



BIO-3910

MASTERGRADSOPPGAVE I PLANTEBIOLOGI

Klimaeffekter på frøspiring og blomstring hos
svalbardvalmue (*Papaver dahlianum* Nordh.)

Anne Marit Wilhelmsen

Mai, 2007

DET MATEMATISK-NATURVITENSKAPELIGE FAKULTET

Institutt for biologi

Universitetet i Tromsø

BIO-3910

MASTERGRADSOPPGAVE I PLANTEBIOLOGI

Klimaeffekter på frøspiring og blomstring hos
svalbardvalmue (*Papaver dahlianum* Nordh.)

Anne Marit Wilhelmsen

Mai, 2007

Innholdsfortegnelse

Sammendrag	7
Innledning	9
<i>Hva er en miljøindusert foreldre-effekt?</i>	9
<i>Epigenetiske endringer</i>	11
<i>Eksempler fra planteriket</i>	11
<i>Arktiske vekstforhold</i>	12
<i>Målsetning for oppgaven</i>	14
Materialer og metoder	17
Plantermateriale.....	17
Dyrkningsforhold.....	19
Hovedforsøk.....	20
Supplerende forsøk.....	23
<i>Betydningen av stratifisering</i>	23
<i>Betydningen av frømodning etter blomstring</i>	24
Resultater	25
Hovedforsøk.....	25
<i>Spiring hos F_1 og F_2</i>	25
<i>Blomstring hos F_1 og F_2</i>	26
Supplerende forsøk.....	34
<i>Betydningen av stratifisering</i>	34
<i>Betydningen av frømodning etter blomstring</i>	37
Diskusjon	39
Hovedforsøk.....	39
<i>Klimaeffekter på frøspiring</i>	39
<i>Klimaeffekter på blomstring</i>	41
Supplerende forsøk.....	45
<i>Betydningen av stratifisering</i>	45
<i>Betydningen av frømodning etter blomstring</i>	46
Konklusjon	47
Takk til	49
Referanser	51
Appendiks	57

Klimaeffekter på frøspiring og blomstring hos svalbardvalmue (*Papaver dahlianum* Nordh.)

Anne Marit Wilhelmsen

Institutt for biologi, Det matematisk-naturvitenskapelige fakultet, N-9037 Tromsø, Norge.

Sammendrag

Det ble gjennomført klimakammerforsøk på arten *Papaver dahlianum*, for å undersøke i hvilken grad klima påvirker frøspiring og blomstring hos avkommet. Høsten 2005 ble frø av *Papaver dahlianum polare* samlet rundt Longyearbyen og i Arktisk-alpin botanisk hage i Tromsø. Plantene i botanisk hage stammet også fra Svalbard, men ble sådd i Tromsø i 2002. Forsøkene ble utført ved Biologisk klimalaboratorium i Tromsø. F₁ spirte ved 18°C og ble behandlet med to ulike temperaturer ved blomstring; 18°C og 9°C. F₂-generasjonene ble spirt og blomstret ved 18°C. Første generasjon oppnådde høye spireprosent ved 18°C. Andre generasjon av frø med opphav fra Svalbard hadde høyere spireprosent da frøene var dannet ved 9°C enn da frøene var dannet ved 18°C. Andre generasjon av frø fra botanisk hage dannet ved 18°C, hadde derimot høyere spireprosent enn frøene dannet ved 9°C. Frøene i andre generasjon var imidlertid utsatt for soppinfeksjon. Med disse resultatene er det vanskelig å fastslå i hvilken grad klima påvirker frøspiring hos avkommet til *Papaver dahlianum*. Første generasjon blomstret senere ved 9°C enn ved 18°C. For andre generasjon så forskjellen ut til å være utjevnet hos plantene med opphav fra Svalbard, og plantene brukte omtrent like lang tid på å blomstre uavhengig av foreldrenes temperaturforhold. Forøvrig så et par grupper ut til å være påvirket av foreldrenes temperaturbetingelser, og det var signifikant forskjell mellom deres og første generasjons blomstringstidspunkt. Blomstring hos andre generasjon av planter fra botanisk hage skjedde raskere der foreldrene hadde blomstret ved 9°C sammenlignet med 18°C, og også denne forskjellen mellom blomstringstidspunkt var signifikant. Likevel kan man ikke tillegge disse resultatene stor betydning, ettersom tallene er basert på relativt få individer på grunn av soppinfeksjon av frømaterialiet. Plantene kan ha blitt stresset av varme dyrkningsforhold, og krysninger med andre *Papaver*-arter i botanisk hage kan ikke utelukkes.

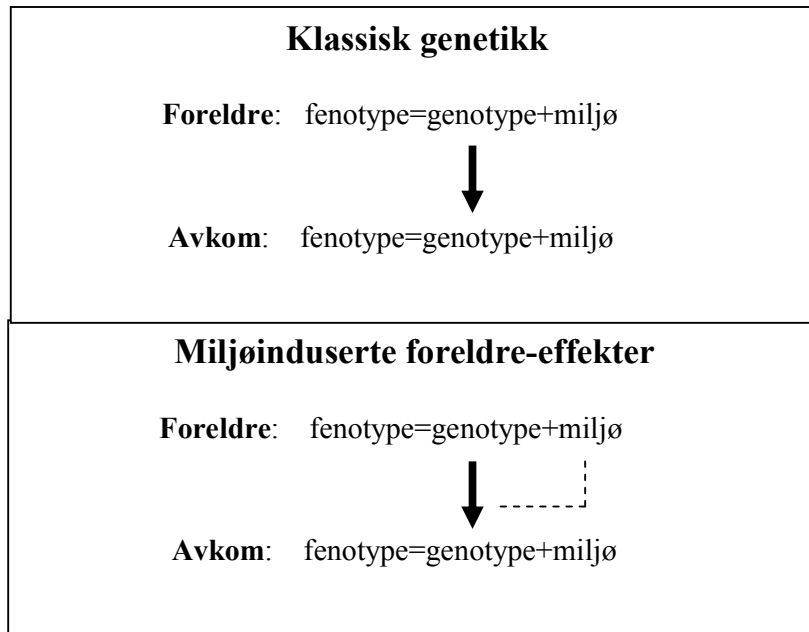
Stikkord: *Papaver dahlianum*, blomstring, spiring, klimaeffekt, stratifisering, temperatur, imprinting, Svalbard.

Innledning

Planter er stedfaste organismer, og dermed avhengig av å tilpasse seg ulike miljøforhold. Dette har ført til at planter har utviklet forskjellige mekanismer, som gjør plantene i stand til å overleve ved varierende betingelser (Fagard & Vaucheret 2000). Naturlig seleksjon er en prosess som oppstår på grunnlag av at organismer ofte må konkurrere om ressurser. Alle organismer har ulikt arvemateriale, og fremtidige populasjoner preges av hvilke forfedre som fikk reproduisert seg mest. Dette er grunnlaget for evolusjon (Townsend 2003). I planteriket vil avkom dannet ved seksuell reproduksjon arve halve genomet fra morplanten og halve genomet fra farplanten, men avkom kan også påvirkes av foreldre via andre mekanismer. De miljøbetingelser planter vokser ved kan påvirke avkommets fenotype. Når genotyper formeres og dyrkes frem ved ulike miljøbetingelser, er det vist i en rekke studier at fenotypen til avkommet er avhengig av hvilket miljø foreldrenes utvikling skjedde ved (Andalo et al. 1999; Sultan 2000). De trekk som oppstår ved slike påvirkninger på avkom kan beskrives som miljøinduserte foreldre-effekter.

Hva er en miljøindusert foreldre-effekt?

Biologer har observert miljøinduserte foreldre-effekter i studier innenfor etologi, planteøkologi, mikrobiologi og insektøkologi (Lacey 1998). Miljøinduserte foreldre-effekter er noe man finner innen de fleste områder av biologien, og Lacey mener derfor at det er viktig å definere miljøinduserte foreldre-effekter så vidt som mulig. Hun foreslår følgende definisjon: ”*En miljøindusert effekt overført fra foreldre er enhver påvirkning fra foreldre på deres avkoms fenotype, som ikke kan tilskrives avkommets genotype, avkommets miljømessige betingelser eller en kombinasjon av disse.*” Med andre ord kan man si at: Miljøinduserte foreldre-effekter er påvirkninger fra foreldre på avkommets fenotype, som ikke skriver seg fra kromosomenes genetiske informasjon (Figur 1).



Figur 1. Klassisk genetikk og miljøinduserte foreldre-effekter/epigenetiske endringer. Når miljøinduserte foreldre-effekter oppstår, blir avkommets genotype påvirket av foreldrenes genotype og foreldrenes miljø.

En annen måte å forklare miljøinduserte foreldre-effekter er å beskrive de som det fenotypiske produkt av en interaksjon mellom foreldres genotype og deres miljø, som blir uttrykt i neste generasjon (Lacey 1998). Når det videre i denne oppgaven er snakk om foreldre-effekter, er det miljøinduserte foreldre-effekter som beskrives. Man ser at foreldre-effekter ofte viser seg sterkest ved plantens juvenile stadium, for eksempel ved spiring. Dette kan igjen påvirke utviklingen på senere stadier (Roach & Wulff 1987; Kirkpatrick & Lande 1990; Galloway 2001). Mazer & Grochov (1996) har foreslått tre ulike mekanismer for hvordan effekten av miljøet morplanten vokser ved kan overføres til avkommets fenotype og utvikling; ressurstilgjengelighet, miljøspesifikk genuttrykking i reproduktive vev og miljøspesifikk seleksjon på gameter. For det første kan ressurstilgangen ved frødaningen påvirke avkommet. Det er mulig ettersom frø hos dekkfrøinger utvikles samtidig som de er festet til morplanten. For det andre kan miljøet rundt morplanten påvirke genuttrykking hos embryo, endosperm og andre reproduktive vev under utvikling. For det tredje kan ulike miljøstimuli påvirke seleksjonen av gameter og gametofytter. For eksempel kan den genetiske sammensetningen hos pollen være avhengig av hvilke miljøbetingelser pollen ble dannet ved.

Epigenetiske endringer

Selv om avkommets fenotype påvirkes av miljøet foreldrene vokste ved, trenger ikke DNA-sekvensene endres. De kan derimot modifieres av ulike former for genkontroll (Fert & Paul 2000). Disse arvelige, men reversible endringene i genomet kalles epigenetiske, og det er mulig at foreldrenes miljø kan påvirke reguleringen av genuttrykket i avkom ved hjelp av slike endringer (Matzke & Matzke 1993). Det er dokumentert fire forskjellige naturlige mekanismer for epigenetiske endringer: 1) DNA-metylering; hvor metylgrupper på cytosin inaktiverer genuttrykk, 2) histonmodifisering; hvor binding av acetylgrupper på histoner kan føre til dekondensering av kromatin, slik at genene på kromatinet blir tilgjengelig for uttrykk, 3) imprinting; hvor uttrykk av spesifikke alleler varierer, ut ifra om allelet arves fra far eller mor, og 4) paramutering; en allelisk interaksjon hvor uttrykk av et allel endres i nærvær av et annet allel. Matzke & Matzke (1993) har beskrevet epigenetiske endringer som mekanismer for overføringen av foreldre-effekter til avkom; mekanismer som er uavhengig av de Mendelske lover om arv. Matzke & Matzke definerte imprinting som ulike mekanismer for hvordan gener kan bli reversibelt endret i sitt potensial for å uttrykkes, men det de definerte som imprinting er det vi idag oppfatter som imprinting, samt paramutering, metylering og kosuppresjon.

Eksempler fra planteriket

Det er gjort mange studier på hvordan foreldres klima og vekstforhold påvirker avkommet i planteriket. Forsøk med *Papaver radicum*, *Arabidopsis thaliana*, *Senecio vulgaris*, *Plantago lanceolata* og *Picea abies* har vist at planter kan påvirkes av foreldre-effekter. Spesielt juvenile trekk, som størrelse på frø, spiringsrate og vekst, ser ut til å bli påvirket av foreldre-effekter. Foreldre-effekter er også påvist i senere stadier i utviklingen hos planter, som for eksempel ved reproduksjon og frostherdighet.

Flere forsøk viser foreldre-effekter ved juvenile stadier. I et forsøk ble det observert at frø av *Papaver radicum* produsert en uvanlig varm sommer var signifikant større enn frø høstet da sommertemperaturen hadde et normalt nivå. I dette forsøket hadde frøene høstet den varmeste sommeren den høyeste spireprosenten (Bliss & Gold 1999). I et eksperiment med *Arabidopsis thaliana* viste det seg derimot at frø produsert ved høy temperatur var mindre enn frøene

produsert ved lav temperatur (Andalo et al. 1999). Resultatene tyder på at planter påvirkes av miljøet foreldrene vokste ved, men i hvilken retning de påvirkes, kan avhenge av art og hvordan slike effekter overføres til avkommet. Forsøk med *Senecio vulgaris* viste at planter som hadde fått tilført mindre næring dannet frø med lavere frøvekt og som spirte senere, enn frø fra planter som hadde fått mer næring tilført (Aarsen & Burton 1990). Imidlertid var spireprosenten lik uavhengig av næringstilførsel hos foreldre.

Eksperimenter på *Plantago lanceolata* viste at trekk hos avkom ble påvirket av temperaturen foreldrene vokste ved. Når foreldre hadde vokst ved lave temperaturer, fikk avkommet følgende egenskaper: økt frøvekt, redusert spiring og vekstrate, og akselerert oppstart av reproduksjon, sammenlignet med frø fra foreldre som vokste ved høye temperaturer (Lacey 1996). Her kan den akselererte oppstarten av reproduksjon være en direkte følge av foreldre-effektens påvirkning på det juvenile stadiet. Også andre studier viser foreldre-effekter ved senere stadier i planters livssyklus. Studier på *Picea abies* har vist at klima og værforhold ved seksuell reproduksjon påvirker adaptive egenskaper hos avkommet. Det er observert at avkom "husker" morens temperaturforhold da frøet ble dannet. Dette medfører at herding om høsten og avherding om våren justeres etter hvor varmt det var under embryogenesen og dannelsen av frøet. Embryogenese i kalde omgivelser fører til tidlig vekstavslutning og akklimatisering til kulde om høsten, og en tidlig vekststart om våren. Embryogenese i varme omgivelser forsinker disse prosessene (Johnsen & Skrøppa 1996). Resultatene fra studiene på *Picea abies* viser også at foreldre-effekter trolig er påvirket av miljøsignaler overført under den reproduktive prosess i hunnblomsten (Johnsen et al. 1996).

