

# LÄMPÖTILAN JA ITÄMISALUSTAN KOSTEUDEN VAIKUTUS KUUSEN (*Picea abies* (L.) Karst.) SIEMENTEN IDÄNTÄÄN JA CO<sub>2</sub>-ERITYKSEEN LABORATORIOSSA

PERTTI HARI ja TAPIO LEHTINIEMI

## SUMMARY:

THE EFFECT OF TEMPERATURE AND MOISTURE ON GERMINATION AND CO<sub>2</sub>-OUTPUT OF SPRUCE (*Picea abies* (L.) Karst) SEEDS IN A CONTROLLED ENVIRONMENT

Saapunut toimitukselle 19. 4. 1972

Tässä tutkimuksessa selvitetään teoreettiselta ja mittaustekniseltä kannalta hengityksen (tässä CO<sub>2</sub>-eritys) ja kumulatiivisen hengityksen käyttökelpoisuutta kuusen siementen idännän etenemistä seurattaessa sekä lämpötilan, itämisalustan kosteuden ja fysiologisen keshitysasteen vaikutusta hengitykseen. Ohessa tarkkaillaan vararavintoainesten määrällistä kulutusta ja kivennäisravinteiden mahdollista ottoa ensimmäisten 9—11 vrk:n aikana.

Tutkimus johti mm. seuraaviin tuloksiin:

1. Idäntä osoittautui sekä lämpötilan että alustan kosteuden säätelemäksi.
2. Siementen fysiologista kehitysvaihetta kuvaa melko hyvin kumulatiivinen hengitys.
3. Konstruoitu matemaattinen hengitysmalli ja mitattu hengitys sopivat jokseenkin hyvin yhteen.
4. Kuiva-aineen käyttö näytti olevan 'säästeliäämpää' matalahkossa (+16 C) kuin korkeassa (+29 C) lämpötilassa.
5. Itävien siementen kivennäisravinteiden otto oli vähäistä.

## 1. JOHDANTO

Puumaisten kasvien siemenet vaativat itääkseen sopivasti lämpöä, vettä, happea ja usein myös valoa. Monilla muillakin ulkoisilla tekijöillä (mm. itämisalustan pH ja ilman CO<sub>2</sub>-pitoisuus) saattaa olla vaikutusta idäntään. Puulajeittain, proveniensseittain ja jopa siemenyksilöittäinkin vaatimukset vaihtelevat suuresti: esiintyy sekä kvalitatiivisia että kvantitatiivisia eroja. Edelleen eri tekijät voivat enemmän tai vähemmän korvata toisiaan. Lisäksi idännän eri vaiheissa siementen vaatimukset saattavat olla erilaiset (HATANO & ASAKAWA 1964, LYR ym. 1967).

Siemenkauppaa, taintenkasvatusta ja metsänkylvöjä silmälläpitäen on suoritettu tutkimuksia eräiden abioottisten ympäristötekijäin vaikutuksista kuusen (*Picea abies* (L.) Karst.) siementen idäntään. Niinpä tiedetään, että se on lähinnä lämpötilan säätelmä, kuten useimmilla muillakin puulajeilla ainakin silloin, kun muista elementeistä ei ole puutetta. Minimivakiolämpötilaksi mainitaan  $+7^{\circ}$ , maksimiksi  $35^{\circ}$  ja optimiksi  $20-26^{\circ}$  C. Myös  $20-30^{\circ}$  C:n vuorokautisella vaihtolämpötilalla päästään parhaaseen itämistulokseen (KIENITZ 1879, MORK 1933, PROC. INT. . . 1966, SIMAK 1967). Tällaisessa optimikäyräajattelussa on otettava huomioon se, että lämpötilan ja muiden tekijäin mahdolliset yhdysvaikutukset on katsottu vain edellisen aiheuttamiksi silloin, kun jälkimmäisiä on pidetty 'vakioina'.

Kuivuuden haitallinen vaikutus siementen idäntään tunnetaan yleisesti. Kevätkosteuden poistavat alkukesän poudat saavat meikäläisissä ja vastaavissa ilmasto-oloissa aikaan sen, että vedestä tulee itämistä lähinnä rajoittava tekijä eli minimitekijä (vrt. esim. YLI-VAKKURI 1961 ja hänen esittämänsä kirjallisuus). MORKIN (1937) mukaan sopivin substraattikosteus on 35 tilavuusprosenttia, kun idätysalustana on humus. Siementen kuivapainosta lasketun kosteusprosentin on noustava n. 45:een, jotta idäntä pääsisi vauhtiin (MORK 1933). ROHMEDEK (1951) on osoittanut, että veden imeytyminen nopeutuu siirryttäessä  $+5^{\circ}$  C:sta  $25^{\circ}$  C:een, kun liotetaan kuusen siemeniä, ja että vähäinen kosteuspitoisuuden vaihtelu saattaa stimuloida idäntää.

Käyttäessään  $20-30^{\circ}$  C:n vuorokautista vaihtolämpötilaa ROHMEDEK (m.t.) havaitsi, että alle 90 % itämiskykyisen siemenen todellinen itämistulos joskus — mutta ei aina — hieman parani idätettäessä päivänvalossa pimeään sijasta. SARVAS (1950) totesi itämisenopeuden kohoavan päivänvaloa muistutavassa loisteputkivalaistuksessa, jos käytetään  $15-27^{\circ}$  C:n vuorokautista vaihtolämpötilaa. Lopullinen itämistulos oli kuitenkin sama sekä valossa että pimeässä. Muiden tässä kysymykseen tulevien abioottisten tekijäin osalta ei löydy käyttökelpoisia tietoja vaikutuksista kuusen siementen idäntään.

Idännän yleisessä kulussa lepovaihetta seuraa turpoamis-, stimuloitumis- sekä kasvu- ja erikoistumisvaihe (vrt. kuva 3 s. 132). Kasvu- ja erikoistumisvaiheen voi paljain silmin havaita alkavan, kun siemenkuori avautuu. Tällöin siementen hengitys voimistuu tuntuvasti. Kuusen osalta ei ole tarkkaa tietoa siitä, millaisessa kytkennässä hiilidioksidin erittyminen todella on hapen ottoon ja kuiva-aineen kulutukseen. Kahden ensiksi mainitun suhde, RQ (*respiratory quotient*) näyttää olevan lajispesifinen mutta voi muuttua idännän vaiheen mukaan. Kulloinkin hapetettavat aineet (rasvat — hiilihydraatit) vaikuttavat siihen. Joka tapauksessa yhteyttävällä, itsenäisellä sirkkatimella RQ:n täytyy olla jo toinen kuin lehtivihreättömällä itutaimella (vrt. HATANO & ASAKAWA 1964, von SCHÖNBORN 1964, LYR ym. 1967 ja heidän esittämänsä kirjallisuus).

