959. Investigations on ageing of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsøgsv. Danmark*, 25: 307-455 (Ikke sett, ref. i OLESEN, 1978).
- SCHMIDT, G. 1978. Studies on some factors concerning the rooting of green cuttings of common lilac (*Syringa vulgaris*). *Acta Hort.*, 79: 79-87.
- SCHMIDT, G. og C.K. TUSNADI, 1979. (Propagation of silver lime by wood cuttings in warm beds). *Kertgazdasag*, 11(5): 69-79. (Ikke sett, ref. *HcA*, 51: 5684).

- SCHØNBERG, G. 1963. (The production of vegetatively propagated rootstocks of *Prunus mahaleb* L. The rooting of cuttings in mist.). *Obstbau*, 3: 90-92. (Ikke sett, ref. HcA, 33: 6717).
- SCOTT, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 23: 235-258.
- SELIM, H.H.A. 1956. The effect of flowering on adventitious root formation. *Med. Landbouwhooges. Wageningen*, 56(6): 1-38.
- SEN, P.K. 1944. Effect of mineral deficiencies on rooting of cuttings. *Indian J. Hort.*, 2(2): 88-94.
- SEN, P.K. og R.N. BASU, 1960. Effect of growth substances on root formation in cuttings of *Justicia gendarussa* L. as influenced by varying levels of nitrogen nutrition of stock plants. *Indian J. Plant Physiol.*, 3: 72-83.
- SEN, P.K., T. BOSE og R.N. BASU, 1959. Effect of boron and molybdenum on rooting of semi-hardwood cuttings of *Justicia gendarussa* Linn. *Indian J. Plant Physiol.*, 2: 21-28 (Ikke sett, ref. HcA, 30: 2684).
- SHANKS, J.B. og C.B. LINK, 1952. Poinsettia stock plant nutriments in relation to production, rooting and growth of cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 59: 487-495.
- SHAPIRO, S. 1958. The role of light in the growth of root primordia in the stem of Lombardy poplar. I: THIMANN, K.V. (red.) *The physiology of forest trees*, The Ronald Press Company, New York: 445-465.
- SHIBAOKA, H., M. MITSUHASHI og M. SHIMOKORIYAMA, 1967. Promotion of adventitious root formation by heliangine and its removal by cysteine. *Plant and Cell Physiol.*, 8: 161-170.
- SHIPPY, W.B. 1930. Influence of environment on the callusing of apple cuttings and grafts. *Am. J. Bot.*, 17: 290-327.
- SIEGLER, E.A. og J.J. BOWMAN, 1939. Anatomical studies of root and shoot primordia in 1-year old apple roots. *J. Agr. Res.*, 58: 795-803.
- SINGH, S.M., R.J. GARNER og E.S.J. HATCHER, 1957a. The behaviour of softwood cuttings of apple in the open under intermittent mist and in a closed propagation frame. *J. hort. Sci.*, 32: 239-247.
- - - 1957b. The influence of source and environment on the performance of apple leaf-bud cuttings. *J. hort. Sci.*, 32: 248-253.
- SINHA, A.C. og M.C. VYVYAN, 1943. Studies on the vegetative propagation of fruit tree rootstocks. II. By hardwood cuttings. *J. pomol. hort. Sci.*, 20: 127-135.
- SIVAKUMARAN, S. og M.A. HALL, 1979. Hormones in relation to stress recovery in *Populus robusta* cuttings. *J. Exp. Bot.*, 30: 53-63.
- SLEZINSKI, J. og H. DAVIDSON, 1973. Vapor pressure deficit and polyethylene in plant propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.* 23: 238-241.
- SMITH, D.R. og T.A. THORPE, 1975a. Root initiation in cuttings of *Pinus radiata* seedlings. I. Developmental sequence. *J. Exp. Bot.*, 26: 184-192.
- - 1975b. Root initiation in cuttings of *Pinus radiata* seedlings. II. Growth regulator interactions. *J. Exp. Bot.*, 26: 193-202.
- SMITH, E.M. og C.C. POWELL, 1973. Propagation of woody ornamentals: preliminary studies. *Ohio Agr. Res. Developm. Cent., Res. Sum.*, 71: 9-14.

- SMITH, N.G. og P.F. WAREING, 1972a. Rooting of hardwood cuttings in relation to bud dormancy and the auxin content of the excised stems. *New Phytol.*, 71: 63-80.
- - 1972b. The rooting of actively growing and dormant leafy cuttings in relation to endogenous hormone levels and photoperiod. *New Phytol.*, 71: 483-500.
