

SILVA FENNICA

Vol. 7 1973 N:o 4

Sisällys Contents	OLAVI LUUKKANEN: Havaintoja kuusen vapaa- pölytysjälkeläistöjen ja männyn metsikköalku- perien CO ₂ -aineenvaihdunnasta 225
	<i>Summary: Observations on CO₂ exchange in open- pollinated progenies of Norway spruce and provenances of Scots pine 276</i>
	TAPIO LEHTINIEMI: Turvepuristeet ja männyn kylvö 277
	<i>Summary: Use of peat briquettes in seeding of Scots pine 282</i>
	RIHKO HAARLAA: Maaston vaikutuksesta metsä- teiden rakennukseen 284
	<i>Summary: On the effect of terrain on forest road construction 308</i>
	LEO HEIKURAINEN: Metsäojitustoiminta ja toimen- pideraja. Soiden metsänkasvatuskelpoisuuden mää- rittymenettelmien vertailua ja toiminnan arviointia 310
	<i>Summary: The profitability limit in forest drainage. Comparison of methods describing the suitability of peatlands for forest drainage and a critical judgment of the present and future activities. 337</i>
	Uutta kirjallisuutta 340

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:

MATTI KÄRKKÄINEN

EDITORIAL BOARD:

MAX HAGMAN (Chairman), YRJÖ VUOKILA (Vice Chairman),
J. E. ARNKIL, VELI-PERKA JÄRVELÄINEN, OLLI MAKKONEN,
MATTI NUORTEVA, and KUSTAA SEPPÄLÄ (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

NELJÄNNEKVUOSITTAIN ILMESTYVÄ METSÄTIETEELLINEN
AIKAKAUSKIRJA

JULKAISIJA:

SUOMEN METSÄTIETEELLINEN SEURA

TOIMISTO:

Unioninkatu 40 B, 00170 Helsinki 17

TOIMITTAJA:

MATTI KÄRKKÄINEN

TOIMITUSKUNTA:

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

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

Tilauksia ja julkaisuja koskevat tiedustelut osoitetaan Seuran toimistolle. *Silva Fennican* tilaushinta on 20 mk.

SILVA FENNICA VOL. 7, 1973, N:o 4: 255–276

HAVAINTOJA KUUSEN VAPAAPÖLYTYSJÄLKEÄISTÖJEN JA MÄNNYN METSIKKÖALKUPERIEN CO₂-AINEEN- VAIHDUNNASTA

OLAVI LUUKKANEN

SUMMARY:

*OBSERVATIONS ON CO₂ EXCHANGE IN OPEN-POLLINATED PROGENIES
OF NORWAY SPRUCE AND PROVENANCES OF SCOTS PINE*

Saapunut toimitukselle 24. 9. 1973

Viidestä kuusen pluspuujälkeläistöstä ja kahdestakymmenestä männyn plusmetsikkö-alkuperästä tutkittiin fotosynteesi ja pimeänhengitys vakio-olosuhteissa. Tuloksia verrattiin taimien kasvuun.

Jälkeläistöjen ja metsiköiden välinen vaihtelu kyseisten tunnusten osalta oli huomattava, mutta suuren yksilöiden välisen vaihtelun ja virhetekijöiden vuoksi eroja ei pystytty osoittamaan tilastollisesti merkitseviksi. Puulajit erosivat toisistaan selvimmän siinä suhteessa, että männyn valokompensaatiopiste oli alhaisempi kuin kuusen vastaava arvo.

Yhteyttämistehon ja -kapasiteetin välillä todettiin sekä kuusen että männyn taimissa selvä positiivinen riippuvuus. Selvin yhteyttämistunnuksen ja kasvun välinen korrelaatio havaittiin männyn kasvun (kuivapainon) ja nettoyhteyttämiskapasiteetin välisessä positiivisessa riippuvuudessa.

Mittauslaitteistosta todettiin, että infrapuna-analysaattorin ohella nyt käytetty avoin mittaussysteemi yhdistettynä usean mittauskammion (kyvetin) yhtäaikaiseen käyttöön sallii suurehkojen taimierien verrattain nopean käsittelyn. Menetelmä on lisäksi helposti kehitettävissä kenttäkelpoiseksi. Virhevaihtelu ja alhainen mittaustarkkuus saattavat kuitenkin rajoittaa menetelmän käyttöä geneettisissä tutkimuksissa. Tarkempia tuloksia saadaan joko suljetun mittaussysteemin avulla lähinnä laboratorio-oloissa taikka esimerkiksi pidentämällä mittausaikaa.