Alussa mainittujen ympäristötekijäin vaikutus riippuu tunnetusti myös siitä, missä fysiologisessa kehitysvaiheessa (l. -asteessa) siemen on ennen idätyksien aloittamista (esim. fysiologisen siemenhorroksen murtaminen). Tuntuu näin ollen järkevältä, että myös idännän tapahtuessa siemenen fysiologisella kehitystasolla pystytään ulkoisten tekijäin kanssa kuvaamaan itämisen etenemistä jatkossa. Kun fysiologista kehitystä ei voi suoraan seurata, kehitystaso on estimoitava jonkin toisen mittauskelpoisen ilmiön avulla. Tässä tutkimuksessa halutaan ensisijaisesti selvittää teoreettiselta ja mittaus-tekniseltä kannalta hengityksen (tässä  $\text{CO}_2$ -eritys) ja kumulatiivisen hengityksen käyttökelpoisuutta kuusen siementen idännän etenemistä seurattaessa sekä lämpötilan, itämisalustan kosteuden ja fysiologisen kehitystason vaikutusta hengitykseen. Kokeet on suunniteltu siten, että tulosten analysoinnissa voidaan käyttää HARIN (1968) esittämää laskentatekniikkaa. Ohessa tarkkaillaan vararavintoaineiden määrällistä kulutusta ja kivennäisravinteiden mahdollista ottoa. Idätys rajoitetaan 9—11 vuorokauteen, mikä vastaa suurin piirtein aikaa, joka kuluu normaalisti itämisenopeuden määrittämiseen kuusen siemenellä Jacobsenin laitteessa.

Tutkielma on syntynyt Helsingin yliopiston metsäharjoitteluaseman URAS 1-kaasuanalysointilaboratorion kokeilussa. Työ on suoritettu osaksi Valtion maatalous-metsätieteellisen toimikunnan varoin. Kirjoittajista Hari on laatinut kohdat 31, 32, 33, 34 sekä 42 ja 43. Muu on Lehtiniemen käsialaa. MMK Raili Vihola on kirjoittanut työn puhtaaksi.

Professorit Risto Sarvas ja Paavo Yli-Vakkuri sekä MMK Olavi Luukkanen ovat lukeneet käsikirjoituksen. He ovat esittäneet useita parannusehdotuksia, jotka olemme ottaneet huomioon.

Haluamme esittää parhaat kiitoksemme edellä mainituille henkilöille, toimikunnalle ja Metsäharjoitteluaseman esimiehelle, MMT Juhani Sarastolle.

## 2. TUTKIMUSMENETELMÄT JA AINEISTO

Kokeet suoritettiin Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitoksen laboratorioissa. Idätysalustana oli kvartsihiekkä (raekoko  $0.3-0.5$  mm, pH 4.9 vesilietelmäarvuksesta), jonka vesipitoisuus oli 100 (80 g  $\text{H}_2\text{O}$ /250 g hk), 80, 60, 40 tai 20 % kosteusekvivalentista kussakin vakiolämpötilaidätyksessä. Vesipitoisuus palautettiin alkuperäiselle tasolle kastelemalla hiekkää tislattulla vedellä joka toinen päivä. Lämpötiloina oli  $16, 20, 25$  tai  $29^{\circ}$  C ( $\pm 1^{\circ}$  C). Näiden vakiokosteus- ja -lämpötilaidätysten jälkeen suoritettiin kokeita, joissa sekä kosteutta että lämpötilaa muutettiin kesken idätyksen. Kun sekä koejärjestely että mittauslaitteiston käyttö, johon tullaan tuonnempana, vaativat suurta tarkkuutta ja harjaantumista, pääsi syntymään menetelmällisiä virheitä, ja idätyksiä jouduttiin uusimaan. Idätyksistä esitetään tuloksissa ne, jotka ovat tässä mielessä moitteettomia. Ensimmäinen täl-

lainen koe alkoi 23. 10. 1970 ja viimeinen päättyi 13. 02. 1971. Päivän pituudet olivat tuolloin vastaavasti 9 h 26 min ja 8 h 54 min sekä lyhimmillään 22.12. 5 h 43 min. Valaistus oli 20 luksia tai vähemmän. Keinovaloa ei käytetty. Tällaisessa valaistuksessa ei pitäisi juuri tapahtua yhteyttämistä (vrt. Lyr ym. 1967), joten ei tehtäne virhettä, jos mitatun hengityksen katsotaan olevan bruttohengitystä. Kukin siemenenä oli n. 1 g:n suuruinen (tarkka arvo  $1.0006 \pm 0.0009$  g) sisältäen  $214 \pm 8$  kpl siemeniä, ja kosteusprosentti oli varastokuivana  $6.54 \pm 0.88$ . Siemenet siirrettiin ilman minkäänlaista esikäsitteilyä kylmävarastosta ( $0^\circ\text{C}$ ) ilmatiiviistä pulloista idätysalustoille, joiden pintaan ne upotettiin n. 0.45 kp:n voimalla. Idätys- ja mittaustilasto koostui keskoskaapista sekä infrapunakaasuanalysaattorista (URAS 1) kaasuvaihtajineen ja piirtureineen (valmistaja HARTMANN & BRAUN AG). Laitteistoa oli kehitellyt edelleen MMK OLAVI LUUKKANEN. Keskoskaapissa oli mahdollista säätää paitsi lämpötilaa myös ilman suhteellista kosteutta, joka pidettiin n. 80 %:n tienoilla. Idätys suoritettiin kaapin viidessä kyvetissä, jotka olivat siemenerien päällä koko ajan. Kaasuanalysaattori mittasi kunkin kyvetin sisältämän ilman  $\text{CO}_2$ -pitoisuuden (ppm) 6 minuutin väliajoin, jolloin ilma pääsi niissä vaihtumaan. Kun URAS 1 mittasi myös kaappi-ilman  $\text{CO}_2$ -pitoisuutta, voitiin, vertaamalla siitä saatuja arvoja kyvettilukemiin, laskea siementen hengityksestä aiheutunut hiilidioksidin lisäys kyvettiluokissa. URAS 1-kaasuanalysaattorilla mittaamisesta ja sen antamien lukemien rutiinikorjauksista on olemassa useitakin julkaisuja: esim. LARCHER 1969.

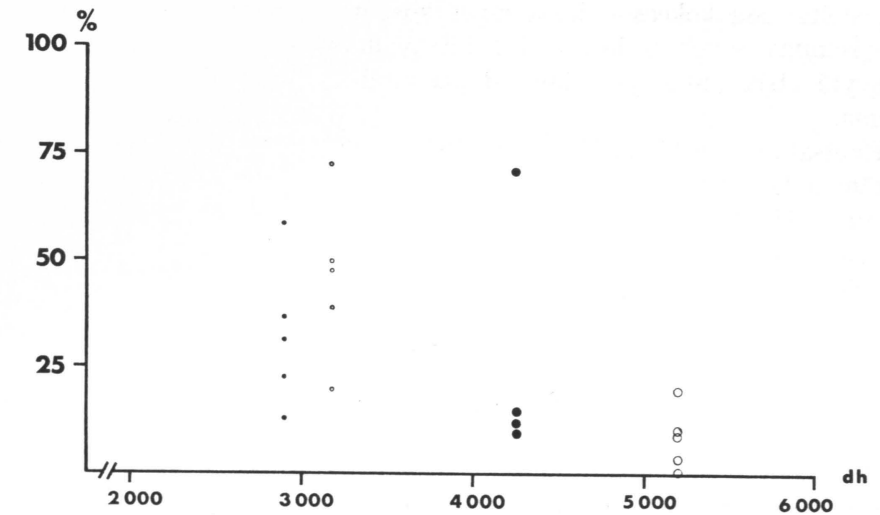
Kokeissa käytetty siemen oli peräisin Kuorevedeltä. Se oli syksyn 1967 satoa ja laatuluokaltaan B2. Itämistarmo Jacobsenin laitteella määritettynä oli 67.5 % ja itämisprosentti 84.9 ( $20-30^\circ\text{C}$ :n vuorokautinen vaihtolämpötila, 10 ja 21 vrk:n kuluttua). Potentiaalisesti itämiskykyisiä siemeniä oli röntgenkuvan perusteella 86.6 % (alkioluokat III-IV, MÜLLER-OLSEN ym. 1956).