- SMYTH, E.S. 1934. The seasonal cycles of nitrogenous and carbohydrate materials in fruit trees. *J. pomol. hort. Sci.*, 12: 249-292.
- 1938. Seasonal cycles of ash, carbohydrates and nitrogenous constituents in the terminal shoots of apple trees. II. Carbohydrate fractions and lignin. *J. pomol. hort. Sci.*, 16: 185-200.
- SNOW, Jr., A.G. 1939. Clonal variation in rooting response of red maple cuttings. *USDA Northeast. For. Exp. Stn. Tech. Note*, 29. 3 s.
- SNYDER, W.E. 1955. Effect of photoperiod on cuttings of *Taxus cuspidata* while in the propagating bench and during the first growing season. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 66: 397-402.
- SORENSEN, D.C. og G.D. COORTS, 1968. The effect of mist propagation of selected woody ornamental plants. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 92: 696-703.
- SPETHMANN, W. 1982. Stecklingsvermehrung von Laubbaumarten. Einfluss von Erntetermin, Substrat und Wuchsstoff. *Dtsch. Gartenb.*, 36(2): 42-48.
- SPIEGEL, P. 1955. Some internal factors affecting rooting of cuttings. *Rpt. 14th int. hort. Cong.*, Vol. I: 239-246.
- STARRING, C.C. 1923. Influence of carbohydrate-nitrate content of cuttings upon the production of roots. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 20: 288-292.
- STEPONKUS, P.L. og L. HOGAN, 1967. Some effects of photoperiod on the rooting of *Abelia grandiflora* Rehd. 'Prostrata' cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 91: 706-715.
- STOLTZ, L.P. 1968. Factors influencing root initiation in an easy- and difficult-to-root chrysanthemum. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 92: 622-626.
- STOLTZ, L.P. og C.E. HESS, 1966a. The effect of girdling upon root initiation: carbohydrates and amino acids. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 89: 734-743.
- - 1966b. The effect of girdling upon root initiation: auxin and rooting co-factors. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 89: 744-751.
- STOUTEMYER, V.T. 1937. Regeneration in various types of apple wood. *Iowa Agr. Exp. Stn. Res. Bul.*, 220: 308-352.
- 1961. Light and propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 11: 252-260.
- 1962. The control of growth phases and its relation to plant propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 12: 260-264.
- STOUTEMYER, V.T. og O.K. BRITT, 1962. Growth phases and the propagation of *Hedera*. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 80: 589-592.
- STOUTEMYER, V.T. og A.W. CLOSE, 1946. Rooting cuttings and germinating seeds under fluorescent and cold cathode lighting. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 48: 309-325.
- - 1947. Changes of rooting response in cuttings following exposure of the stock plants to light of different qualities. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 49: 392-394.

- STOUTEMYER, V.T. og F.L. O'ROURKE, 1945. Rooting of cuttings from plants sprayed with growth-regulating substances. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 46: 407-411.
- STOUTEMYER, V.T., O.K. BRITT og J.R. GOODWIN, 1961. The influence of chemical treatments, understocks, and environment on growth phase changes and propagation of *Hedera canariensis*. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 77: 552-557.
- STRUVE, D.K. 1981. The relationship between carbohydrates, nitrogen, and rooting of stem cuttings. Plant Prop., 27(2): 6-7.
- STRUVE, D.K. og B.C. MOSER, 1984. Auxin effects on root regeneration of scarlet oak seedlings. J. Am. Soc. hort. Sci., 109: 91-95.
- STRYDOM, D.K. og H.T. HARTMANN, 1960a. Effect of indolebutyric acid on respiration and nitrogen metabolism in 'Marianna 2624' plum softwood stem cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 76: 124-133.
- - 1960b. Absorption, distribution, and destruction of indoleacetic acid in plum stem cuttings. Plant Physiol., 35: 435-442.
- STRØMQVIST, L.-H. og L. ELIASSON, 1979. Light inhibition of rooting in Norway spruce (*Picea abies*) cuttings. Can. J. Bot., 57: 1314-1316.
- STRØMQVIST, L.-H. og J. HANSEN, 1980. Effects of auxin and irradiance on the rooting of cuttings of *Pinus sylvestris*. Physiol. Plant., 49: 346-350.
- SUNTARASING, C. 1950. Rooting response of California privet (*Ligustrum ovalifolium* Hassk.) cuttings as influenced by nutrition and nutrition-indolebutyric acid interaction. Unpubl. M.S. Thesis, Univ. Maryland (Ikke sett, ref. i PRESTON et al. 1953).
- SWANSON, B.T., 1976. Ethrel as an aid in rooting. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 24: 351-361.
