

# SILVA FENNICA

Vol. 6 1972 N:o 2

Sisällys	OLAVI LUUKKANEN: Metsäpuiden fotosynteesin geneettinen vaihtelu.	63
Contents	<i>Summary: Genetic variation on photosynthesis in forest trees.</i>	88
	MATTI KÄRKKÄINEN: Havainnoja kuusen oksaisuudesta.	90
	<i>Summary: Observations on the branchiness of Norway spruce.</i>	114
	TAUNO KALLIO: Esimerkki kuusikon lahovikaisuuden Etelä-Suomessa aiheuttamasta taloudellisesta menetyksestä.	116
	<i>Summary: An example on the economic loss caused by decay in growing spruce timber in South Finland.</i>	124
	PERTTI HARI ja TAPIO LEHTINIEMI: Lämpötilan ja itämisalustan kosteuden vaikutus kuusen ( <i>Picea abies</i> (L.) Karst.) siementen idäntään ja CO <sub>2</sub> -eritykseen laboratoriossa.	125
	<i>Summary: The effect of temperature and moisture on germination and CO<sub>2</sub>-output of spruce (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.) seeds in a controlled environment.</i>	140
	MATTI KÄRKKÄINEN: Näkökohta keskimääräisestä tuotoksesta metsätyötietyssä.	142
	<i>Summary: A point of view on the average output in forest work science.</i>	146
	MIKKO TORMILAINEN: Havainnoja Oitin siemenviljelyksen mäntykloonien kukinnasta ja käpy-sadosta.	147
	<i>Summary: Studies of flowering and cone crop in a seed orchard of Scots pine.</i>	155

SUOMEN METSÄTIETEELLINEN SEURA  
SOCIETY OF FORESTRY IN FINLAND

# Silva Fennica

A QUARTERLY JOURNAL FOR FOREST SCIENCE

**PUBLISHER:**

THE SOCIETY OF FORESTRY IN FINLAND

**OFFICE:**

Unioninkatu 40 B, 00170 Helsinki 17

**EDITOR:**

PENTTI KOIVISTO

**EDITORIAL BOARD:**

J. E. ARNKIL (Chairman), MAX HAGMAN (Vice Chairman), OLLI MAKKONEN, KUSTAA SEPPÄLÄ, PÄIVIÖ RIIHINEN, VELI-PEKKA JÄRVELÄINEN and YRJÖ VUOKILA (Secretary)

*Silva Fennica* is published quarterly. It is a sequel to the Series, vols. 1 (1926)—120(1966). Its annual subscription price is 20 Finnish marks. The Society of Forestry in Finland also publishes *Acta Forestalia Fennica*. This series appears at irregular intervals since the year 1913 (vol. 1).

Orders for back issues of the publications of the Society, subscriptions and exchange inquiries can be addressed to the office.

# Silva Fennica

NELJÄNNESVUOSITTAIN ILMESTYVÄ METSÄTIETEELLINEN AIKAKAUSKIRJA

**JULKAISIJA:**

SUOMEN METSÄTIETEELLINEN SEURA

**TOIMISTO:**

Unioninkatu 40 B, 00170 Helsinki 17

**TOIMITTAJA:**

PENTTI KOIVISTO

**TOIMITUSKUNTA:**

J. E. ARNKIL (puheenjohtaja), MAX HAGMAN (varapuheenjohtaja), OLLI MAKKONEN, KUSTAA SEPPÄLÄ, PÄIVIÖ RIIHINEN, VELI-PEKKA JÄRVELÄINEN ja YRJÖ VUOKILA (sihteeri).

*Silva Fennica*, joka vuosina 1926—66 ilmestyi sarjajulkaisuna (niteet 1—120), on vuoden 1967 alusta lähtien neljännesvuosittain ilmestynvä aikakauskirja. Suomen Metsätieteellinen Seura julkaisee myös *Acta Forestalia Fennica*-sarjaa vuodesta 1913 (nide 1) lähtien.

Tilaukset ja julkaisuja koskevat tiedustelut osoitetaan Seuran toimistolle. *Silva Fennican* tilaushinta on Seuran jäseniltä 10 mk, muilta 20 mk.

## METSÄPUIDEN FOTOSYNTeesIN GENEETTINEN VAIHTELU

OLAVI LUUKKANEN

*SUMMARY:*

GENETIC VARIATION OF PHOTOSYNTHESIS IN FOREST TREES

Saapunut toimitukselle 19. 4. 1972

Tutkimuksessa on tarkasteltu kirjallisuuden perusteella puiden CO<sub>2</sub>-aineenvaihdunnan lajinsisäisen ja lajien välisen vaihtelun laajuutta ja syitä.

Puiden yhteyttämisessä, hengityksessä ja fotorespiraatiassa ovat useat tutkijat todenneet geneettistä vaihtelua. Tämän vaihtelun ja puiden kasvun välisiä riippuvuussuhteita ei kuitenkaan ole selvitetty siinä määrin, että fotosynteesin mittausta vielä voitaisiin käyttää luotettavana valintaperusteena metsänjalostuksessa esimerkiksi varhaistestauksessa. Pitempiaikaisten kasvuhavaintojen ja CO<sub>2</sub>-aineenvaihdunnan mittausten yhdistäminen tarjoaa lähtökohdan metsäpuiden fysiologisen genetiikan käytäntöön soveltamisen aloittamiselle.

### 1. JOHDANTO

Metsäpuiden yhteyttämällä muodostaman biomassan määrä riippuu paitsi geneettisestä vaihtelusta myös monista ympäristötekijöistä. Näitä ovat ennen kaikkea valo, lämpötila, hiilidioksidipitoisuus ja ravinteet (KRAMER & KOZLOWSKI 1960, KOZLOWSKI & KELLER 1966, LYR & al. 1967; KOZLOWSKI 1971 a, b). Geneettistä vaihtelua voidaan selvittää vain, jos ympäristöolosuhteet ensin on vakioitu tai niiden aiheuttama vaihtelu muulla tavalla on eliminoitu. Toisin sanoen perimältään erilaisten puiden yhteyttämisenopeuden absoluuttisia arvoja on vaikea verrata keskenään — tai ilmoitettuun yhteyttämisarvoihin on suhtauduttava varauksella (vrt. LARCHER 1969 b). Fotosynteesin geneettisen vaihtelun tarkastelu edellyttää myös ympäristövaihtelun selvittämistä varsinkin sellaisissa tapauksissa (esim. lehtien rakenne), joissa ympäristön ja perimän vaikutukset ovat vaikeasti toisistaan erotettavissa.

Koska mahdollisten erilaisten ympäristöolosuhteiden yhdistelmien määrä on hyvin suuri, kaasuaineenvaihdunnan tutkimuksissa on usein erityinen huomio kohdistettu ääriolosuhteisiin ja etenkin ns. kompensatiopisteisiin,



joissa jonkin ympäristötekijän vaikutuksesta CO<sub>2</sub>-bilanssi on tasapainotilassa. Täten puhutaan esimerkiksi lämpötilan, valon tai hiilidioksidipitoisuuden aiheuttamasta kompensatiopisteestä. Ekologiassa yleisesti tunnettujen lainalaisuuksien johdosta kompensatiopisteet eivät ole absoluuttisia, vaan ne riippuvat useammasta ympäristötekijästä samalla kertaa.

Puiden fotosynteesin perinnöllisen vaihtelun tutkimuksissa voivat paitsi puhtaasti geneettiset myös fysiologisuotoiset näkökohdat olla huomion kohteina. Tutkijaa saattavat kiinnostaa kaasuaineenvaihdunnan geneettiset tunnuksot, kuten heritabiliteetti (periytyvyys, h<sup>2</sup>) tutkittavassa populaatiossa, tai esimerkiksi nettoyhteyttämisen määrä tietyissä olosuhteissa eri alkuperää olevissa yksilöissä tai populaatioissa. Viimeksi mainittu näkökanta on havaittavissa metsäpuiden jalostuksen ensimmäisissä käytännön sovellutuksissa, kun nopeakasvuisia alkuperiä eli provenienssejä osoitetaan erilaisia kasvupaikkoja varten. Erityisesti yritettäessä käyttää kaasuaineenvaihdunnan tunnuksia nopeakasvuisuuden valintaperusteena joudutaan kiinnittämään huomio kumpaankin tavoitteeseen, siis sekä nopeasti kasvavien yksilöiden esiin seuloamiseen että täten esille tulevan vaihtelun syihin ja geneettiseen luonteeseen.

Puiden yhteyttämistä voidaan kokeellisesti mitata eri tavoin: painon muutosten avulla, hapen muodostumisen perusteella tai hiilidioksidin kulutusta seuraamalla (KRAMER & KOZŁOWSKI 1960, s. 66). Viimeksi mainittu tapa on yleisin, sillä infrapunakaasuanalysaattorit tarjoavat nykyisin mahdollisuuden melko nopeaan ja tarkkaan CO<sub>2</sub>-määritykseen. Fysiologigeneettisessä tarkastelussa kiintoisan kokonaisyhteyttämisen (bruttofotosynteesin, so. biomassaan sitoutuneen sekä hengityksessä samanaikaisesti kuluneen hiilidioksidin määrä yhteensä) arvioiminen on yhä kuitenkin vaikea tehtävä. Kuten jäljempänä käy ilmi, DECKERIN (1955 a) päätelmä erityisen valohengityksen eli fotorespiraation olemassaolosta osoitti kokonaisfotosynteesin selvittämisen varhaisemmissa tutkimuksissa otaksuttua ongelmallisemmaksi. Otaksuttiin nimittäin virheellisesti, että (helposti mitattavissa oleva) pimeähengitys suurin piirtein kuvastaisi myös yhteyttämisen aikana valossa tapahtuvaa hengitystä, jota ei pystytä yleensä tarkasti mittaamaan samanaikaisesti tapahtuvan fotosynteesin vuoksi. Koska päähuomion kohteena kaasuaineenvaihdunnassa useimmiten on nettoyhteyttämisen, ei tämä seikka ole vakavasti haitannut puiden kaasuaineenvaihdunnan tutkimista.

Yhteyttämisen (brutto- tai nettofotosynteesin) vaihtelua selviteltäessä on erotettava toisistaan käsitteet *yhteyttämiskapasiteetti* (photosynthetic capacity) ja *yhteyttämisteho* (photosynthetic efficiency). Edellinen tarkoittaa koko yksilöä (tai kasvustoa, metsikköä jne.) kohti laskettua yhteyttämisen määrää, kun taas jälkimmäinen ilmoittaa yhteyttävän solukon määrän (lehtipinta-alan, lehtien kuivapainon, neulasten yhteenlasketun pituuden jne.) yksikköä kohti ilmaistun yhteyttämisen. Yksityiskohtaisemmin on kysymyk-

seen tulevia käsitteitä ja symboleja tarkasteltu LARCHERIN (1969 a) julkaisussa sekä uudessa alan käsikirjassa (ŠESTAK & al. 1971).

Tässä katsauksessa pyritään kirjallisuuden perusteella tarkastelemaan puiden CO<sub>2</sub>-metabolian vaihtelua ja erityisesti perintötekijöiden aiheuttamia yhteyttämiseröjä, silmälläpitäen mahdollisia sovellutuksia puualkuperien ja jälkeläistöjen geneettisessä testauksessa.

Katsaus perustuu etupäässä siihen kirjallisuuteen, johon kirjoittaja on tutustunut professori T. T. KOZŁOWSKIN ohjauksella W. K. Kellogg -stipendiaattina Wisconsinin yliopistossa vuosien 1970–71 aikana. Professori E. H. NEWCOMB ja tri B. PALEVITZ samasta yliopistosta ohjasivat kirjoittajaa selostetuissa, muualla julkaisemattomissa elektronimikroskooppitutkimuksissa. Kirjallisten lähteiden lisäksi ovat tähän katsaukseen antaneet vaikutteita henkilökohtaiset keskustelut useiden mainitsematta jäävien pohjoisamerikkalaisten fotosynteesin tutkijain kanssa.

## 2. PUIDEN CO<sub>2</sub>-METABOLIAN VAIHTELUSTA

Kuten julkaistuista käsikirjoista, katsauksista ja bibliografioista (esim. ARCIHOVSKAJA 1968, RABINOWICH 1945, KOZŁOWSKI 1958) käy ilmi, fotosynteesiä käsittelevä kirjallisuus on tavattoman laaja. Varsin paljon on myös tutkimuksia fotosynteesin geneettisestä vaihtelusta. HIESEY & MILNER (1965) ovat seikkaperäisesti tarkastelleet fysiologista geneettistä vaihtelua kasvukunnassa. Yleisessä kasvinjalostustieteessä on huomio viime aikoina kiinnitetty entistä enemmän fysiologisten (vastakohtana morfologisten) tunnusten geneettiseen vaihteluun (vrt. PHYSIOLOGICAL ASPECTS... 1969). Metsäpuita ovat fysiologista vaihtelua silmällä pitäen käsitelleet KOZŁOWSKI & KELLER (1966) sekä LARCHER (1969 b), ja etenkin metsäpuiden fotosynteesin vaihtelua viimeksi FERRELL (1970). Koska pääosassa fotosynteesin tutkimuksista on käytetty muita kasveja kuin metsäpuita, kirjallisuuden tarkastelussa joudutaan usein etsimään vertailukohtia erilaisista kasviryhmistä.

