

# De vackra höstfärgerna avslöjar trädens effektiva retursystem

Återvinning är ett modernt ord, men växterna omkring oss har redan i miljontals år använt olika metoder för att kunna nyttja dyrbara och livsnödvändiga byggstenar flera gånger. Martin Weih ger en bakgrund till de vackra höstfärgerna omkring oss.

MARTIN WEIH

**H**os de flesta av våra lövträd är de vackra höstfärgerna det yttre tecknet på en rad processer inne i bladen som slutligen leder till en effektiv återanvändning av näringsämnen. Med dagens förbättrade forskningsmetoder ökar kunskapen om de spännande mekanismer som nu pågår i vår omgivning.

I naturliga ekosystem är mineralnäringsämnen som kväve och fosfor oftast bristvaror och därför dyrbara för växterna. Näringsämnena behövs bland annat för att växten ska kunna bygga upp fotosyntesens system av membran, pigment (t.ex. klorofyll), enzymer och energi-

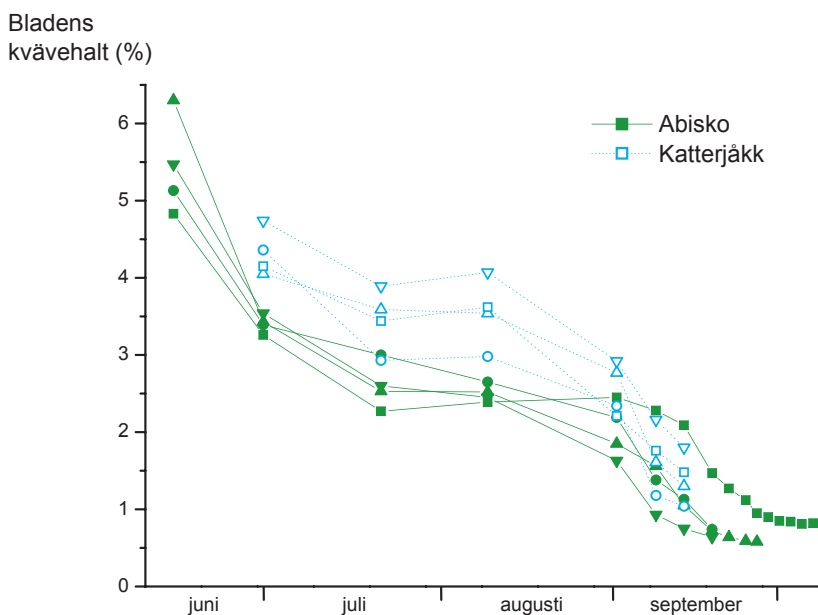
bärare. Med hjälp av solljuset binds luftens koldioxid och omvandlas till socker. Denna process sker huvudsakligen i de gröna bladen och fotosyntesförmågan ökar med kväveinnehållet i bladen (Evans 1989).

## Gröna, gula och röda färgämnen

Under sommaren är bladen gröna, men hos lövfällande växter bryts det gröna klorofyllet under hösten ner till mindre molekyler som transporteras in i växtens inre delar. Lövfällningen sätts igång av höstens allt kortare dagar i kombination med kyligare temperaturer och tolkas som en anpassning till den vattenbrist och kyla som präglar vintern i vårt klimat. Denna årliga transport av näringsämnen är en viktig förutsättning för att många örter och träd ska kunna överleva på nordligare breddgrader (May & Killingbeck 1992). Exempelvis blir vårens tillväxt lägre om tillbakadragandet av näringsämnen förhindras hösten innan (Eckstein m.fl. 1998). Innan bladen faller, transporteras alltså en

Figur 1. De vackra höstfärgerna hos fjällbjörk och olika risarter, som här i Kårsavagge nära Abisko, är tecken på den effektiva resursåtervinningen hos växterna i dessa näringsfattiga miljöer. Foto: Martin Weih. Autumn colours in mountain birch *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* and different dwarf shrubs, here in the Kårsavagge valley, subarctic Sweden, suggest efficient utilization of resources in plants growing in nutrient-poor habitats.





Figur 2. Kvävehalt i blad (procent av torrvikten) hos vuxna träd av fjällbjörk från lövsprickning till bladfällning. Totalt åtta träd har analyserats (tre blad vid varje tillfälle och träd), dels nära Abisko (385 m över havet), dels på högre höjd nära Katterjåkk (512 m ö.h.), där lövsprickningen är senare och bladfällningen tidigare än i Abisko.