Arktiske vekstforhold

I arktisk klima finner man strenge miljøbetingelser, og arktiske planter er godt kuldetilpasset disse betingelsene. Likevel vil de korte, kalde somrene ofte hemme utviklingen av blomster og frø, samt frøspiring (Bell & Bliss 1980). Med tanke på global oppvarming, kan det være interessant å undersøke hvordan arktiske planter vil tilpasse seg varmere forhold, i og med at oppvarmingen vil gå relativt raskt i forhold til tidligere klimaendringer (Billings 1992; ACIA 2001). Arktiske planter vokser og reproducerer seg ved temperaturer svært nær frysepunktet, de har kort vekstsesong og lite ressurser tilgjengelig (Billings 1992; Crawford 1997). Ettersom klimaet blir varmere vil trolig floraen endres, og overlevelse av den arktiske flora vil

være avhengig av seleksjonen på plantenes genetiske variasjon, samt konkurranse med genotyper og arter som immigrerer fra sørligere strøk (Alsos 2003). Eksperimenter hvor ulike aspekter ved klimaendringer har blitt simulert i forskjellige arktiske regioner, har vist at arktiske planter kan reagere overraskende hurtig på økt temperatur og økt tilgang på næringsstoffer (Wookey et al. 1993; Callaghan et al. 1995). Et spireforsøk utført med arter fra Svalbard, viste at flere arktiske arter sannsynligvis vil ha høy evne til å kolonisere nytt land etterhvert som isbreer trekker seg tilbake (Alsos 2003; Cooper et. al. 2004). Det kan være nærliggende å tro at varmere somre vil ha en positiv effekt på plantenes reproduksjon; med tidligere spiring, blomstring og frøsetting. Foreldre-effekter kan trolig også bidra i tilpasningsprosessen, ved at avkom ”husker” at foreldrene vokste ved høyere temperaturer, og dermed tilpasser seg klimaendringene raskere.

I stedet for å utgjøre en risiko for floraens stabilitet, kan det være at det arktiske områdets skjørhet og klimatiske usikkerhet aktivt er med på å tilpasse noen plantearter til å bli mer robuste, og forbereder dem på mulige konsekvenser av klimaendringer (Crawford 1997). Det er foreslått at det ikke er plantepopulasjonene som er skjøre, men terrenget, og at den fysiske skjørhet til terrenget ikke nødvendigvis betyr at planter er tilsvarende skjøre. Det kan oppstå lange, ugunstige klimatiske perioder der frøproduksjon er problematisk, og likevel forblir artene klare til å reprodusere så snart forholdene ligger til rette igjen. Plantearter kan lenge bestå i et område med vanskelig klima ved kun å drive vegetativ reproduksjon. Planters overlevelse og variasjon kan også bestå ved at frø bevares i jorden i frøbanker. De fleste polare plantearter er polyploide, og et høyt antall av alleler gir større mulighet for variasjon. Hver av disse genkopiene kan ha sine spesielle egenskaper som kan gi fordeler i ulike habitater og ved ulike klimatiske betingelser, og dermed sikre evolusjonær og økologisk fleksibilitet på lang sikt (Brochmann 1999; Brochmann et al. 2004). *Papaver dahlianum* er et godt eksempel på en polar art med et høyt antall genkopier (Lid & Lid 2005).

Målsetning for oppgaven

Bakgrunnen for hovedeksperimentet i denne oppgaven er basert på forsøk og planteproduksjon utført ved Biologisk klimalaboratorium, Universitetet i Tromsø, høsten 2004. Det ble sådd frø av *Papaver dahlianum* fra Arktisk-alpin botanisk hage i Tromsø for å produsere planter. Plantene i botanisk hage hadde opprinnelse fra Svalbard, men hadde vokst i Tromsø i 2 år. På samme tid utførte Rebecca Rose Barlak (2005) sin cand. scient.-oppgave som omhandlet frøbanker på Svalbard, hvorav noen av frøene viste seg å være *Papaver dahlianum*. Det ble observert at plantene fra botanisk hage blomstret tidligere enn plantene fra frø hentet direkte fra Svalbard, selv om alle plantene da vokste ved samme betingelser (18°C, 24t PAR-lys). Ut ifra denne observasjonen kunne det se ut som at plantene fra botanisk hage hadde endret seg i forhold til klimaet i Tromsø, mens plantene fra Svalbard fortsatt blomstret sent i likhet med hvordan deres blomstringstidspunkt ville vært om de vokste på Svalbard slik deres foreldre gjorde.



Figur 2. Foto av *Papaver dahlianum polare* tatt ved Svalbard lufthavn høsten 2005. Foto: Jørgen Mølmann.

Hensikten med denne oppgaven var å undersøke om klima kan påvirke frøspiring og blomstring hos avkommet til den arktiske underarten *Papaver dahlianum polare*, eller om observasjonene fra 2004 faller inn under variasjon i blomstringstid for naturlige populasjoner. Forsøkene ble utført ved Biologisk klimalaboratorium, og temperatur ble brukt som

miljøvariabel. I hovedforsøket ble det undersøkt om avkommet ble påvirket av hvilke temperaturforhold foreldrene blomstret ved; 18°C eller 9°C. Ut ifra observasjonen som ble gjort høsten 2004, kunne det forventes at planter med foreldre som blomstret ved 18°C ville få høyere spireprosent og komme i blomst tidligere enn planter med foreldre som blomstret ved 9°C. Dette ville tyde på at avkommet tilpasser seg i forhold til foreldrenes vekstforhold, og dermed viser miljøinduserte foreldre-effekter.

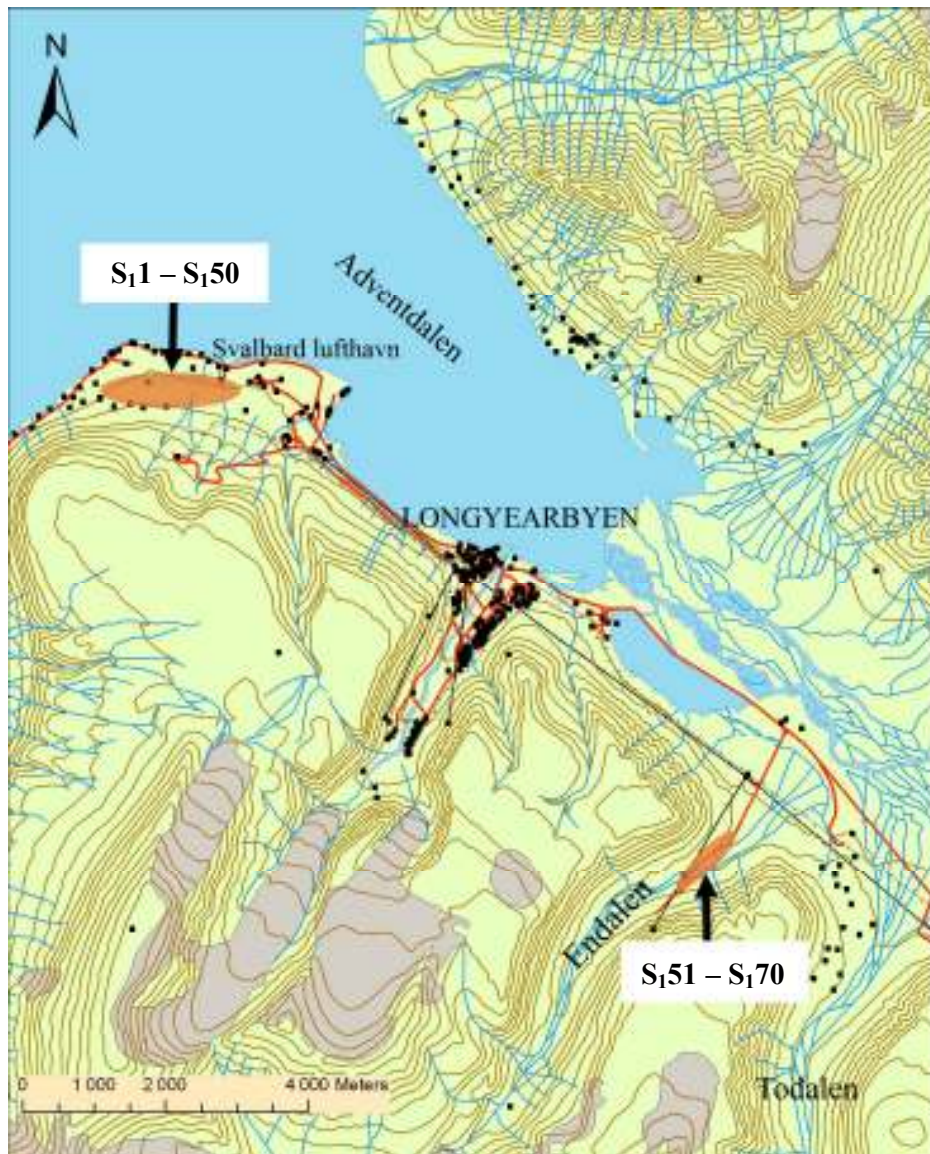
Materialer og metoder

Plantemateriale:

Arten som ble benyttet i eksperimentene i denne oppgaven var *Papaver dahlianum*, som er en flerårig plante. Den er rundt 10-25 cm høy, og kronbladene er hvite eller gule. $2n=42\ 56\ 70\ 84$. Det er to underarter: *Papaver dahlianum dahlianum* og *Papaver dahlianum polare*. *Papaver dahlianum dahlianum*, varangervalmue, har sin utbredelse på Varangerhalvøya i Tana, Berlevåg og Båtsfjord. Ellers finnes den trolig bare på Kolahalvøya. *Papaver dahlianum polare*, svalbardvalmue, er vanlig på Bjørnøya og Svalbard. Der vokser den på tørr tundra, polygonmark, på åpen grus og i rasmark (Solstad et al. 2003; Lid & Lid 2005).

Plantematerialet i hovedeksperimentet bestod av frø høstet på Svalbard 25.-26. august 2005 og i Arktisk-alpin botanisk hage i Tromsø 7. august 2005. Frøene som ble høstet på Svalbard, ble høstet fra området rundt Svalbard lufthavn og i Endalen (Figur 3). Frøene var fra 70 ulike individer, og alle plantene som var i blomst hadde tilnærmet hvite kronblader. Kapslene fra hvert individ ble samlet i papirposer og senere lagt på glass. Frøene ble lagret i mørke ved cirka 3°C.

Frøene fra Arktisk-alpin botanisk hage var høstet fra planter som hadde vokst i hagen i 3 år. Frøene var fra 3 individer med hvite kronblader, og frø fra ulike individer var blandet med hverandre. Frøene ble lagret i papirpose i mørke ved cirka 3°C.



Figur 3. Kart over Longyearbyen og omegn, med markerte områder for innsamling av svalbardvalmuefrø (*Papaver dahlianum polare*). Frøene ble høstet 25.-26. august 2005, og de ble høstet innenfor de skraverete områdene. S₁₁- S₁₅₀ ble høstet rundt flyplassen, og S₁₅₁- S₁₇₀ ble høstet i Endalen. Kartkilde: Norsk Polarinstitutt.

Tabell 1. Tabellen viser temperaturforholdene på Svalbard lufthavn og i Tromsø sommeren 2005. Tabellen illustrerer hvilke temperaturer frømaterialer ble dannet ved.

		Temperatur (°C) sommer 2005		
		Juni	Juli	August
Svalbard lufthavn	Middel	4,5	7,2	6,8
	Maksimum	10,6	16,8	11,6
	Minimum	-0,1	2,9	3,8
Tromsø	Middel	10,3	13,1	11,7
	Maksimum	21,5	25,1	24,2
	Minimum	1,5	6,2	6,5

Dyrkningsforhold:

Forsøkene ble gjennomført ved Biologisk klimalaboratorium i Tromsø, med følgende dyrkningsforhold:

- Temperaturen i klimarommene var regulert med en nøyaktighet på $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$.
- Luftfuktigheten var regulert til et fast metningsunderskudd på 530 Pa (tilsvarer 4 mm Hg) med en nøyaktighet på $\pm 5\%$ relativ luftfuktighet.
- Spiring og vekst skjedde i kontinuerlig lys ($150\text{-}200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) fra lysrør (Philips TLD 58 W/840)
- Plantene ble vannet daglig etter behov med næringsløsning som bestod av en tilnærmet Hoagland-løsning, modifisert etter Asher 1978 (Tabell 2). I helger og høytider ble rent vann tilført. Nyspirte planter ble tilført rent vann til de var omtrent 2 uker gamle.
- Dyrkningsmedier bestod av Floralux Veksttorv (Nittedal Torvindustri), perlite og vermiculite.

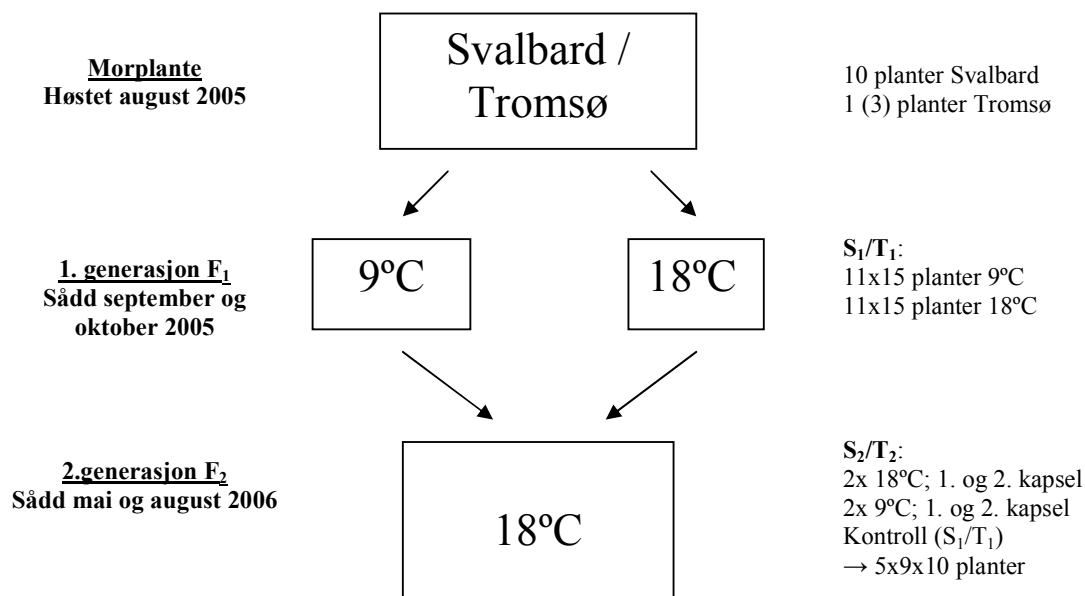
Tabell 2. Modifisert Hoagland-løsning med konsentrasjon av ulike næringsstoffer (ppm).

