

HVORDAN BLIVER PLANTERNE GAMLE?



Foto fra feltarbejde inden-
for SEAD-Plant-projektet på
Enebær Odde på Fyn, hvor
planteindivider besøges
for at notere overlevelse,
reproduktion og tilvækst.
Foto: Dalia Conde.

Forfatteren



Johan P. Dahlgren er
lektor ved Biologisk
Institut, Syddansk
Universitet.

Han forsker i biodemo-
grafi med særligt fokus
på planter – herunder
at udvikle metoder til
brug i aldringsforsk-
ningen. Artiklen her
bygger på resultater
fra forskningsprojektet
SEAD-Plant: der er
finansieret af Danmarks
Frie Forskningsfond
og om har kørt på
Syddansk Universitet
siden 2016.

dahlgren@biology.
sdu.dk

At sandsynligheden for at overleve til næste år eller producere afkom falder med alderen, opfatter vi nærmest som en naturlov. Men sådan er det ikke nødvendigvis for planter. Forskningsresultater viser, at der er stor variation i planternes aldringsmønstre.

I 1960'erne hævdede den britiske biolog William Donald Hamilton at kunne bevise matematisk, at den naturlige udvælgelse, der er drivkraften bag evolutionen, uundgåeligt resulterer i, at alle levende væsener degenererer fysiologisk med alderen. De demografiske konsekvenser af dette er, at den individuelle sandsynlighed for at overleve og evnen til reproduktion falder i takt med, at organismer ældes. Dette kan virke intuitivt indlysende, men i betragtning af, at levende væsener er åbne systemer, der er vokset fra en enkelt celle, kan reparation af beskadiget DNA og væv i teorien modvirke, at organismer degenererer med alderen. Hamiltons og lignende klassiske teorier om al-

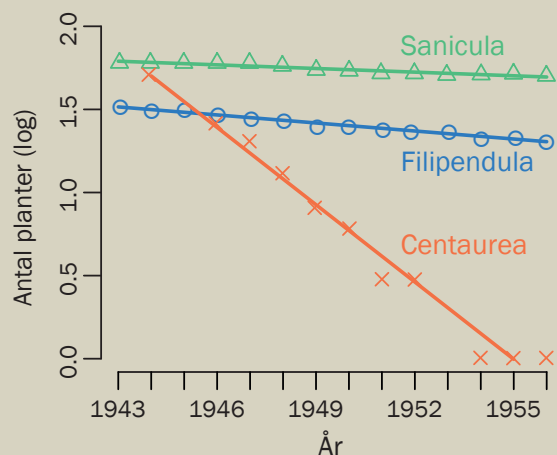
ring er baseret på forestillingen om, at unge individer vil have en større indflydelse på den fremtidige populationstilvækst end gamle individer. Naturlig selektion bør derfor favorisere alle gener, der fører til øget fitness tidligt i livet, på bekostning af fitness sent i livet. Dette er da også en sandsynlig forklaring på den dramatiske stigning i risikoen for at dø samt vores faldende reproduktion, når vi mennesker bliver gamle. Det er også det, vi observerer i naturen for andre pattedyr såvel som for fugle.

Hvad planterne angår, så viste de tidlige demografiske undersøgelser (fra omkring midten af 1900-tallet) et noget mindre klart billede, hvad angår konsekvenserne af at blive

gammel. Det så ud til, at når planterne nærmede sig deres fuldt udviklede størrelse, holdt deres overlevelse og frugtbarhed ganske vist op med at stige, men begyndte på en anden side heller ikke at falde. I stedet forblev begge dele nogenlunde konstante, efterhånden som planteindividerne blev ældre (fig. 1). Alligevel antog de fleste biologer, at planter også oplever demografisk aldring, om end i et langsommere tempo, som var svært at måle.

Siden disse tidlige undersøgelser er plantedemografi som en underdisciplin af populationsbiologi vokset betragteligt. Det skyldes ikke mindst, at forståelsen af, hvordan for eksempel ændringer i klima og andre miljøfaktorer vil påvirke plan-

Overlevelse og alder



Figuren viser klassiske resultater, der tyder på konstant overlevelse med alderen hos planter. Symbolerne repræsenterer antallet af planter af arterne Sanikel (*Sanicula europaea*) Knoldet mjøddurt (*Filipendula vulgaris*) og Almindelig knopurt (*Centaurea jacea*), der blev mærket i deres naturlige miljø i det første år (1943 eller 1944), af den svenske botaniker Carl Olof Tamm. Tamm fulgte derefter planterne i de følgende år og noterede, hvor mange der overlevede. Fordi den lodrette akse er på en log10-skala, tyder de bemærkelsesværdigt lige linjer på, at den samme andel af individer havde tendens til at dø hvert år for alle tre arter, hvilket tyder på ubetydelig aldring. Figuren er lavet efter originalen af den berømte plantepopulationsbiolog John Lander Harper.