- SWINGLE, C.F. 1925. The use of burr-knots in the vegetative propagation of apple varieties. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 22: 228-230.
- 1929. A physiological study of rooting and callusing in apple and willow. J. Agr. Res., 39: 81-128.
- TAYLOR, G. og R.E. ODOM, 1969. Relationship of carbohydrate and nitrogen content to rooting in pecan, *Carya illinoensis*, stem cuttings as influenced by preconditioning treatments prior to propagation. Plant Prop., 15(3): 5-10.
- - 1970. Some biochemical compounds associated with rooting of *Carya illinoensis* stem cuttings. J. Am. Soc. hort. Sci., 95: 146-151.
- TEUSCHER, H. 1962. Speeding production of hard-to-root conifers. Am. Nurserym., 116(7): 16.
- THIMANN, K.V. og J. BEHNKE-ROGERS, 1950. The use of auxins in the rooting of woody cuttings. Maria Moors, Cabot Foundation, Publ. No. 1, Petersham, Mass. 344 s.
- THIMANN, K.V. og A.L. DELISLE, 1939. The vegetative propagation of difficult plants. J. Arnold Arb., 20: 116-136.
- THOMASZEWSKI, M. og K.V. THIMANN, 1966. Interaction of phenolic acids, metallic ions, and chelating agents on auxin-induced growth. Plant Physiol., 41: 1443-1454.
- THURLLOW, J. og J. BONNER, 1947. Inhibition of photoperiodic induction in *Xanthium*. Am. J. Bot., 34: 603-604.
- TICKNOR, R.L. 1981. A comparison of several hormone formulations for rooting cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 31: 109-112.

- TINGA, J.H. og C. HAYES, Jr., 1963. How to make two dollar plants in four months with large cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 13: 105-109.
- TOGNONI, F. og R. LORENZI, 1972. Acidic root-promoting growth inhibitor(s) found in *Picea* and *Chamaecyparis*. J. Am. Soc. hort. Sci., 97: 574-578.
- - 1983. Identification of root-promoting substances from *Picea glauca* var. *albertiana*. HortScience 18: 893-894.
- TRIPATHI, R.K. og E. SCHLOSSER, 1979. Effects of fungicides on the physiology of plants. II. Inhibition of adventitious root formation by carbendazim and kinetin. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz, 86: 12-17.
- TRIPEPI, R.R., C.W. HEUSER og J.C. SHANNON, 1983. Incorporation of tritiated thymidine and uridine into adventitious root initial cells of *Vigna radiata*. J. Am. Soc. hort. Sci., 108: 469-474.
- TUKEY, H.B., 1964. Dwarfed fruit trees. The Macmillan Company, New York. 562 s.
- TUKEY, H.B. og K. BRASE, 1931. Experiences in rooting soft and hardwood cuttings of hardy fruits. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 28: 460-464.
- TUKEY, H.B. og E.L. GREEN, 1934. Gradient composition of rose shoots from tip to base. Plant Physiol., 9: 157-163.
- TUKEY, Jr., H.B., 1978. The effects of intermittent mist on cuttings. Acta Hort., 79: 49-56.
- 1979. Back to the basics of rooting. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 29: 422-427.
- TURETSKAYA, R.Kh., F.Ya. POLIKARPOVA, V.I. KEFELI, E.M. KOF og I.I. KICHINA, 1976. (The interaction of growth regulators during the development of black currant and sour cherry softwood cuttings). Fiz. Rast., 23: 67-75 (Ikke sett, ref. HcA, 46: 9131).
- TUSTIN, D.S. 1977. Physiological factors limiting the propagation of deciduous ornamentals by hardwood cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 27: 319-322.
- VAN BRAGT, J., H. VAN GELDER og R.L.M. PIERIK, 1976. Rooting of shoot cuttings of ornamental shrubs after immersion in auxin-containing solutions. Scientia Hort., 4: 91-94.
- VAN DER LEK, H.A.A. 1924. Over de wortelvorming van houtige stekken. Med. Landbouwhoogesch. Wageningen, 28: 1-230. (Ikke sett, ref. i CHADWICH, 1953 og GIROUARD, 1967).
- 1930. Anatomical structure of woody plants in relation to vegetative propagation. Proc. 9th int. hort. Cong.: 66-76.
- 1934. Over den invloed der knoppen op de wortelvorming der stekken. Med. Landbouwhoogesch. Wageningen, 38(2): 1-95.
- VAN DER MEER, F.A. 1965. Nerfvergelingsmozaiek bij kruisbessen. Fruitteelt, 55: 245-246.