Idätyksen päätyttyä siemenet luokiteltiin ulkonaisen kehitysvaiheensa perusteella, pestiin huolellisesti, kuivapaino punnittiin (24 h,  $105^\circ\text{C}$ ) ja tuhkapitoisuus määritettiin (1 h,  $300^\circ\text{C}$  ja 3 h,  $550^\circ\text{C}$ ).

### 3. LÄMPÖTILAN, ALUSTAN KOSTEUDEN JA FYSIOLOGISEN KEHITYSASTEEN VAIKUTUS HENGITYKSEEN

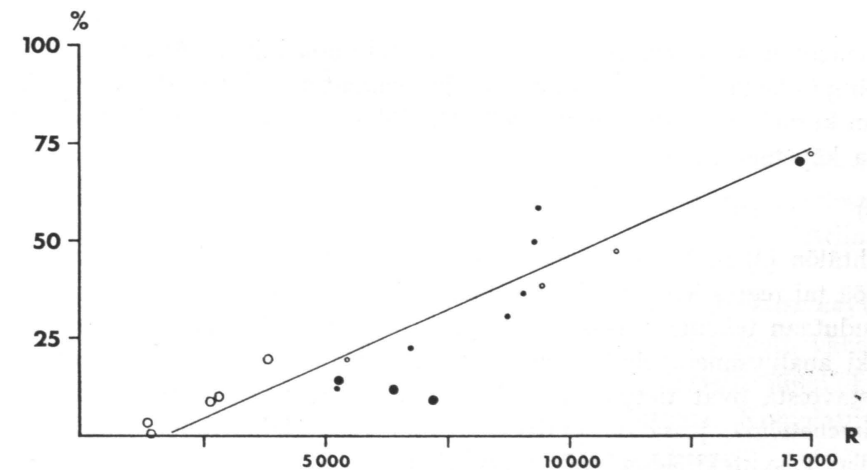
#### 31. KEHITYSVAIHEEN SEURAAMINEN

Kokeissa, joissa lämpötila on kasvien kehittymiseen vaikuttavana vaihtelevana tekijänä ja kosteus lähellä optima käytetään usein kehitysvaiheen seuraamiseen lämpösommaa (esim. SARVAS 1969). Kuvasta 1 havaitaan, että



Kuva 1. Lämpösomman (kynnys:  $5^\circ\text{C}$ ) ja itäneiden siementen (kynnys:  $\text{itu} \geq 4 \times$  siemenen pituus) prosentuaalisen osuuden välinen riippuvuus. Pieni piste = 16, pieni ympyrä = 20, iso piste = 25 ja iso ympyrä =  $29^\circ\text{C}$ . Kunkin lämpötilan pisteiden hajonta johtuu kosteuden vaikutuksesta.

Fig. 1. Correlation between temperature sum (threshold value  $5^\circ\text{C}$ ) and percentage of germinated (radicle  $\geq 4 \times$  seed length) seeds. Small dot = 16, small circle = 20, large dot = 25 and large circle =  $29^\circ\text{C}$ . Variation at each temperature is caused by varying moisture of substrate.



Kuva 2. Kumulatiivisen respiraation ja itäneiden siementen prosentuaalisen osuuden välinen riippuvuus. Symbolit, ks. kuva 1.

Fig. 2. Correlation between cumulative respiration and percentage of germinated seeds. Symbols, see Fig. 1.

tarkasteltavassa kokeessa, jossa myös kosteus suuresti vaikuttaa idäntään, lämpösumma soveltuu huonosti kehitysvaiheen seuraamiseen. Näin ollen on syytä etsiä suure, joka kuvaisi paremmin kehitysvaihetta kuin lämpösumma.

Ruotsalaisen tutkijan, NYMANIN (1963) mukaan siementen idännän alussa erittämän hiilidioksidin määrä korreloi positiivisesti itämisprosentin kanssa (ks. myös HARI ym. 1970, HARI 1972, SARVAS 1970). Kuvasta 2 havaitaan, että siementen kumulatiivisen hengityksen avulla on selvästi helpompi seurata tietyn kehitysvaiheen saavuttamista kuin lämpösummalla.

### 32. MALLIN FORMULOINTI

Merkitään  $x$ :llä lämpötilaa,  $y$ :llä hiekan kosteutta %:na vesikapasiteetista. Olkoon  $R(t)$  siementen hetkeen  $t$  mennessä erittämän hiilidioksidin määrä (= kumulatiivinen hengitys) ja  $r(t) = \frac{dR(t)}{dt}$ . Määritelmänsä mukaan  $r$

on aikayksikössä tapahtuva hengitys. (Se pystytään mittaamaan URAS 1-laitteella.) Edellä olevista määritelmistä seuraa, että

$$(1) \quad R(t) = \int_0^t r(\tau) d\tau.$$

Siementen aikayksikössä hengittämän hiilidioksidin määrä riippuu ainakin lämpötilasta, hiekan kosteudesta ja siementen kehitysteestä, jota kuvataan kumulatiivisella hengityksellä  $R$ . Edellä mainittu riippuvuus voidaan lausua käyttäen metemaattisia symboleja seuraavasti:

$$(2) \quad r(t) = g(x(t), y(t), R(t))$$

Yhtälön (2) määräämää mallia on yleensä analysoitu joko Mitscherlichin yhtälöä tai regressioanalyysiä käyttäen. Näitä kumpaakin tapaa käytettäessä joudutaan tekemään laskennallisista syistä voimakkaita lisäolettamuksia. Kaikki analyysimenetelmän vaatimat lisäolettamukset kasvutekijöiden vaikutustavoista ovat tietysti vain haitaksi. Seuraavassa esitetäänkin analysointimenetelmä, jossa on pyritty selviämään mahdollisimman vähillä oletuksilla; kasvutekijöiden vaikutustavoista ei oleteta mitään. Ainoa vaatimus on funktion  $g$  jatkuvuus, joka lieneekin täytetty lähes kaikissa tapauksissa. Tämä menetelmä asettaa sängen voimakkaita vaatimuksia käytettävälle daatoille. Biologisissa kokeissa voidaan kuitenkin useimmiten tuottaa tarvittava aineisto.

Funktio  $g$  määritetään interpoloimalla (HARI 1968). Laskennallinen tekniikka saattaa näyttää vaikealta, mutta periaate on kuitenkin yksinkertainen.

Merkitään  $x_1 = 16$ ,  $x_2 = 20$ ,  $x_3 = 25$ ,  $x_4 = 29$ ,  $y_1 = 20$ ,  $y_2 = 40$ ,  $y_3 = 60$ ,  $y_4 = 80$  ja  $y_5 = 100$ . Määritellään interpolaatioissa käytettävät kertoimet seuraavasti:

$$\text{kun } 16 \geq x < 20, \text{ niin } a^1 = \frac{20-x}{4}, a^2 = 1-a^1, a^3 = 0, a^4 = 0$$

$$\text{kun } 20 \geq x < 25, \text{ niin } a^1 = 0, a^2 = \frac{25-x}{5}, a^3 = 1-a^2, a^4 = 0$$

$$\text{kun } 25 \geq x < 29, \text{ niin } a^1 = 0, a^2 = 0, a^3 = \frac{29-x}{4}, a^4 = 1-a^3$$

$$\text{kun } 20 \geq y < 40, \text{ niin } \beta^1 = \frac{40-y}{20}, \beta^2 = 1-\beta^1, \beta^3 = 0, \beta^4 = 0, \beta^5 = 0$$

$$\text{kun } 40 \geq y < 60, \text{ niin } \beta^1 = 0, \beta^2 = \frac{60-y}{20}, \beta^3 = 1-\beta^2, \beta^4 = 0, \beta^5 = 0$$

$$\text{kun } 60 \geq y < 80, \text{ niin } \beta^1 = 0, \beta^2 = 0, \beta^3 = \frac{80-y}{20}, \beta^4 = 1-\beta^3, \beta^5 = 0$$

$$\text{kun } 80 \geq y < 100, \text{ niin } \beta^1 = 0, \beta^2 = 0, \beta^3 = 0, \beta^4 = \frac{100-y}{20}, \beta^5 = 1-\beta^4$$