Knoldet mjøddurt (*Filipendula vulgaris*). Foto: Didier Descouens/CC BY-SA 4.0



Sanikel (*Sanicula europaea*). Foto: Kristian Peters/CC BY-SA 3.0



Almindelig knopurt (*Centaurea jacea*). Foto: Kristian Peters/CC BY-SA 3.0

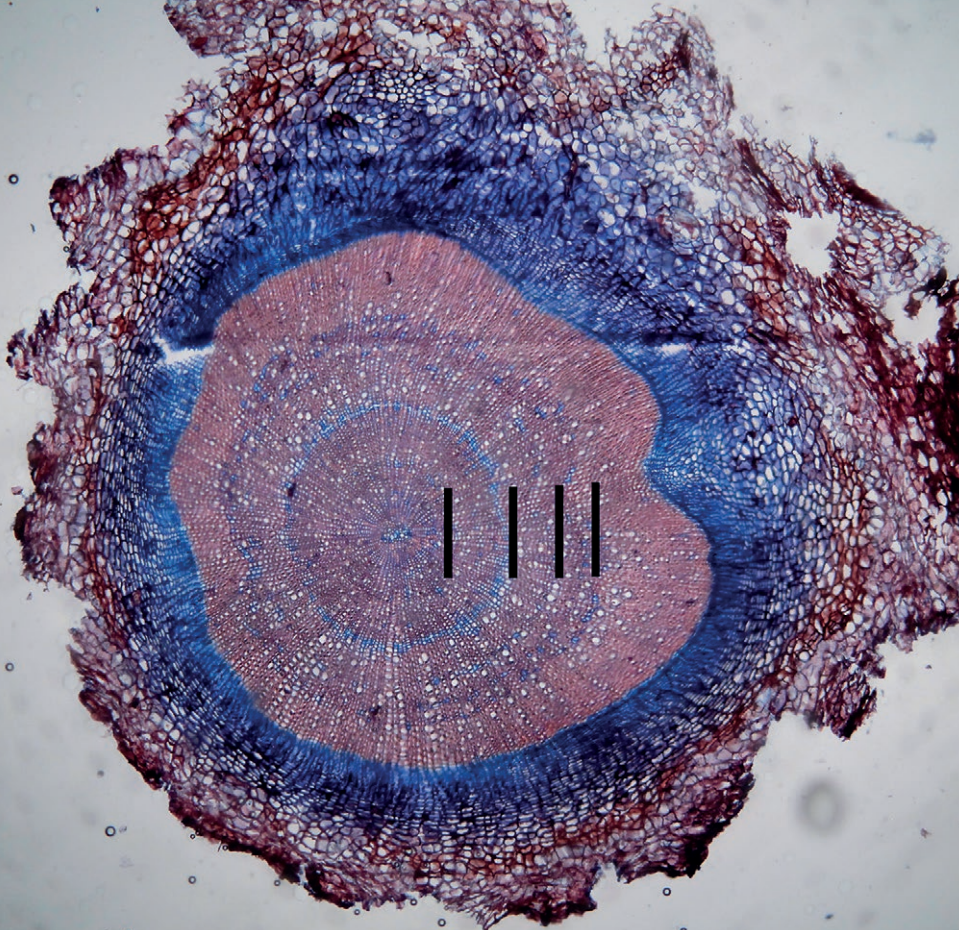
ters populationsdynamik, kræver, at man forstår, hvordan den individuelle overlevelse og reproduktion påvirkes af de selvsamme faktorer. Det var dog først for relativt nylig, at plantebiologer genoptog interessen for, hvad der sker med planter, når de ældes, og indså, at Hamiltons modeller muligvis var for generelle til nøjagtigt at afspejle virkeligheden.

Sådan måler vi planter aldring

På Syddansk Universitet forsker vi i regi af SEAD-Plant-projektet i planter aldring ud fra et demografisk synspunkt og indsamler data fra naturlige populationer om, hvordan sandsynligheden for overlevelse og reproduktionen ændrer sig, når planterne bliver ældre. Vores undersøgelser baserer sig på to metoder

til at bestemme alderen på planter, som vi kombinerer med feltstudier, der følger individer af planter over tid for at vurdere deres overlevelse og reproduktion.