- VAN DRUNEN, E. og J.R. KAMP, 1959. Relation between pH of the rooting medium and photoperiod in the rooting of Hatfield yew. Ill. St. Flor. Ass. Bul. No. 196: 5-7 (Ikke sett, ref. i MORGAN og LAWLOR, 1976).
- VAN ELK, B.C.M. 1972. Stekken in bemeste stekmedia. Proefst. Boomkw. Boskoop, Jaarboek 1971: 40-41.
- VAN OVERBEEK, J. og L.E. GREGORY, 1945. A physiological separation of two factors necessary for the formation of roots on cuttings. Am. J. Bot., 32: 336-341.

- VAN OVERBEEK, J., S.A. GORDON og L.E. GREGORY, 1946. An analysis of the function of the leaf in the process of root formation in cuttings. *Am. J. Bot.*, 33: 100-107.
- VARGA, M. og E.C. HUMPHRIES, 1974. Root formation on petioles of detached primary leaves of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) pretreated with gibberellic acid, triiodobenzoic acid and cytokinins. *Ann. Bot. N.S.*, 38: 803-807.
- VEIERSKOV, B. 1978. A relationship between length of basis and adventitious root formation in pea cuttings. *Physiol. Plant.*, 42: 146-150.
- 1984. Foredragsnotat fra Nordisk Planteskolekongress, Malmø, september 1984. 2 s.
- VEIERSKOV, B. og A.S. ANDERSEN, 1982. Dynamics of extractable carbohydrates in *Pisum sativum*. III. The effect of IAA and temperature on content and translocation of carbohydrates in pea cuttings during rooting. *Physiol. Plant.*, 55: 179-182.
- VEIERSKOV, B., J. HANSEN og A.S. ANDERSEN, 1976. Influence of cotyledon excision and sucrose on root formation in pea cuttings. *Physiol. Plant.*, 36: 105-109.
- VEIERSKOV, B., A.S. ANDERSEN og E.N. ERIKSEN, 1982a. Dynamics of extractable carbohydrates in *Pisum sativum*. I. Carbohydrate and nitrogen content of pea plants and cuttings grown at two different irradiances. *Physiol. Plant.*, 55: 167-173.
- VEIERSKOV, B., A.S. ANDERSEN, B.M. STUMMANN og K.W. HENNINGSEN, 1982b. Dynamics of extractable carbohydrates in *Pisum sativum*. II. Carbohydrate content and photosynthesis of pea cuttings in relation to irradiance and stock plant temperature and genotype. *Physiol. Plant.*, 55: 174-178.
- VIEITEZ, A.M., A. BALLESTER, M.T. GARCIA og E. VIEITEZ, 1980. Starch depletion and anatomical changes during the rooting of *Castanea sativa* Mill. cuttings. *Scientia Hort.*, 13: 261-266.
- VIEITEZ, E. og J. PENA, 1968. Seasonal rhythm of rooting of *Salix atrocinerea* cuttings. *Physiol. Plant.*, 21: 544-555.
- VON HENTIG, W.-U. 1974. Behandlung von Mutterpflanzen und Stecklingen, Teil II. *Gartenwelt*, 74: 242-244.
- WAREING, P.F. 1973. Hormones and propagation. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 23: 212-219.
- WAREING, P.F. og D.L. ROBERTS, 1956. Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. *New Phytol.*, 55: 356-366.
- WAREING, P.F. og N.G. SMITH, 1963. Physiological studies on the rooting of cuttings. *Rpt. For. Res. London For. Comm.*: 118-120.
- WAXMAN, S. 1960. Propagation of *Sciadopitys verticillata*. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 10: 178-181.
- 1962. The physiology of an evergreen cutting from the time it's taken until the time it is rooted. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 12: 55-61.
- 1965. Photoperiodic treatment and its influence on rooting and survival of cuttings. *Lighting under mist. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 15: 94-97.
- 1967. Fluorescent light intensity and propagation under a semi-controlled environment. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 17: 316-322.
- 1970. Light: Duration, quality, intensity. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 20: 139-152.

- WAYGOOD, E.R., A. OAKS og G.A. MACLACHLAN, 1956. The enzymically catalyzed oxidation of indoleacetic acid. *Can. J. Bot.*, 34: 905-926.
- WEIGEL, U., W. HORN og B. HOCK, 1984. Endogenous auxin levels in terminal stem cuttings of *Chrysanthemum morifolium* during adventitious rooting. *Physiol. Plant.*, 61: 422-428.
- WEILER, E.W., P.S. JOURDAN og W. CONRAD, 1981. Levels of indole-3-acetic acid in intact and decapitated coleoptiles as determined by a specific and highly sensitive solid phase enzyme immunoassay. *Planta*, 153: 561-571.