Næringsstoff	Sum	Innhold i Hoagland-løsning, modifisert etter Asher 1978
NO ₃ –N	181,7	210
NH ₄ –N	14,3	-
Total N	196	210
Ca	142,5	200
P	30,8	31
K	224	234
Mg	48,8	49
S	62,9	64
Fe	2,7	1,4
Mn	1	0,5
Cu	0,7	2×10^{-2}
B	0,3	0,5
Zn	0,2	5×10^{-2}
Mo	$3,3 \times 10^{-2}$	1×10^{-2}
Co	$7,5 \times 10^{-3}$	-
Cl	0	-

Hovedforsøk:

Før hovedeksperimentet ble det utført ulike spireforsøk, for å finne mest mulig ideelle betingelser for frøspiring (Appendiks).

Det ble sådd frø fra 20 individer fra Svalbard (Figur 3), samt frø fra botanisk hage. Frøene ble sådd i potter med 50% veksttorv og 50% perlite 26. september og 17. oktober 2005. Frøene fikk ulike behandlinger for å få oppnå høyest mulig spireprosent. Da spirene hadde en lengde på maks 1 cm over jordoverflaten, ble de priklet og satt ved 18°C med 24t PAR-lys. Dermed ble priklingsdatoen utgangspunktet for å beregne antall dager til blomstring. Ettersom plantene i perioder stod på lysrom var de også utsatt for naturlig lys, i tillegg til det kunstige lyset. Første generasjon av planter fra Svalbard ble betegnet som S₁, og første generasjon av planter fra botanisk hage ble betegnet som T₁.



Figur 4. Frøplanter fra Svalbard (S₁) og botanisk hage (T₁) ble dyrket ved 18°C og 24t PAR-lys. Ved 50% knoppdannelse ble plantene fordelt mellom 18°C og 9°C. Blomstringstidspunkt ble registrert. Frø fra disse plantene ble sådd ved 18°C og 24t PAR-lys, og også for andre generasjon (S₂/T₂) ble blomstringstidspunktene registrert.

Plantene fra de 10 individene fra Svalbard (S₁) som ga flest spirer, samt plantene fra Arktisk-alpin botanisk hage (T₁), ble med videre i eksperimentet. Tidspunkt for dannelse av første og andre knopp ble registrert. Når hver plantegruppe av 30 planter oppnådde 50% knoppdannelse, ble halvparten satt ved 9°C og 24t PAR-lys. Plantene ble fordelt slik at det var omtrent like mange planter med knopp på begge behandlingene. Denne fordelingen tok utgangspunkt i at foreldre-effekter trolig overføres ved frødanningen.

Blomstringstidspunkt for første og andre blomst per plante ble registrert ved anthesis. Etter hvert som kapslene modnet og åpnet seg, ble frøene høstet. Kapslene ble knepet av og puttet i åpne papirposer. Posene med frø ble lagret ved 3-4°C i mørke. Frø fra første og andre kapsel ble holdt separate. I løpet av mai 2006 ble denne delen av forsøket avsluttet, omtrent 190 dager etter prikling.

Frø fra første generasjon ble sådd 30. mai 2006 (S₂₅, S₂₂₄, S₂₇₀ og T₂) og 15. august 2006 (S₂₁₆). Frøene som ble sådd stammet fra plantene i første generasjon som produserte mest frø. Andre generasjon av planter fra Svalbard ble betegnet som S₂, og andre generasjon av planter fra botanisk hage ble betegnet som T₂. Det ble sådd frø modnet ved 18°C og 9°C, både fra første og andre kapsel. Alle kapslene kom fra ulike morplanter. Frø fra Svalbard (S₁₅, S₁₁₆, S₁₂₄ og S₁₇₀) og frø fra botanisk hage (T₁) ble sådd som kontroll. Det ble sådd 100 frø fra hver kapsel. Frøene ble sådd på brett i 80% veksttorv og 20% perlite. Brettene ble satt ved 18°C og 24t PAR-lys i mørkerom. Etter 2 uker ble frøene stratifisert i mørke ved 3°C, og etter 2 uker ble brettene igjen satt ved 18°C og 24t PAR-lys. Spireprosent og blomstringstidspunkt ble registrert. Forsøket ble avsluttet i januar 2007, omtrent 210 og 135 dager etter prikling.

Enveis variansanalyse (one-way ANOVA) ble utført mellom S₁₁₆ og S₂₁₆ 9°C, mellom S₁₂₄, S₂₂₄ 18°C og S₂₂₄ 9°C, og mellom T₁, T₂ 18°C og T₂ 9°C (Tabell 3). Dette ble gjort for å undersøke om det var signifikant forskjell mellom overgruppene. Individene i en overgruppe stammet fra 4 ulike morplanter (÷S₁₁₆, S₁₂₄ og T₁), og disse individene ble summert og sett på som en gruppe. Sammenslåingen til overgrupper ble gjort for å øke n, som var svært lav i enkelte grupper. Ettersom de ulike gruppene hadde ulik mengde i antall individer (n), ble det utført Scheffe-tester. Scheffe-testene sammenlignet de enkelte overgruppene med hverandre. Det ble også utført en Scheffe-test der gruppene ikke var slått sammen til overgrupper. Den testen ga ingen signifikante forskjeller mellom gruppene, trolig fordi n i flere grupper var svært lav i antall, så testen er ikke tatt med i oppgaven. Programmet som ble benyttet til de statistiske utregningene var SPSS 14.0.

Tabell 3. Oversikt over gruppeinndelingen anvendt i variansanalysene. Tallene i parentes angir plantenummer og kapselnummer. Alle gruppene blomstret ved 18°C, og temperaturene som er oppgitt for andre generasjon viser hvilken temperatur morplantene vokste ved.

Overgruppe	Gruppe
S ₁ 16	S ₁ 16
S ₂ 16 9°C	S ₂ 16 (9/1) 9°C
	S ₂ 16 (17/1) 9°C
	S ₂ 16 (6/2) 9°C
	S ₂ 16 (27/2) 9°C
S ₁ 24	S ₁ 24
S ₂ 24 18°C	S ₂ 24 (10/1) 18°C
	S ₂ 24 (7/1) 18°C
	S ₂ 24 (2/2) 18°C
	S ₂ 24 (19/2) 18°C
S ₂ 24 9°C	S ₂ 24 (1/1) 9°C
	S ₂ 24 (15/1) 9°C
	S ₂ 24 (9/2) 9°C
	S ₂ 24 (30/2) 9°C
T ₁	T ₁
T ₂ 18°C	T ₂ (9/1) 18°C
	T ₂ (17/1) 18°C
	T ₂ (5/2) 18°C
	T ₂ (18/2) 18°C
T ₂ 9°C	T ₂ (28/1) 9°C
	T ₂ (30/1) 9°C
	T ₂ (6/2) 9°C
	T ₂ (13/2) 9°C

Supplerende forsøk:

Betydningen av stratifisering

For å undersøke betydningen av stratifisering og lengden på stratifiseringsperioden, ble følgende forsøk gjennomført: Vi sådde frø fra 3 ulike individer fra Svalbard (S₁16, S₁23 og S₁67), samt frø fra Arktisk-alpin botanisk hage i Tromsø (T₁). Frøene ble sådd i 50% veksttorv og 50% perlite i 10 cm potter. Av hver gruppe ble 4x100 frø sådd ved 18°C og 24t

daglengde. I hver potte ble det sådd 25 frø. Etter 2 uker ble frøene flyttet til 3°C og mørke, hvor de stod i 2, 4 eller 6 uker. En fjerdedel av frøene ble ikke stratifisert og stod hele tiden ved 18°C og 24t daglengde. Etter ukene med stratifisering ble prøvene flyttet tilbake til 18°C og 24t daglengde, og spiring ble registrert daglig.

Betydningen av frømodning etter blomstring

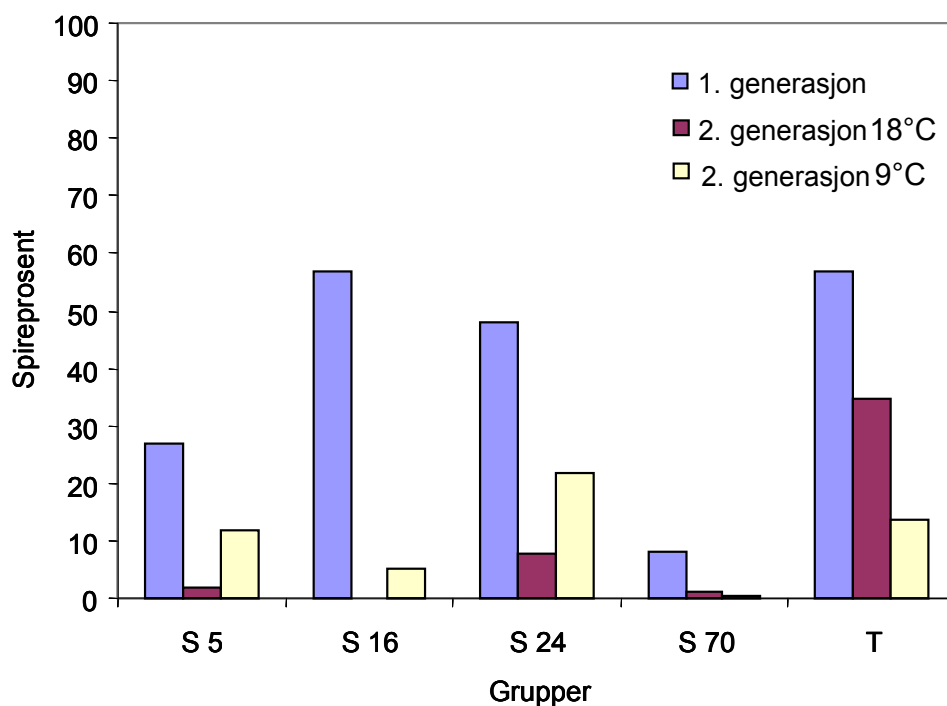
Et annet supplerende forsøk ble utført for å undersøke grad av frømodning etter anthesis. Det ble sådd frø av S₂₅, S₂₁₆, S₂₂₄, S₂₇₀ og T₂ hvor morplantene (S₁/T₁) hadde blomstret ved 18°C, 24t PAR-lys, og frøene var høstet 10, 12, 14, 21, 28, 35, 42 og 49 dager etter anthesis. Det ble også sådd frø der morplantene hadde blomstret ved 9°C, og frøene var blitt høstet 21, 28, 35, 42 og 49 dager etter anthesis. Det ble sådd 100 frø fra hver kapsel, med 25 frø per potte. Frøene ble sådd i 50% veksttorv og 50% perlite i 10 cm pottar, med gjennomsiktig lokk over pottene. Frøene ble satt ved 18°C og 24t PAR-lys i lysrom med noe naturlig lys. Etter 2 uker ble de satt til stratifisering i 2 uker (3°C, mørke). Deretter ble de igjen satt ved 18°C og 24t daglengde. Spiring ble registrert.

Resultater

Hovedforsøk:

Spiring hos F₁ og F₂

Første generasjon fikk høye spireprosent, med enkelte unntak som S₁₇₀ (Figur 5, 9, 10, 11 og 12). Sammenlignes første generasjon med andre generasjon, ser man en tydelig nedgang i spireprosent. En interessant observasjon var at S-frøene (÷S₁₇₀) fra foreldre som blomstret ved 9°C i første generasjon, fikk høyere spireprosent enn avkommet fra foreldre som blomstret ved 18°C. T₂ 18°C derimot fikk høyere spireprosent enn T₂ 9°C.

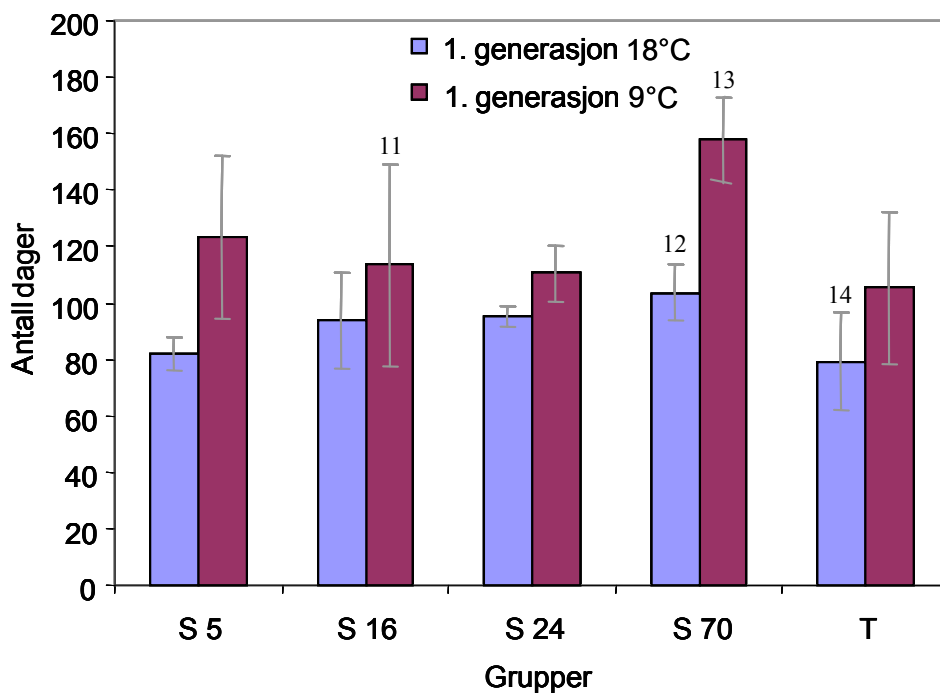


Figur 5. Spireprosent hos første (F₁) og andre generasjon (F₂). n=100 for første generasjon. n=400 for andre generasjon. Hver av gruppene for andre generasjon består av planter fra 4 ulike morplanter, og søylene for andre generasjon representerer derfor gjennomsnittlig spireprosent av frø fra 4 ulike morplanter. Disse morplantene er avkom fra samme individ fra Svalbard eller botanisk hage. Frøene ble spirt ved 18°C. Temperaturene som er oppgitt for andre generasjon viser hvilken temperatur gruppenes morplanter hadde ved blomstring.