The leaf nitrogen concentration of adult mountain birch in subarctic Sweden across the 1995 growing season from bud-break until leaf shedding. Eight trees were sampled (three leaves per sampling and tree), four near Abisko (385 m a.s.l.) and four trees at higher altitude at Katterjåkk (512 m). At Katterjåkk, bud-break occurs later while leaf-shedding takes place earlier than at Abisko.

stor andel av deras dyrbara innehåll (t.ex. 35–60 procent av kvävet, Eckstein m.fl. 1998) tillbaka till växtens stam- och rottdelar, där näringsämnena kan lagras tills de behövs igen nästa vår. Vid nedbrytningen av det gröna klorofyllet träder de gula karotenoiderna fram, som funnits i bladet redan tidigare men då dolts av klorofyllet. Karotenoiderna sitter liksom klorofyllet bundna till membran på kloroplasterna, de celldelar där fotosyntesen äger rum.

Lövens röda färgtoner kommer främst från antocyaniner som nybildas om hösten i cellernas centrala hålrum, vakuolerna. Då bildas under dagen socker, som omvandlas till antocyaniner främst under kalla nätter (Overton 1899). Karotenoider och antocyaniner är uppbyggda enbart av kol, väte och syre, ämnen som det oftast inte råder brist på. Klorofyllet innehåller även kväve

och magnesium, varav i synnerhet kvävet ofta är en bristvara.

### Utgör höstfärgerna ett skydd?

De gula höstfärgerna kan alltså tolkas som en bieffekt av klorofyllets nedbrytning, men varför lägger många växter extra energi på att färga sina blad röda genom att omvandla socker till antocyaniner? Den evolutionära bakgrunden till höstfärgerna är fortfarande okänd. Spekulationer finns om att varierande höstfärger är tecken på en kapprustning mellan växter och bladätande insekter, då insekterna har svårare att gömma sig för sina predatorer om bakgrundsfärgerna inte är enhetliga (Lev-Yadun m.fl. 2004). Det har också föreslagits att varierande höstfärger är resultatet av en samevolution mellan växter och insekter genom

att starka höstfärger avslöjar hälsotillståndet hos individuella träd (Hamilton & Brown 2001, Hagen m.fl. 2004) och kan användas som varningssignal för bladätande insekter som lägger sina ägg på träden under hösten (Archetti 2000, Archetti & Leather 2005).

På senare tid har mer testbara varianter av dessa hypoteser presenterats: Träd producerar starkt färgade höstblad för att skydda sina näringsresurser (framförallt kväve och fosfor) som lagras i bladen (Ougham m.fl. 2005) eller i reproduktiva organ som frö (Sinkkonen 2006). Enligt dessa idéer bör starka höstfärger uppträda hos träd med antingen ovanligt stor näringsbrist eller ovanlig hög frösättning. Olika hypoteser utesluter ofta inte varandra och starka höstfärger orsakas antagligen av en rad samverkande faktorer som varierar i betydelse mellan olika växtarter och platser. Dessutom får man inte bortse från att många färgämnen även har viktiga funktioner för olika växtfysiologiska processer (Schaefer & Rolshausen 2005).

Fantastiskt vackra höstfärger kan man ofta skåda under sensommaren hos fjällbjörken *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* i Skandinavien norra delar (figur 1). Dessa vackra färger är alltså yttre tecken på en storskalig återanvändning av livsviktiga näringsämnen och har fascinerat forskarna sedan lång tid tillbaka (t.ex. Overton 1899, Arnell 1927, Seybold 1943). Mycket av dagens kunskap om samband mellan höstfärger, miljö och genetik grundlades redan av dessa forskare. Exempelvis konstaterade Blüthgen (1971) för över trettio år sedan att höstlövens färg påverkas av både klimatfaktorer och jordmån, men även varierar mellan olika arter och mellan genotyper av samma art. Som man redan då förmodade, tyder färgvariationerna på varierande effektivitet i återanvändningen av näringsresurser, men de specifika sambanden mellan återanvändningsgrad, olika miljöfaktorer och genetik har vi fått djupare inblick i bara på senare år.