- WEISER, C.J. 1959. Effect of boron on the rooting of *Clematis* cuttings. *Nature*, 183: 559-560.
- WEISER, C.J. og L.T. BLANEY, 1960. The effects of boron on the rooting of English holly cuttings. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 75: 704-710.
- - 1967. The nature of boron stimulation to root initiation and development in beans. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 90: 191-199.
- WELANDER, T. 1978. Influence of nitrogen and sucrose in the medium and of irradiance of the stock plants on root formation in *Pelargonium* petioles grown in vitro. *Physiol. Plant.*, 43: 136-141.
- WELLENSIEK, S.J. 1952. Rejuvenation of woody plants by formation of sphaeroblasts. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Ser. C*, 55: 567-573.
- WELLS, J.S. 1962. Wounding cuttings as a commercial practice. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 12: 47-55.
- 1965. The propagation of plants. Part V - Opening the door to good propagation. *Am. Nurserym.*, 122(12): 12, 46-49, 52-53.
- WENT, F.W. 1938. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiol.*, 13: 55-80.
- WENT, F.W., J. BONNER og G.C. WARNER, 1938. Aneurin and the rooting of cuttings. *Science*, 87: 170-171.
- WESTWOOD, M.N. 1972. Use of growth regulators in rooting cuttings of woody plants. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 22: 160-166.
- WESTWOOD, M.N. og L.A. BROOKS, 1963. Propagation of hardwood pear cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 13: 261-265.
- WHALLEY, D.N. 1974. Ornamentals from hardwood cuttings in heated bins. *Grower*, 82(2): 77-78 (Ikke sett, ref. HcA, 45: 4212).
- 1975. Propagation of Commelin elm by hardwood cuttings in heated bins. *Plant Prop.*, 21(3): 4-6.
- WHALLEY, D.N. og K. LOACH, 1977. Effects of basal temperature on the rooting of hardy hybrid rhododendrons. *Scientia Hort.*, 6: 83-89.
- - 1981. Rooting of two genera of woody ornamentals from dormant, leafless (hardwood) cuttings and their subsequent establishment in containers. *J. hort. Sci.*, 56: 131-138.
- - 1982. Establishment in containers of woody ornamentals propagated from dormant leafless cuttings. *Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc.*, 32: 186-199.
- WHALLEY, D.N. og R.E. RANDALL, 1976. Temperature control in the rooting medium during propagation. *Ann. Appl. Biol.*, 83: 305-309.



- WHITCOMB, C.E. 1982. Rooting cuttings under a wet tent. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 32: 450-455.
- WHITCOMB, C.E. og L.T. DAVIS, Jr., 1970. Antitranspirants - a better way to root cuttings? Am. Nurserym., 132(7): 9, 100-101.
- WILLE, D. 1974. Influence of nutrition on rooting capacity of cuttings. Med. Fac. Landbouwwetensch. Gent, 39: 1520-1524.
- WILMS, G.L. og F.L.S. O'ROURKE, 1960. The effect of nodules on the rooting of cuttings of Juniperus and Thuja. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 10: 203-204.
- WINKLER, A.J. 1927. Some factors influencing the rooting of vine cuttings. Hilgardia, 2: 329-349.
- WOTT, J.A. og H.B. TUKEY, Jr., 1965. Propagation of cuttings under nutrient mist. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 15: 86-94.
- - 1973. The absorption of nutrient mist into cuttings. Comb. Proc. int. Plant Prop. Soc., 23: 141-147.
- WU, F.T. og M.F. BARNES, 1981. The hormone levels in stem cuttings of difficult-to-root and easy-to-root rhododendrons. Biochem. Physiol. Pflanzen, 176: 13-22.
- YOUNG, M.J. og M.N. WESTWOOD, 1975. Influence of wounding and chilling on rooting of pear cuttings. HortScience, 10: 399-400.
- ZIMMERMAN, P.W. 1925. Vegetative plant propagation with special reference to cuttings. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 22: 223-228.
- ZIMMERMAN, P.W. og A.E. HITCHCOCK, 1928. The influence of leaves and buds on the type of roots developed by cuttings. Am. J. Bot., 15: 626-627.
- - 1933. Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. Contrib. Boyce Thomp. Inst., 5: 351-369.
- ZIMMERMAN, R.H. og O.C. BROOME, 1981. Phloroglucinol and in vitro rooting of apple cultivar cuttings. J. Am. Soc. hort. Sci., 106: 648-652.
- ZUCCONI, F. og A. PÉRA, 1978. The influence of nutrients and pH effect on rooting as shown by mung bean cuttings. Acta Hort., 79: 57-62.
-