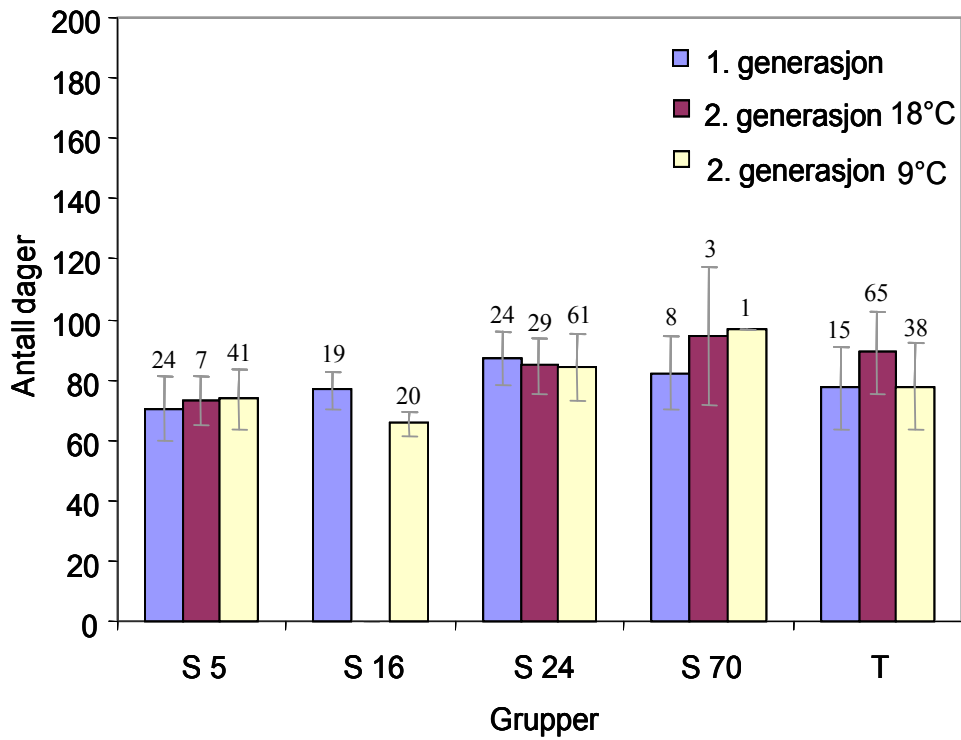
Blomstring hos F_1 og F_2

Gjennomsnittlige blomstringstidspunkter for første generasjon viste at planter ved 18°C blomstret raskere enn planter ved 9°C (Figur 6, Tabell 4 og 5). Blomstringen for første generasjon i Figur 7, som var sådd som kontroll, skjedde noe raskere sammenlignet med første generasjon ved 18°C i Figur 6. Som standardavvikene indikerer, var det stor variasjon innad i gruppene på blomstringstidspunkt. I tillegg var det stor forskjell i blomstringstidspunkt mellom gruppene (Tabell 4 og 5). Noen grupper ved 18°C blomstret senere enn gruppene som vises i Figur 6 og 7. Det var også store fenotypiske forskjeller mellom gruppene, men innad i gruppene var plantene svært homogene (Figur 8). Fra første til andre generasjon hadde en del individer krysset seg med hverandre, som følge av endring i kronbladenes farge fra T_1 til T_2 (Tabell 9). For S_1 og S_2 hadde forøvrig alle plantene hvite kronblader.

Det var liten variasjon i blomstringstidspunktene for andre generasjon, uavhengig av om plantenes foreldre hadde blomstret ved 18°C eller 9°C (Figur 7 og Tabell 6). Dårlig spiring hos andre generasjon resulterte i få planteindivider, og som n indikerer, baserte enkelte grupper seg på svært få individer. Variansanalyser viste ingen signifikante forskjeller i blomstringstidspunkt for S 24-gruppene (Appendiks), men det var signifikant forskjell i blomstringstidspunkt mellom S_{16} og S_{26} 9°C (Tabell 7). T_2 18°C og T_2 9°C skilte seg ut ved at T_2 9°C blomstret raskere enn T_2 18°C, og også her var forskjellen i blomstringstidspunkt signifikant (Tabell 8).



Figur 6. Gjennomsnittlig antall dager til første blomst hos første generasjon (F_1) av svalbardvalmue. Standardavvik er vist øverst på søylene. $n=15$, med unntak der tall er indikert over søylene. Temperaturene som er oppgitt forteller hvilken temperatur plantene blomstret ved.



Figur 7. Gjennomsnittlig antall dager til første blomst hos første (F_1) og andre generasjon (F_2). Standardavvik er vist øverst på søylene. For andre generasjon består hver gruppe av planter fra 4 ulike morplanter fra første generasjon, men morplantene er fra samme individ fra Svalbard eller botanisk hage. Alle plantene blomstret ved 18°C, og temperaturene som er oppgitt for andre generasjon viser hvilken temperatur gruppens morplanter vokste ved. n er indikert med tall over søyler. Grensen for første blomst ble satt til 110 dager.

Tabell 4. Gjennomsnittlig blomstringstidspunkt og standardavvik for første og andre blomst hos første generasjon (F_1), som blomstret ved 18°C. Tabellen viser også antall planter blomstringstidspunktene baserte seg på, og antall planter med kun en eller ingen blomst. De uthevede tallene angir morplantene til andre generasjon (F_2) (Figur 7).

18°C	Gjennomsnittlig antall dager til blomstring:				Antall planter		
	1. blomst	STDEV	2. blomst	STDEV	i blomst	uten blomst	kun 1.blomst
T₁	79,1	17,5	86,8	14,6	14	1	0
S₁₅	82,1	6	89,2	3,4	15	0	0
S₁₆	93,5	17,1	111,7	17,2	15	0	0
S ₁₉	143,4	29	94	0	5	10	4
S ₂₃	98,5	19,9	105,9	20,1	15	0	0
S₂₄	95	3,8	103,5	2,4	15	0	0
S ₃₀	137,3	30,8	146,5	17,7	4	11	2
S ₄₁	109,8	4,7	139,5	23,8	9	6	3
S ₆₇	93,6	3,7	98,4	4,7	15	0	0
S ₆₉	111,8	18,2	128,4	20,3	11	4	1
S₇₀	103,6	9,8	119	20,3	12	3	3

Tabell 5. Gjennomsnittlig blomstringstidspunkt og standardavvik for første og andre blomst hos første generasjon (F_1), som blomstret ved 9°C. Tabellen viser også antall planter blomstringstidspunktene baserte seg på, og antall planter med kun en eller ingen blomst. De uthevede tallene angir morplantene til andre generasjon (F_2) (Figur 7).

9°C	Gjennomsnittlig antall dager til blomstring:				Antall planter		
Gruppe	1. blomst	STDEV	2. blomst	STDEV	i blomst	uten blomst	kun 1.blomst
T₁	105,3	27,1	118,3	25,4	15	0	0
S₁₅	123,1	29	142,9	22,9	15	0	0
S₁₆	113,4	35,6	148	13	11	4	1
S ₁₉	119	26,1	148	0	3	12	2
S ₂₃	106,3	33,7	0	0	4	11	4
S₂₄	110,5	9,9	133,7	10,6	15	0	0
S ₃₀	122,5	3,5	0	0	2	13	2
S ₄₁	138	0	0	0	1	14	1
S ₆₇	114,2	18,3	148	0	6	9	5
S ₆₉	159	7,1	0	0	2	13	2
S₇₀	157,6	15,4	166,4	5,1	13	0	0

Tabell 6. Gjennomsnittlig blomstringstidspunkt og standardavvik for første og andre blomst, hos første (F_1) og andre generasjon (F_2). Tabellen viser også antall planter gjennomsnitt og standardavvik baserte seg på (enkelte unntak for andre blomst; se Appendiks). Første generasjon i denne tabellen er de frøene som ble sådd som kontroll samtidig som andre generasjon ble sådd. Tabellen viser overgrupper for andre generasjon; se Appendiks for mer detaljerte opplysninger om gruppene. Alle gruppene i tabellen vokste ved 18°C. Temperaturene oppgitt i gruppenavnene for andre generasjon viser hvilken temperatur morplantene vokste ved. Grensen for første blomst ble satt til 110 dager.

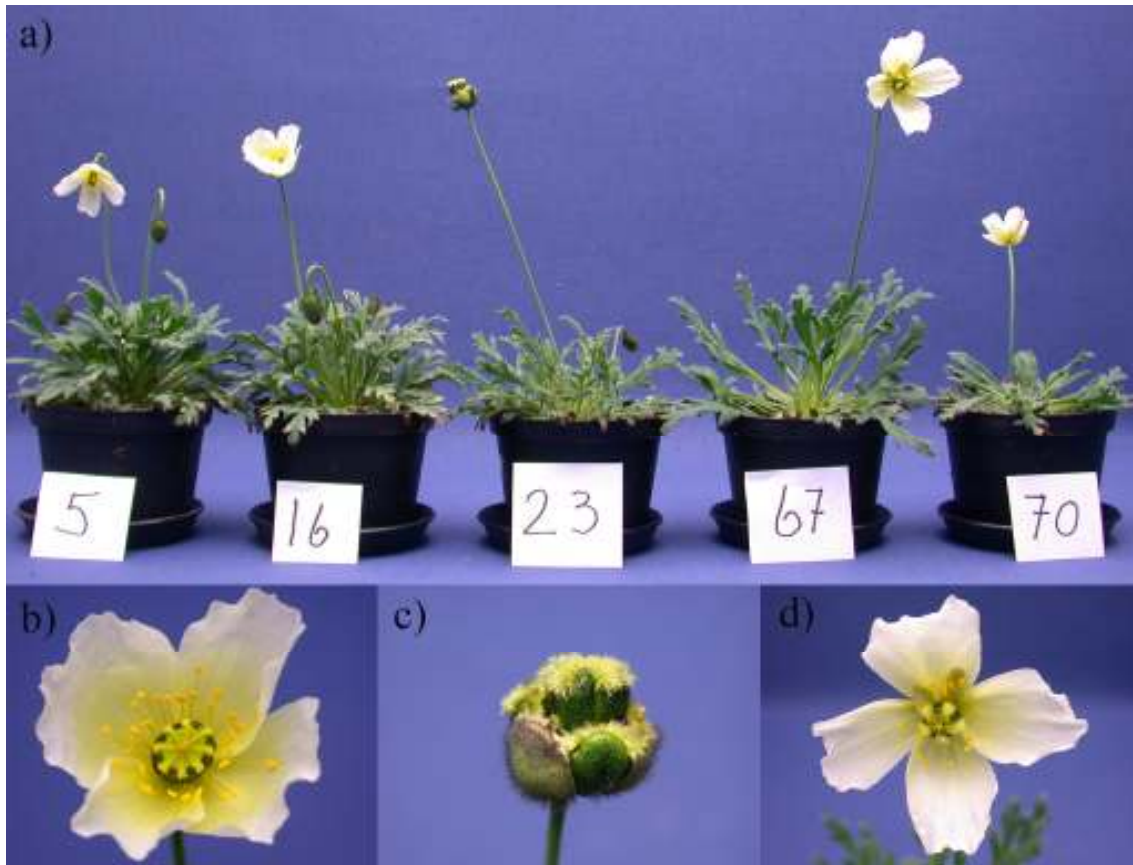
Gruppe/Overgruppe	Gjennomsnittlig antall dager til blomstring		Antall planter
	1. Blomst	2. Blomst	
S₁5	70,4 ±10,4	80,1 ±9,4	24
S₂5 18°C	73,0 ±8,3	79,6 ±6,9	7
S₂5 9°C	73,5 ±10,1	79,8 ±9,9	41
S₁16	77,2 ±6,8	89,4 ±10,5	19
S₂16 18°C			0
S₂16 9°C	65,6 ±4,1	75,4 ±5,6	20
S₁24	87,0 ±9,1	96,6 ±9,0	24
S₂24 18°C	84,6 ±9,2	94,2 ±8,6	29
S₂24 9°C	83,9 ±10,8	93,3 ±10,5	61
S₁70	82,1 ±12,3	98,9 ±31,9	8
S₂70 18°C	85,0 ±15,1	97,0 ±8,7	3
S₂70 9°C	97	109	1
T₁	77,1 ±13,5	83,6 ±13,3	15
T₂ 18°C	86,4 ±9,9	96,0 ±10,6	65
T₂ 9°C	76,4 ±11,1	84,1 ±12,5	38

Tabell 7. Tabellen viser at det var signifikant forskjell mellom gjennomsnittlig blomstringstidpunkt for gruppene S₁16 og S₂16 9°C. Forskjellen i gjennomsnitt hadde et signifikansnivå på 0.05.

Enveis variansanalyse	Sum kvadrater	Frihetsgrader	Gjennomsnitt kvadrat	F	Sig.
Mellom grupper	1312,883	1	1312,883	41,968	0,000
Innen grupper	1157,476	37	31,283		
Total	2470,359	38			

Tabell 8. Scheffe-test. Tabellen viser at det var signifikant forskjell mellom gjennomsnittlig blomstringstidpunkt for T₂ 18°C og T₂ 9°C, og for T₂ 18°C og T₁. Forskjellen i gjennomsnitt hadde et signifikansnivå på 0.05

(I) Gruppe	(J) Gruppe	Forskjell gjennomsnitt (I-J)	Standard feil	Sig.	95% Konfidens intervall	
					Nedre grense	Øvre grense
T ₂ 18°C	T ₂ 9°C	9,994	2,205	0,000	4,53	15,46
T ₂ 9°C	T ₁	-0,712	3,292	0,977	-8,88	7,45
T ₁	T ₂ 18°C	-9,282	3,093	0,013	-16,95	-1,61



Figur 8. Foto av *Papaver dahlianum polare*. a) Foto av individer fra gruppene S₁5, S₁16, S₁23, S₁67 og S₁70. Innenfor sine grupper var plantene svært homogene, men når man sammenlignet gruppene var det tydelige, fenotypiske forskjeller. S₁5 hadde bøyde stengler med blomstene vendt nedover. S₁16 var tilnærmet "normal". S₁23 var glisne i bladverket. S₁67 hadde lange blader og var relativt høy. S₁70 var generelt lave planter. b) Blomst hos S₁16. c) Blomst hos S₁23. Blomstene hos S₁23 manglet kronblader fullstendig, og hadde flere fruktleger. d) Blomst hos S₁67. Blomstene hos S₁67 hadde små fruktleger med 5 arrstråler. Foto: Leidulf Lund.