Tunnetuimpia aikaisemmista metsäpuiden fotosynteesiä käsittelevistä tutkimuksista on HUBERIN ja POLSTERIN (1955) työ, jossa nimenomaan geneettinen näkökohta oli keskeisenä. Kyseessä oli 16 poppelikloonin (lähinnä eri lajeja alasuviasta *Aigeiros* ja *Tacamahaca* sekä alasukujen välisiä risteytyksiä) käsitellyt koe. Mainitut tutkijat havaitsivat kloonien välillä vaihtelua hiilidioksidin yhteyttämistehossa ja -kapasiteetissa, ja tämä vaihtelu oli positiivisessa riippuvuussuhteessa kasvun vaihteluun. Kloonien välillä havaittiin eroja myös hengityksessä sekä lehtien kokonaispinta-alassa, mikä viimeksi mainittu vaihtelu selitti suurimmaksi osaksi yhteyttämiskapasiteetissa todetut erot.

Huomattavassa osassa muistakin metsäpuiden fotosynteesin tutkimuksista on käytetty *Populus*-lajeja, mihin syynä on ollut niiden helposti onnistuva kasvullinen lisääminen, ts. kloonikokeiden mahdollisuus. Muun muassa

haapa-poppeli -hybridien netto- ja kokonaisyhteyttämisnopeudessa (GATHERUM & al. 1967 b) on havaittu eroja, jotka voitiin selittää johtuviksi nimenomaan yhteyttämistehon vaihtelusta, joskin lehtipinta-alassa todettiin eroja kloonien välillä. BOURDEAU (1958) arveli tutkimustensa ja aikaisemman kirjallisuuden perusteella, että hede- ja emikloonien väliset erot *Populus*-suvussa voisivat olla erotettavissa lajinsisäisestä vaihtelusta. MUHLE LARSEN (1970) on myöhemmin tullut siihen tulokseen, että tämän suvun hede- ja emipuiden välisiä kasvueroja on tutkittava tarkemmin, ennenkuin tällaisia johtopäätöksiä voidaan tehdä.

Poppelikloonien kaasuaineenvaihduntaa on niin ikään tutkinut LUUKKANEN (1971) käyttäen aineistonaan lähinnä eri lajeja *Aigeiros* ja *Tacamahaca* -alasuviusta. Tässä tutkimuksessa todettiin eri lajeihin kuuluvien kloonien välillä eroja netto- ja kokonaisyhteyttämisnopeudessa, fotorespiraatiossa sekä CO<sub>2</sub>-kompensaatiopisteessä. Nämä erot noudattivat varsin selvästi alasukujen välistä jakautumaa. Myös pimeähengityksessä havaittiin vaihtelua kloonien välillä, mutta erot eivät noudattaneet kloonien jakautumaa kahteen alasukuun.

Kloonien välisiä fysiologisia eroja selvitteleviin tutkimuksiin sisältyy myös polyploidia-asteeltaan eroavien saman lajin yksilöiden vertailuja. *Pinus elliotti*in keinotekoisien tetraploidien yhteyttämisnopeus osoittautui alhaisemmaksi, valokompensaatiopiste korkeammaksi ja kasvu hitaammaksi verrattuna normaaleihin, diploidisiin yksilöihin, mikä ilmiö luultavasti esiintyy yleisemminkin havupuissa (BOURDEAU & MERGEN 1959). Todettakoon, että VAARAMA (1970) on tarkastellut polyploidia-asteeltaan eroavien läheisten lajien (lähinnä lehtipuiden) fotosynteesin vaihtelua, mutta päätellyt lukuisia koivulajeja käsittävien tutkimuksiensa sekä kirjallisuuden perusteella, että eri lajien välillä voidaan tuskin havaita selvää kromosomiluvusta johtuvaa vaihtelua.

Yksilöiden välisten kloonierojen lisäksi on huomiota kiinnitetty kaasuaineenvaihdunnan eroihin saman lajin eri populaatioiden (ekotyypin ja kliinien) välillä. Erityisesti siemenestä lisättäviä puulajeja on tutkittu. Yleinen havainto näissä tutkimuksissa on ollut, että populaatioeroja varsinkin taimien yhteyttämisnopeudessa usein on voitu osoittaa, mutta ei ole toistaiseksi pystytty selvästi osoittamaan niiden ja (kiertoajan mittaisen) kokonaiskasvun välisiä riippuvuussuhteita. Tähän ovat syynä täysikasvuisten puiden kaasuaineenvaihdunnan mittaamisen vaikeus, nuorista puista tehtyjen kasvuhavaintojen ennustearvon epävarmuus (ts. yleisesti metsänjalostuksessa esiin tuleva »varhaistesticngelma») sekä valmiiden jälkeläiskokeiden nuori ikä.

Havupuiden lajinsisäisen fysiologisen vaihtelun tutkimuksissa on douglas-kuusi käyttökelpoinen sen vuoksi, että siitä tunnetaan selvästi eriytyneitä rotuja tai alalajeja. KRUEGER & FERRELL (1965) havaitsivat fotosynteesissä

ja hengityksessä eroja *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* ja var. *glauca* -rotujen välillä. Samassa tutkimuksessa kuitenkin todettiin, että saman rodun sisällä vaihtelu saattoi olla yhtä suuri kuin rotujen välillä.

Maantieteellisen (lähinnä kliinaalisen) vaihtelun on havaittu kuvastuvan myös männyn yhteyttämisnopeuden eroissa. GORDON & GATHERUM (1968, 1969) totesivat leveysasteen mukaisen vaihtelun olevan havaittavissa männyn yhteyttämisnopeudessa, joka kuitenkin oli negatiivisessa riippuvuussuhteessa taimien kasvuun ja yhteyttämisnopeuteen. Pimeähengityksen avulla määritetyn kokonaisyhteyttämisnopeuden havaittiin tässä tutkimuksessa paremmin kuin nettoyhteyttämisnopeuden olevan kullekin populaatiolle (provenienssille) ominainen tunnus. Hengityksessä ei havaittu alkuperän kanssa korreloituva vaihtelua.

Kahden puolalaisen mäntypopulaation kaasuaineenvaihduntaa koskevissa tutkimuksissa (ZELAWSKI & GORAL 1966, ZELAWSKI & KINELSKA 1937) todettiin, että kasvukauden aikaiset vaihtelut saattoivat vaikuttaa (ekotyypiksi luokiteltujen) eri populaatioiden välillä havaitun yhteyttämisnopeuden erojen suuruuteen. Kasvukauden alkupuolella oli korkeammalta vuoristosta peräisin olevan populaation mäntyjen yhteyttäminen vilkkaampaa, mutta kasvukauden lopulla suhde saattoi olla päinvastainen. Myös AL-SHAHINEN (1969) puolalaista ja turkkilaista mäntyprovenienssia koskeneen vertailun tuloksena oli, että provenienssien yhteyttämisnopeudessa esiintyi eroja. Tämä vaihtelu korreloitui taimien kasvuun kuitenkin ainoastaan ensimmäisen kasvukauden aikana. Tässäkin tutkimuksessa ei mäntyprovenienssien hengityksessä voitu havaita selviä eroja.

Tainta kohti lasketussa yhteyttämisnopeudessa (eli yhteyttämisnopeudessa) on *Pinus taeda*n kahden provenienssin välillä (MCGREGOR & al. 1961) havaittu eroja, mutta ne näyttivät johtuvan neulasmäärän vaihtelusta. Näiden kahden alkuperän hengityksessä ei ilmennyt eroja, mutta siinä oli havaittavissa lievää lisääntymistä neulasmäärän lisääntymisen myötä, joskin vähemmän kuin yhteyttämisnopeudessa. Toisaalta hengitys neulasmäärän yksikköä kohti laski neulasmäärän lisääntyessä enemmän kuin yhteyttämisnopeus, mikä myös johti yhteyttäminen/hengitys -suhteen suureneeseen.

*Pinus strobus* -provenienssien yhteyttämisnopeudessa on havaittu alkuperän kanssa korreloituva vaihtelua (BOURDEAU 1963). Samassa tutkimuksessa havaittiin jälkeläiskokeen ympäristöolosuhteilla — etenkin lämpötilalla — olevan vaikutusta eri provenienssien välisten erojen ilmituloon. Lehtikuusten yhteyttämisnopeutta tutkineet POLSTER & WEISE (1962) havaitsivat eroja paitsi lajien myös saman lajin (*L. decidua*) eri kloonien välillä.

Hieskoivun suomalaisten provenienssien välillä on yhteyttämisnopeudessa todettu eroja siten, että erityisesti pohjoisille alkuperille on ominaista suurempi yhteyttämisnopeus, joka erityisen selvästi ilmenee alhaisessa lämpö-



tilassa ja heikossa valossa (VAARAMA 1970). Samassa tutkimuksessa todettiin jonkin verran eroja myös hengityksessä eri hieskoivualkuperien välillä. *Pinus elliottiin* pluspuujälkeläistöjä käsittelevässä tutkimuksessa (WYATT & BEERS 1964) valikoitujen risteytysjälkeläistöjen taimien yhteyttämiskapasiteetin ilmoitettiin jopa 50 prosentilla ylittävän vapaapölytyksen tuloksena syntyneistä taimista mitatut vastaavat arvot.

Yhteyttämistehon vaihtelun perusteellista populaatiogeneettistä tarkastelua edustaa CAMPBELLIN & REDISKEN (1965) *Pseudotsugalla* suorittama tutkimus. Tästä sata risteytysjälkeläistöä (kymmenen emokloonin ja yhtä monta pölyttävää kloonin) käsittäneestä kokeesta kävi ilmi, että yhteyttämistehon geneettisestä vaihtelusta vain pieni osa oli additiivista. Fotosynteesikapasiteetin ja taimen painon (kasvun) välillä todettiin voimakas positiivinen geneettinen korrelaatio. Yhteyttämistehon heritabiliteetin (»narrow sense») arvoksi saatiin koko laboratorio-oloissa suoritetun kokeen ympäristövaihtelun perusteella 0.21; jälkeläistöjen sisäisen ympäristövaihtelun pohjalta lasien tuo estimaatti kohosi arvoon 0.53. Johtopäätöksenä tästä tutkimuksesta todettiin, että varttuneista puista suora kasvun mittaaminen olisi luotettavampi valintaperuste kuin yhteyttämisen mittaaminen; sen sijaan taimilla voi yhteyttämisteho olla hyvä nopeakasvuisuuteen tähtäävä valintaperuste sillä edellytyksellä, että taimen ja täysikasvuisen puun ominaisuuksien välillä on positiivinen korrelaatio.

### 3. FOTOSYNTeesIN VAIHTELUN SYYT

#### 31. YHTEYTTÄVÄN SOLUKON MÄÄRÄ JA RAKENNE

Jos yhteyttämisenopeus lehtisolukon määrän yksikköä kohti (yhteyttämisteho) otaksutaan vakioksi, johtaa lehtien tai neulasten määrän lisääntyminen myös yhteyttämiskapasiteetin kasvuun. Metsikköekologiset tutkimukset tukevat tämän oletuksen oikeutta. On todettu, että lehtien tai neulasten kokonaismäärän ja kasvun välillä vallitsee kiinteä riippuvuus (BURGER 1937). Myös Suomessa tehdyt kokeet, joissa on mitattu neulasten kokonaismäärä ja kasvu lannoituksen jälkeen (VIRO 1965), tukevat tätä käsitystä. Toisaalta on korostettu, että lisääntynyt kasvu ei välttämättä johdu yhteyttämistuotteiden määrän lisääntymisestä, vaan että vaikuttamassa voivat olla muutkin sisäiset tekijät, esimerkiksi kasvihormonit (KOZLOWSKI 1963; 1971 a, s. 325).