### Varför har inte alen vackra färger?

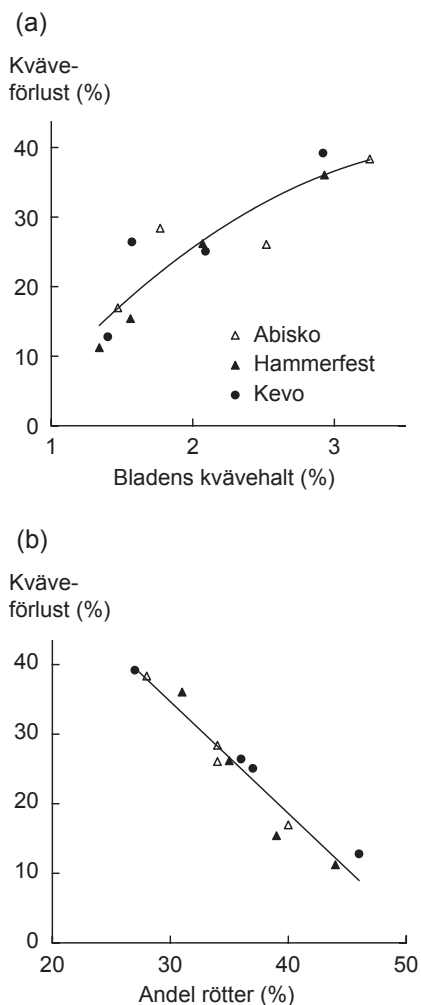
Inte alla lövfällande växter drar tillbaka lika mycket näringsämnen innan bladen fälls. Klibb-

alens *Alnus glutinosa* löv är oftast fortfarande gröna när de faller och innehåller mycket mineralnäring, exempelvis cirka fyra gånger så mycket kväve som björkens fallna löv (M. Weih, opublicerade data). Anledningen till alens slöseri med kväve är att den har förmågan att binda kväve ur luften med hjälp av en strålsvamp som den hyser i särskilda rotknölar. I stället för att slösa energi på att återvinna kväve ur bladen, använder alen alltså energi i form av socker för att mata strålsvampen och blir därmed, jämfört med andra lövträd, mer oberoende av kväve.

### Användning och återvinning av kväve hos fjällbjörk

Fotosyntesförmågan kan variera mycket under sommaren, särskilt hos lövfällande växter, och denna variation återspeglar mängden kväve i bladen. Exempelvis kan halten av kväve i fjällbjörkens unga blad strax efter knoppsprickningen vara upp till 6 procent av torrsubstansen, för att sedan snabbt sjunka till en nivå mellan 2 och 4 procent under större delen av växtsäsongen (figur 2). Under hösten sjunker koncentrationerna ofta under 1 procent innan bladen fälls. Stora skillnader finns både mellan olika växtplatser och mellan olika individer. Växtperioden är kortare och kvävekoncentrationerna högre på högre höjd över havet (Katterjåkk i figur 2) än på lägre höjd (Abisko). Skillnaden är delvis genetiskt betingad och ett vanligt förekommande mönster som förmodligen återspeglar en anpassning till den generellt lägre lufttemperaturen på högre höjder (Körner 1989, Weih & Karlsson 1999a, 2001).

Tvååriga fjällbjörksplantor förlorar mellan 10 och 40 procent av sitt totala kväveinnehåll vid bladfällningen. Ju högre kvävekoncentration i bladen under sommaren, desto högre blir också kväveförlusterna under hösten (figur 3a). Vidare skiljer sig kväveförlusterna mellan individer och mellan olika miljöer. Vid högre näringstillgång eller lägre temperatur under sommaren och hösten stiger kväveförlusterna (figur 4). Mönstret stöder hypotesen att återanvändningsbehovet av näringsämnen stiger med sjunkande näringstillgång eller rotupptagningsförmåga vid lägre



Figur 3. Kväveförluster i samband med höstens bladfällning hos tvååriga fjällbjörksplantor odlade i krukor utomhus nära Abisko som funktion av (a) kvävehalten i bladen i augusti och (b) andelen rötter av hela växtens biomassa. Tre fjällbjörksprovenienser från Abisko, Hammerfest i Nordnorge och Kevo i nordligaste Finland användes i försöket (se Weih m.fl. 1998).

Whole-plant nitrogen losses by autumn leaf shedding in two-year-old mountain birch plants pot-grown outdoors near Abisko, plotted against (a) leaf nitrogen concentration during summer (August) and (b) root biomass fraction. Three mountain birch provenances (Abisko, Hammerfest, Kevo) were used in the experiment. See Weih et al. (1998) for more details.

temperatur (t.ex. Weih & Karlsson 1999b). Växter i kalla och näringsfattiga miljöer förväntas alltså återanvända näringen bättre än växter i varma och näringsrika miljöer (t.ex. Eckstein m.fl. 1999).