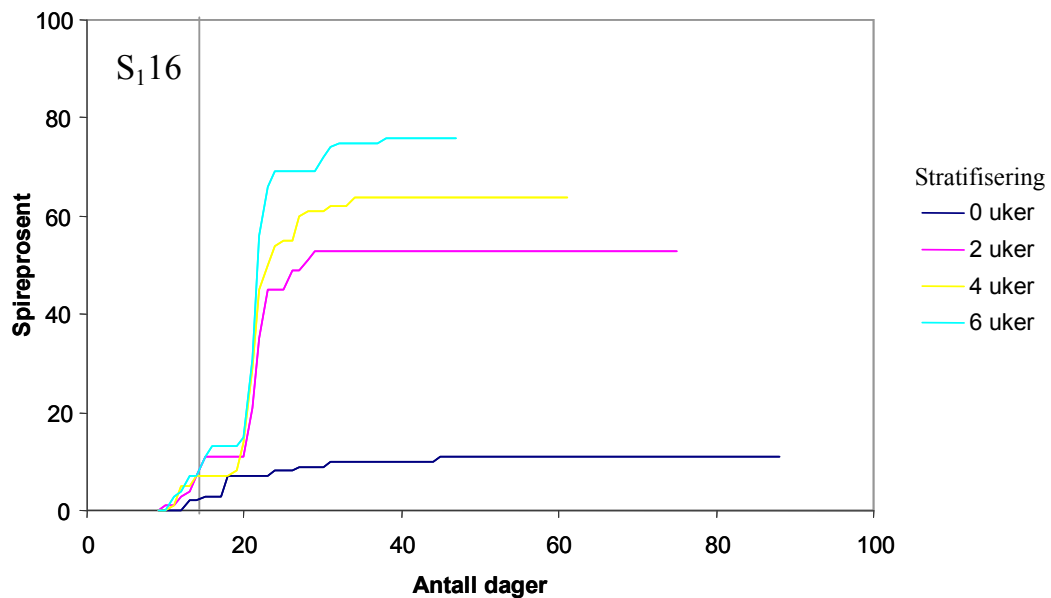
Tabell 9. Tabellen viser antall planter som skiftet farge på kronbladene fra T₁ til T₂, og antall planter som beholdt samme farge som morplantene. Noen av gruppene inneholdt også planter uten kronblader. Tallene i parentes angir plantenummer og kapselnummer. Temperaturene som er oppgitt i gruppenavnene viser hvilken temperatur morplantene vokste ved. Noen T₂-grupper med foreldre som blomstret ved 9°C er ikke med i tabellen, fordi ingen av plantene skiftet farge på kronbladene mellom generasjonene.

Fargeskifte hos kronblader T₁ til T₂			
Gruppe	Farge kronblad		Antall planter T ₂
	T ₁	T ₂	
T ₂ (9/1)18°C	Gul	Gul	20
		Hvit	1
T ₂ (17/1)18°C	Hvit	Gul	2
		Hvit	6
T ₂ (5/2)18°C	Gul	Gul	18
		Hvit	1
T ₂ (18/2)18°C	Hvit	Gul	4
		Hvit	14
T ₂ (6/2)9°C	Gul	Gul	3
		Hvit	3

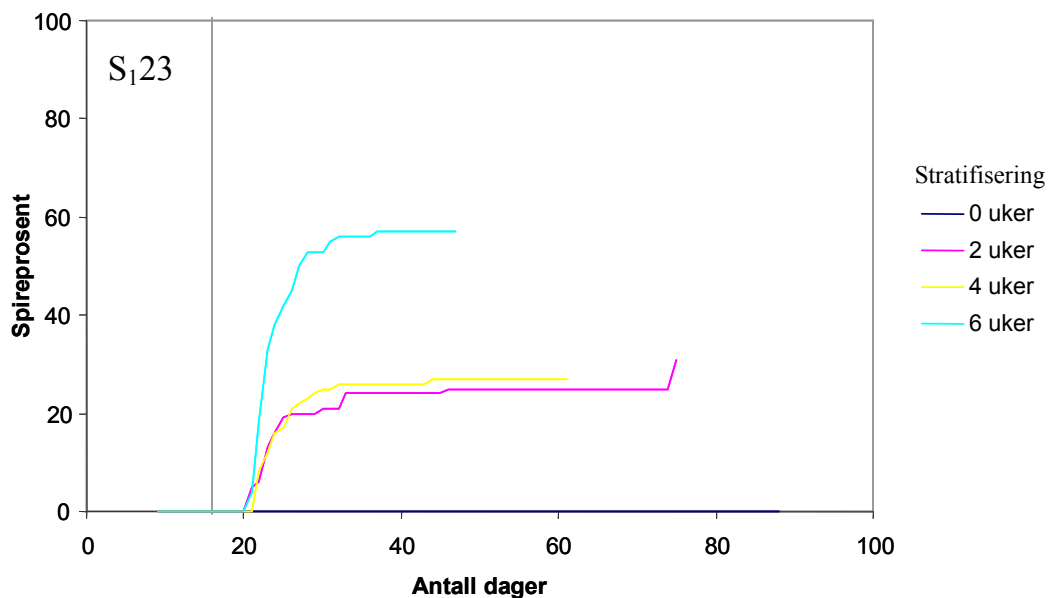
Supplerende forsøk:

Betydningen av stratifisering

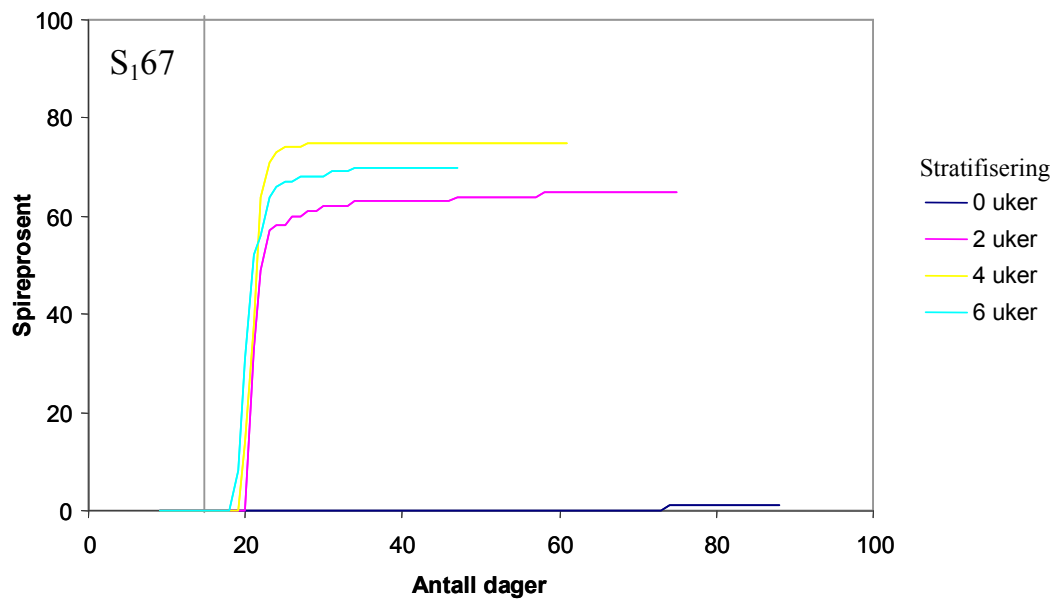
Stratifisering viste seg å ha en positiv effekt på spiring, ved at alle gruppene som ble stratifisert oppnådde høye spireprosent (Figur 9, 10, 11 og 12). Alle gruppene unntatt S₁₂₃ spirte også uten stratifisering, men spireprosenten økte med stratifisering. T₁ fikk en spireprosent på cirka 35% uten at frøene var blitt stratifisert. Hos S₁₁₆ og S₁₂₃ så spiring ut til å være noe påvirket av lengden på stratifiseringsperioden, og 6 uker med stratifisering ga høyest spireprosent. For S₁₆₇ og T₁ var det derimot 4 uker stratifisering som ga høyest spireprosent, men prosentene var svært like for 2, 4 og 6 uker med stratifisering.



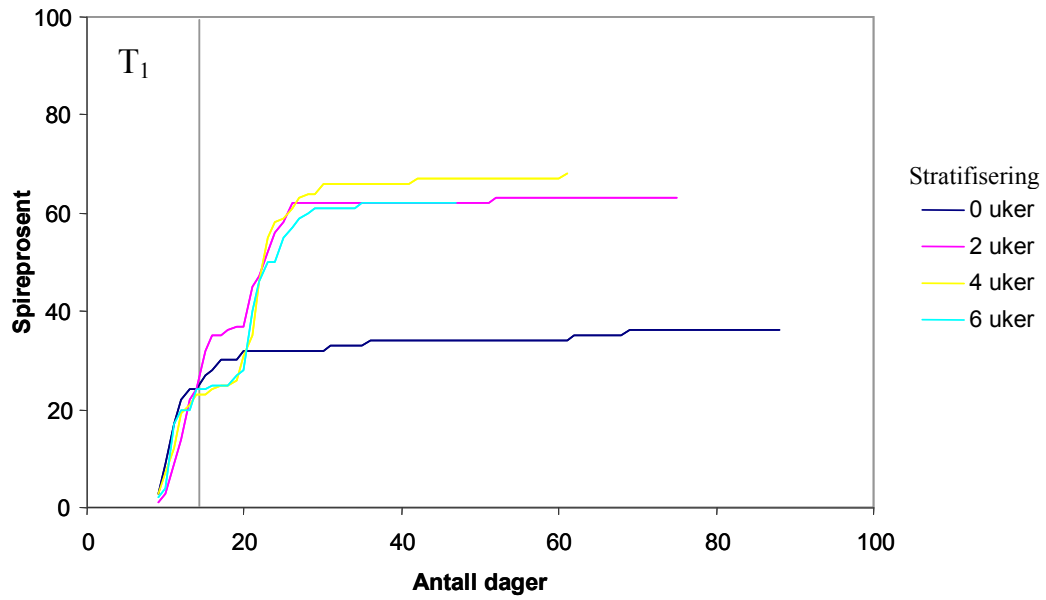
Figur 9. Figuren viser antall spirer i forhold til antall dager ved 18°C og 24t PAR-lys. Grafene sammenligner ulike lengder på stratifiseringsperioden. Frøene ble satt til stratifisering (3°C) etter 2 uker, og den vertikale linjen i figuren indikerer stratifiseringsperioden. Hver graf baserer seg på spiring av 100 frø.



Figur 10. Spireprosent hos S₁₂₃ ved ulike stratifiseringsbehandlinger. For detaljer se Figur 9.



Figur 11. Spireprosent hos S₁₆₇ ved ulike stratifiseringsbehandlinger. For detaljer se Figur 9.



Figur 12. Spireprosent hos T₁ ved ulike stratifiseringsbehandlinger. For detaljer se Figur 9.

Betydningen av frømodning etter blomstring

Gruppene i dette forsøket ga svært lave spireprosent (Tabell 10). S₂₅ og S₂₇₀ er ikke tatt med i tabellen, da ingen frø spirte hos S₂₅ og kun to frø spirte hos S₂₇₀. Med så lave spireprosent kan man ikke si noe generelt om betydningen av frømodning ved høsting, men det kunne se ut som at frø dannet ved 18°C modnet tidligere enn frø dannet ved 9°C. I tillegg fikk frø dannet ved 9°C høyere spireprosent enn frø dannet ved 18°C.

Tabell 10. Spiretest hvor frøene var høstet 10-49 dager etter anthesis hos planter som vokste ved 18°C, 24t PAR-lys, og 21-49 dager etter anthesis hos planter som vokste ved 9°C, 24t PAR-lys. Tallene gir også spireprosent, da hver gruppe bestod av 100 frø. Prosentene er summen av spirer som kom før og etter stratifisering.

Gruppe		Spireprosent hos frø høstet ulike tidspunkt etter blomstring							
		Antall dager etter blomstring							
		10	12	14	21	28	35	42	49
T ₂	18°C	0	2	1	0	11	3	2	1
	9°C				0	11	3	26	24
S ₂₁₆	18°C	0	0	0	3	0	0	0	0
	9°C				9	9	8	22	36
S ₂₂₄	18°C	0	0	0	0	0	0	0	0
	9°C				2	1	0	1	1

Diskusjon

Hovedforsøk:

Klimaeffekter på frøspiring

Hovedforsøket ga ikke resultater som gjør det mulig å si noe sikkert om klima påvirker frøspiring hos avkom til *Papaver dahlianum*. Resultatene var preget av delvis lave spireprosent, samt at det varierte hvorvidt andre generasjon så ut til å være påvirket av foreldrenes temperaturbetingelser (Figur 5). Når man sammenligner spiring hos andre generasjons avkom, fikk S₂5, S₂16 og S₂24 dannet ved 9°C høyere spireprosent enn S₂5, S₂16 og S₂24 dannet ved 18°C. Dette er det motsatte av hva som tidligere er vist for *Plantago lanceolata* og *Papaver radicum* (Lacey 1997; Bliss & Gold 1999), hvor lave temperaturer hos foreldregenerasjonen ga lavere spiring hos avkommet. Lacey (1997) antok at årsaken til lavere spiring skyldtes at lave temperaturer førte til produksjon av et tykkere frøskall. *Papaver dahlianum* er en arktisk art, noe som kan gi den andre reaksjonsmønstre enn arter som *Plantago lanceolata*, men det er nærliggende å tro at *Papaver radicum* er sammenlignbar med *Papaver dahlianum*. En mulighet for at frø dannet ved 9°C spirte bedre enn frø dannet ved 18°C, kan være at frø og frøkapsler dannet ved 9°C var tørrere og dermed i mindre grad utsatt for sopp, enn de tilsvarende fra 18°C. Forøvrig var det også variasjon mellom spireprosentene til de ulike gruppene fra Svalbard. Frø fra botanisk hage skilte seg tydelig fra S₂-frøene, da T₂ dannet ved 18°C fikk høyere spireprosent enn T₂ dannet ved 9°C. I følge Bell & Bliss (1980) er høyere temperaturer forventet å ha en positiv effekt både på spireprosent og utviklingen av blomster. Det var ikke tilfelle for plantene fra botanisk hage, i og med at T₂ 9°C blomstret tidligere enn T₂ 18°C.

I første generasjon så 18°C ut til å være en egnet temperatur for å oppnå høy spireprosent hos de fleste gruppene, men for andre generasjon var tendensene noe annerledes (Figur 5). Det som kunne observeres var en klar nedgang i spiring fra første til andre generasjon, noe som kunne skyldes soppangrep i andre generasjon. Tidligere forsøk med arktiske planter viser at høy temperatur gir høy spirerate. Gartner (1983) viste at den ideelle temperaturen for spiring hos høyarktiske planter var 20-30°C. Nevermo (1997) fant at den optimale spiretemperatur for *Papaver dahlianum* var 20-24°C, og spiringen begynte raskest ved 19-23°C, etter cirka 7

dager. Maksimal spiring var cirka 27%. Forsøket til Nevermo ble gjennomført med et temperaturgradientsystem som dekket et temperaturområde fra cirka 11°C til 33°C. Frøene var sådd på vannagar i temperaturgradientsystemet, og den lave spireprosenten kunne skyldes soppinfeksjon. Også når frø såes på filterpapir, er det vanlig at det oppstår soppvekst som kan bidra til å hemme spiringen. Som et forsøk i Appendiks viser, gir spiring på veksttorv høyere spireprosent enn spiring på filterpapir. I et forsøk med frø av *Papaver radicum* (Bliss & Gold 1999), ble det også erfart lave spireprosent da frø ble spirt på filterpapir. Det er nærliggende å tro at høye temperaturer ikke er skylden til lave spireprosent.