Kuten edellä jo on käynyt ilmi, yhteyttämisen (varsinkin yhteyttämiskapasiteetissa) todettu yksilöiden tai populaatioiden välinen geneettinen vaihtelu liittyy usein läheisesti lehtien tai neulasten määrän vaihteluun (esim. HUBER & POLSTER 1955, MCGREGOR & al. 1961, GATHERUM & al. 1967 a, b). Onkin ehdotettu, että nopeakasvuisuuteen jalostuksessa pyrittäessä valinta-

perusteena käytettäisiin suurinta yhteyttävän solukon määrää (WAREING 1964). GORDON & GATHERUM (1967) ovat tarkemmin tutkineet männyn taimilla neulasten kokonaismäärän erilaisten tunnusten (kuiva- ja tuorepaino, tilavuus, neulasten yhteenlaskettu pituus) välisiä riippuvuusuhteita ja todeneet muun muassa, että neulasmassan tilavuuden ja tuorepainon välillä valitse selvempi korrelaatio kuin esimerkiksi tilavuuden ja kuivapainon välillä.

Lehtien kokonaismäärän lisäksi on morfologisessa yhteyttämiseen vaikuttavassa vaihtelussa kiinnitetty huomiota ilmarakojen lukumäärään, kokoon ja toimintamekanismiin sekä lehtien klorofyllipitoisuuteen. Ilmarakojen lukumäärässä ja sulkeutumisenopeudessa todetun ekotyypin vaihtelun on havaittu kuvastuvan eri kasvupaikoilla esiintyvien populaatioiden erilaisessa haihduttamisnopeudessa ja myös hiilidioksidin erilaisessa diffundoitumisessa lehtien tylppysolukossa (FERRELL 1970). Ilmaraoissa kuvastuvaa ekotyypistä vaihtelua on todettu muun muassa *Pseudotsugalla* (RUETZ 1968, UNTERSCHUETZ 1970; molemmat FERRELLIN 1970 mukaan). Eri ekotyyppien puuyksilöiden vesitalouden on havaittu vaihtelevan siten, että samoissa olosuhteissa kuivan kasvupaikan puut sulkevat ilmarakonsa nopeammin kuin kostean kasvupaikan puut, mistä vuorostaan on yhtenä seurauksena kuivemman kasvupaikan puiden yleensä pienempi yhteyttämisenopeus ja hitaampi kasvu. Myös männyn vastaavanlaisen lajinsisäisen fysiologisen vaihtelun mahdollisuutta on tutkittu, mutta tulokset eivät ole vielä vakuuttavasti osoittaneet fotosynteesin vaihtelun syiksi nimen omaan vesitalouden eroja (ZELAWSKI & GÓWIN 1966, ZELAWSKI & GORAL 1966, ZELAWSKI & KINELSKA 1967, ZELAWSKI & al. 1969).

Valossa ja varjossa kasvaneiden neulasten erilainen rakenne ja siitä johtuva erilainen yhteyttämisteho on tunnettu jo kauan (vrt. STÄLFELT 1921, 1924); esimerkiksi kuusen »valoneulasten» tiedetään olevan isompia, paksumpisolukkoisia ja sisältävän vähemmän klorofylliä neulasen painoyksikköä kohti kuin »varjoneulasten». Viimeksi mainitut ovat tyypillisessä tapauksessa lisäksi dorsiventraalisesti litistyneitä verrattuina poikkileikkaukseltaan neilömäisiin valoneulasiin. Kuusen varjoneulasilla on alhaisempi valokompensaatiopiste mutta myös ilmeisesti alhaisempi maksimaalinen yhteyttämisteho kuin valoneulasilla. Tämä vaihtelu lienee suurimmaksi osaksi ympäristön aiheuttamaa (modifikaatiivista).

Samoin kuin yhden puun eri osat myös eri puulajit ovat saattaneet eri tavoin sopeutua valaistusoloihin (STÄLFELT 1924); tällöin lajienvälinen vaihtelu epäilemättä on osittain genotyypistäkin vaihtelua. Täten esimerkiksi männyn yhteyttämisteho on voimakkaassa valossa suurempi, mutta myös maksimifotosynteesin vaatima valon intensiteetti on korkeampi kuin kuusen — silti kuusi voi tietyissä olosuhteissa (heikossa valossa) olla mäntyä tehokkaampi yhteyttäjä (DECKER 1955 b). Yhden puulajin, tässä tapauksessa männyn, sisäisiä fotosynteesin geneettisen valoadaptoitumisen eroja on käsitelty

puolalaisissa tutkimuksissa (ZELAWSKI & al. 1968, 1969). Kyseiset tutkijat selittivät kahden ekotyypiksi luokitellun mäntyprovenienssin välillä esiintyvät fotosynteesin erot osittain erilaisesta valoadaptaatiosta ja geneettisesti määräytyvästä erilaisesta neulasrakenteesta johtuviksi.

Yksi kaasujen diffundoitumiseen vaikuttava tekijä on ilmarakojen jakautuminen ala- ja yläpinnan epidermien kesken (BERTSCH & DOMES 1969, DOMES & BERTSCH 1969). Tämän ilmiön esiintymistä puissa on tutkittu varsin vähän, tosin esimerkiksi poppeleilla on CRITCHFIELD (1930) todennut ainakin modifikaationa esiintyvää vaihtelua lehtien kummankin puolen ilmarakojen lukumäärien välisissä suhteissa. Selvää geneettistä vaihtelua ilmarakojen lukumäärän jakautumisessa ala- ja yläepidermin välillä on toistaiseksi todettu ainakin eri lajeihin kuuluvissa *Populus*-klooneissa. SIWECKI & KOZLOWSKI (1972) havaitsivat tutkimuksessaan, että sekä ilmarakojen lukumäärän jakautumisessa ala- ja yläepidermin kesken että niiden lukumäärissä sinänsä oli havaittavissa vaihtelua eri poppeliklooneissa. Nämä kloonit erosivat toisistaan myös yhteyttämisteholtaan, mutta ainoa CO<sub>2</sub>-aineenvaihdunnan ja lehtimorfologian välinen riippuvuus tässä aineistossa todettiin yhteyttämistehon ja ilmarakojen koon välillä (LUUKKANEN 1971). Samoista poppeliklooneista todettiin edelleen, että suurempi ilmarakojen koko hidasti niiden sulkeutumisenopeutta ja vastaavasti lisäsi haihduntaa. Vaikka tässä tutkimuksessa myös eri lajien lehtien paksuudessa sekä pylvälä ja hohkатыlpyn määräsuhteissa havaittiin eroja eri poppelikloonien välillä, näillä morfologisilla tunnuksilla ei ollut vaikutusta haihduntaan (SIWECKI & KOZLOWSKI, 1972) eikä CO<sub>2</sub>-aineenvaihduntaan (LUUKKANEN 1971). Koska ekologisissa selvityksissä veden puute on havaittu erittäin tärkeäksi *Populus*-lajien kasvua rajoittavaksi tekijäksi (POLSTER & NEUWIRTH 1958), edellä tarkastellut veden haihduntaan vaikuttavat morfologiset tekijät selittävät mahdollisesti myös lajien sisäisiä yhteyttämisen tai kasvun eroja.

Poppelikloonit olivat myös RÜSCHIN (1959) haihdunta- ja fotosynteesitutkimusten materiaalina, mutta tässä aineistossa ei kloonien välillä todettu eroja enempää transpiraatioissa kuin fotosynteesissäkään. Sen sijaan NEUWIRTH & POLSTER (1960) totesivat haavan (*Populus tremula*) ja poppelin (*P. nigra*) välillä eroja sekä yhteyttämässä että vesitaloudessa. He osoittivat, WALTERIN (1934) terminologiaa käyttäen, haavan »hydrostabiiliksi» ja poppelin »hydrolabiiliksi» puulajiksi. Haavalle oli ominaista ilmarakojen sulkeutumisesta aiheutuva haihdunnan (ja yhteyttämisen) väheneminen vedenpuutteen vallitessa. *P. nigra* puolestaan haihdutti ja yhteytti voimakkaasti vesivajauksesta huolimatta, kunnes äärimmäistapauksessa osa lehdistä vaurioitui ja varisi maahan. Poppelin haihdunta pieneni siis ainoastaan lehtipinta-alan vähenemisen kautta. Milloin vettä oli runsaasti, haapa käytti sitä enemmän kuin poppeli, joka keskimäärin tarvitsi vähemmän vettä tuotettua biomassan yksikköä kohti, ts. poppelin »vedenkäyttökerroin» (ökonomische

Quotient) oli lukuarvoltaan pienempi. Vedenkäyttömekanismien erilaisuus selitti myös sen tosiasian, että haapa, vedenkäytön hetkellisestä suuruudesta huolimatta, menestyi *P. nigraa* paremmin huomattavasta vedenpuutteesta ajoittain kärsivillä kasvupaikoilla.

Lehtien ja neulasten iän vaikutus puiden kaasuaineenvaihduntaan (KOZLOWSKI 1971 a, s. 231) on otettava huomioon todellisia geneettisiä eroja selviteltäessä. Aivan nuorien *Populus deltoides* -lajin lehtien yhteyttämisteho on negatiivinen, mutta lehtien vanhetessa se muuttuu positiiviseksi ja saavuttaa täysikasvuiseksi luokiteltavien lehtien tason viidennessä tai kuudennessa lehdessä verson kärjestä lukien (LARSON & GORDON 1969). Myös KOCH & KELLER (1961) totesivat poppelin lehtien nettoyhteyttämistehon lisääntyvän lehtien vanhetessa, mutta ainoastaan tiettyyn rajaan asti. Lehtien kuolemiseen johtavien prosessien, »senesenssin», alkaessa nettoyhteyttämisteho jälleen laski. Monivuotisissa lehdissä ja neulasissa nettoyhteyttämistehon on havaittu olevan suurimmillaan ensimmäisenä vuonna lehtien saavutettua täyden kokonsa (FREELAND 1952, NIXON & WEDDING 1956, RICHARDSON 1957). Iän lisäksi saattaa kaasuaineenvaihduntaan aiheuttaa modifikaatioeroja myös suoranainen lehtien dimorfismi (heterofyllia), jota usein on havaittavissa jopa samassa kasvaimessa eri aikoina syntyneiden lehtien välillä (vt. CRITCHFIELD 1960; KOZLOWSKI 1971 a, s. 191, 219; ZIMMERMANN & BRAUN 1971, s. 47). Eri vuosikasvainten yhteyttämisyfysiologia voi erota myös siinä, mitä yhteyttämistuotteita syntyy ja mihin solukoihin ne kulkeutuvat. Niinpä on todettu, että *Pinus resinosa*n uusimmat neulaset tuottavat lähinnä päätesilmun tarvitsemia hiilihydraatteja, kun taas vanhemmista neulasista yhteyttämistuotteet kulkeutuvat kehittyviin käpyihin (DICKMANN & KOZLOWSKI 1968). Myös lehtipuissa on havaittu eroja eri ikäisten lehtien yhteyttämistuotteiden kulkeutumis suunnassa (LARSON & GORDON 1969). Lehtien vanhenemiseen liittyy (varsinkin senesenssin yhteydessä) niiden kemiallisen kokoomuksen muuttuminen, jossa selvimpiä ilmiöitä on klorofyllipitoisuuden väheneminen ennen lehtien varisemista (KOZLOWSKI 1971 a, s. 232). Puiden yhteyttämistuotteiden translokaation ja käytön merkitystä kokonaiskasvun kannalta on yksityiskohtaisesti tarkastellut LEDIG (1969).

Lehtivihreäpitoisuuden vaihtelulle, josta edellä on mainittu valo- ja varjo-lehtien väliset erot sekä lehtien vanhenemisen myötä tapahtuvat muutokset, on usein annettu suuri merkitys yhteyttämisen geneettistä tai modifikaatiivista vaihtelua tarkasteltaessa. Lehtien klorofyllipitoisuuden ja puiden kasvun välillä esiintyy selvää positiivista riippuvuutta (esim. BOURDEAU 1959, MCGREGOR & KRAMER 1963, KELLER 1972). Tämä on todettu myös lannoituskokeiden yhteydessä; lehtivihreäpitoisuuden vaihtelua on tällöin seurattu joko tutkimalla neulasuutteita (esim. VIRO 1959, 1965; LUUKKANEN 1969) tai neulasia silmävaraisesti erityisten väritaulujen avulla (LUUKKANEN & al. 1971, 1972). Lehtipuista tätäkin kysymystä on tutkittu erityisesti *Populus*-



## 321. Yhteyttämisreaktiot

suvussa, jossa niin ikään on todettu kasvun (yhteyttämisnopeuden) ja lehtien klorofyllipitoisuuden välillä positiivinen korrelaatio (KELLER 1972). Lisäksi on kiinnitetty huomio esimerkiksi haavan (*P. tremuloides*) rungon kuoressa tapahtuvaan yhteyttämiseen, jonka senkin on todettu vaihtelevan kuorisolukon lehtivihreäpitoisuuden mukaan; tässä tapauksessa on paljastettu lisäksi nimenomaan lajin sisäisiä eri kloonien välisiä eroja sekä yhteyttämisessä että klorofyllipitoisuudessa (SCHAEDALE & FOOTE 1971).