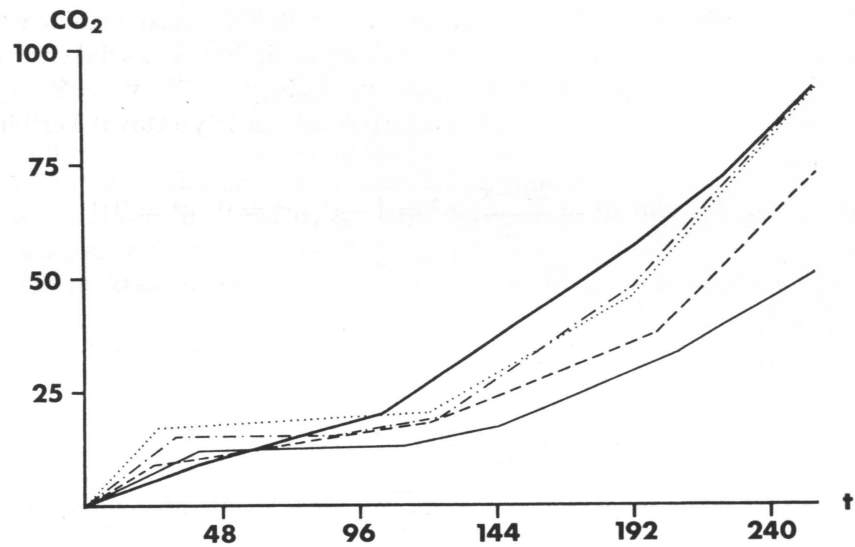
Jos  $g$  tunnetaan kumulatiivisen hengityksen funktiona, kun  $x = x_i$ ,  $y = y_j$  ( $i = 1, 2, 3, 4$   $j = 1, 2, 3, 4, 5$ ), niin funktiota  $g$  voidaan approksimoida seuraavasti:

$$(3) \quad g(x, y, R) = \sum_{i,j} a^i(x) \beta^j(y) g(x_i, y_j, R).$$

Käyttämämme mallin mukaan vakio-olosuhteissa ( $x_i, y_j$ ) siementen erittämän hiilidioksidin määrä riippuu vain kumulatiivisesta respiraatiosta  $R$ . Käytettävissämme olevalla kalustolla funktiot  $g(x_i, y_j, R)$  määritettiin seuraavasti:

Idätystilaan säädettiin haluttu lämpötila  $x_i$ . Kasvatusalustana käytetyn hiekan kosteuspitoisuus pidettiin vakiona  $y_j$  kastelemalla sopivin väliajoin. URAS 1-kaasuanalysaattorilla mitattiin siementen erittämä hiilidioksidin määrä  $r(x_i, y_j, t)$  vakio-olosuhteissa ( $x_i, y_j$ ) ajan  $t$  funktiona. Kumulatiivisen respiraation  $R$  ja ajan  $t$  välillä on olosuhteissa ( $x_i, y_j$ ) yhteys

$$(4) \quad R(t) = \int_0^t r(x_i, y_j, t) dt$$



Kuva 3. Siementen  $\text{CO}_2$ -eritys (ppm) ajan funktiona  $15^\circ\text{C}$ :n lämpötilassa, ts.  $r(x_f, y_j, t)$ ,  $j = 1, 2, 3, 4, 5$ . Kuvassa näkyy selvästi itämisen kolme vaihetta: turpoaminen 0–24, stimuloituminen 24–120 sekä kasvu ja erikoistuminen 120 h+.

Fig. 3. Output of  $\text{CO}_2$  in (ppm) from seeds as function of time, ie.  $r(x_f, y_j, t)$ ,  $j = 1, 2, 3, 4, 5$ .

Symbolit:	kosteus — moisture
—	100 %
- - - -	80 %
- · - · -	60 %
· - · - ·	40 %
· · · · ·	20 %

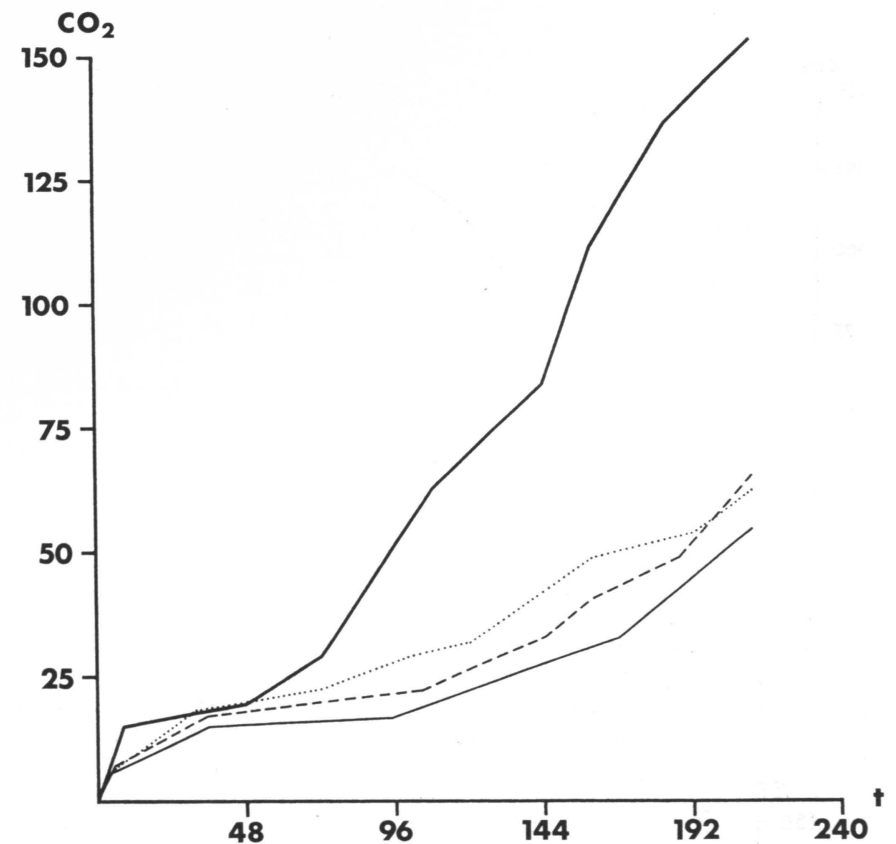
Yhtälön (4) kuvaus on bijektio. Näin ollen on olemassa käänteiskuvaus  $t = t(R)$ .