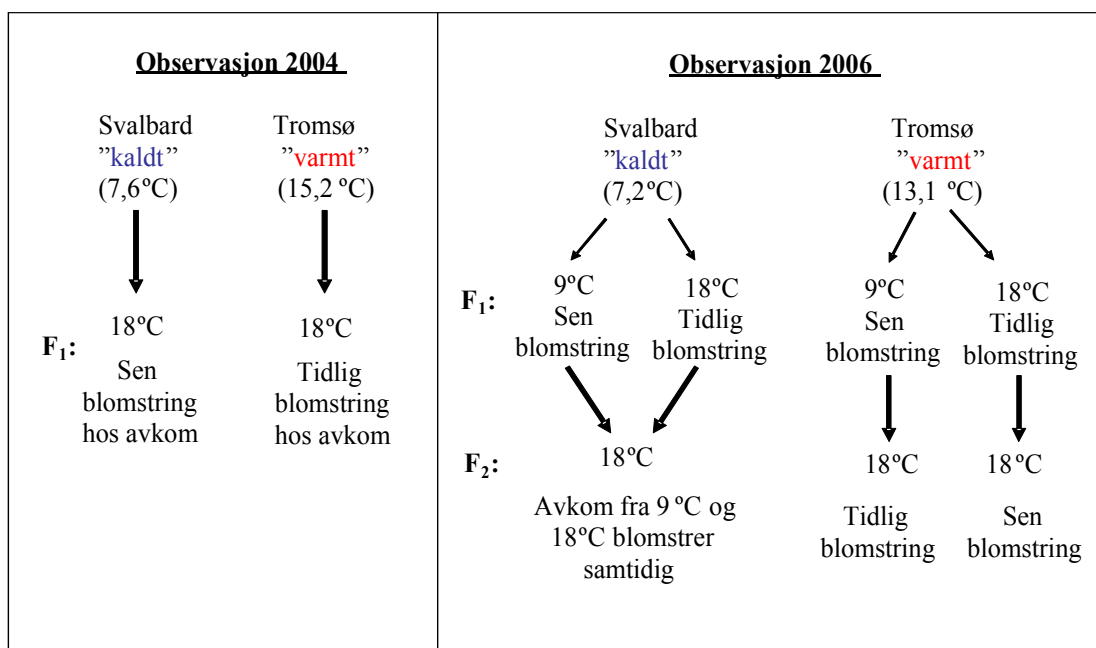
En annen mulighet til lav spireprosent kan være at frøene ikke har vært tilstrekkelig modne da de ble høstet. Det ene supplerende forsøket skulle gi svar på dette (Tabell 10). Resultatene kunne tyde på tidligere frømodning ved 18°C enn ved 9°C. Imidlertid bør forsøket gjentas på grunn av lave spireprosent. Som allerede nevnt ovenfor kan lave spireprosent, både i det supplerende forsøket og i hovedforsøket, være en følge av at frøene i ulik grad var angrepet av sopp. Første generasjon ble lagret på glass og her ble ingen sopp observert, men frøene i andre generasjon ble lagret i papirposer sammen med kapsel. Dette kan ha hindret frøene i bli tilstrekkelig tørre. At lav spireprosent skulle skyldes at 3°C var for høy temperatur å lagre frøene på er lite trolig. I Hagens forsøk (2002) med *Papaver dahlianum* ved lagringstemperaturene 4°C, -1°C og -20°C, ga samtlige temperaturer en spireprosent på over 60% ved 22°C. En annen mulig forklaring på den dårlige spiringen hos *Papaver dahlianum* i andre generasjon (Figur 5 og 10) kan være frømodningstemperaturene. Det kan være at 18°C og muligens 9°C ved frømodningen, er høyere temperaturer enn hva som er optimalt for arten. Høy temperatur er påvist å stresse planter, med resultatet dårligere vitalitet, deriblant frøkvalitet og lav spireprosent (Harper et al. 1970; Weiner et al. 1997; Iba 2002). Det var generelt dårlig frøproduksjon hos første generasjon. S₁₅, S₁₆, S₁₂₄, S₁₇₀ og T₁ var de eneste plantene som dannet nok frø til å følge oppsettet for hovedforsøket. Det vil si at få kapsler i første generasjon dannet mer enn 100 frø. For *Papaver dahlianum polare* er det naturlig med lavere sommertemperaturer enn 9°C (Tabell 1). Planten er tilpasset temperaturene på Svalbard, men som allerede nevnt spirer arktiske arter best ved høyere temperaturer (Gartner 1983; Nevermo 1997).

Klimaeffekter på blomstring

Hovedforsøket ga ikke entydige svar på i hvilken grad klimaeffekter påvirker blomstring i neste generasjon (Figur 7). Ut ifra observasjonen gjort i 2004 der avkom fra botanisk hage blomstret tidligere enn avkom fra Svalbard, kunne det forventes at blomstringstidspunkt hos avkom i hovedforsøket skulle være påvirket av temperaturen foreldrene blomstret ved, slik at avkom av foreldre ved høyere temperaturer skulle blomstre raskere enn avkom av foreldre ved lavere temperaturer. I hovedforsøket var det stor spennvidde i blomstringstidspunkt hos plantene med morplante på Svalbard (Tabell 4 og 5) og resultatene baserte seg på frø fra relativt få planteindivider. Forskjellen i blomstringstidspunkt observert i 2004 kan ha vært tilfeldig og avhengig av hvilke planteindivider det var høstet frø av på Svalbard. Det er mulig at Barlaks planter (2005) var individer som blomstret sent i utgangspunktet og dermed er sammenlignbare med de plantene som blomstret sent i Tabell 4 og 5. Dersom vi ser på antall dager til blomstring hos første generasjon i hovedforsøket (Figur 6, Tabell 4 og 5), kan vi sammenligne gruppene som blomstret ved 18°C direkte med observasjonene gjort på Klimalaboratoriet i 2004. T₁ ved 18°C blomstret tidligere enn S₁-gruppene ved 18°C, men med små marginer. Likevel oppstod ikke de samme tendenser da hele hovedforsøket ble gjennomført.

Avkommet fra Svalbard, S₂, hadde omtrent samme blomstringstidspunkt, uavhengig av hvilken temperatur foreldrene blomstret ved (Figur 7 og Tabell 6). En Scheffe-test på S₁24, S₂24 18°C og S₂24 9°C, viste ingen signifikant forskjell mellom blomstringstidspunkt (Appendiks). S 24-gruppene ble testet fordi alle disse overgruppene bestod av et høyt antall individer. En enveis variansanalyse på S₁16 og S₂16 9°C viste derimot en signifikant forskjell mellom blomstringstidspunkt (Tabell 7). S₂16 9°C blomstret raskere enn S₁16. Dette kan tyde på at noen av plantene fra Svalbard kunne tilpasse seg en litt høyere temperatur (9°C) enn foreldrenes middeltemperatur (7,2°C), og at en slik moderat økning i temperatur ga foreldreffekter i form av tidligere blomstring i neste generasjon. På grunnlag av dette kunne det vært interessant å gjenta hovedforsøket med S₁16, S₂16 18°C og S₂16 9°C, og se om forskjellen i blomstringstidspunkt vedvarer. De fleste polare arter, der iblant *Papaver dahlianum*, er polyploide (Brochmann 1999). Svalbard er et ustabil klimatisk område, og planteartenes mange genkopier bidrar trolig i tilpasninger til klimaet. Kan det være at planter på Svalbard har utviklet spesielle mekanismer som gjør dem egnet til å respondere raskt på temperaturendringer? Kan hende er foreldre-effekter nettopp en slik mekanisme.

Avkommet til plantene i botanisk hage viste imidlertid motsatt effekt av observasjonen gjort ved Biologisk klimalaboratorium i 2004 (Figur 13). Istedet for å blomstre tidligere som en effekt av at foreldrene vokste ved varme betingelser, blomstret plantene (T_2) med foreldre fra 18°C senere enn plantene med foreldre fra 9°C (Figur 7 og 13).



Figur 13. Observasjonen i 2004 på at avkom fra planter som hadde vokst 2 sesonger i botanisk hage blomstret tidligere enn planter fra frø høstet på Svalbard, ga hypotese til denne oppgaven. Da hele hovedforsøket var gjennomført, viste resultatene motsatt effekt enn antatt for avkommet fra botanisk hage. "Varme" betingelser for foreldre var antatt å gi tidligere blomstring hos avkommet, men 18°C ga sen blomstring sammenlignet med blomstringstidspunktene til avkom av foreldre som vokste ved 9°C. Temperaturene oppgitt for Svalbard og Tromsø er middeltemperaturer for juli måned 2004 og 2005, som en indikasjon på hvilke betingelser frøene ble dannet ved.

En Scheffe-test viste at det var signifikant forskjell i blomstringstidspunkt mellom T_2 18°C og T_2 9°C, og mellom T_2 18°C og T_1 (Tabell 8). Forskjellen i blomstringstidspunkt mellom T_2 18°C og T_1 , men ingen signifikant forskjell i blomstringstidspunkt mellom T_2 9°C og T_1 , kan tyde på at 9°C ligner mer på sommertemperatur i Tromsø enn 18°C (Tabell 1). I så fall kan man si at T_1 har foreldre som har vokst ved "kalde" betingelser, og ikke "varme" betingelser (Figur 13).

Resultatene for blomstring hos andre generasjon fra botanisk hage gjør at man kan stille spørsmålsteget ved om plantene i botanisk hage er krysset med andre *Papaver*-arter, i og med at plantene i hagen vokser i nær beliggenhet med for eksempel *Papaver radicum* (fjellvalmue) og *Papaver lapponicum* (kolavalmue). Innen tidsrammen for oppgaven var det ikke mulig å gjennomføre DNA-analyser for å undersøke om det hadde skjedd kryssninger. Hybridisering og danning av nye arter er veletablerte fenomener hos planter (Raven et al. 1999a). Studier viser at det finnes ulike arter som kan krysse seg med hverandre, og danne nye arter som er i stand til å reproducere seg seksuelt. *Papaver dahlianum*, *Papaver radicum* og *Papaver lapponicum* er morfologisk relativt like og kan ha sammenfallende kromosomantall (*Papaver dahlianum polare*; $2n=70$, *Papaver radicum*; $2n=56$ 70 (42?) og *Papaver lapponicum*; $2n=56$ (42)) (Lid & Lid 2005). Det kan være nærliggende å tro at kryssninger kan forekomme. Knaben (1959) utførte kryssninger mellom *Papaver dahlianum* og ulike underarter av *Papaver radicum*. Hybridene som oppstod hadde høye prosenter på aborterte frø og pollen, samt irregularitet i meiosen, og Knaben konkluderte ut ifra dette at kryssninger trolig forekommer sjelden. Imidlertid viste det seg at alle *Papaver*-artene (sect. *Scapiflora*) i Knabens forsøk kunne krysses med hverandre, uavhengig av kromosomnummer, noe som tydet på at mulighetene for at det skulle oppstå nye, suksessfulle polyploide arter i naturen trolig har vært mange. Knaben fant også at intraspesifikke kryssninger hos *Papaver dahlianum* ga høyere prosent for aborterte pollen enn deres foreldre. Det kan tyde på at selvpollinering er den type reproduksjon som gir best avkastning hos *Papaver dahlianum*. I løpet av hovedforsøket har plantene med opphav fra botanisk hage, trolig til en viss grad, krysset seg med hverandre, i og med at enkelte planter med hvite kronblader hos T_1 fikk gule kronblader i neste generasjon (T_2), og omvendt (Tabell 9). Forøvrig var det dårlig frøproduksjonen både hos T_1 og S_1 , og det kan ikke bekreftes eller avkreftes om kryssninger har forekommet i botanisk hage.

I denne oppgaven ble det testet klimaeffekter hos planter som vokste ved 18°C , og med foreldre som vokste ved 9°C og 18°C . Det kan hende at 18°C ikke er en ideell temperatur når eventuelle foreldre-effekter hos *Papaver dahlianum* skal testes, da arten sjelden vokser ved 18°C i sitt naturlige habitat. For fremtiden kunne det vært interessant å undersøke klimaeffekter ved å la plantene vokse ved temperaturer som ligner mer på voksestedets naturlige middeltemperatur om sommeren ($7-8^{\circ}\text{C}$), samt temperaturer som ligger noe høyere og lavere enn denne temperaturen. I et slikt forsøk er det viktig å ha tilstrekkelig med tid til rådighet, i og med at plantene kan bruke lang tid på å komme i blomst (Tabell 5).

Det var en del planter som ikke dannet knopp. Det kan være at *Papaver dahlianum* er en av de artene som ikke nødvendigvis blomstrer i sin første sesong, noe som er svært vanlig blant arktiske planter. Sommersesongen er svært kort, og for at plantene skal rekke å blomstre og danne frø før vinteren, er knoppene ofte dannet forrige sommer og har overvintret (Bell & Bliss 1980; Heide 1985; Billings 1987). Det er mulig at vernalisering kunne satt i gang blomstring hos plantene som ikke blomstret i hovedforsøket. Enkelte planter hadde kanskje behov for kuldebehandling, men det så ikke ut til å være et sterkt krav i og med at mange planter likevel blomstret (Tabell 4 og 5, Appendiks). Første generasjon fra Svalbard (S_1) som blomstret ved 9°C hadde høyest antall av planter som ikke kom i blomst. Tidligere forsøk på Svalbard viser at høyere sommertemperaturer enn den gjennomsnittlig normale sommertemperaturen kan ha en positiv effekt på planters reproduksjon. I et forsøk med *Dryas octopetala*, ga varme miljøbetingelser planter som raskere kom i gang med blomstring, samt at de dannet et større antall blomster enn plantene i kontrollgruppene (Wookey et al. 1993). De samme tendensene ble observert for første generasjon av *Papaver dahlianum* i hovedforsøket, ved at plantene ved 18°C blomstret tidligere enn plantene ved 9°C.