1. JOHDANTO

Puiden CO₂-metabolian vaihtelua on kirjallisuudessa käsitelty perusteellisesti (esim. KRAMER & KOZLOWSKI 1960, KOZLOWSKI & KELLER 1966, LYR & al. 1967; KOZLOWSKI 1971 a, b; LARCHER 1969). Myös katsauksia puiden fotosynteesin ja hengityksen geneettisestä vaihtelusta on ilmestynyt (esim. FERRELL 1970, LUUKKANEN 1972). Näistä käy ilmi, että geneettistä vaihtelua on voitu todeta puiden CO₂-metabolian kaikissa tärkeimmissä osatekijöissä, nimittäin fotosynteesissä, pimeähengityksessä ja fotorespiraatiossa. Myös geneettisten tunnusten kuten heritabiliteetin arvioiminen tällaisten tekijöiden osalta on ollut mahdollista (CAMPBELL & REDISKE 1966, LEDIG & PERRY 1967).

Metsäpuiden lajinsisäisen fysiologigeneettisen vaihtelun selvittelyissä materiaalin hankintavaikkeudet, puuyksilöiden yleensä pitkä sukupolviaika sekä keinollisen risteyttämisen teknilliset vaikeudet rajoittavat geneettisten tutkimusten tarkkuutta. Männyn fotosynteesin lajinsisäistä vaihtelua on Suomen oloissa aikaisemmin tutkittu siementaimialkuperistä (TIGERSTEDT 1965, GORDON & GATHERUM 1968). Kuusen CO₂-metabolian vaihtelua on selvitetty vapaapölytysjälkeläistöissä (PELKONEN 1973).

Suomalaisissa enempää kuin muuallakaan suoritetuissa CO₂-aineenvaihdunnan tutkimuksissa ei vielä ole pystytty selvittämään fotosynteesin ja kasvun välisiä riippuvuussuhteita siinä määrin, että jotakin yhteyttämisen tunnusta voitaisiin käyttää nopeakasvuisuuden valintaperusteena metsänjalostuksessa. Toisaalta on voitu jo todeta, miten nopeasti ja herkästi CO₂-mittaukset antavat kuvan puuyksilöiden reaktiosta ympäristötekijöiden vaihteluun (esim. HARI & LUUKKANEN 1973). Yleisemminkin on päätelty, että olisi pyrittävä yhdistämään fotosynteesin mittaukset kasvun mittauksiin entistä kiinteämmin (FERRELL 1970). Täten pitempiaikaisten molemmat keinot yhdistävien tutkimusten avulla voitaisiin myös fotosynteesimittauksia käyttää apuna uusien metsäpuualkuperien ja -lajikkeiden valinnassa ja kehittämisessä.

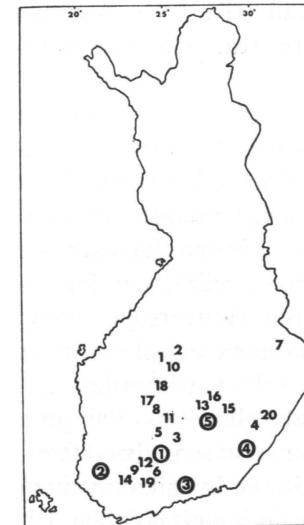
Käsilläolevassa työssä on tarkoituksena ollut kartoittaa eräitä perusteita Suomen metsäpuiden kaasuaineenvaihdunnan tutkimusta varten. Ensimmäisenä, metodologisena tavoitteena on ollut sopivan laitteiston konstruointi fotosynteesin ja pimeähengityksen geneettisen vaihtelun tutkimista varten, erityisesti silmälläpitäen suurien koe-erien mahdollista analyysiä. Toisena tavoitteena on ollut alustavasti tutkia puupopulaatioiden välistä ja niiden sisäistä fotosynteesin ja pimeähengityksen geneettistä vaihtelua sekä CO₂-metabolian ja kasvun välisiä riippuvuussuhteita.

Tämä työ kattaa Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitoksessa meneillään olevien fotosynteesitutkimusten alkuvaiheet. Käsilläoleva työ ja siihen paljolti menetelmien osalta perustuvat nykyiset tutkimukset eivät olisi olleet mahdollisia ilman lukuisten henkilöiden apua

ja myötävaikutusta. Professori PAAVO YLI-VAKKURI ja tohtori JUHANI SARASTO antoivat käyttöni tutkimustilat ja URAS-laitteen. Oy Santasalo-Sohlberg Ab auttoi mittauskyvettien suunnittelussa ja rakentamisessa. Lopullisen laiteratkaisun toteuttamisessa antoi korvaamatonta apua lisensiaatti PERTTI HARI, joka myös on lukenut tämän työn käsikirjoituksen. Suuren osan CO₂-mittauksista sekä punnitukset suoritti preparaattori AINO PIISPANEN. Laskennassa avusti metsäylioppilas EVA LIHKANEN. Taloudellista tukea olen saanut Suomen Akatemialta ja Suomen Metsätieteelliseltä Seuralta. Näille kaikille ja tässä mainitsematta jääville työhön myötävaikuttaneille lausun parhaimmat kiitokseni.