Klorofyllipitoisuutta on pidetty toisinaan, varsinkin vanhemmissa tutkimuksissa, suoraan yhteyttämistä rajoittavana, myös geneettisesti määräytyvänä tekijänä (esim. WILLSTÄTTER & STOLL 1918). Nykyisen käsityksen mukaan ainoastaan äärimmäistapauksissa, esimerkiksi klorofyllipuutosmutanttien<sup>1)</sup> ollessa kysymyksessä, lehtivihreän määrä voi rajoittaa yhteyttämistä (GABRIELSEN 1948, 1960; ANDERSON 1967; HEATH 1969, s. 210). Metsäpuissa tällaista yhteyttämisen vajaatoimisuutta voitaisiin todeta esimerkiksi useissa havupuusuvuissa tavatuista oligogeenisistä *aurea*-mutanteista. Myös jonkin ravinteen äärimmäinen puutos, joka ilmenee ns. kloroosina eli lehtien tai neulasten kellanvihreytenä, tai valonpuutteesta johtuva etioloituminen saattaisivat täten kuvastua yhteyttämisen alenemisena normaaleissa ympäristöolosuhteissa. Muissa tapauksissa lehtivihreä ei liene kasvua rajoittava tekijä, mistä syystä geneettinen valinta klorofyllipitoisuuden perusteella lienee tehotonta. On huomattava, että valonvoimakkuuden pitkäaikainen lievä vähentäminen tavallisesti johtaa pituuskasvun lisääntymiseen (mikä toisinaan on katsottu etioloitumisen ilmenemismuodoksi) sekä muun muassa kenttäekologisissakin tutkimuksissa todettuihin neulasten morfologisiin muutoksiin kohti aikaisemmin mainittua varjoneulastyyppejä (vrt. KALELA 1934, GAST 1937, KOZLOWSKI 1949, BOURDEAU & LAVERICK 1958, GRADECKAS 1969, BEVEGE & RICHARDS 1970).

Koska myös ravinteiden määrä korreloituu lehtivihreäpitoisuuteen (esim. VIRO 1965, LUUKKANEN & al. 1971, 1972), saattaa klorofyllipitoisuuden kohoamiseen liittyvä kasvunlisäys olla seurausta jonkin tai useamman ravinteen lisäyksestä ilman, että klorofyllipitoisuus sinänsä vaikuttaisi kasvuun. Poppelien lehtien ravinnepitoisuuden, klorofyllikonsentraation ja yhteyttämisen välillä on todettu vallitsevan positiivinen korrelaatio, mutta yhteyttämisesteho ei välttämättä lisäännä samassa suhteessa kuin klorofyllipitoisuus (KELLER & KOCH 1962 a, b; 1964; KELLER 1972). Paitsi ravinteista, klorofyllipitoisuuden vaihtelun yhteydessä todetut kasvuerot saattavat johtua myös kasvuhormoneista (vrt. KOZLOWSKI 1963; 1971 a, s. 325).

<sup>1)</sup> Kloroplastien rakenteen geneettistä määräytymistä kasveilla on yksityiskohtaisesti käsitellyt HESS (1968).

Edellä on tarkasteltu yhteyttämiseen vaikuttavia geneettisessä mielessä osittain modifikaatioiksi luettavia, rakenteellisia eroja, kuten fotosyntetisoivan solukon määrää ja rakenetta, johon on luettu kuuluviksi klorofyllipitoisuus sekä kaasujen diffundoitumiseen vaikuttavat anatomiset erot. Geneettisessä tarkastelussa on erityistä huomiota kiinnitettävä varsinaisiin metabolisiin prosesseihin, ennen kaikkea fotosynteesin ja hengityksen entsyymi-reaktioihin.

Valon adsorptio on ei-metabolinen reaktio, johon vaikuttaa yhteyttävän solukon määrä ja ehkä jonkin verran myös sen laatu, esimerkiksi klorofyllipitoisuus. Yhteyttämisessä ovat seuraavana vuorossa entsyymaattiset reaktiot, jotka jakaantuvat kahteen ns. fotosysteemiin. Näistä fotosysteemi II on ilmeisesti herkkä liialle valolle; tällainen tulos on saatu *Solidago* tutkitessa (BJÖRKMAN 1968). On arveltu, että samankaltaisia ekologisia adaptointumisia esiintyisi myös metsäpuissa (FERRELL 1970). Vastaavasti olisi kenties mahdollista löytää genotyyppejä, joiden kyseinen fotosysteemi olisi vähemmän altis vaurioitumiselle.

Muita puidenkin yhteyttämisen biokemiallisen tapahtumaketjun kohtia, joiden geneettinen kontrolli FERRELLIN (1970) mukaan kaipaasi lähempää tutkimista ovat fotofosforylaatio sekä kaksi keskeistä karboksyyloitusreaktiota, ribuloosidifosfaatti- (RuDP) ja fosfoenopyruvaatti- (PEP) -karboksylaatiot, joissa varsinainen hiilidioksidimolekyylin liittyminen viisi- tai kolmihiiliseen sokerimolekyylirunkoon tapahtuu. *Solidago virgaurea* RuDP-karboksylaasipitoisuuden ja nettofotosynteesin maksimiarvojen välillä valon kyllästysvoimakkuudessa on jo todettu kiinteä korrelaatio (BJÖRKMAN 1968). Voimakkaassa valossa tulevat minimitekijöiksi ilmeisesti fotosynteesin pimeäreaktiot, joista edellä mainittu on tärkeimpiä. *Dactylis glomerata* RuDP-karboksylaasin konsentraation on havaittu rajoittavan yhteyttämisesthoa (EAGLES & TREHARNE 1969, TREHARNE & STODDART 1968). Tämän heinän kahden ekotyypin RuDP-karboksylaasiaktiivisuuden välillä todettiin eroja, jotka kuvastuivat myös yhteyttämisnopeudessa. Lehtien ikään korreloituvat *Perilla frutescens* -lajin CO<sub>2</sub>-aiheenvaihdunnan ontogeeniset vaihtelut ovat osoittautuneet useiden eri entsyymien suhteellisesta aktiivisuudesta riippuviksi (HARDWICK & al. 1968). Metsäpuilla tärkeiden entsyymien (joskaan ei nimenomaan karboksylaasien) kvalitatiivisesta ja kvantitatiivisesta vaihtelusta on saatu alustavia tuloksia (esim. FERET 1971, RASMUSON & RUDIN 1971), jotka osoittavat, että ainakin esteraasien ja peroksidaasien lajisääinen vaihtelu on huomattava.

Kasvuhormonien vaikutusmekanismista ei tiedetä paljon, vaikka on osoitettu, että myös puiden kasvuun hormoneilla on suuri vaikutus (KRAMER &

KOZLOWSKI 1960, s. 440; KOZLOWSKI 1971 a, s. 352). Esimerkiksi gibberelliinien, joiden tiedetään vaikuttavan mm. solunjakautumiseen, on todettu puuttuvan tietyistä kääpiökannoista maissilla ja riisillä (CLELAND 1969), mutta tästä ilmeisesti geneettisestä vaikutusmekanismista tiedetään tuskin mitään. Kuitenkin esimerkiksi TREHARNE & STODDART (1968) ovat tutkineet gibberelliinihapon ( $GA_3$ ) ja RuDP-karboksyylaasin vaihtelua puna-apilan kannoissa. Eri populaatioiden yksilöiden sisältämät hormonimäärät vaihtelivat ja tämä vaihtelu oli samansuuntaista kuin mainitun entsyymin vaihtelu (edellä mainittiin jo RuDP-karboksyylaasin ja fotosynteesin välisestä positiivisesta korrelaatiosta). Kyseiset tutkijat kokeilivat gibberelliinihapon keinotekoisista lisäämistä puna-apilaan, mistä oli tuloksena entsyymin määrän lisäys sekä yhteyttämisenopeuden paraneminen. Samassa kokeessa käytettiin myös aukiinilisyä ja tulos oli positiivinen fotosynteesin osalta, jälleen juuri valon kyllästysvoimakkuudessa. Koska kasvihormonien kolmattakin pääryhmää, sytokiniineja, on todettu esiintyvän suurempina konsentraatioina aina yhteyttämisenopeuden lisääntyessä, näyttää ilmeiseltä, että karboksyylaasientsyymien määrällinen, hormonien ohjaama vaihtelu on ainakin osatekijänä yhteyttämisenopeudessa todetuissa eroissa (JACKSON & VOLK 1970, s. 396).

Metsäpuissa fotoperiodismi on hormonien kontrolloima ilmiö, jota on paljon tutkittu, mutta joka vaikutusmekanismiltaan on suureksi osaksi vielä selvittämättä (KRAMER & KOZLOWSKI 1960, s. 477; KOZLOWSKI 1971 a, s. 366). Joka tapauksessa tiedetään jo, että puilla esiintyy ekotyyppejä tai klienejä, joilla on erilainen reagoitakyky fotoperiodiin, ts. päivän ja yön pituuskien vaihteluun (esim. VAARTAJA 1954). Vaikka fotoperiodismi on valosta riippuva ilmiö, näyttää todennäköiseltä, että sen aiheuttamat kasvuerot eivät suoranaisesti johdu fotosynteesissä todettavista vaihteluista vaan pikemminkin yhteyttämistuotteiden erilaisesta hyväksikäytöstä (KRAMER 1957, MCGREGOR & al. 1961).

### 321. Hengitys ja fotorespiraatio

Puiden hengityksen määrän on todettu vaihtelevan, kuten edellä jo on käynyt ilmi; esimerkiksi HUBER & POLSTER (1955) totesivat hengityksessä eroja eri poppeliklooneilla, ja samantapaisia havaintoja poppeleista on esitetty myöhemminkin (esim. LUUKKANEN 1971). Kummassakin edellä mainitussa tutkimuksessa hengityksessä todetut erot olivat pienempiä kuin nettoyhteyttämistehossa havaittu vaihtelu. SCHMIDT (1961) totesi kuusen viileämmiltä alueilta peräisin olevissa proveniensseissa korkeampia hengitysarvoja kuin lämpimämmältä alueelta peräisin olevissa ja selitti tämän olleen syynä edellisten pienempään nettoyhteyttämistehoon. Samantapaisia tulok-

sia eri kuusiproveniensseistä ovat esittäneet PISEK & WINKLER (1959). VAARAMAN (1970) hieskoivusta toteamat respiraatioarvot voitaneen niin ikään osaksi tulkita maantieteelliseksi vaihteluksi, jossa pohjoisen provenienssin koivut respiroivat voimakkaammin kuin eteläistä alkuperää olevat.

Edellä on hengityksellä tarkoitettu yksinomaan normaalia »mitokondriaalista» eli tavallisesti pimeässä mitattavaa hiilidioksidin muodostumista. Koska vastoin varhaisempia olettamuksia hengitys valossa nykyisen käsityksen mukaan on varsin paljon pimeässä tapahtuvasta hengityksestä poikkeavaa ja koska metsäpuidenkin »fotorespiraatio» on erityisesti viime aikoina runsaasti huomiota osakseen saanut ilmiö, seuraavassa tarkastellaan sen pääpiirteitä. Yksityiskohtien osalta voidaan viitata viimeaikaiseen kysymystä kokonaisuutena käsittelevään kirjallisuuteen (esim. JACKSON & VOLK 1970, ZELITCH 1971).

Jo puolentoista vuosikymmenen ajan tunnetulla fotorespiraatiolla (DECKER 1955 a, 1957) tarkoitetaan tavallisesti kaikkea yhteyttävässä kasvissa valossa tapahtuvaa hiilidioksidin muodostumista. Suppeassa mielessä fotorespiraatiolla ymmärretään peroksisomien (ks. esim. TOLBERT 1971, NOVIKOFF & HOLTZMAN 1970, s. 135) ja mitokondrioitten kautta tapahtuvaa  $CO_2$ :n muodostumista ilman kemiallisesti (esim. ATP:nä) sitoutuneen energian tuotosta, ns. glykolaattisyklissä. Siis myös mitokondrioitten toiminta liittyy fotorespiraatioon, vaikka ainoastaan »pimeähengitystä» eli hengitystä tavallisimmin ymmärrettyssä merkityksessä on tapana kutsua mitokondriaaliseksi. Käytännössä sekä suppea että laaja fotorespiraation määritelmä viittaavat lähes samaan  $CO_2$ -volyymiin, sillä »normaali» hengitys on vihreissä lehdissä valossa ilmeisesti estynyt. Fotorespiraation kautta valossa erittyvän hiilidioksidin määrä saattaa ylittää kasvien samassa lämpötilassa pimeässä uloshengittämän määrän. Fotorespiraation adaptiivista geneettistä merkitystä ei tunneta. Fotorespiraatiota on todettu puista muun muassa männällä ZELAWSKI 1967), kuusella (POSKUTA 1968), *Pseudotsugalla* (BRIX 1968) sekä eri *Populus*-lajeilla (LUUKKANEN 1971).