Växter som råkar ut för näringsbrist reagerar genom att bilda fler rötter för att försöka motverka näringsbristen (Ericsson 1995). I enlighet med denna modell bör behovet av återanvändning av näring vara starkt negativt kopplat till andelen rötter i växten. Detta bekräftas av experimentella data på fjällbjörk (figur 3b). Ju mindre kvävebegränsade växterna är under växtsäsongen, desto större blir kväveförlusterna under höstens bladfällning.

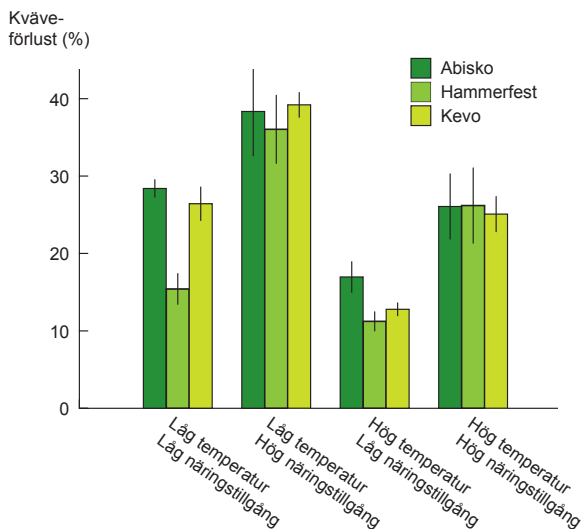
### Snabbväxande träd återanvänder näring även under sommaren

Jämfört med andra lövträd växer fjällbjörken mycket långsamt, produktionen når som mest bara upp till ungefär ett ton vedbiomassa per hektar och år (Karlsson m.fl. 2005). Den långsamma tillväxten hos fjällbjörk även under goda näringsförhållanden är genetiskt betingad och kan ses som en evolutionär anpassning till lågproduktiva miljöer då den innebär ett extra lågt näringsbehov. Däremot är olika pil- och poppelarter bland de mest snabbväxande lövträden på våra breddgrader och produktionssiffror på över 20 ton vedbiomassa per hektar och år under gynnsamma förhållanden gör dessa träd mycket intressanta för energiskogsodlingar (Weih 2004). Snabbvuxenhet medför dock ett stort behov av mineralnäring och man kan tänka sig att en hög grad av återvinning av exempelvis kväve borde vara en bra strategi för dessa växter. Exempelvis skördas energiskogsodlingar av *Salix* under vintern och de fina färger som vissa pilsorter kan glädja oss med under hösten (figur 5) ger en aning om varför skörden bör ske under vintern. Då har pilarna nämligen dragit tillbaka en stor del av sina näringsresurser och lagrat dem i rötterna för återanvändning till nya blad och skott nästa vår.

Snabbväxande sorter av pil använder samma kväve flera gånger under sommaren i olika blad och ökar därmed effektiviteten i sin närings-

**Figur 4.** Relativa kväveförluster i samband med höstens bladfällning hos tvååriga fjällbjörksplanter odlade i krukor vid olika temperatur (utomhus och i växthus) och näringstillgång (låg och hög gödsling). Kväveförlusterna skiljer sig statistiskt signifikant mellan behandlingarna och mellan provenienserna.

Whole-plant nitrogen losses by autumn leaf shedding (means  $\pm$  SE) in two-year-old mountain birch plants pot-grown under different temperature (low outdoors and increased in open greenhouse) and nutrient availability (low and high fertilisation). See Fig. 3 for more information. The nitrogen losses are significantly different between the treatments (ANOVA,  $P < 0.05$ ).