Sijoittamalla aika  $t(R)$  respiraation funktiona mitattuihin hengityksiin saadaan funktiot  $g(x_i, y_j, R)$  määrättyä.

$$g(x_i, y_j, R) = r(x_i, y_j, t(R)).$$

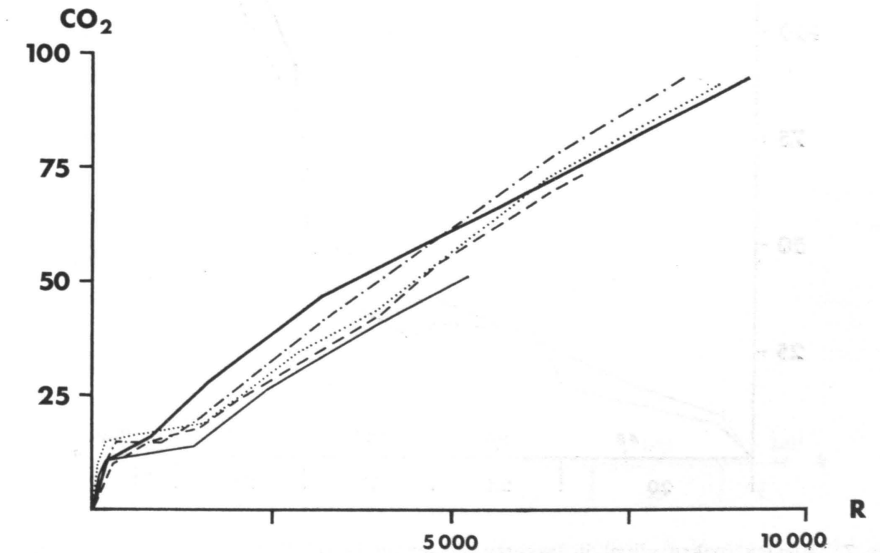
Interpoloinnissa tarvittavat funktiot  $g(x_i, y_j, R)$  määrätään täten välittömin mittauksin.

Kuvissa 3 ja 4 ovat mitatut hengitykset  $r(x_i, y_j, t)$ , kun  $i = 1, 3$  ja  $y = 1, 2, 3, 4, 5$ . Vastaavat interpoloinnissa käytetyt funktiot  $g(x_i, y_j, R)$  on esitetty kuvissa 5 ja 6. Kuvista 4 ja 6 näkyy, kuinka  $25^\circ\text{C}$ :n lämpötilassa mitatuissa hengityksissä olevat melko suuret erot tasoittuvat siirryttäessä tarkastelemaan hengitystä kumulatiivisen respiraation funktiona. Käyttämämme mallin mukaan erot johtuvat huomattavalta osalta kehitysaste-eroista.



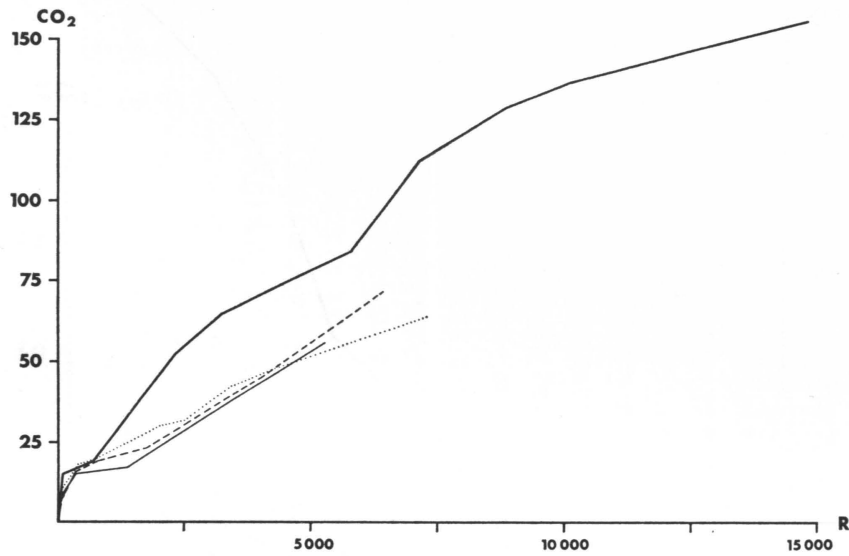
Kuva 4. Siementen  $\text{CO}_2$ -eritys ajan funktiona  $25^\circ\text{C}$ :n vakio- lämpötilassa, ts.  $r(x_f, y_j)$ ,  $j = 1, 2, 4, 5$ . Symbolit, ks. kuva 3.

Fig. 4. Output of  $\text{CO}_2$  from seeds as function of time, ie.  $r(x_3, y_j)$ ,  $j = 1, 2, 4, 5$ . Symbols, see Fig. 3.

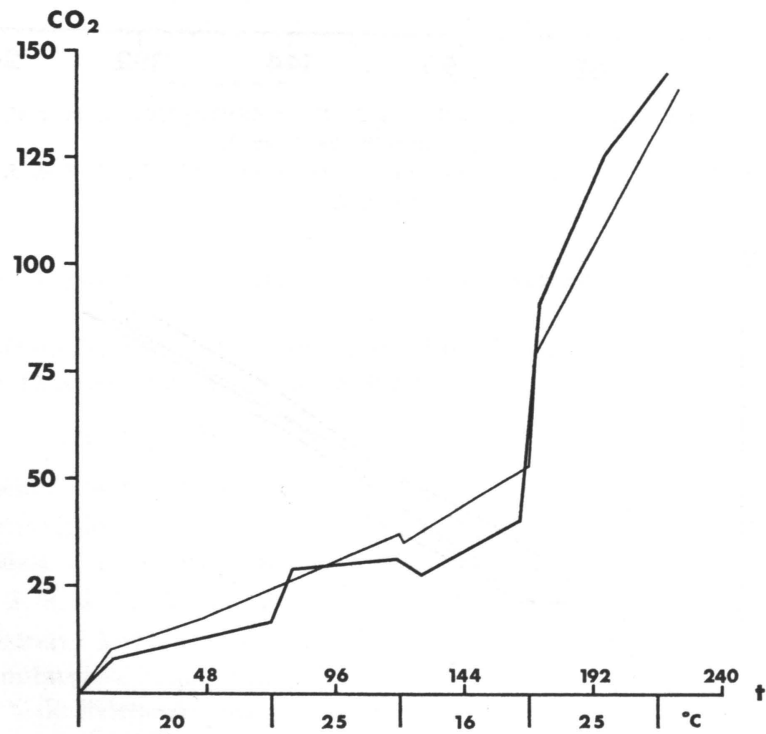


Kuva 5. Siementen  $\text{CO}_2$ -eritys kumulatiivisen respiraation funktiona  $15^\circ\text{C}$ :n lämpötilassa, ts.  $g(x_3, y_j, R)$ ,  $j = 1, 2, 3, 4, 5$ . Symbolit, ks. kuva 3.

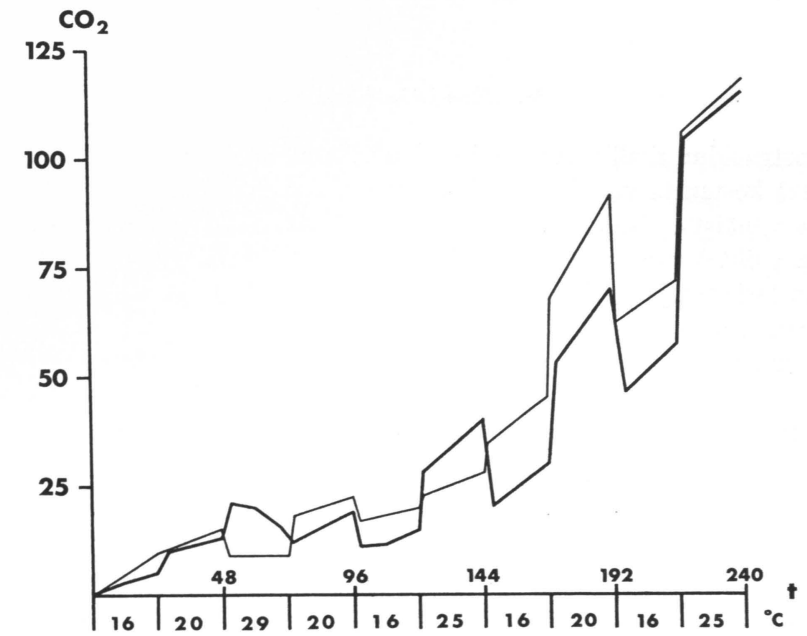
Fig. 5. Output of  $\text{CO}_2$  from seeds as function of cumulative respiration at  $15^\circ\text{C}$ , ie.  $g(x_3, y_j, R)$ ,  $j = 1, 2, 3, 4, 5$ . Symbols, see Fig. 3.