Den første og mest enkle metode til aldersbestemmelse har været at bruge data om plantepopulationer, som er blevet fulgt over ekstremt lange tidsperioder, hvor individer er



Mikroskopbillede af et tværsnit af en fem år gammel rod af Lancet-vejbred (*Plantago lanceolata*), som viser årlige vækstringe. Roden stammer fra en plante, der vokser på Flyvesandet, Fyn, og er gravet op som led i en undersøgelse af demografisk aldring. Tværsnittet er blevet kunstigt farvet, så træagtigt væv fremstår rødt. Den centrale røde del er vedvæv, hvor grænser mellem vækstringe er markeret med sorte streger.

blevet observeret fra spiring til død. På trods af, at de er ekstremt tidskrævende, har flere plantedemografiske undersøgelser – oprindeligt designet til bedre at forstå populationsdynamikken – nu været i gang i årtier, og data fra disse har vi brugt i vores projekt.

Udover at bruge sådanne langtidsdata kombinerer vi demografisk monitorering på kortere tidsskala med aldersbestemmelse via en teknik kaldet urtekronologi (fig. 2). Den er baseret på, at mange urteagtige (dvs. ikke-træagtige) planter producerer årringe i deres rødder, der ligner de årringe, vi kender fra træer. Ved kun at studere relativt kortlivede planter i nogle få år kunne vi således følge dem i en væsentlig del af deres liv, og vi var i stand til at bestemme, hvor gamle de var. Når individer døde, blev deres rødder gravet op og deres årringe talt, og ved afslutningen af undersøgelsen blev alderen af de overlevende planter bestemt på samme måde.

Når vi har indhentet data om alder og kvantificeret årlig overlevelse og reproduktion, bruger vi statistiske modeller til at bestemme, hvordan overlevelse og reproduktion ændrer sig i takt med, at individer bliver ældre.

Stor variation i aldringsmønster

Samlet tegner resultaterne af de forskellige undersøgelser i projektet et billede af en stor mangfoldighed i, hvordan planter ældes. For det første har vi vist, at demografisk aldring faktisk forekommer hos flere plantearter. Et eksempel er mossen Skov-jomfrukapsel (*Polytrichum formosum*). Ved hjælp af data indsamlet over 25 år i Norge har vi opdaget et drastisk fald i overlevelse i takt med, at individuelle mosplanter bliver ældre (når man ser bort fra hunplanter, der dør efter reproduktion). Sandsynligheden for overleve til næste år falder således fra 83 % det første år til 44 % for den maksimalt registrerede alder på 14 år. Dette resultat var særligt interessant, fordi

de fleste tidligere plantedemografiske undersøgelser har fokuseret på blomsterplanter. Det er første gang, at demografisk aldring er blevet påvist i en mos.

Mens flere arter altså ældes demografisk, har vi i vores undersøgelser også set eksempler, der støtter det mønster, som er rapporteret i tidlige plantedemografiske undersøgelser, hvor planterne udviser "ubetydelig aldring". Derudover tyder noget på, at et fænomen som "negativ aldring" også kan forekomme hos planter – det vil sige, at overlevelse og reproduktion ligefrem kan øges, jo ældre planterne er.

Et eksempel på en plante, der udviser et sådant mønster, er Lancet-vejbred (*Plantago lanceolata*), som vi undersøgte i en dansk population ved hjælp af urtekronologi. Vi fandt, at for denne art var overlevelseskurver i nogle år ret flade (dvs. der var ingen effekt af alder), mens ældre planter i andre år havde højere overlevelsesrater end unge individer. Selvom antallet af frø produceret per reproduktiv plante først steg (indtil planterne var omkring 5 år gamle) og derefter faldt mod slutningen af livet (maksimal registreret alder i undersøgelsen var 12 år), steg sandsynligheden for faktisk reproduktion (blomstring) med alderen i de fleste år. Det tyder på, at hvis der vitterligt er demografisk aldring på spil, er den ret svag.

Alt i alt viser vores undersøgelser, at planter – i modsætning til de fleste dyr – synes at ældes på flere forskellige måder. Projektet har også vist, at noget af denne variation kan skyldes miljøforskelle.

Virkninger af miljøet og betydning for bevaringsbiologi

Det er interessant, at ikke bare kan man observere forskelle på, hvordan forskellige plantearter ældes, man kan også finde forskelle på aldringsmønstre selv indenfor den samme art indenfor et lille geografisk område. Det fænomen har vi

beskrevet for en art af dværgbusk, Gotlandssoløje (*Fumana procumbens*) i tidsskriftet *Ecology*. Vi viser i denne artikel, hvordan vi på lokaliteter, der ikke er mere end en halv kilometer adskilt, finder subpopulationer af denne art med både faldende og let stigende overlevelsessandsynligheder med alderen for fuldt udvoksede planter.

Denne mangfoldighed af aldring i Gotlandssoløje er interessant, fordi den viser betydningen af økologiske effekter, hvor miljøvariationer driver variation i aldringsmønstre. Vi har endnu ikke kvantificeret miljøforskelle mellem lokaliteter, men disse er sandsynligvis forbundet med tilgængeligheden af næringsstoffer. Den tætte nærhed af lokaliteterne gør det usandsynligt, at genetiske forskelle er årsagen til den observerede variation.