En svært interessant observasjon var den store fenotypiske variasjonen hos plantene med morplante på Svalbard (Figur 8). Plantene var svært homogene i sin fysiske utforming innenfor gruppene. Brochmann (1999) hevder at det nåværende artsantallet på Svalbard på cirka 160 ulike arter er altfor lavt, og at det i virkeligheten kan dreie seg om så mange som 435 arter. Trolig er det et stort antall kryptiske arter på Svalbard; arter som fenotypisk og genetisk er svært like, men dersom de krysses vil avkommet likevel være sterilt (Vogt 2006). I Arktis er det lite insekter, noe som fører til høy grad av selvbestøvning. Selvbestøvning kan føre til en rask opphopning av små genetiske forskjeller, som igjen kan gi til sterilitet hos avkom når planten en sjelden gang krysser seg med andre individer. Kan det være at det som i dag regnes som svalbardvalmue består av ulike arter, eller i det minste ulike underarter? Studier på isozym-variasjon støtter derimot inndelingen av *Papaver dahlianum* i underartene ssp. *polare* og ssp. *dahlianum* (Solstad et al. 2003).

Supplerende forsøk:

Betydningen av stratifisering

Dette forsøket undersøkte nærmere hvilken betydning stratifisering og lengden på stratifiseringsperioden hadde for spireprosenten. Stratifisering viste seg å ha en tydelig positiv effekt på spireprosenten, selv om det forekom en viss spiring uten stratifisering (Figur 9, 10, 11 og 12). T₁ hadde en spireprosent på cirka 35% uten stratifisering, mens stratifisering ga over 60% spiring. Utover dette varierte det mellom individene hvor mange uker stratifisering som ga høyest spireprosent. S₁₆ hadde en jevn økning i spireprosent i forhold til antall uker med stratifisering, og S₂₃ viste en tydelig økning fra 2 og 4 uker til 6 uker. Ellers ga stratifisering i 2, 4 og 6 uker relativt like spireprosent.

Frø fra mange arter trenger stratifisering for å bryte frøhvile (Lewak 1985; Raven et. al. 1999b; Baskin & Baskin 2003). Tidligere forsøk viser at stratifisering gir økt spiring for *Papaver dahlianum* og andre arter (Wulff et al. 1994; Baskin et al. 2002; Hagen 2002). I Hagens forsøk varte periodene for spiring i 33, 35 og 31 dager. Mellom disse periodene fikk frøene stratifisering i 4-5 uker ved 4°C. Hagens resultater vitnet om at *Papaver dahlianum* er en art med delvis frøhvile, da det forekom spiring før frøene fikk behandling ved 4°C. Imidlertid ble det vinteren 2007 igjen sådd frø av S₁₂₄ ved Biologisk klimalaboratorium. Frøene ble satt ved 18°C og 24t PAR-lys. Etter 2 uker var spireprosenten cirka 61%, uten at frøene var stratifisert. Dette resultatet er svært ulikt i forhold til spireforsøket i Figur 5, der ingen frø av S₁₂₄ spirte uten stratifisering. Frøene av S₁₂₄ som ble sådd vinteren 2007 hadde vært lagret i cirka 1,5 år, og det kan være at en lengre lagringsperiode hadde en gunstig effekt på spiring. I tilfeller der embryoet ikke er ferdig utviklet, er ettermodning nødvendig for at frø skal spire (Raven et. al. 1999b). I tempererte regioner vil ettermodning settes igang som følge av kalde vintertemperaturer, og perioden med ettermodning vil forhindre at frø spirer sent på høsten når frøene har liten sannsynlighet for å overleve. I eksperimentelle forsøk kan en kald vinter erstattes med stratifisering. Det er mulig at 1,5 år med ettermodning fjerner stratifiseringskravet hos S₁₂₄.

Da alle plantene fra Svalbard stammet fra relativt samme lokalitet, er det interessant at stratifiseringskravene deres varierte. Det er nærliggende å tro at variasjonen mellom individene er en følge av selvbestøvning og innavl. Denne variasjonen kan bidra til artens

overlevelse, for eksempel ved at ulike individer foretrekker ulike habitater og klimaforhold. *Papaver dahlianum* er en polyploid art, og det kan også bidra til å gjøre arten økologisk og evolusjonært fleksibel (Brochmann 1999; Brochmann et al. 2004).

Betydningen av frømodning etter blomstring

Som allerede nevnt under diskusjonen på spiring, var spiringen svært lav i dette forsøket. Likevel kunne enkelte tendenser observeres (Tabell 10). For det første hadde frø fra morplanter som hadde blomstret ved 9°C høyere spireprosent enn frø fra morplanter som hadde blomstret ved 18°C. For det andre så det ut som at frø fra foreldre som blomstret ved 18°C modnet tidligere enn frø fra foreldre som blomstret ved 9°C, dersom man ser hvor spireprosentene var høyest i Tabell 10. Uansett var spireprosentene så lave at man ikke kan fastslå disse tendensene med sikkerhet, men forsøket kunne være interessant å gjenta.

En god regel er å høste frø når den naturlige spredningen starter, ettersom frø ikke bør høstes før de er modne (Baskin & Baskin 2001). Umodne frø hos mange arter vil ikke spire, men det er store forskjeller mellom ulike plantearter. Hos noen arter spirer umodne frø raskt og med høye spireprosent. Noen av frøene av *Papaver dahlianum* var mest sannsynlig modne, da frøene ble høstet opptil 7 uker etter anthesis. Likevel er det nærliggende å tro at spireprosentene skulle vært høyere dersom frøene var modne, ettersom frøene ble stratifisert. Årsaken til de lave spireprosentene var trolig soppangrep på frøene.

Konklusjon

Hensikten med denne oppgaven var å undersøke i hvilken grad klima påvirker frøspiring og blomstring hos avkommet til den arktiske underarten *Papaver dahlianum polare*. Når det gjaldt klimaeffekter på frøspiring, var resultatene motstridende hos avkommet. I andre generasjon fikk S₂-frø dannet ved 9°C høyere spireprosent enn S₂-frø dannet ved 18°C, men dersom man sammenligner T₂-frøene, hadde T₂ 18°C høyest spireprosent. Resultatene for T₂ stemmer bra med antagelsen om at frø som er dannet ved høye temperaturer får høyere spireprosent enn frø som er dannet ved lavere temperaturer, men resultatene for S₂-frøene viser derimot motsatte tendenser. Det er nærliggende å tro at resultatene for andre generasjon i høy grad var påvirket av soppvekst, og at en gjentakelse av forsøket kan gi andre resultater.

Heller ikke for blomstring kan man si noe sikkert om den er påvirket av foreldrenes klima. For andre generasjon av plantene med opphav fra Svalbard, brukte plantene omtrent like lang tid på å blomstre uavhengig av foreldrenes temperaturforhold. Det ble forøvrig funnet en signifikant forskjell mellom S₁16 og S₂16 9°C, der S₂16 9°C blomstret raskest, så det er mulig at miljøinduserte foreldre-effekter kan observeres hos noen planter. Blomstring hos T₂ 9°C skjedde raskere enn hos T₂ 18°C, og også denne forskjellen i blomstringstidspunkt var signifikant. Likevel kan man ikke tillegge disse resultatene stor betydning, da plantene kan ha blitt krysset med andre arter i botanisk hage.

Det som med sikkerhet er observert i denne oppgaven, er de store fenotypiske forskjeller og variasjoner som finnes innen arten *Papaver dahlianum* (Figur 8, Tabell 4 og 5). Resultatene i denne oppgaven kan i høy grad være påvirket av de morplanter som ble utvalgt til å benyttes i forsøkene.

Takk til

Først og fremst må jeg rette en stor takk til mine veiledere Jarle Nilsen og Jørgen Mølmann for deres råd, hjelp og ikke minst tålmodighet. Jeg er veldig takknemlig for alle timene dere har ofret oppgaven min, og alltid er dere i et strålende humør! Tusen takk til Leidulf Lund, som har hjulpet meg svært mye med plantene mine, og på mange måter har vært som en “tredje veileder” for meg. Takk til Olavi Junttila for forslag til oppsett av forsøk og andre betraktninger rundt oppgaven, og til Finn Haugli som skaffet meg frø fra botanisk hage i Tromsø. Tusen takk til Geir Arnesen for hjelp med kartet, og til Julie Kollstrøm for hjelp med statistikken, det var utrolig hyggelig gjort av dere. Takk til Heidi Solstad som tok seg tid til mine spørsmål om krysninger blant *Papaver*-arter. Og sist men ikke minst, takk til Håkon Iversen, som har reddet meg ut av mang en “data-krise”. Du er og blir min helt!

Referanser

Aarsen LW & Burton SM. 1990. Maternal Effects at Four Levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) Grown on a Soil Nutrient Gradient. *American Journal of Botany* **77**:1231-1240

ACIA. 2001. Report from the Arctic Climate Impact Assessment Modeling and Scenarios Workshop. January 29-31, 2001, Stockholm, Sweden.

Tilgjengelig på <http://www.acia.uaf.edu/pages/reports.html#ASC%20Reports>

Alsos IG. 2003. Conservation Biology of the Most Thermophilous Plant Species in the Arctic: Genetic Variation, Recruitment and Phylogeography in a Changing Climate.

Doktorgradsoppgave. Det matematisk-naturvitenskapelige fakultet. Universitetet i Tromsø.

Andalo C, Mazer SJ, Godelle B & Machon N. 1999. Parental Environmental Effects on Life History Traits in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *New Phytologist* **142**:173-184

Barlak RR. 2005. Germinable Seed Bank Diversity at High Altitudes on Svalbard and Implications to Vegetation Population Dynamics with Climate Change. Cand. Scient.-oppgave. Det matematisk-naturvitenskapelige fakultet. Universitetet i Tromsø.

Baskin CC, Zackrisson O & Baskin JM. 2002. Role of Warm Stratification in Promoting Germination of Seeds of *Empetrum hermaphroditum* (Empetraceae), a Circumboreal Species with a Stony Endocarp. *American Journal of Botany* **89**:486-493

Baskin CC & Baskin JM. 2001. Ecologically Meaningful Germination Studies. I *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, red. CC Baskin & JM Baskin. San Diego: Academic Press. Pp. 5-26

Baskin CC & Baskin JM. 2003. When Breaking Seed Dormancy is a Problem. *Native Plants Journal* **4**:17-21

Bell KL & Bliss LC. 1980. Plant Reproduction in a High Arctic Environment. *Arctic and Alpine Research* **12**:1-10

Billings WD. 1987. Constraints to Plant Growth, Reproduction, and Establishment in Arctic Environments. *Arctic and Alpine Research* **19**:357-365

Billings WD. 1992. Phytographic and Evolutionary Potential of the Arctic Flora and Vegetation in a Changing Climate. I *Arctic Ecosystems in a Changing Climate. An Ecophysiological Perspective*, red. FS Chapin III et al. San Diego: Academic Press. Pp. 91-110

Bliss LC & Gold WG. 1999. Vascular Plant Reproduction, Establishment, and Growth and the Effects of Cryptogamic Crusts within a Polar Desert Ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Canadian Journal of Botany* **77**:623-636

Brochmann C. 1999. Sex og gener i Svalbards flora: relevans til bevaringsbiologi og klimaendringer. *Norsk Polarinstitutt, Meddelelser*. **150**:67-84

Brochmann C, Brysting AK, Alsos IG, Borgen L, Grundt HH, Scheen AC & Elven R. 2004. Polyploidy in Arctic Plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **82**:521-536

Callaghan TV, Jonasson S, Nichols H, Heywood RB & Wookey PA. 1995. Arctic Terrestrial Ecosystems and Environmental Change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **A352**:259-276

Cooper EJ, Alsos IG, Hagen D, Smith FM, Coulson SJ & Hodkinson ID. 2004. Plant recruitment in the High Arctic: Seed Bank and Seedling Emergence on Svalbard. *Journal of Vegetation Science* **15**: 115-224

Crawford RMM. 1997. Natural Disturbance in High Arctic Vegetation. I *Disturbance and Recovery in Arctic Lands*, red. RMM Crawford. Dordrecht: Kluwer Academic Publ. Pp. 47-62

Fagard M & Vaucheret H. 2000. (Trans)gene Silencing in Plants: How Many Mechanisms? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **51**:167-94

- Ferl R & Paul A-L. 2000. Genome Organization and Expression. I *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, red. BB Buchanan et al. Rockville, Maryland: Courier Companies Inc. Pp. 312-357
- Galloway LF. 2001. Parental Environmental Effects on Life History in the Herbaceous Plant *Campanula Americana*. *Ecology* **82**:2781-2789
- Gartner BL. 1983. Germination Characteristics of Arctic Plants. I *Permafrost: Fourth International Conference, Proceedings*. Washington DC: National Academy Press. Pp. 334-338
- Hagen D. 2002. Propagation of Native Arctic and Alpine Species with a Restoration Potential. *Polar Research* **21**:37-41
- Harper JL, Lovell PH & Moore KG. 1970. The Shapes and Sizes of Seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**:327-356
- Heide OM. 1985. Physiological Aspects of Climatic Adaptation in Plants with Special Reference to High-Altitude Environments. I *Plant Production in the North*, red. Å Kaurin et al. Oslo:Universitetsforlaget. Pp 1-22
- Iba K. 2002. Acclimative Response to Temperature Stress in Higher Plants: Approaches of Gene Engineering for Temperature Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* **53**:225-245
- Johnsen Ø & Skrøppa T. 1996. Adaptive Properties of *Picea abies* Progenies are Influenced by Environmental Signals during Sexual Reproduction. *Euphytica* **92**:67-71
- Johnsen Ø, Skrøppa T, Junttila O & Dæhlen OG. 1996. Influence of the Female Flowering Environment on Autumn Frost-Hardiness of *Picea abies* Progenies. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:797-802
- Kirkpatrick M & Lande R. 1990. Selection Response in Traits with Maternal Inheritance. *Genetical Research* **55**:189-197