Fotorespiraatio voidaan havaita ja mitata pimeävaiheen alkusekuntien aikana todettavasta  $CO_2$ :n ylimääräisestä muodostumisesta, vastaavasta  $CO_2$ -vajauksesta valoperiodin ensi hetkinä,  $CO_2$ -kompensaatiopisteen ( $\Gamma$ ) olemassaolosta,  $CO_2$ :n muodostumisesta valossa hiilidioksidittomaan ilmavirtaan sekä lisäksi  $^{14}CO_2$ :n avulla. Fotorespiraatio esimerkiksi nolasta huomattavasti eroavan  $\Gamma$ :n muodossa ei ole ilman muuta todettavissa kaikista kasvilajeista; vihreät kasvit jaetaan ns. korkean ja matalan  $\Gamma$ :n lajeihin (MOSS & al. 1969). Selvästi useimmat kasveista (mm. käytännöllisesti katsoen kaikki puut) kuuluvat edelliseen luokkaan; jälkimmäisestä muodostavat tunnetuimman ryhmän ns. »trooppiset heinät» eli panikoidit ja kloridoidit *Graminae*-heimossa, esimerkiksi *Zea*, *Sorghum*, *Saccharum* ja *Panicum* -suvut. Viimeksi mainituista esimerkiksi maissin ja sokeriruon tunnetusti korkeat

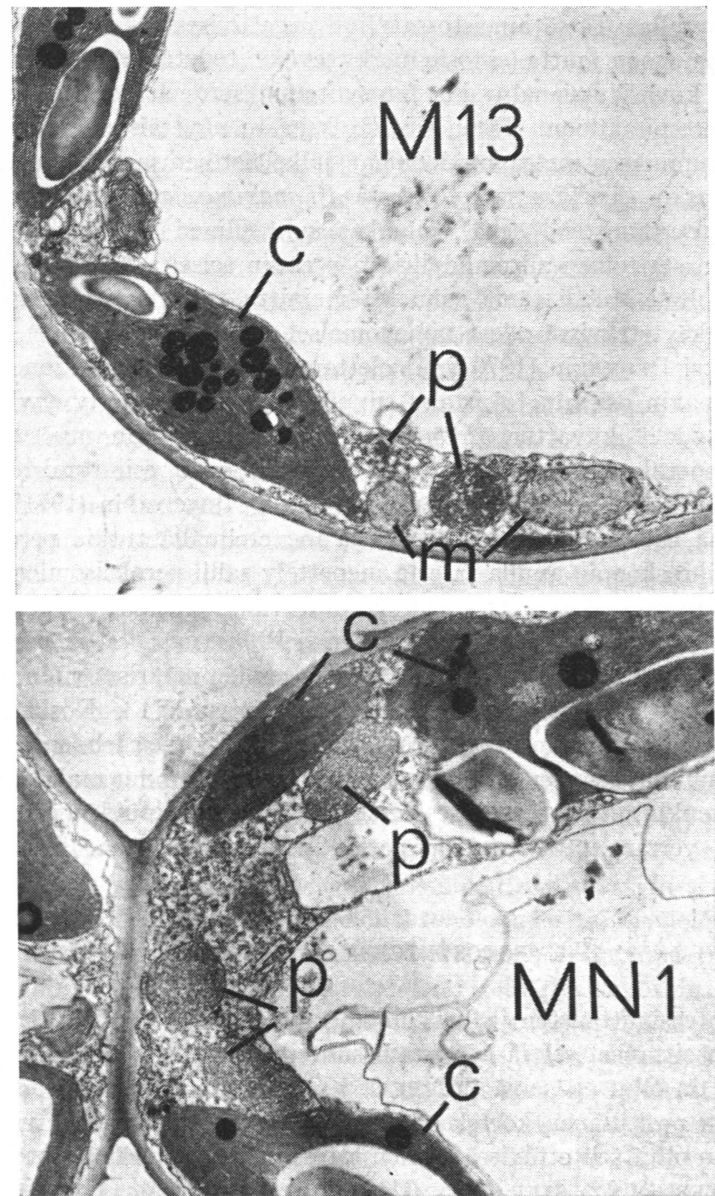


biomassan tuotosluvut ilmeisesti johtuvat juuri näennäisen fotorespiraation ( $\text{CO}_2$ :n hukkakulutuksen) puuttumisesta. Fotorespiraation puuttuminen matalan  $\Gamma$ :n kasveilta on nimenomaan näennäistä, ja syynä tähän on lehtianatomisesti (selvä johtojännetuppi) ja fysiologisesti (PEP-karboksylaatio RuDP-karboksylaation ohella) erikoislaatuinen järjestely (HATCH & SLACK 1970, FREDERICK & NEWCOMB 1971). Kasvinviljelyn ja kasvinjalostuksen tutkijat ovat tästä lajienvälisestä fundamentaalisesta erosta olleet vähintään yhtä kiinnostuneita kuin teoreettisemmin orientoituneet kasvifysiologit. Kysymykseksi onkin asetettu: voidaanko esimerkiksi vehnä taikka mänty saada »käyttäytymään» kuten maissi tai sokeriruoko ja vastaavasti lisäämään tuotostaan?

On olemassa myös lievempää fotorespiraation vaihtelua, jota korkean  $\Gamma$ :n kasveista on tutkittu ehkä tarkimmin *Nicotianassa*. Vaihtelun on todettu olevan yhteydessä nettofotosynteesin vaihteluun (ZELITCH & DAY 1968). Eräät jo varsin suurisuuntaiset »vajavaisen fotorespiraation» omaavien mutanttien paljastusyritykset — kymmenien tuhansien vehnä- ja soijayksilöiden testaus säteilytyksen jälkeen (OGREN & WIDHOLM 1970; vrt. MENZ & al. 1969) — eivät kuitenkaan ole vielä antaneet kovin rohkaisevia tuloksia (tri D. N. Moss, suullinen tiedonanto). Metsäpuiden peltokasveihin verrattuna suurempi heterotsygoottisuus (WRIGHT 1962; SARVAS 1967) antanee paremman lähtökohdan luonnonpopulaatioissa suoritettavalle valinnalle; samasta syystä myös puiden fotorespiraation mutaatiojalostus voisi mahdollisesti olla jopa tehokkaampaa kuin peltokasvien, koska STEBBINSIN (1967) mukaan mutaatioiheys kasvaa heterotsygoottisuuden lisääntyessä. Suurempia yrityksiä puiden fotorespiraation geneettisen vaihtelun selvittämiseksi ei toistaiseksi ole tehty.

Nimenomaan metsänjalostukseen viitaten on fotorespiraation keksijä DECKER (DECKER & TIÓ 1959, DECKER 1970) arvellut puiden fotorespiraation vaihtelun olevan merkittävää nettoyhteyttämisenkin kannalta. Hän on esittänyt, että yhteyttämiskapasiteetiltaan voimakkaiden ja voimakkaasti fotorespiroivien sekä toisaalta heikommin yhteyttävien mutta myös heikommin fotorespiroivien kloonien risteyttäminen keskenään voisi johtaa voimakkaasti yhteyttäviin ja heikosti fotorespiroiviin, ts. vanhempiaan nopeakasvuiseen, jälkeläisiin. Tämä toistaiseksi vielä toteennäyttämätön hypoteesi toisi samalla uuden näkökohdan heteroosin geneettiseen ja fysiologiseen selitysmekanismiin.

LUUKKASEN (1971) kokeissa on pyritty selvittämään poppelikloonien fotorespiraation kloonienvälistä vaihtelua. Kuuden kloonin (4 eri lajia ja yksi hybridi kahdesta eri alusvusta) välillä todettiin ko. olosuhteissa vaihtelua sekä yhteyttämistehossa (yhteyttämiskapasiteettia ei suoraan mitattu) että muun muassa fotorespiraatioissa. Fotorespiraation vaihtelu voitiin kuitenkin suurimmaksi osaksi selittää positiivisesti korreloituvan fotosynteesin



Kuva 1. Kahden poppelikloonin, M 13 (*P. maximowiczii*) ja MN 1 (*P. maximowiczii* × *nigra*), lehtien mesofyllin solujen poikkileikkaukset. Organelleista ovat elektronimikroskooppikuvissa näkyvissä kloroplastit (c), peroksisomit (p) sekä mitokondriot (m). Hybridikloonissa peroksisomien ja mitokondrioiden lukumäärien suhde on suurempi, lisäksi siinä peroksisomit näyttävät suuremmilta ja selvemmin kloroplasteja vasten painautuneilta. LUUKKANEN, julkaisematon.

Fig. 1. Electron micrographs of mesophyll cell cross sections in two poplar clones, M 13 (*P. maximowiczii*) and MN 1 (*P. maximowiczii* × *nigra*) showing chloroplasts (c), peroxisomes (p), and mitochondria (m). The ratio of peroxisomes to mitochondria seems to be greater in the hybrid clone. In MN 1, peroxisomes also are somewhat larger and closer to chloroplasts.

From LUUKKANEN, unpublished.

vaihtelun avulla. Tässä aineistossa  $r$  oli negatiivisessa korrelaatioissa nettoyhteyttämistehoon mutta (ei tosin merkitseväksi todetussa) positiivisessa korrelaatioissa kovarianssianalyysillä fotosynteesin suhteen korjattuun »suhteelliseen» fotorespiraatioon. Täten siis  $r$  yksinään näyttäisi tarjoavan käyttökelpoisen tunnuksen metsäpuukloonien, -jälkeläistöjen ja -provenienssien jatkotutkimuksiin. Tutkitussa hybridissä *P. maximowiczii* x *nigra* havaittiin korkea yhteyttämisteho sekä voimakas suhteellinen fotorespiraatio, mistä ominaisuuksista toinen oli mahdollisesti peräisin toiselta, toinen toiselta vanhemmaisajilta. Mikäli tämä viimeksi mainittu tulos osoittautuisi oikeaksi (nyt eivät käytettävissä olleet nimenomaiset vanhemmaisajit), se vahvistaisi oikeaksi DECKERIN (1970 ym.) oletuksen fotorespiraation ja yhteyttämisen ainakin osittain toisistaan riippumattomasta periytyvyydestä.

Osasta edellä kuvattua *Populus*-materiaalia tutkittiin myös mesofyllin solujen hienorakennetta ja erityisesti peroksisomien esiintymistä. Ilmeni, että poppelin lehdistä voidaan FREDERICKIN & NEWCOMBIN (1971) aikaisemmin lähinnä heinien lehtiin soveltamalla menetelmällä tutkia peroksisomeja elektronimikroskoopin avulla ja että menettely sallii peroksisomien kvantitatiivisen analyysin (kuva 1). Nyt vertailtavana olleissa poppeliklooneissa M 13 (*P. maximowiczii*) sekä MN 1 (hybridi *P. maximowiczii* x *nigra*) voitiin todeta eroja mm. tutkittujen solujen peroksisomien määrissä siten, että klooneissa MN 1 havaittiin näitä enemmän kuin klooneissa M 13. Koska havainnot perustuivat kummassakin tapauksessa muutamaan yhden lehden mesofyllistä valmistettuun näytteeseen, ei tämän eron yleistäminen ollut mahdollista. Koe osoitti kuitenkin, että on teknisesti mahdollista tutkia puiden peroksisomien määrää ja verrata tätä fotorespiraation mittauksesta saatuihin tuloksiin.

#### 4. FOTOSYNTeesi JA KASVU

Fotosynteesimittausten ja kasvun mittausten tulokset ovat tietyissä tapauksissa osoittaneet selviä riippuvuussuhteita, kun taas eräissä tapauksissa riippuvuus on ollut epäselvä (FERRELL 1970). Yhteyttämisenopeuden ja kasvun välinen positiivinen korrelaatio (sekä yhteyttämiskapasiteetin vaihtelu) on toisinaan ollut selitettävissä lehtien tai neulasten määrän vaihtelun avulla (esim. HUBER & POLSTER 1955, MCGREGOR & al. 1961; GATHERUM & al. 1937 a, b; GORDON & GATHERUM 1968; jne.) Myös selvää kasvuun positiivisesti korreloituvaa yhteyttämistehon geneettistä vaihtelua on pystytty osoittamaan (esim. CAMPBELL & REDISKE 1966).