2. AINEISTO JA MENETELMÄ

Koemateriaalina käytettiin Etelä- ja Keski-Suomen kuusen pluspuiden vapaapölytysjälkeläistöjä ja männyn plusmetsiköiden siementaimialkuperiä. Kuusen jälkeläistöjä oli viisi ja männyn alkuperiä kaksikymmentä; siemenlähteiden kasvupaikat ja tunnusnumerot ilmenevät kuvasta 1. Jokaisesta



Kuva 1. Kokeissa käytetyn taimimateriaalin siemenlähteet. Kuusen pluspuut on merkitty rengastetuin, männyn plusmetsiköt rengastamattomin numeroin, jotka ovat samat kuin taulukoissa 1–4.

Figure 1. Seed sources of the plant material used in the experiments. Plus trees of Norway spruce are indicated by circled, plus stands of Scots pine by uncircled figures, which refer to Tables 1–4.

kuusijälkeläistöistä mitattiin kahdeksan taimen fotosynteesi ja hengitys. Mäntyalkuperistä tutkittiin kustakin neljä tainta. Koetaimia oli siten yhteensä 40 kuusta ja 80 mäntyä.

Siemenet kylvettiin Metsänjalostussäätiön Haapastensyrjän metsänjalostuskeskuksessa muovihuoneeseen, peruslannoitettuun kasvuturpeeseen keväällä 1968. Kasvukauden päätyttyä taimet nostettiin penkeistä paakkuina ja koulittiin välittömästi taimitarhalla irrallisiin muoviruukkuihin samaan peruslannoitettuun kasvuturpeeseen, jossa taimet aikaisemmin olivat kasvaneet. Tämän jälkeen taimet kuljetettiin Helsinkiin ja sijoitettiin kasvihuoneeseen. Taimet siirrettiin 20. 11. uusiin ruukkuihin, joihin käytettiin

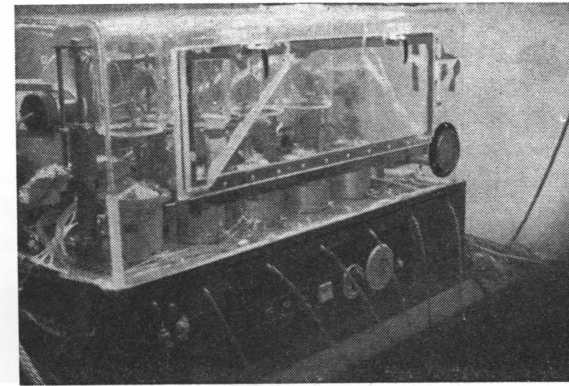
Helfert Multitopf 70 DBP muovisia ruukkukennoja. Kukin kennosto oli 30×54 cm:n kokoinen ja koostui 24:stä 8 cm korkeasta ja n. 6 cm läpimitaltaan olevasta ruukusta. Kennostoihin sijoitettiin taimet toistoittain arvotussa rivijärjestyksessä. Kasvihuoneen ilman lämpötilan ja suhteellisen kosteuden vaihteluja seurattiin Lambrechtin viikon vedolla varustetuilla termohygrorafeilla.

Koetaimet kasteltiin vesijohtovedellä aina tarpeen vaatiessa. V. 1969 taimia lannoitettiin huhti—toukokuussa viisi kertaa viikon väliajoin 0.5 %:n vahvuisella nestemäisen Super Y-lannoksen laimennoksella ja tämän jälkeen kolme kertaa 0.2 %:n vahvuisella Kastelu Y-lannoksella. Viimeksi mainittua lannoitetta käytettiin myös v. 1970, jolloin huhti- ja heinäkuun välisenä aikana sitä annettiin yhteensä viisi kertaa koetaimille edellä mainittu määrä. Päivän pituus säädettiin Floralux-loisteputkien ja aikakytkimen avulla 13 tunniksi marraskuusta 1968 huhtikuuhun 1969. Lisävalaistuksen voimakkuus oli n. 2700 luksia. Loisteputket otettiin käyttöön jälleen lokakuun lopulla v. 1969, jolloin päivän pituudeksi säädettiin 12 h. V. 1970 maaliskuun—huhtikuun ajaksi valoperiodi pidennettiin 16 tunniksi vuorokaudessa.

Pian koulinnan jälkeen, joulukuussa v. 1968, katkaistiin männyn taimet heti päätesilmun alapuolelta pituuskasvun hillitsemiseksi. Tämän seurauksena vuoden 1969 aikana sekä taimien tyvellä että lähellä katkaisukohtaa profotyllien hangassa olevat proventiiviset silmut alkoivat muodostaa sivuversoja, joihin puolestaan syntyi normaaleissa toisen vuoden kasvaimissa esiintyviä tavallisia kääpiöversoja. Sivuversoihin syntyi viimeisen kasvukauden aikana yleensä yksi vuosikasvain. Myös uusia sivuversoja syntyi vielä v. 1970; ennen männyntaimien mittausten aloittamista vuosikasvaimet olivat yleensä lopettaneet kasvunsa ja versoissa oli selvät päätesilmut.