användning. Transporten av kväve mellan blad i olika positioner längs snabbväxande skott av *Salix* är idag ett intressant forskningsämne inom växtfysiologin, då denna mekanism kan antas vara grundläggande för förståelsen av tillväxtprocesser och resursekonomi hos högproduktiva växter. Spår av denna återvinning kan man se i energiskogsbestånd av *Salix*. När man tittar närmare på de växande skotten under sommaren (figur 6), ser man en tydlig skiftning i färgsättningen från de mest ljusexponerade bladen som befinner sig högst upp på skottspetsen till bladen som sitter längst ner på de beskuggade skottdelarna. Högst upp är bladen ljusgröna och här är fotosyntesmaskineriet inte färdigutvecklat. De först färdigutvecklade bladen är mörkgröna och återanvänder delvis näringsämnen från de allt blekare bladen en bit längre ner, som beskuggas i allt större grad och därför inte skulle ha så stor nytta av en omfattande fotosyntesapparat. Längst ner på skotten hittar man ofta helt gula blad även mitt i sommaren. Dessa blad har helt gjort sig av med fotosyntesmaskineriet och mycket av de dyrbara näringsämnena har förflyttats upp för återanvändning i nya, produktiva blad i skottspetsarna.

Växternas effektiva system för tillväxt och återanvändning av resurser är fortsatt högaktu-

ella forskningsämnen. Vackra bladfärger som yttre tecken på återanvändning av näringsresurser hos växter kommer därför även i framtiden att intressera forskare i växtfysiologi och angränsande forskningsområden. Exempelvis har redan viktiga gener för reglering av åldrandet hos poppelblad identifierats (Andersson m.fl. 2004) med moderna metoder som sammanfattas under begreppet funktionsgenomik. Funktionsgenomik är ett samlingsnamn på forskningen som studerar vilken funktion generna har, vilka proteiner de kodar för, hur de samspelar och hur de påverkar organismen. Framtidens forskning kommer att i allt högre grad tillgodogöra sig de möjligheter som dessa metoder erbjuder för att länka ihop de genetiska, fysiologiska och ekologiska processer som rör återvinningen av näring hos växter (Cooke & Weih 2005).

- Tack till Lars Olof Björn som bidragit med värdefulla synpunkter på texten.

#### Citerad litteratur

- Andersson, A., Keskitalo, J., Sjödin, A. m.fl. 2004. A transcriptional timetable of autumn senescence. – *Genome Biol.* 5: R24
- Archetti, M. 2000. The origin of autumn colours by coevolution. – *J. Theor. Biol.* 205: 625–630.
- Archetti, M. & Leather, S. R. 2005. A test of the coevolution theory of autumn colours: colour





Figur 5. Pilsorten 'Gudrun' (*Salix burjatica* × *dasyclados*) är en mycket effektiv återvinnare av näring, vilket avspeglas i dess vackra höstfärger (se Weih och Nordh 2002). Foto: Nils-Erik Nordh.

The *Salix* variety 'Gudrun' has a very efficient nutrient retranslocation (see Weih and Nordh 2002), as indicated by its nicely coloured autumn leaves.



Figur 6. En energiskogsodling i sommar-dräkt, här nära Ultuna utanför Uppsala, kännetecknas av ett mönster av olika gröna toner i bladverket, som avspeglar näringshushållningen i träden. Foto: Martin Weih.

The summer aspect of a *Salix* biomass plantation, here near Uppsala, SE Sweden, is characterized by a pattern of various green shades in the canopy, which reflects optimized nutrient economy in different shoot parts.

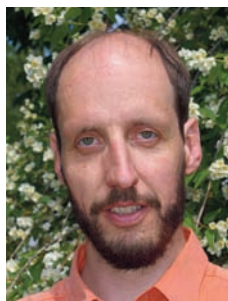
- preference of *Rhopalosiphum padi* on *Prunus padus*. – *Oikos* 110: 339–343.
- Arnell, K. 1927. Vegetationens utvecklingsgång i Norrland. – Medd. Statens Meteorol. Hydrogr. Anstalt 4(1): 1–28.
- Blüthgen, J. 1971. Die Dokumentation der Herbstfärbung und ihre floristisch-systematische Differenzierung in Lappland. – Rep. Kevo Subarctic Res. Stn. 8: 12–21.
- Cooke, J. E. K. & Weih, M. 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus* – bridging molecular physiology and ecophysiology. – *New Phytol.* 167: 19–30.
- Eckstein, R. L., Karlsson, P. S. & Weih, M. 1998. The significance of resorption of leaf resources for shoot growth in evergreen and deciduous woody plants from a subarctic environment. – *Oikos* 81: 567–575.
- Eckstein, R. L., Karlsson, P. S. & Weih, M. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate–arctic regions. – *New Phytol.* 143: 177–189.
- Ericsson, T. 1995. Growth and shoot : root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. – *Plant Soil* 168–169: 205–214.
- Evans, G. I. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. – *Oecologia* 78: 9–19.
- Hagen, S. B., Debeausse, S., Yoccoz, N. G. m.fl. 2004. Autumn coloration as a signal of tree condition. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: S184–S185.
- Hamilton, W. D. & Brown, S. P. 2001. Autumn tree colours as a handicap signal. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1489–1493.