Yhtä usein kuin positiivisia korrelaatioita on yhteyttämisen ja kasvun välillä kuitenkin todettu negatiivisia taikka muuten vaikeasti tulkittavia riippuvuussuhteita. Erityisen selvästi tämä on tullut esille yhteyttämistehon ja kasvun välistä korrelaatiota tutkittaessa. Tämän johdosta on jopa asetettu

kyseenalaiseksi yhteyttämistehon käyttökelpoisuus fysiologisena tai geneettisenä tunnuksena (DECKER 1955 b, 1970). Ilmeisesti voidaan kuitenkin yhteyttämistehoa käyttää vertailuperusteena sitä luotettavammin, mitä suuremman taksonin sisällä vertailuja suoritetaan.

GORDON & GATHERUM (1968, 1969) totesivat ainoastaan pieniä eroja männyn yhteyttämistehossa laajalta maantieteelliseltä alueelta kerätyissä proveniensseissa, joita tutkittiin erilaisissa ympäristöolosuhteissa. Nämä tutkimukset osoittivat, että suurempi yhteyttämisteho näytti johtavan pienempään kasvuun ainakin tietyissä ympäristöoloissa. Samoin todettiin, että fotoperiodin reagoimisessa ilmenevät geneettiset erot on otettava huomioon verrattaessa keskenään laajan maantieteellisen alueen eri provenienssejä. AL-SHAHINEN (1969) tutkimus ei voinut osoittaa männyn fotosynteesin ja kasvun välisiä riippuvuussuhteita pysyviksi kahta eri provenienssiä (turkilaista ja puolalaista) vertailtaessa. NEUWIRTH (1967) tutki 30 lehtikuusen kloonia viidestä eri provenienssistä, mutta ei voinut näissä osoittaa fotosynteesin ja kasvun välistä riippuvuutta. LEDIG & PERRY (1967) ovat todenneet että vuodenaika voi vaikuttaa *Pinus taeda*n yhteyttämisen ja kasvun väliseen riippuvuuteen.

FERRELL (1970) on päätellyt viitaten lukuisiin tutkimuksiin (BRIX 1967, SWEET & WAREING 1968, LEDIG 1969, LEDIG & PERRY 1967), että fotosynteesin ja kasvun välisten riippuvuuksien tarkempaa selvitystä varten tarvittaisiin kokonaan uudenlainen pienipiirteisempi tutkimuslähtökohta. Hän on ehdottanut ympäristöolosuhteiden tarkempaa rekisteröintiä ja niiden vaikutusmekanismien selvitystä kasvumallien avulla CLEARYN (1971) ja LEDIGIN (1969) osoittamalla tavalla. Genotyypin ja ympäristötekijöiden lisäksi lienee kasvun selittämiseksi tarpeellista ottaa huomioon myös kasvin sisäisiä tekijöitä, joista keskeisimpiä on puuyksilön kronologinen tai »fysiologinen» ikä joko kasvukauden tai koko kehitysperiodin pituuteen verrattuna (HARI & al. 1970). Ikä eli kasvin periodin vaihe voidaan toisaalta myöskin määrittellä epäsuorasti ulkoisten tekijöiden avulla; Suomen ilmastollisia olosuhteita vastaavassa ympäristössä tulee tällöin kyseeseen ennen kaikkea lämpösumma ja sen yleistyksen (esim. SARVAS 1970). Tarkempaa selvitystä vaativia kasvin sisäisiä tekijöitä on FERRELLIN (1970) mukaan myöskin yhteyttämistuotteiden translokaatio ja käyttö uuden biomassan synteesiin (vrt. LEDIG 1969). Myös KOZLOWSKI (1971 a, s. 325) on korostanut sitä, että muut sisäiset tekijät kuin yhteyttämistuotteiden määrä (esim. hormonitasapaino) voivat rajoittaa kasvua.

Genotyypin ja ympäristön kasvuun kohdistuvan yhteisvaikutuksen selvityksissä ansaitsevat ilmeisesti aikaisempaa suurempaa huomiota kaasuvaihtelun vaihdunnan mittaukset ääriolosuhteissa (vrt. POLSTER & NEUWIRTH 1958, s. 769). Näistä ovat esimerkkejä tutkimukset erilaisten ympäristötekijöiden aiheuttamien kompensatiopisteiden geneettisestä vaihtelusta. Valon ja



lämpötilan aiheuttaman kompensatiopisteen tiedetään vaihtelevan puulajien välillä ja myös saman lajin sisällä (KRUEGER & FERRELL 1965, BOURDEAU 1963, PISEK *et. al.* 1967, 1968; LARCHER 1969 b). Kompensatiopisteen geneettinen vaihtelu näkyy erityisen selvästi silloin, kun sen aiheuttajana on ilman CO<sub>2</sub>-pitoisuuden vaihtelu, kuten edellä fotorespiraation käsittelyn yhteydessä on käynyt ilmi. On todettu myös puiden fotosynteesin riippuvuus geneettisesti määräytyvästä veden haihdunnan mekaniismista (NEUWIRTH & POLSTER 1960. Välittömän (lähinnä ulkoiseksi tekijäksi luettavan) vesivajauksen ohella esiintyy ilmeisesti myös yksinomaan kasvin sisäisistä tekijöistä johtuvaa »fysiologista» vedenpuutosta. Tämän sisäisen tekijän vaihtelu ja vaikutus CO<sub>2</sub>-aineenvaihduntaan ja kasvuun voidaan kuvata matemaattisen mallin avulla (HARI & LUUKKANEN, julkaisematon). Fysiologisen vedenpuutteen mahdollista geneettistä vaihtelua (päin vastoin kuin välittömän veden puutteen, ts. haihduntamekaniismin, periytyvää vaihtelua) ei toistaiseksi ole selvitetty.

Sekä geneettiset että ekologis-fysiologiset näkökohdat samanaikaisesti huomioon ottavasta tutkimuksesta ovat esimerkkinä WEISEN ja POLSTERIN (1962) kokeet kuusen ja *Pseudotsugan* eri populaatioilla. Näissä tutkimuksissa seurattiin fotosynteesin ja pimeähengityksen kulkua erilaisten kylmyyskäsitteilyjen jälkeen ja määritettiin lisäksi puiden absoluuttinen kylmänkestävyys. Kävi ilmi, että kylmänkestävyys oli selvästi riippuvuussuhteessa kylmäperiodin jälkeen mitatun kaasuaineenvaihdunnan aktiivisuuteen ja nimenomaan pimeähengityksen intensiteettiin. Kylmänkestäviksi luokitelluilla tyypeillä todettiin vilkasta kaasuaineenvaihduntaa kylmäperiodin jälkeen, mutta koska hengitys lisääntyi enemmän kuin fotosynteesi, nettoyhteyttäminen oli kestäväällä puilla aluksi alhaisempi kuin aroilla yksilöillä tai populaatioilla sillä edellytyksellä, että kylmäperiodin aikana ei ollut syntynyt pysyviä vaurioita. Useamman kylmäperiodin jälkeen todettua nopeaa toipumista nämä tutkijat nimittivät fysiologiseksi kylmänkestävyyden joustoksi (Plastizität). Tämä jousto oli kuusella yleensä suurempi kuin *Pseudotsugalla* Kummassakin puulajissa todettiin kaasuaineenvaihdunnan perusteella tämän jouston lajinsisäistä vaihtelua. Heikosti joustaviksi todettiin aikaisin keväällä kasvunsa aloittavat kuuset (mm. vuoristoproveniensi sekä myöhään ja aikaisin puhkeavien puiden väliset risteytysjälkeläistöt). Joustavia puolestaan olivat myöhään kasvunsa aloittavat puut sekä niiden välisten risteytysten jälkeläistöt. Verrattaessa *Pseudotsugan viridis*- ja *glauca* -tyyppejä jälkimmäiset todettiin joustaviksi ja siis kylmänkestävämmiksi, vaikka niille (päin vastoin kuin kylmänkestäville kuusille) oli myös ominaista silmujen aikaisempi puhkeaminen.

## 5. JOHTOPÄÄTÖKSIÄ

Nykyisin on kaasuaineenvaihdunnan selvittely verrattain helppoa infrapunakaasuanalyysaattoreilla, joita noin kahden vuosikymmenen ajan on menestyksellisesti sovellettu metsäpuidenkin tutkimukseen (esim. HUBER 1950, TRANQUILLINI 1952, DECKER 1954). Lupaavimpia uudentyyppisistä menetelmistä on isotooppitekniikka, joka samalla on verrattain yksinkertainen ja käyttökelpoinen myös maasto-olosuhteissa (vrt. AUSTIN & LONGDEN 1967, LISTER & *al.* 1961, SHIMSHI 1969). Tulosten käsittelyä helpottavat nykyisin monikanavaiset digitaalivolttimittarit, jotka tulostavat jatkuvat tiedot CO<sub>2</sub>-analyysistä ja ympäristöolosuhteista esimerkiksi suoraan reikänauhalle (vrt. CERNUSKA & MOSER 1969, BACKLUND & PERTTU 1971).

Puiden oksat suoraan kentällä taikka kokonaiset taimet (ruukuissa, ravinneliuoksessa tai ravinnesumussa) ovat nykyisin yleisesti CO<sub>2</sub>-mittausten koemateriaalina. Eräät tulokset (esim. POLSTER & WEISE 1962, LARCHER 1963, ZELAWSKI & KINELSKA 1967; vrt. KOCH & KELLER 1961) viittaavat siihen, että oikein käsiteltyinä myös katkaistut oksat ja lehdet soveltuvat mittauksen kohteiksi.

Eräisiin muihinkin mittausteknisiin kysymyksiin on jo saatu tyydyttävä ratkaisu (vrt. ŠESTAK & *al.* 1971). Mittauksien aikana koetaimia ympäröivä kammio (kyveti) voidaan ympäristön vaihtelun eliminoimiseksi joko rakentaa siten, että tarkka olosuhteiden säätö ja mittaus on mahdollista, taikka niin, että kammio sulkeutuu vain hetkeksi varsinaisen mittauksen ajaksi (vrt. LANGE 1962, BOURDEAU & WOODWELL 1965, LARCHER 1969 a, LANGE & SCHULZE 1971). Valmista materiaalia geneettisiin kaasuaineenvaihdunnan tutkimuksiin tarjoavat puukokoelmat, kuten kloonisiemenviljelykset ja kloonivarastot; toisena mahdollisuutena on käyttää CO<sub>2</sub>-mittauksiin varta vasten tai johonkin muuhun tarkoitukseen perustettua puiden jälkeläiskoetta. Suurin käytännöllinen hyöty saataneen käyttämällä olemassa olevia kasvunmittauksia varten perustettuja jälkeläiskoikeita myös fotosynteesitutkimuksiin, jotka täten mahdollisesti tarjoaisivat uudentyyppisen »varhaistestin».

Vanhempien ja jälkeläisten taikka sisarusten tutkiminen antaa fotosynteesinkin mittauksessa mahdollisuuden geneettisten tunnusten (esimerkiksi heritabiliteetin) määrittämiseen. Tämänkaltaisen tutkimus on jo päässyt alkuun myös kaasuaineenvaihdunnan osalta (CAMPBELL & REDISKE 1966, LEDIG & PERRY 1967). Valinnan mahdollisuus metsänjalostuksessa käyttämällä hyväksi kaasuaineenvaihdunnan mittauksia perustuu FALCONERIN (1960) tiivistämiin ja Suomessa esimerkiksi TIGERSTEDTIN (1969) metsäpuihin soveltamiin yleisen populaatiogenetiikan lakeihin. Suurimmaksi ja siis edelleen ratkaisemattomaksi kysymykseksi jää kuitenkin vielä kaasuaineenvaihdunnan ja kasvun välisten riippuvuussuhteiden todellinen luonne. Toisin

sanoen tiedämme jo puiden yhteyttämiseen liittyvien erilaisten tunnusten geneettisen vaihtelun olemassaolon ja osittain jopa kysymykseen tulevien geneettisten parametrien laskettujen arvojen suuruuden, mutta emme tiedä tarkasti, miten esimerkiksi nuorista taimista täten todettu vaihtelu on riippuvuussuhteessa koko kiertoajan kuluessa kertyvään kasvuun. Heti kun tämä kysymys on ratkaistu, käytettävissämme on uusi nopea keino geneettisesti yhä parempien puiden osoittamiseen.