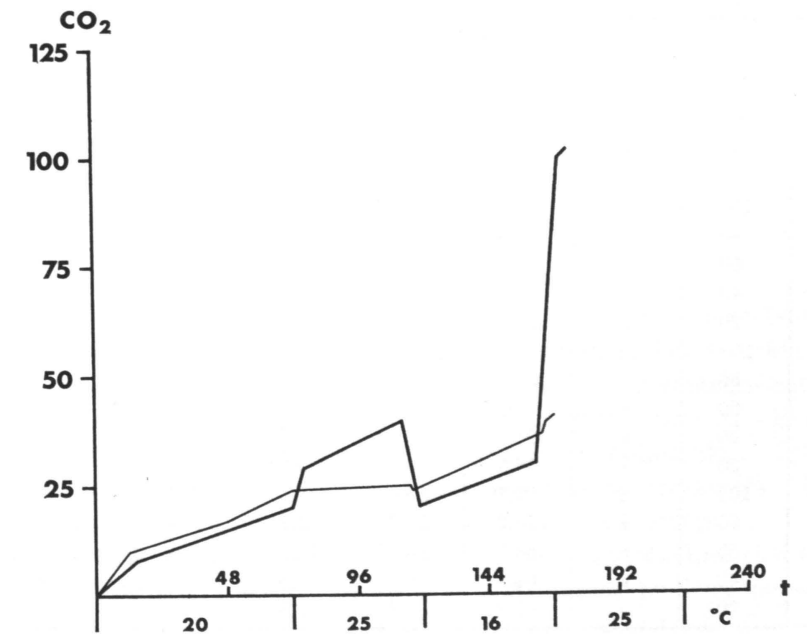
Kuva 6. Siementen  $\text{CO}_2$ -eritys kumulatiivisen respiraation funktiona  $25^\circ\text{C}$ :n lämpötilassa, ts.  $g(x_3, y_j, R)$ ,  $j = 1, 2, 4, 5$ . Symbolit, ks. kuva 3.  
 Fig. 6. Output of  $\text{CO}_2$  from seeds as function of cumulative respiration at  $25^\circ\text{C}$ , ie.  $g(x_3, y_j, R)$ ,  $j = 1, 2, 4, 5$ . Symbols, see Fig. 3.



Kuva 7. Mitattu (paksu viiva) ja laskettu  $\text{CO}_2$ -eritys lämpötilaa vaihdeltaessa. Alustan kosteus on 100 % koko ajan.  
 Fig. 7. Measured (heavy line) and calculated outputs of  $\text{CO}_2$  at varying temperature and constant substrate moisture (100 %).



Kuva 8. Mitattu (paksu viiva) ja laskettu  $\text{CO}_2$ -eritys lämpötilan ja kosteuden vaihdella.  
 Fig. 8. Measured (heavy line) and calculated outputs of  $\text{CO}_2$  at varying temperature and moisture.  
 Kosteus: 40 %, 0–92 h  
 Moisture: 60 %, 92–144 h  
 100 %, 144–240 h



Kuva 9. Mitattu (paksu viiva) ja laskettu  $\text{CO}_2$ -eritys lämpötilan ja kosteuden vaihdella.  
 Fig. 9. Measured (heavy line) and calculated outputs of  $\text{CO}_2$  at varying temperature and moisture.  
 Kosteus: 20 %, 0–120 h  
 Moisture: 80 %, 120 h +

Konstruoidun mallin testaamiseksi tehtiin kaksi ajoa, joissa sekä lämpötilaa että kosteutta vaihdeltiin. Kosteutta voitiin vain lisätä, sillä haihtuminen oli vähäistä. Näissä ajoissa saatiin kymmenen erilaista vaihtolämpötilan ja vaihtelevan kosteuden kombinaatiota. Kuvissa 7, 8 ja 9 on mallin mukaan lasketut ja mitatut hengitykset kolmelle tapaukselle. Tuloksista on seitsemän 'onnistunutta' so. suunnilleen yhtä hyviä kuin kuvissa 7 ja 8 sekä kolme tapausta, joissa tulokset eivät vastanneet odotuksia, ja olivat samaa luokkaa kuin kuvassa 9. Kuvien 7, 8 ja 9 mitatut ja lasketut hengitykset ovat täysin riippumattomia toisistaan.

Taulukko 1. Siementen ulkonaiset kehitysvaiheet idätyskokeiden jälkeen.  
Table 1. Phases of external development of seeds after germination tests.

Lämpötila, °C Temperature, °C	Kosteus, % Moisture of substrate, %	Idätysaika, vrk Duration of germination, days	Täysin itämättä, % Completely ungerminated, %	Kuori auki, % Seed coat open, %	Itu < 4 × siemen, Radicle < 4 × seed length, %	Itu ≥ 4 × siemen, Radicle ≥ 4 × seed length, %	Sirkkalehdet näkyvis- sä, % Cotyledons visible, %	Yhteensä, kpl (= 100 %) Total (= 100 %)
16	100	10	15.8	.0	25.7	58.5	.0	222
»	80	»	28.8	9.8	48.8	12.6	.0	215
»	60	»	18.8	4.7	39.9	36.6	.0	213
»	40	»	24.8	5.9	46.8	22.5	.0	222
»	20	»	25.7	4.3	39.0	31.0	.0	210
20	100	9	22.0	.5	5.0	72.5	.0	218
»	80	»	59.4	4.7	16.2	19.7	.0	234
»	60	»	39.3	4.9	17.3	38.5	.0	226
»	40	»	23.0	4.2	23.0	49.8	.0	217
»	20	»	23.3	2.4	26.8	47.5	.0	206
25	100	11	8.4	.5	20.2	70.9	.0	213
»	80	»	57.2	12.1	16.3	14.4	.0	215
»	60	»	— <sup>1)</sup>	—	—	—	—	—
»	40	»	56.2	9.3	22.6	11.9	.0	226
»	20	»	55.3	10.0	25.6	9.1	.0	219
29	100	9	51.7	10.5	18.2	6.2	13.4	209
»	80	»	76.2	10.7	9.7	3.4	.0	206
»	60	»	58.7	14.5	16.9	9.4	.5	213
»	40	»	66.7	8.7	15.4	9.2	.0	207
»	20	»	95.2	2.4	1.9	.5	.0	210

<sup>1)</sup> kasteluvirhe — error in moistening

Jo hengitysmittausten yhteydessä edullisiksi havaituissa lämpö- ja kosteusoloissa siemenet itivät yhtenäisemmin kuin epäedullisissa olosuhteissa (taulukko 1). Kun Jacobsenin laitteella itämistarmoksi saatiin 67.5 %, voidaan todeta, että hiekka-alustalla tämä prosenttiluku tuli ylitetyksi eräissä tapauksissa, ks. taulukko 1, itu  $\geq 4 \times$  siemenen pituinen.