- Karlsson, P. S., Weih, M. & Borg, C. 2005. Mountain birch growth in relation to climate and herbivores. – I: Wielgolaski, F. E. (red.), *Plant ecology, herbivory, and human impact in Nordic mountain birch forests*. Springer-Verlag, sid. 71–86.
- Körner, C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes: a worldwide comparison. – *Oecologia* 81: 379–391.
- Lev-Yadun, S., Dafni, A., Flaishman, M. A. m.fl. 2004. Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. – *BioEssays* 26: 1126–1130.
- May, J. D. & Killingbeck, K. T. 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. – *Ecology* 73: 1868–1878.
- Ougham, H. J., Morris, P. & Thomas, H. 2005. The colors of autumn leaves as symptoms of cellular recycling and defenses against environmental stresses. – *Curr. Top. Dev. Biol.* 66: 135–160.
- Overton, E. 1899. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. – *Jahrb. Wiss. Bot.* 33: 171–231.
- Schaefer, H. M. & Rolshausen, G. 2005. Plants on red alert: do insects pay attention? – *BioEssays* 28: 65–71.
- Seybold, A. 1943. Zur Kenntnis der herbstlichen Laubblattverfärbung. – *Bot. Archiv* 44: 551–568.
- Sinkkonen, A. 2006. Sexual reproduction advances autumn leaf colours in mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). – *J. Evol. Biol.* 19: 1722–1724.
- Weih, M. 2004. Intensive short rotation forestry in boreal climates: present and future perspectives. – *Can. J. For. Res.* 34: 1369–1378.
- Weih, M. & Karlsson, P. S. 1999a. Growth response of altitudinal ecotypes of mountain birch to temperature and fertilisation. – *Oecologia* 119: 16–23.
- Weih, M. & Karlsson, P. S. 1999b. The nitrogen economy of mountain birch seedlings: implications for winter survival. – *J. Ecol.* 87: 211–219.
- Weih, M. & Karlsson, P. S. 2001. Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? – *New Phytol.* 150: 147–155.
- Weih, M. & Nordh, N.-E. 2002. Characterising willows for biomass and phyto-remediation: growth, nitrogen and water use of 14 willow clones under different irrigation and fertilisation regimes. – *Biomass Bioenergy* 23: 397–413.
- Weih, M., Karlsson, P. S. & Skre, O. 1998. Intra-specific variation in nitrogen economy among three mountain birch provenances. – *Écoscience* 5: 108–116.

## ABSTRACT

Weih, M. 2006. De vackra höstfärgerna avslöjar trädens effektiva retursystem. [Autumn leaf colours reveal resource recycling in plants.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 100: 283–289. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Deciduous plant species growing in temperate-boreal regions commonly shed their leaves in the autumn. Before leaf abscission a large proportion of nutrients is retranslocated from leaves into stems and roots of perennial plants, especially trees, a process that often is associated with a dramatic shift in leaf colour. Seasonal nutrient cycling, as reflected by autumn leaf colours, is a determinant of nutrient-use efficiency and plant fitness in perennial plants grown in nutrient-poor environments. The paper addresses some physiological processes associated with autumn nutrient cycling in mountain birch *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* grown in subarctic Sweden. Influences of genotype and environmental factors (temperature, nutrient availability) on the magnitude of whole-plant nitrogen losses through autumn leaf abscission are discussed. In addition, some aspects of leaf nutrient recycling in fast-growing *Salix* are presented. Many of the basic relationships between autumn leaf colour, climate and genotype were discovered already many years ago, whereas the functional links between genetics, physiology and ecology of autumn nutrient retranslocation are being unravelled only recently.



Martin Weih är växtökolog och arbetar vid institutionen för växtproduktionsekologi vid Sveriges lantbruksuniversitet i Uppsala. Martins forskning rör framför allt resurshushållningen hos växter

anpassade till olika miljöer, exempelvis fjällbjörk i Arktis, *Salix* i södra Sverige och bambu i tropikerna.

Adress: Inst. för växtproduktionsekologi, SLU, Box 7043, 750 07 Uppsala  
E-post: martin.weih@vpe.slu.se