Udover denne variation indenfor arten viser vi i samme undersøgelse, at det kan være vigtigt at tage højde for demografisk aldring i bevaringsbiologien – altså den del af biologien, der går ud på at fremme bevarelsen af truede arter. Demografiske modeller for populationsdynamik bruges af biologer, der arbejder med bevaringsbiologi, til at vurdere levedygtigheden af populationer. Da vi brugte disse modeller, enten med eller uden alderseffekter, fandt vi ud af, at de modeller, der ikke inkluderede aldring, undervurderede risikoen for udryddelse for vores populationer.

Alt i alt viser de resultater, jeg har præsenteret i denne artikel, samt andre undersøgelser indenfor projektet, at der faktisk er nogle planter, der "ældes som vin", andre, der virker upåvirkede af at blive ældre, og atter andre, der – for at blive i analogien – "bliver til eddike" med alderen. Denne bemærkelsesværdige variation er også påvirket af miljøet (såsom egenskaber ved den jord, planterne vokser i, og vejrforholdene), og derfor kan planter udvise variation i deres aldringsmønstre selv indenfor samme art. ■

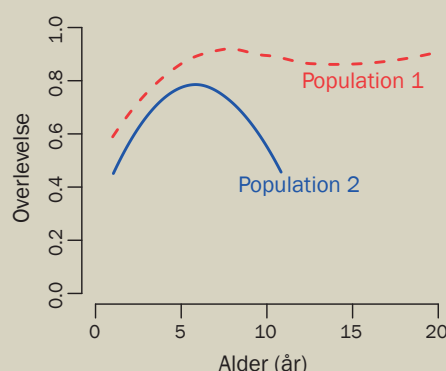


Gotlandssoløje (*Fumana procumbens*).

Foto: Daniel Villafuella/CC by-SA 4.0

Overlevelseskurver

Figuren viser overlevelseskurver for to tæt beliggende populationer af Gotlandssoløje (*Fumana procumbens*), der illustrerer, hvordan aldringsmønstre kan variere indenfor samme art. Population 2 udviser det mønster, vi ville forvente for mange andre organismer, hvor overlevelsen stiger indtil reproduktiv modenhed og derefter falder. I population 1 observerer vi derimod en udjævnning med en tendens til øget overlevelse sent i livet. Denne stigning, selvom den ikke er statistisk sikker, kan være en indikation på, at individer populært sagt vokser sig stærkere med alderen. På den anden side kunne det frem for at reflektere ændringer i det enkelte individ afspejle et populationsmønster drevet af, at kun de stærkeste planter overlever til ekstreme aldre. Denne type fænomen er blevet dokumenteret i dyredemografi.



Demografi og demografisk aldring

Fagudtrykket *demografi* dækker over studiet af populationer og handler primært om matematiske undersøgelser af fødsels- og dødsrater (dvs. om reproduktion og dødelighed/overlevelse). Selvom klassisk demografi fokuserer på menneskelige populationer, har populationsbiologer også studeret demografien af populationer af dyr, planter og andre organismer i mange årtier.

Udtrykket *demografisk aldring* refererer til det gradvise fald i overlevelses- og reproduktionsrater med individernes fremadskridende alder. Når der ikke kan ses et sådant fald i overlevelses- og reproduktionsrater med alderen kalder man det *ubetydelig aldring* eller *negativ aldring*, hvis individer ligefrem viser en vækst i overlevelses- og reproduktionsrater med alderen.

Fra et planteperspektiv er det vigtigt at bemærke, at *demografisk aldring* afspejler aldring af hele planteindivider, som ikke er det samme som ældning af blade og stængler af urteagtige planter, som vi oplever det hvert efterår i Danmark.

Bemærk i øvrigt, at ordet *aldring* her bruges for det mere specifikke engelske fagudtryk *senescence*, som vi ikke har et tilsvarende dækkende dansk udtryk for.

Videre læsning:

Tholstrup, D. W., Halvorsen, R. & Dahlgren, J. P. 2021. Age matters: Demographic senescence in the moss *Polytrichastrum formosum*. *Journal of Ecology* 109:3024-3030.

Baden, H. M., Roach, D. A., Schweingruber, F., Reitzel, K., Lundgreen, K. & Dahlgren, J. P. 2021. The effects of age on the demography of a perennial plant depend on interactions with size and environment. *Journal of Ecology* 109:1068-1077.

Edelfeldt, S., Bengtsson, K. & Dahlgren, J. P. 2019. Demographic senescence and effects on population dynamics of a perennial plant. *Ecology* 100:8.