- Knaben G. 1959. On the Evolution of the *Radicatum*-group of the *Scapiflora* Papavers as Studied in 70 and 56 Chromosome Species. Part B. Experimental Studies. *Opera Botanica* **3**:1-97
- Lacey EP. 1996. Parental Effects in *Plantago lanceolata* L. I.: a Growth Chamber Experiment to Examine Pre- and Postzygotic Temperature Effects. *Evolution* **50**:865-878
- Lacey EP. 1997. Parental Effects on Seed Mass: Seed Coat on Seed Mass but not Embryo/Endosperm Effects. *American Journal of Botany* **84**:1617-1620
- Lacey EP. 1998. What is an Adaptive Environmentally Induced Parental Effects? I *Maternal Effects as Adaptions*, red. CW Fox et al. New York Oxford: Oxford University Press. Pp.54-66
- Lewak S. 1985. Seed Dormancy- An Adaption to Climatic Conditions. I *Plant Production in the North*, red. Å Kaurin et al. Oslo:Universitetsforlaget. Pp.260-266
- Lid J & Lid DT. 2005. Norsk flora. Oslo: Det Norske Samlaget Pp. 312,315
- Matzke M & Matzke AJM. 1993. Genomic Imprinting in Plants: Parental Effects and Trans-inactivation Phenomena. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **44**:53-76
- Mazer SJ & Gorchov DL. 1996. Parental Effects on Progeny Phenotype in Plants: Distinguishing Genetic and Environmental Causes. *Evolution* **50**:44-53
- Nevermo I. 1997. Økofysiologiske studier av *Papaver laestadianum* (Nordh.) Nordh. Cand. Scient.-oppgave. Det matematisk-naturvitenskapelige fakultet. Universitetet i Tromsø.
- Raven PH, Evert RF & Eichorn SE. 1999a. The Process of Evolution. I *Biology of Plants. Sixth Edition*, red. PH Raven et al. New York: W.H. Freeman and Company/Worth Publishers. Pp.235-259

Raven PH, Evert RF & Eichorn SE. 1999b. Early Development of the Plant Body. I *Biology of Plants. Sixth Edition*, red. PH Raven et al. New York: W.H. Freeman and Company/Worth Publishers. Pp.555-569

Roach DA & Wulff RD. 1987. Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:209-235

Solstad H, Elven R & Nordal I. 2003. Isozyme Variation among and within North Atlantic Species of *Papaver* sect. *Meconella* (Papaveraceae) and Taxonomic Implications. *Botanical Journal of Linnean Society* **143**:255-269

Sultan SE. 2000. Phenotypic Plasticity for Plant Development, Function and Life History. *Trends in Plant Science* **5**:537-542

Townsend CR, Begon M & Harper JL. 2003. The Ecology of Evolution. I *Essentials of Ecology. Second Edition*, red. CR Townsend et al. MA, USA: Blackwell Science Ltd. Pp. 38-72

Vogt Y. 2006. Sensasjonelt funn i Arktis: Antall arter kan ganges med tusen. *Apollon*. Tilgjengelig på http://www.apollon.uio.no/vis/art/2006_1/Artikler/planter_arktis

Weiner J, Martinez S, Muller-Scharer H, Stoll P & Schmid B. 1997. How Important are Environmental Maternal Effects in Plants? A Study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology* **85**:133-142

Wookey PA, Parsons AN, Welker JM, Potter JA, Callaghan TV, Lee JA & Press MC. 1993. Comparative Responses of Phenology and Reproductive Development to Simulated Environmental Change in Sub-Arctic and High Arctic Plants. *Oikos* **67**:490-502

Wulff RD, Caceres A & Schmitt J. 1994. Seed and Seedling Responses to Maternal and Offspring Environments in *Plantago lanceolata*. *Functional Ecology* **8**:763-769

Appendiks

Diverse spireforsøk

Diverse spireforsøk ble gjennomført for å teste i hvilken grad ulike dyrkningsforhold påvirket spiring. Frøene som ble benyttet i disse forsøkene, var frø høstet fra plantene som ble dyrket ved Biologisk klimalaboratorium i 2004 (andre generasjon av frø fra Svalbard og botanisk hage). Frøene med betegnelsen S var høstet fra Barlaks planter, mens frøene med betegnelsen T stammet fra botanisk hage i Tromsø. Tallene oppgir plantenummer.

Tabell A1. Tabell over spiring av frø sådd 15. juli 2005. Frøene ble sådd på filterpapir. Det ble sådd 25 frø fra hver av følgende morplanter: T-18-1, T-18-3, T-18-6, T-18-7, T-12-1, T-12-5, T-12-8, T-12-9, S-6-1, S-6-2, S-18-2 og S-18-4. Frøene ble satt ved 18°C og 24t PAR-lys.

Dato:	Antall spirer						
	27.07.2005	01.08.2005	04.08.2005	08.08.2005	12.08.2005	16.08.2005	23.08.2005
Morplante							
T-18-1	1	2	2	3	4	4	4
T-18-3	1	1	1	1	1	3	3
T-18-6				1	1	1	1
T-18-7	1	1	1	1	2	4	4
T-12-1							
T-12-5			1	2	2	2	2
T-12-8							
T-12-9							
S-6-1							
S-6-2		1	1	1	1	1	1
S-18-2						1	1
S-18-4							

Tabell A2. Tabell over spiring av frø sådd 27. juli 2005. Det ble sådd cirka 30 frø per potte i veksttorv dekket med vermiculite. Frø ble sådd fra hver av de følgende morplanter: T-18-1, T-18-2, T-18-3, T-18-4, T-18-5, T-18-6, T-18-7, T-18-8, T-18-9, T-12-1, T-12-2, T-12-4, T-12-5, T-12-6, T-12-7, T-12-8, T-12-9, S-6-1, S-6-2, S-18-2 og S-18-4. Frøene ble satt ved 18°C og 24t PAR-lys. Sammenlignes Tabell A1 med Tabell A2, ser det ut til at frøene spirer raskere i veksttorv enn på filterpapir.

Dato:	Antall spirer		
	03.08.2005	08.08.2005	10.08.2005
Morplante			
T-18-1		28	over 40
T-18-2	over 40	over 40	over 40
T-18-3	3	over 40	over 40
T-18-4		3	5
T-18-5		7	7
T-18-6		over 40	over 40
T-18-7		8	20
T-18-8	1	over 40	over 40
T-18-9		over 40	over 40
T-12-1		4	8
T-12-2			1
T-12-4			5
T-12-5			
T-12-6	2	over 40	over 40
T-12-7		2	2
T-12-8			
T-12-9		14	17
S-6-1			
S-6-2		3	13
S-18-2		6	8
S-18-4			

Tabell A3. Tabell over spiring ved ulik lysbehandling. Frøene ble sådd 9. august 2005. Det ble sådd 100 frø fra hver av de følgende morplanter: T-18-1, T-12-1, S-6-2 og S-18-2. Frøene ble sådd på filterpapir. 50 frø fra hver prøve ble satt ved 18°C, 24t PAR-lys; de resterende 50 frøene fra hver prøve ble satt ved 18°C i konstant mørke. Spirer ble registrert etter 7, 14 og 21 dager. Grønt lys ble brukt for å telle spirene som vokste ved konstant mørke. Det var dårlig spiring under begge lys-betingelsene.

	Antall spirer		
	16.08.2005	23.08.2005	30.08.2005
Dato:			
Morplante			
Lys:			
T-18-1		3	4
T-12-1			
S-6-2		1	5
S-18-2		1	1
Mørke:			
T-18-1			
T-12-1		1	1
S-6-2			1
S-18-2			2

Tabell A4. Tabell over spiretest for spiring på veksttorv og spiring på filterpapir. Frø ble sådd 30. august 2005. Frø fra morplante T-18-6 fikk 4 ulike behandlinger: 100 frø ble sådd på filterpapir i spireboks med destillert vann, 100 frø ble sådd på filterpapir i spireboks med vann presset ut av fuktig veksttorv, 100 frø ble sådd direkte i veksttorv og 100 frø ble blandet i fuktig sand, satt ved 0,5°C i 2 uker i konstant mørke og siden spredd ut i potte med veksttorv og satt ved 18°C, 24t PAR-lys.

	Antall spirer						
	3.dag	6. dag	9. dag	12. dag	15. dag	18. dag	21. dag
Tid:							
Metode:							
Destillert vann			11	15	15	15	16
Torvvann				sopp	sopp		
Såing direkte på torv			25	42	46	47	47
Stratifisering(etter 2u)		2	18	29	39	41	41

Tabell A5. Tabell over spiretest hvor frøene var sådd på filterpapir i potter med veksttorv. 26. september 2005 ble det sådd 100 frø av T-18-6. Frøene ble satt ved 18°C, 24t PAR-lys. Spiring av frø på filterpapir på veksttorv ga høye spireprosent.

	Antall spirer						
	29.09.2005	02.10.2005	05.10.2005	08.10.2005	11.10.2005	14.10.2005	17.10.2005
Dato:							
			10	28	34	44	45

Blomstring hos F_1 og F_2

Tabellen viser en mer detaljert utgave av Tabell 6. Denne tabellen viser data for gruppene i andre generasjon i tillegg til overgruppene.

Tabell A6. Gjennomsnittlig blomstringstidspunkt og standardavvik for første og andre blomst, hos første (F_1) og andre generasjon (F_2). Tabellen viser også antall planter gjennomsnitt og standardavvik baserte seg på, samt antall planter uten første og/eller andre blomst. Alle gruppene i tabellen vokste ved 18°C. Temperaturene oppgitt i gruppenavnene for andre generasjon, viser hvilken temperatur morplantene vokste ved. S_{24} (10/1) 18°C, S_{24} (7/1) 18°C, S_{24} (2/2) 18°C og S_{24} (19/2) 18°C kan også klassifiseres som overgruppen S_{24} 18°C, og tilsvarende for de andre gruppene (Tabell 3). Tallene i parentes angir plantenummer og kapselnummer. * bak gjennomsnitt og standardavvik betyr at tallene er basert på ett færre planteindivid, fordi en plante i gruppen ikke dannet andre blomst. † betyr at gruppen i tillegg bestod av et planteindivid som ikke blomstret. †† betyr at gruppen i tillegg bestod av to planteindivider som ikke blomstret. Grensen for første blomst ble satt til 110 dager. Blomster som ble dannet senere enn dette, regnes som planter med en eller ingen blomst i tabellen.

Gruppe	Gjennomsnittlig antall dager til blomstring		Antall planter
	1. Blomst	2. Blomst	
S₁5	70,4 ±10,4	80,1 ±9,4	24
S_{25} (4/1) 18°C			0
S_{25} (22/1) 18°C			0
S_{25} (24/2) 18°C	79,0 ±5,3	83,7 ±2,1	3
S_{25} (26/2) 18°C	68,5 ±7,6	76,5 ±7,9	4
S₂5 18°C	73,0 ±8,3	79,6 ±6,9	7
S_{25} (12/1) 9°C	74,3 ±10,2	80,9 ±10,6	12
S_{25} (20/1) 9°C	73,8 ±11,5	78,8 ±11,0	4
S_{25} (15/2) 9°C	71,5 ±11,2	79,1 ±10,5	14
S_{25} (23/2) 9°C	73,5 ±9,5	79,9 ±9,4	11
S₂5 9°C	73,5 ±10,1	79,8 ±9,9	41
S₁16	77,2 ±6,8	89,4 ±10,5	19[†]
S_{216} (1/1) 18°C			0
S_{216} (5/1) 18°C			0
S_{216} (4/2) 18°C			0
S_{216} (7/2) 18°C			0
S₂16 18°C			0
S_{216} (9/1) 9°C	65,3 ±3,7	76,3 ±6,2	10
S_{216} (17/1) 9°C			0
S_{216} (6/2) 9°C			0

S ₂ 16 (27/2) 9°C	65,8 ±4,7	74,4 ±5,1	10
S₂16 9°C	65,6 ±4,1	75,4 ±5,6	20
S₁24	87,0 ±9,1	96,6 ±9,0	24
S ₂ 24 (10/1) 18°C	85,4 ±9,7	94,6 ±9,1	18
S ₂ 24 (7/1) 18°C	81,2 ±8,5	90,8 ±8,2	5
S ₂ 24 (2/2) 18°C	85,0 ±10,6	96,3 ±8,4	4
S ₂ 24 (19/2) 18°C	84,5 ±7,8	95,0 ±8,5	2
S₂24 18°C	84,6 ±9,2	94,2 ±8,6	29
S ₂ 24 (1/1) 9°C	82,3 ±8,5	91,9 ±8,0	17
S ₂ 24 (15/1) 9°C	84,9 ±15,8	94,2 ±17,7	17
S ₂ 24 (9/2) 9°C	86,2 ±7,7	95,1 ±8,0	21
S ₂ 24 (30/2) 9°C	79,8 ±10,4	90,0 ±9,5	6
S₂24 9°C	83,9 ±10,8	93,3 ±10,5	61
S₁70	82,1 ±12,3	98,9 ±31,9	8
S ₂ 70 (12/1) 18°C			0
S ₂ 70 (14/1) 18°C			0
S ₂ 70 (5/2) 18°C	85,0 ±15,1	97,0 ±8,7	3 [†]
S ₂ 70 (22/2) 18°C			0
S₂70 18°C	85,0 ±15,1	97,0 ±10,6	3
S ₂ 70 (9/1) 9°C			0
S ₂ 70 (30/1) 9°C			0
S ₂ 70 (2/2) 9°C			0
S ₂ 70 (18/2) 9°C	97	109	1
S₂70 9°C	97	109	1
T₁	77,1 ±13,5	83,6 ±13,3	15
T ₂ (9/1) 18°C	88,3 ±8,7	99,2 ±10,0	19 ^{††}
T ₂ (17/1) 18°C	83,1 ±12,8	91,8 ±13,3	11
T ₂ (5/2) 18°C	88,1 ±8,8	95,5 ±8,9	19 [†]
T ₂ (18/2) 18°C	84,4 ±10,3	95,8 ±10,9	16 ^{††}
T₂ 18°C	86,4 ±9,9	96,0 ±10,6	65
T ₂ (28/1) 9°C	74,5 ±20,5	78,5 ±16,3	2 [†]
T ₂ (30/1) 9°C	75,3 ±10,3	82,6 ±10,4*	18 ^{††}
T ₂ (6/2) 9°C	82,0 ±14,2	88,5 ±16,9	6
T ₂ (13/2) 9°C	75,6 ±10,0	84,9 ±13,3*	12
T₂ 9°C	76,4 ±11,1	84,1 ±12,5	38

Variansanalyse

Tabell A7. Scheffé-test. Tabellen sammenligner S₂₄ 18°C, S₂₄ 9 °C og S₁24. Det var ingen signifikant forskjell mellom gruppene blomstringstidspunkt. Forskjellen i gjennomsnitt hadde et signifikansnivå på 0.05.

(I) Gruppe	(J) Gruppe	Forskjell gjennomsnitt (I-J)	Standard feil	Sig.	95% Konfidens intervall	
					Nedre grense	Øvre grense
S ₂₄ 18°C	S ₂₄ 9°C	0,618	2,278	0,964	-5,03	6,27
S ₂₄ 9°C	S ₁ 24	-3,108	2,433	0,445	-9,15	2,93
S ₁ 24	S ₂₄ 18°C	2,49	2,779	0,67	-4,41	9,39