#### KIRJALLISUUS

- AL-SHAHINE, F. O. 1969. Photosynthesis, respiration, and dry matter production of Scots pine seedlings originating from Poland (Nowy Targ) and Turkey (Eskishaher). *Acta Soc. Bot. Polon.* 38: 355–369.
- ANDERSON, M. C. 1967. Photon flux, chlorophyll content, and photosynthesis under natural conditions. *Ecology* 48: 1050–1052.
- ARCIHOVSKAJA, N. V. 1968. Fotosintez. Ukazatel' otecestvennoj i inostrannoi literatury. I–II. Izd. Moskovskogo iniversiteta, Moskva.
- AUSTIN, R. B. & LONGDEN, P. C. 1967. A rapid method for the measurement of rates of photosynthesis using  $^{14}\text{CO}_2$ . *Annals of Bot.* 31: 245–253.
- RACKLUND, B. & PERTTU, K. 1971. System for data logging at short intervals and processing of data about plant growth and climate. Royal College of Forestry, Stockholm.
- BERTSCH, A. & DOMES, W. 1969.  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel amphistomatischer Blätter. 1. Der Einfluss unterschiedlicher Stomaverteilungen der beiden Blattepidermen auf den  $\text{CO}_2$ -Transport. *Planta* 85: 183–193.
- BEVEGE, D. I. & RICHARDS, B. N. 1970. Nitrogen in the growth of *Araucaria cunninghamii* Ait. underplanted in *Pinus* stands. *Ecology* 51: 134–142.
- BJÖRKMAN, O. 1968. Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Phys. Pl.* 21: 84–99.
- BOURDEAU, P. 1958. Photosynthesis and respiration rates in leaves of male and female quaking aspen. *Forest Sci.* 4: 331–334.
- » — 1959. Seasonal variations of the photosynthetic efficiency of evergreen conifers. *Ecology* 40: 63–67.
- » — 1963. Photosynthesis and respiration of *Pinus strobus* L. seedlings in relation to provenance and treatment. *Ibid.* 44: 710–716.
- » — & LAVERICK, P. F. 1958. Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in white pine, red pine, hemlock and ailanthus seedlings. *Forest Sci.* 4: 196–207.
- » — & MERGEN, F. 1959. Photosynthesis and respiration in colchicine-induced polyploid seedlings of slash pine. *J. Forest.* 57: 191–193.
- » — & WOODWELL, G. W. 1965. Measurements of plant carbon dioxide exchange by infrared absorption under controlled conditions and in the field. In: Eckardt, F. E. (ed.), *Methodology of plant eco-physiology* (Proceedings of the Montpellier Symposium), p. 283–289. Unesco, Paris.
- BRIX, H. 1967. An analysis of dry matter production of Douglas-fir seedlings in relation to temperature and light intensity. *Canad. J. Bot.* 45: 2063–2072.
- » — 1968. Influence of light intensity at different temperatures on rate of respiration of Douglas-fir seedlings. *Pl. Phys.* 43: 389–393.
- BURGER, H. 1937. Holz, Blattmenge und Zuwachs. III. Mitteilung. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 20: 101–114.
- CAMPBELL, R. K. & REDISKE, J. H. 1966. Genetic variability of photosynthetic efficiency and dry matter accumulation in seedling Douglas-fir. *Silvae Genet.* 15: 65–72.
- CERNUSKA, A. & MOSER, W. 1969. Die automatische Registrierung produktionsanalytischer Messdaten bei Freilandversuchen auf Lochstreifen. *Photosynthetica* 3: 21–27.
- CLEARY, B. 1971. The effect of moisture stress on the physiology and establishment of planted Douglas-fir and Ponderosa pine seedlings. Ph.D. thesis, Oregon State University, Corvallis. — FERRELLIN (1970) referoinnin mukaan.
- CLELAND, R. E. 1969. The gibberellins. In: Wilkins, M. B. (ed.), *The gibberellins*, p. 49–81. McGraw-Hill, New York.
- CRITCHFIELD, W. B. 1960. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *Amer. J. Bot.* 47: 699–711.
- DECKER, J. P. 1954. The effect of light intensity on photosynthetic rate in Scotch pine. *Pl. Phys.* 29: 305–306.
- » — 1955 a. A rapid, postillumination deceleration of respiration in green leaves. *Pl. Phys.* 30: 82–84.
- » — 1955 b. The uncommon denominator in photosynthesis as related to tolerance. *Forest Sci.* 1: 88–89.
- » — 1957. Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. *J. Solar Energy Sci. and Eng.* 1: 30–33.
- » — 1970. Photosynthetic efficiency, photorespiration and heterosis. *Arizona State University Eng. Res. Center Bioeng. Bull.* 12.
- » — & TIÓ, M. A. 1959. Photosynthetic surges in coffee seedlings. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 43: 50–55.
- DICKMANN, D. I. & KOZLOWSKI, T. T. 1968. Mobilization by *Pinus resinosa* cones and shoots of  $\text{C}^{14}$ -photosynthate from needles of different ages. *Amer. J. Bot.* 55: 900–906.
- DOMES, W. & BERTSCH, A. 1969.  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel amphistomatischer Blätter. 2. Ein Vergleich on diffusivem  $\text{CO}_2$ -Austausch der beiden Blattepidermen von *Zea mays* mit dem im Porometer gemessenen viskosen Volumfluss. *Planta* 86: 84–91.
- EAGLES, C. F. and TREHARNE, K. J. 1969. Photosynthetic activity of *Dactylis glomerata* L. in different light regimes. *Photosynthetica* 3: 29–38.
- FALCONER, D. S. 1960. *Introduction to quantitative genetics*. Ronald Press, New York.
- FERET, P. P. 1971. Isoenzyme variation in *Picea glauca* (Moench) Voss seedlings. *Silvae Genet.* 20: 46–50.
- FERRELL, W. K. 1970. Variation in photosynthetic efficiency within forest tree species. *Proc. First North Amer. Forest Biol. Workshop, East Lansing, Michigan, August 5–7, 1970*.
- FREDERICK, S. E. & NEWCOMB, E. H. 1971. Ultrastructure and distribution of microbodies in leaves of grasses with and without  $\text{CO}_2$ -photorespiration. *Planta* 96: 152–174.
- FREELAND, R. O. 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. *Pl. Phys.* 27: 685–690.
- GABRIELSEN, E. K. 1948. Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Phys. Pl.* 1: 5–37.
- » — 1960. Chlorophyllkonzentration und Photosynthese. *Handb. Pflanzenphys.* V/2: 156–167. Springer, Berlin.
- GAST, P. R. 1937. Studies on the development of conifers in raw humus. *Medd. Statens skogs-försöksanst.* 29: 587–682.
- GATHERUM, G. E., GORDON, J. C. & BROERMAN, B. F. S. 1967 a. Physiological variation in Scotch pine seedlings in relation to light intensity and provenance. *Iowa State J. Sci.* 42: 19–26.
- » — 1967 b. Effects of clone and light intensity on photosynthesis, respiration, and growth of aspen-poplar hybrids. *Silvae Genet.* 16: 128–132.



- GORDON, J. C. & GATHERUM, G. E. 1967. Correlations among fresh weight, dry weight, volume and total length of needles of Scotch pine seedlings. *Forest Sci.* 13: 426–427.
- » — 1968. Photosynthesis and growth of selected Scotch pine populations. *Silva Fenn.* 2: 183–194.
- » — 1969. Effects of environmental factors and seed source on CO<sub>2</sub> exchange of Scotch pine seedlings. *Bot. Gaz.* 130: 5–9.
- GRADECKAS, A. I. 1969. Vlijanie različnoj intenzivnosti zatnenija na rost sejancev eli. *Lesovedenie* (1): 95–97.
- HARDWICK, K. & WOOD, M. & WOOLHOUSE, H. W. 1968. Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* (L.) Britt. *New Phytol.* 67: 79–86.
- HARI, P., LEIKOLA, M. & RÄSÄNEN, P. 1970. A dynamic model of the daily height increment of plants. *Ann. Bot. Fenn.* 7: 375–378.
- HATCH, M. D. & SLACK, C. R. 1970. Photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation pathways. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 21: 141–162.
- HEATH, O. V. S. 1969. *The Physiological Aspects of Photosynthesis*. Heinemann, London.
- HESS, D. 1968. *Biochemische Genetik*. Springer, Berlin.
- HIESEY, W. M. & MILNER, H. W. 1965. Physiology of ecological races and species. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 16: 203–216.
- HUBER, B. 1950. Registrierung des CO<sub>2</sub>-Gefälles und Berechnung des CO<sub>2</sub>-Stromes über Pflanzengesellschaften mittels Ultrarot-Absorptionschreiber. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 63: 52–63.
- » — & POLSTER, H. 1955. Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stoffzeugung von Pappelklonen. *Biol. Zentralbl.* 74: 370–420.
- JACKSON, W. A. & VOLK, R. J. 1970. Photorespiration. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 21: 385–432.
- KALELA (CAJANDER), E. K. 1934. Kuusen taimistojen vapauttamisen jälkeisestä pituuskasvusta. *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 9, 5.
- KELLER, T. 1972. Production processes in relation to edaphic factors. Report IUFRO Congress Working Group 6, Section 21, Gainesville, Florida, March 18–19, 1971, p. 12–25.
- » — & KOCH, W. 1962 a. Der Einfluss der Mineralstoffernährung auf CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Blattpigmenthalt der Pappel. I. Stickstoff. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Vers. wesen* 38: 253–282.
- » — 1962 b. II. Eisen. *Ibid.* 38: 283–318.
- » — 1964. The effect of iron chelate fertilization of poplar upon CO<sub>2</sub>-uptake, leaf size, and content of leaf pigments and iron. *Plant & Soil* 20: 116–126.
- KOCH, W. & KELLER, T. 1961. Der Einfluss von Alterung und Abschneiden auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von Pappelblättern. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 74: 64–74.
- KOZLOWSKI, T. T. 1949. Light and water in relation to growth and competition of Piedmont forest tree species. *Ecological Monographs* 19: 207–231.
- » — 1958. *Tree Physiology Bibliography*. U.S. Forest Service, Washington D.C.
- » — 1963. Physiological implications in tree improvement. *FAO/FORGEN* 63, 5/1.
- » — 1971 a. Growth and Development of Trees. I. Seed germination, ontogeny, and shoot growth. Academic Press, New York.
- » — 1971 b. II. Cambial growth, root growth, and reproductive growth. Academic Press, New York.
- » — & KELLER, T. 1966. Food relations of woody plants. *Bot. Rev.* 32: 293–382.
- KRAMER, P. J. 1957. Photosynthesis of trees as affected by their environment. In: Thimann, K. V. (ed.), *The Physiology of Forest Trees*. Ronald Press, New York.
- » — & KOZLOWSKI, T. T. 1960. *Physiology of Trees*. McGraw-Hill, New York.
- KRUEGER, K. W. & FERRELL, W. K. 1965. Comparative photosynthetic and respiratory response to temperature and light by *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* and var. *glauca* seedlings. *Ecology* 46: 794–801.
- LANGE, O. L. 1962. Eine »Klapp-Küvette« zur CO<sub>2</sub>-Gaswechselregistrierung an Blättern von Freilandpflanzen mit dem URAS. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 75: 41–50.
- » — & SCHULZE, E. -D. 1971. Measurement of CO<sub>2</sub> gas-exchange and transpiration in the beech (*Fagus sylvatica* L.) In: Ellenberg, H. (ed.), *Integrated experimental ecology* (Ecological Studies 2), p. 16–28. Springer, Berlin.
- LARCHER, W. 1963. Die Eignung abgeschittener Zweige und Blätter zur Bestimmung des Assimilationsvermögens. *Planta* 60: 1–18.
- » — 1969 a. Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. *Photosynthetica* 3: 150–166.
- » — 1969 b. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3: 167–198.
- » — & GORDON, J. C. 1969. Leaf development, photosynthesis, and <sup>14</sup>C distribution in *Populus deltoides* seedlings. *Amer. J. Bot.* 56: 1958–1066.
- LEDIG, F. T. 1969. A growth model for tree seedlings based on the rate of photosynthesis and the distribution of photosynthate. *Photosynthetica* 3: 263–275.
- » — & PERRY, T. O. 1967. Variation in photosynthesis and respiration among loblolly pine progenies. Proc. 10th Southern Conference on Forest Tree Improvement, Knoxville, Tennessee, p. 120–128.
- » — & PERRY, T. O. 1969. Net assimilation rate and growth in loblolly pine seedlings. *Forest Sci.* 15: 431–438.
- LISTER, G. R., KROTKOV, G. & NELSON, C. D. 1961. A closed-circuit apparatus with an infrared CO<sub>2</sub>-analyzer and a Geiger tube for continuous measurement of CO<sub>2</sub> exchange in photosynthesis and respiration. *Can. J. Bot.* 39: 581–591.
- LUUKKANEN, O. 1969. Tyypilannoituksen vaikutus luontaisten kuusen taimien neulasten klorofyllipitoisuuteen. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos, konekirjoite.
- LUUKKANEN, O. 1971. Studies of photosynthesis, photorespiration, and dark respiration in six *Populus* clones. M.S. thesis, University of Wisconsin, Madison.
- » — & KOZLOWSKI, T. T. 1972. Gas exchange in *Populus* clones. — Julkaisematon käsikirjoitus.
- » — RÄSÄNEN, P. K. & YLI-VAKKURI, P. 1971. Neulasten väri myöhemmän kasvun ja lanonitusvaikutuksen ilmaisijana. *Silva Fenn.* 5: 297–313.
- » — RÄSÄNEN, P. K. & YLI-VAKKURI, P. 1972. The use of needle color in predicting growth and response to fertilization. Report IUFRO Congress Working Group 6, Section 21, Gainesville, Florida, March 18–19, 1971, p. 62–71.
- LYR, H., POLSTER, H. & FIEDLER, H.-J. 1967. *Gehölzphysiologie*. Gustav Fischer, Jena.
- MCGREGOR, W., ALLEN, J. & KRAMER, P. 1961. The effect of photoperiod on growth, photosynthesis, and respiration of loblolly pine seedlings from two geographic sources. *Forest Sci.* 7: 342–348.
- » — & KRAMER, P. J. 1963. Seasonal trends in rates of photosynthesis and respiration of loblolly pine and white pine seedlings. *Amer. J. Bot.* 50: 760–761.
- MENZ, K. M., MOSS, D. N., CANNELL, R. Q. & BRUN, W. A. 1969. Screening for photosynthetic efficiency. *Crop. Sci.* 9: 692–694.
- MOSS, D. N., KRENZER, E. G. and BRUN, W. A. 1969. Carbon dioxide compensation points in related species. *Science* 164: 187–188.
- MUHLE LARSEN, C. 1970. Recent advances in poplar breeding. *Int. Rev. Forest Res.* 3: 1–67.
- NEUWIRTH, G. 1967. Gasstoffwechselökologische Untersuchungen an Lärchenprovenienzen (*Larix decidua* Mill.) I. Vergleichende Stoffwechselanalysen an Propflingen. *Photosynthetica* 1: 219–231.