Jos kehitystason kynnyksrajaksi valitaan: itu  $\geq 4 \times$  siemenen pituus, niin 16, 20, 25 ja 29° C:ssa 1 mg:lla kuiva-ainetta on tuotettu vastaavasti keskimäärin 2.1, 1.6, 1.7 ja 1.3 prosenttiyksikköä itu- tai sirkkakaiteita. Idännän myöhemmissä vaiheissa lukujen suhteet voivat olla toiset. On nimittäin mahdollista, että itämisen alussa ja lopussa siemenet hapettavat eri varavinteita samassa lämpötilassa. Toisaalta luvut ovat sikäli erheellisiä, että kynnyksrajaa ylittämättömienkin siementen kuiva-ainemenetys on niissä mukana. Harhattomamman kuvan kuiva-aineen kulutuksen 'hyötysuhteesta' saa vertaamalla kumulatiivista respiraatiota (ppm) kuiva-aineen häviämiseen (mg). Tällöin suhdeluvut ovat eri lämpötiloissa vastaavasti keskimäärin seuraavat: 63.5, 42.9, 52.0 ja 10.8.

Tainten raakatuhkan määrä osoitti kohoamisen merkkejä idännän aikana, mutta vain yhdessä tapauksessa ero alkuperäiseen oli tilastollisesti (hyvin) merkitsevä: kokeisiin käytetyn siemenmateriaalin raakatuhkapitoisuus oli 0.0488 g/g varastokuivaa siementä ja +25° C:ssa tuhka oli idätyksen kuluessa kohonnut keskimäärin 0.0524 g:aan ( $t_{0.01} = 3.50$ ,  $t = 4.04$ ). Nousu on tässäkin tapauksessa siksi vähäistä, ettei siitä aiheutuvaa korjausta katsottu tarpeelliseksi tehdä kuivapainon alenemista laskettaessa.

#### 4. TARKASTELU

##### 41. AINEISTO JA MITTAUSTEKNIikka

Kerätty aineisto on melko pieni: saattavathan samasta siemenestä otetut 100 kappaleen näytteet itää samanlaisissa olosuhteissa yllättävänkin eri tavalla. Kuitenkin aineisto riittänee tällaiseen, lähinnä menetelmäesittelyyn.

Suoritetuissa vakio-tilalidätyksissä kosteuden vaikutus oli odottamaton, sillä toistuvasti 80 % kosteus osoittautui huonoimmaksi. Tulos saatiin hengityksestä, itämistarmosta ja kuiva-aineen menetyksestä. Ilmiöllä täytyy olla jokin, esim. siementen vedenottoon liittyvä selitys.

URAS 1-kaasuanalysaattori osoittautui sängen käyttökelpoiseksi työvälineeksi pitkiä hengitysjaksoja mitattaessa. Heikkona puolena on se, että mittauskapasiteetin kannalta sopivan suuruinen siemenrä (0.5 — 1.0 g kuusella) sisältää jo hyvinkin erilaisella nopeudella itäviä siemeniä, ja esim.

eri lämpötiloissa tämä 'nopeusjakautuma' on erilainen. Lämpötilan ja kosteuksien säätö kävi vaivattomasti idätykseen käytetyssä keskoskaapissa, joskin koko idätys- ja mittauslaitteiston hallinta vaatii harjaantumista.

#### 42. KEHITYSVAIHEEN SEURAAMINEN

Itävien siementen kehityksen tarkka seuraaminen on sangen vaikeaa, vaikka käytettävissä on useita metodeja. Tällä kertaa käytettiin kumulatiivista hengitystä ja itäneiden siementen osuutta. Näiden kahden metodin antamat tulokset ovat melko samantapaisia. Kuusen siemenet näyttävät kuluttavan eri lämpötiloissa varsin erilaisia määriä kuiva-ainetta itutainta kohden. Näin ollen siementen täytynee kuluttaa matalissa lämpötiloissa suurenergisempiä yhdisteitä kuin korkeammassa lämpötiloissa. Tämä tulos viittaa mahdollisuuteen korjaustekijöillä kehittää kumulatiivista respiraatiota kehityksen seuraamisessa. Myös siementen alkuiden mitoosiaktiiviteetin ja hengityksen välinen riippuvuus (NYMAN 1963) ansaitsisi lähempää tutkimista.

Käyttämämme kumulatiivinen respiraatio kehitysvaiheen kuvaajana on ideaaltaan lähellä SARVAKSEN (1970) esittämiä ajatuksia vuotuisen periodin kulusta.

#### 43. MALLIN TOIMINTA

Itämisalustan kosteuden ja lämpötilan välillä on selvä yhdysvaikutus. 15° C:n vakiolämpötilassa ei eri kosteuksien välillä ollut kovinkaan suuria eroja, kun taas 25° C:n lämpötilassa oli 100 % kosteus selvästi edullisin idännälle, kuten kuvista 3 ja 4 on havaittavissa. Tällaiset yhdysvaikutukset aiheuttavat hankaluuksia käytettäessä regressioanalyysiä. Mutta tässä käytetty malli on niin joustava, että tämä yhdysvaikutus ei aiheuta vaikeuksia.

Mallin testaamiseksi tehdyt ajot, joissa vaihdeltiin lämpötilaa ja alustan kosteutta, antoivat mielenkiintoisia tuloksia. Tosin tulokset eivät aina vastanneet odotuksia. Mallin mukaan laskettu hengitys oli 29° C:ssa huomattavasti pienempi kuin mitattu hengitys. Ero alkoi kuitenkin pienentyä selvästi, kun 29° C:n lämpötilaa oli jatkunut 12 tuntia. Ilmiö on luultavasti yhteydessä vaihtolämpötilan käyttömahdollisuuteen idätyskokeissa (SIMAK 1967).

Suoritetuissa testiajoissa malli pystyi ennustamaan mitatun hengityksen vähintään tyydyttävästi seitsemässä tapauksessa kymmenestä. Epäonnistuneissa tapauksissa saattaa osa johtua menetelmällisistä virheistä, sillä idätys- ja mittausysteemi oli, kuten sanottu, melko arka teknillisille häiriöille. Kaksi kolmesta epäonnistuneesta tapauksesta sattui 80 % kosteudessa. Tämä saattaa olla yhteydessä aikaisemmin käsiteltyyn omituiselta vaikuttavaan käyttäytymiseen ko. kosteudessa.

Käytetty malli ei siis aina kuvannut tyydyttävästi siementen erittämän hiilidioksidin määrää. Malli olisi voitu myös konstruoida käyttäen oletuksia:

1. Siementen erittämän hiilidioksidin määrä riippuu itämiseen käytetystä ajasta, alustan kosteudesta ja lämpötilasta.

2. Siementen erittämän hiilidioksidin määrä riippuu lämpösummasta, alustan kosteudesta ja lämpötilasta.

Edellä esitettyjä oletuksia 1 ja 2 (ja samaa laskentatekniikkaa) käyttäen konstruoitu malli antaa selvästi heikompia tuloksia kuin tässä käytetty malli (vrt. kuvat 1 ja 2). Kuitenkin käytettyä mallia voidaan parantaa mm. ottamalla huomioon vaihtolämpötilan ja mahdollisesti pienten kosteusvaihtelujen edullisuus idännälle.