- » — & POLSTER, H. 1960. Wasserbrauch und Stoffproduktion der Schwarzpappel und Aspe unter Dürrebelastung. Arch. Forstw. 9: 789—810.
- NIXON, R. W. & WEDDING, R. T. 1956. Age of date leaves in relation to efficiency of photosynthesis. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 67: 262—269.
- NOVIKOFF, A. B. & HOLTZMAN, E. 1970. Cells and organelles. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- OGREN, W. L. & WIDHOLM, J. M. 1970. Screening for photorespiratory-deficient soybean mutants. Pl. Phys. 46 (suppl.): 7.
- PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF CROP YIELD. 1969. American society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- PISEK, A., LARCHER, W. & UNTERHOLZNER, R. 1967. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. Flora, Abt. B. 157: 239—264.
- PISEK, A., R. 1968. II. Temperaturmaximum der Nettophotosynthese und Hitzresistenz der Blätter. *Ibidem* 158: 110—128.
- PISEK, A. & WINKLER, E. 1959. Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link.), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta 53: 532—550.
- POLSTER, H. & NEUWIRTH, G. 1958. Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. Arch. Forstw. 7: 749—761.
- » — & WEISE, G. 1962. Vergleichende Assimilationsuntersuchungen an Klonen verschiedener Lärchenherkünfte (*Larix decidua* und *L. leptolepis*) unter Freiland- und Klimaraumbedingungen. Züchter 32: 103—110.
- POSKUTA, J. 1968. Photosynthesis, photorespiration, and respiration of detached spruce twigs as influenced by oxygen concentration and light intensity. Phys. Pl. 21: 1129—1136.
- RABINOWITCH, E. I., 1945, 1951, 1956. Photosynthesis and Related Processes. I—II. Interscience Publishers. New York.
- RASMUSON, B. & RUDIN, D. 1971. Variation in esterase zymogram in needles of *Pinus silvestris* from provenances in northern Sweden. Silvae Gen. 20: 39—41.
- RICHARDSON, S. D. 1957. The effect of leaf age on the rate of photosynthesis in detached leaves of tree seedlings. Acta Bot. Neer. 6: 445—457.
- RUETZ, W. 1968. The effect of seed source on transpiration rates of seedlings of Douglas-fir. M.S. thesis, Oregon State University, Corvallis. — FERRELLIN (1970) referoinnin mukaan.
- RUSCH, J. 1959. Das Verhältnis von Transpiration und Assimilation als physiologische Kenngröße, untersucht an Pappelklonen. Züchter 29: 348—354.
- SARVAS, R. 1967. Pollen dispersal within and between subpopulations; role of isolation and migration in microevolution of forest tree species. Proc. XIV IUFRO Congress, p. 332—246.
- » — 1970. The annual development cycle of forest trees. Proc. IUFRO Section 22 Working Group on Sexual Reproduction of Forest Trees. II.
- SCHAEDALE, M. & FOOTE, K. C. 1971. Seasonal changes in the photosynthetic capacity of *Populus tremuloides* bark. Forest Sci. 17: 308—313.
- SCHMIDT, W. 1961. Eignungstests mitteleuropäischer Fichtenherkünfte für Schweden. Forstpflz. — Forstsamen 3/4: 17—22.
- ŠESTÁK, Z., ČATSKÝ, J. & JARVIS, P. G. (ed.). 1971. Plant Photosynthetic Production. Manual of methods. Junk, The Hague.
- SHIMSHI, D. 1969. A rapid method for measuring photosynthesis with labelled carbon dioxide. J. Exp. Bot. 20: 381—401.
- SIWECKI, R. & KOZŁOWSKI T. T. 1972 Leaf anatomy and watex relations in six poplar clones. — Julkaisematon käsikirjoitus.
- STEBBINS, G. L. 1967. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York.
- STÄLFELT, M. G. 1921. Till kännedom om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. Medd. Statens skogsförsöksanst. 18: 221—275.
- » — 1924. Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. *Ibidem* 21: 181—258.
- SWEET, G. B. & WAREING, P. F. 1968. A comparison of the rates of growth and photosynthesis in first-year seedlings of four provenances of *Pinus contorta* Dougl. Ann. Bot. 32: 735—751.
- TIGERSTEDT, P. M. A. 1969. Progeny tests in a *Pinus silvestris* L. seed orchard in Finland. Acta Forest. Fenn. 99.
- TOLBERT, N. E. 1971. Microbodies — peroxisomes and glyoxysomes. Ann. Rev. Pl. Phys. 22: 45—74.
- TRANQUILLINI, W. 1952. Der Ultrarot-Absorptionsschreiber im Dienste ökologischer Messungen des pflanzlichen CO<sub>2</sub>-Umsatzes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 65: 102—112.
- TREHARNE, N. L. and STODDART, J. L. 1968. Effects of gibberellin on photosynthesis in red clover (*Trifolium pratense* L.). Nature 220:457—458.
- UNTERSCHUETZ, P. 1970. The effect of internal and external moisture stress on the transpiration rate of Douglas-fir seedlings. M.S. thesis, Oregon State University, Corvallis. — FERRELLIN (1970) referoinnin mukaan.
- VAARAMA, A. 1970. Induced mutations and polyploidy in birch, *Betula spp.* Part V, 7 B. Photosynthesis and growth of selected *Betula* seed sources. Department of Botany, University of Turku, Turku.
- VAARTAJA, O. 1954. Photoperiodic ecotypes of trees. Canad. J. Bot. 32: 392—399.
- WALTER, H. 1931. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologischökologische Bedeutung. Fischer-Verlag, Jena. — NEUWIRTHIN ja POLSTERIN (1960) referoinnin mukaan.
- WAREING, P. F. 1964. Tree physiology in relation to genetics and breeding. Unasylva 18: 73—74.
- WEISE, G. & POLSTER, H. 1962. Untersuchungen über den Einfluss von Kältebelastungen auf die physiologische Aktivität von Forstgewächsen. Biol. Zentralbl. 81: 129—143.
- WILLSTÄTTER, R. & STOLL, A. 1918. Untersuchungen über Chlorophyll. Springer, Berlin.
- VIRO, P. J. 1959. Estimation of the effect of fertilization from needle color. Oikos 10,2.
- » — 1965. Estimation of the effect of forest fertilization. Commun. Inst. Forest. Fenn. 59,3.
- WRIGHT, J. W. 1962. Genetics of Forest Tree Improvement. FAO, Rome.
- WYATT, W. R. & BEERS, W. L. 1964. A growth chamber study of plus-tree progeny. Tappi 47: 305—309.
- ZELAWSKI, W. 1967. A contribution to the question of the CO<sub>2</sub> evolution during photosynthesis in dependence of light intensity (*Pinus sylvestris* seedlings). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 15: 565—570.
- » — & GORAL, I. 1966. Seasonal changes in the photosynthesis rate of Scots pine seedlings grown from seed of various provenances. Acta Soc. Bot. Pol. 35: 587—598.
- » — & GÓWIN, T. 1966. Variability of some needle characteristics in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) grown on comparative plantations. Ekol. Polska Ser. A 14: 276—283.
- » — & KINELSKA, J. 1967. Photosynthesis and respiration of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings of various provenance grown under different light conditions. Acta Soc. Bot. Pol. 36: 713—723.
- » — & KINELSKA, J. & LOTOCKI, A. 1968. Influence of shade on productivity of photosynthesis in seedlings of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) during the second vegetation period. *Ibid.* 37: 505—518.



- » — & KUCHARSKA, J. & LOTOCKI, A. 1969. Productivity of photosynthesis in Scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings grown under various soil moisture conditions. *Ibid.* 38: 143—155.
- ZELITCH, I. 1971. Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity. Academic Press, New York.
- » — & DAY, P. R. 1968. Variation in photorespiration. The effect of genetic differences in photorespiration on net photosynthesis in tobacco. *Pl. Phys.* 43: 1838—1844.
- ZIMMERMANN, M. H. & BROWN, C. L. 1971. Trees — structure and function. Springer, Berlin

SUMMARY:

GENETIC VARIATION OF PHOTOSYNTHESIS IN FOREST TREES

Considerable genetic inter- and intraspecific variation is found in several characteristics that affect CO<sub>2</sub> exchange in trees (KRAMER & KOZLOWSKI 1960, KOZLOWSKI & KELLER 1966, LYR & al. 1967, FERRELL 1970; KOZLOWSKI 1971 a, b). The main argument concerning the relevance of CO<sub>2</sub> measurements in forest genetics studies is whether a genetic correlation between gas exchange performance and growth exists. Although the range of variation in different characteristics associated with CO<sub>2</sub> exchange in trees is known and the approximate values of the genetic parameters in question have been reported in some cases, photosynthesis in young seedlings does not correlate well with growth through the whole rotation cycle. As FERRELL (1970) points out, a more detailed analysis of separate processes in photosynthesis and the environmental variables affecting them seems desirable. As soon as these difficulties are solved, we may also have a convenient method for screening genetically superior trees.

A special interest has been shown to marginal environmental conditions (e.g. water deficit, low temperature, and low light intensity), as opposed to optimal conditions often employed in laboratory studies of CO<sub>2</sub> exchange in trees. Particularly, low CO<sub>2</sub> concentrations of air and the phenomenon associated with them, i.e. photorespiration, have recently been emphasized in plant production studies (cf. JACKSON & VOLK 1970, ZELITCH 1971). As suggested by DECKER and coworkers (DECKER & TIÓ 1959, DECKER 1970), photorespiration and especially the CO<sub>2</sub> compensation point as its indicator may reveal new information about genetic variation underlying differences in photosynthetic rates.

In our studies (LUUKKANEN 1971, LUUKKANEN & KOZLOWSKI, unpublished) a preliminary experiment with poplar clones (mainly with different species) showed variation in the CO<sub>2</sub> compensation point. This variation was negatively correlated with the photosynthetic efficiency of these clones. The CO<sub>2</sub> compensation point was positively correlated with photorespiration (apparently because

of the close metabolic interdependency between photorespiration and CO<sub>2</sub> fixation). When photorespiration in different clones was adjusted to the average photosynthetic rate level, the variation in photorespiration (although not significant) seemed to be correlated negatively with net photosynthesis rates and positively with the CO<sub>2</sub> compensation point. Therefore the compensation point alone seems to offer a good criterion for further studies of variation in CO<sub>2</sub> exchange in tree clones and populations. A second approach to this problem is illustrated in Fig. 1 from a separate study with the same poplar material. It shows the relationships between two different clones and the numbers and nature of microbodies (peroxisomes) in the leaf mesophyll cells. Thus, a combination of the study of leaf peroxisome numbers with photorespiration as measured by the CO<sub>2</sub> compensation point, should yield a closer understanding of the CO<sub>2</sub> metabolism in forest trees.

*Acknowledgements.* I wish to thank Professor T. T. KOZLOWSKI for his aid in the literature review and Professor E. H. NEWCOMB and Dr. B. PALEVITZ for their guidance in the study of poplar leaf microbodies during my graduate study at the University of Wisconsin, Madison, in 1970—71.