#### LÄHDEKIRJALLISUUS

- HARI, P. 1968. A growth model for a biological population, applied to a stand of pine. *Comm. Inst. For. Fenn.* 66.7.
- » — 1972. Stage of development in biological models of growth and maturation (in prep.).
- » — , LEIKOLA, M. & RÄSÄNEN, P. 1970. A dynamic model of the daily height increment of plants. *Ann. Bot. Fennici* 7: 375—378.
- HATANO, K-I. & ASAKAWA, S. 1964. Physiological processes in forest tree seeds during maturation, storage and germination. *Intern. Rev. of Forestry Research* 1: 279—323.
- KIENITZ, M. 1879. Vergleichende Keimversuche mit Waldbausamen aus klimatisch verschieden gelegenen Orten Mitteleuropas. *Diss. Heidelberg. Bot. Untersuch. v. N.J.C. Müller* 2.
- LARCHER, W. 1969. Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees. *Photosynthetica* 3: 150—166.
- LYR, H., POLSTER, H. & FIEDLER, H-J. 1967. *Gehölzphysiologie*. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- MORK, E. 1933. Temperaturen som foryngelsefaktor i de Nord-Trønderske granskoger. *Medd. fr. D. Norske Skogfors.* v. 5.1.
- » — 1937. Gran- og furufrøets spiring ved forskjellig temperatur og fuktighet. Summary: Germination of spruce and pine seed at various temperatures and degrees of moisture. *Medd. fr. D. Norske Skogfors.* v. 6.1.
- MÜLLER-OLSEN, C., SIMAK, M. & GUSTAFSSON, Å. 1956. Germination analyses by the X-ray method: *Picea Abies* (L.) Karst. *Sammanfattning: Röntgenfotografering vid grobarhetsanalyser av gran.* *Medd. fr. St. skogsf. inst.* 46.1.
- NYMAN, B. 1963. Studies on the germination in seeds of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) with special reference to the light factor. *Sammanfattning: Studier över frögroningen hos tall med särskild hänsyn till ljusfaktorn.* *Stud. For. Suecica* 2.
- Proceedings of the International Seed Testing Association. 1966. 31.4. Wageningen.
- ROHMEDER, E. 1951. Beiträge zur Keimungsphysiologie der Forstpflanzen. München.
- SARVAS, R. 1950. Effect of light on the germination of forest tree seed. *Oikos* 2.1.
- » — 1969. Genetical adaptation of forest trees to the heat factor of the climate. *Second World Consultation on Forest Tree Breeding* 2.15.
- » — 1970. The annual development cycle of forest trees. IUFRO, Section 22. Working



group meeting on the sexual reproduction on forest trees, Varparanta, Finland 25. 5.—5. 6. 1970.

SCHÖNBORN, A. von. 1964. Die Atmung der Samen. München.

SIMAK, M. 1967. Fröanalyser på tall och gran. I. Groningsbetingelser. Summary: Seed analyses of pine and spruce. I. Conditions for germination. The Royal College of Forestry. Department of Reforestation. Research Notes 12.

YLI-VAKKURI, P. 1961. Emergence and initial development of tree seedlings on burnt-over forest land. Seloste: Taimien syntymisestä ja alkukehityksestä kulotetuilla alueilla. Acta For. Fenn. 74. 1.

#### SUMMARY:

#### THE EFFECT OF TEMPERATURE AND MOISTURE ON GERMINATION AND CO<sub>2</sub>-OUTPUT OF SPRUCE (*Picea abies* (L.) Karst.) SEEDS IN A CONTROLLED ENVIRONMENT

The present study is an attempt to assess, from a theoretical viewpoint and with the technics of measurement in mind, the usability of respiration (as indicated by the CO<sub>2</sub> release) and cumulative respiration in the observation of the progress of seed germination in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) as well as the influence of air temperature, substrate moisture and the stage of physiological development of seeds on respiration. Furthermore, the reserve nutrient consumption and the possible uptake of mineral nutrients were kept under observation during the first 9—11 days after seeding.

The seed which was used in the study was from Kuorevesi, Central Finland. According to analysis of X-ray photographs of the seeds, their germination capacity was 86.6 %. The germination rate, as determined in a Jacobsen apparatus (10 days), was 67.5 %.

Seed lots with a weight of one gram each were first germinated at constant temperatures of 16, 20, 25 and 29° C ( $\pm 1^\circ$  C). The substrate used was fine sand, the moisture content of which was constantly kept at 100, 80, 60, 40 or 20 % in a moisture equivalent of 80 g H<sub>2</sub>O/250 g of sand. The pH of the substrate was 4.9. The light reaching the experiment consisted of diffuse daylight ( $\geq 20$  lux). CO<sub>2</sub> release was determined at 6 min. intervals using a URAS 1 gas analyzer. On the basis of these basic germinations a respiration, or germination model was constructed, the validity of which was tested by changing the temperature and moisture conditions during the germination process.

Table 1, p. 14, shows the stages of external development of the seeds after germination.

The germination model was constructed as follows:

Let  $t$  = time,  $x$  = air temperature,  $y$  = substrate moisture,  $R(t)$  = cumulative respiration of the seeds until the time  $t$  and  $r(t) = \frac{dR(t)}{dt}$ . In accordance

with its definition,  $r$  = the respiration per unit time. As can be seen from Fig. 2, there is a close correlation between the stage of physiological development of seeds and cumulative respiration.

The quantity of CO<sub>2</sub> released,  $r(t)$ , at the time  $t$  depends on environmental factors (temperature and substrate moisture) and the stage of physiological development of the seeds, which can be described by the cumulative respiration,  $R$ . On the basis of the hypothesis mentioned in the foregoing, the model defined by equation (2) is arrived at.

The model represented by equation (2) was analysed using the smallest possible number of assumptions. First, the functions  $g(x_i, y_j, R)$ , which were to be used in interpolation, were determined using respiration values under constant conditions ( $x_i, y_j$ ). Thereafter the function  $g$  could be estimated for any conditions using equation (3). The method has been described in more detail by HARI (1968).

Two germination series with varying temperatures and substrate moistures were performed in order to test the model. These germination series covered ten combinations of the temperature and substrate moisture. Figs. 6, 7 and 8 show the CO<sub>2</sub> release in three cases as calculated from the model and, on the other hand, as recorded on the basis of measurements. In seven cases, the results obtained may be considered as having been successful, inasmuch as they resembled those presented in Figs. 6 and 7; in three cases, on the other hand, the results obtained did not correspond to the expectations, but were of a similar kind as those presented in Fig. 8. In the evaluation of the results obtained, it should be kept in mind that the CO<sub>2</sub> releases recorded by measurements and, on the other hand, by calculation, are completely independent of each other.

The results of the experiments performed can be summarized as follows:

1. The stage of physiological development of the seeds can be rather well described by means of the cumulative CO<sub>2</sub> release (Fig. 2)
2. There is a strong interaction in the CO<sub>2</sub> release between the moisture of the substrate and the air temperature (Figs. 3 and 4).
3. When equation (2) is used to describe the CO<sub>2</sub> release, this interaction is clearly weakened. It is consequently due to a large extent, to differences in the rate of development in the early phases of germination (Figs. 3—6).
4. The CO<sub>2</sub> release values obtained through calculation using the model worked out were in a fairly good conformity with those obtained by measuring in seven cases out of ten.
5. The CO<sub>2</sub> release from the seeds showed a close correlation with the percentage germinated seeds (Fig. 2). The loss in dry weight of the seeds per germinated seed, however, seemed to be greater at higher (29° C) than at lower (16° C) temperature.
6. The ash content of germinating seeds showed only a slight or no increase during the first 9—11 days after seeding.