Mittauslaitteiston tärkeimpänä osana oli mittausalueella 100—500 ppm CO₂ varustettu Hartman & Braun URAS 1-infrapunakaasuanalysointilaitteisto. Saman valmistajan toimittajia olivat seuraavat lisälaitteet: kuusikanavainen kaasunvaihtokytkin, Minicomp-kuusipistepiirturi, maksimiteholtaan 300 l/h oleva kalvopumppu sekä kaasunvirtausmittari (mittausalue 55—65 l/h). Kalibrointikaasuna käytettiin 100 ppm ja 310 ppm CO₂ työssä sisältäviä kaasuseoksia.

Mittauskammioiden eli kyvettien rakentamisessa lähtökohtana oli useamman koetaimen yhtäaikaisen mittauksen mahdollistaminen sekä toisaalta pyrkimys välttää epänormaaleja lämpö- ja CO₂-olosuhteita. Kuvista 2 ja 3 näkyy lopullinen vuosina 1968—1970 kehitetty kyvettikonstruktio. Siinä oli keskeisenä osana kuvassa 2 näkyvää »kyvettikaappi» (alkuaan keskoskehto), joka teki mahdolliseksi ympäristöolosuhteiden melko tarkan säätelyn mittausten aikana riippumatta huoneilman CO₂-pitoisuuden tai lämpötilan vaihteluista. Kaapin sisälle rakennettiin viisi aukeavaa kyvettä akryyli-



Kuva 2. Kyvettikaappi (keskoskehto) ja sen sisään rakennetut viisi kyvettä.

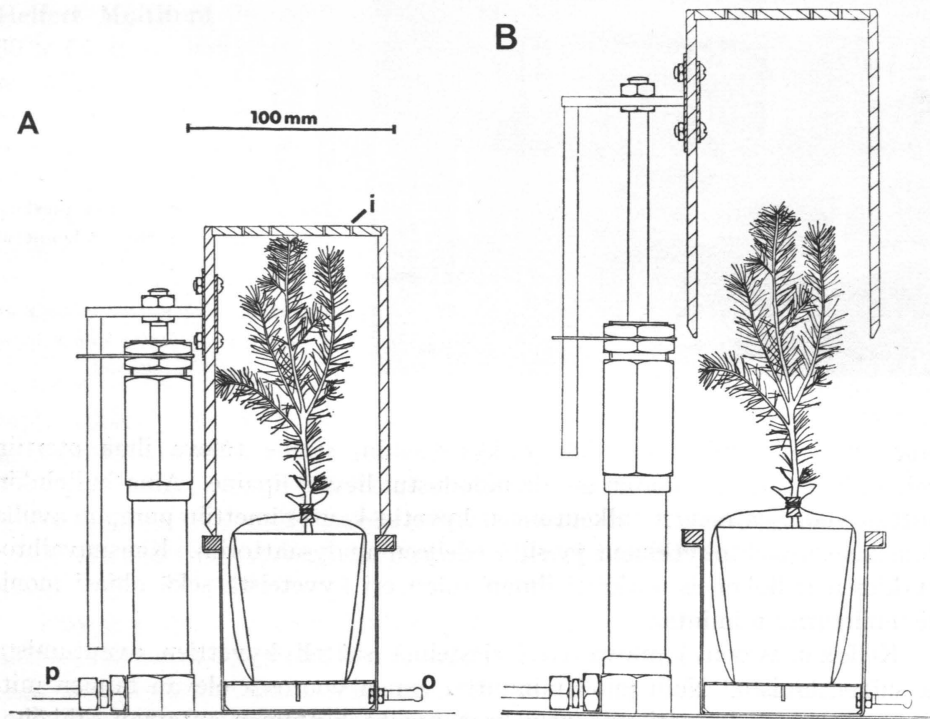
Figure 2. Chamber (originally an incubator for infants) with a series of five cuvettes.

muovista. Kaappiin (ja edelleen kyvetteihin) sisälle tuleva ilma otettiin painesäiliöstä; täten kaapin sisälle muodostui lievä ylipaine. Aina kulloinkin mittausvuorossa olevan sulkeutuneen kyvetin kautta imettiin pumpun avulla ilma kaasunvaihtokytkimen ja siitä edelleen analysointilaitteeseen. Kaasunvaihtokytkimen kellokoneisto ajoitti ilman tulon eri kyveteistä sekä ohjasi monipistepiirturin toimintaa.

Kellokoneistoon kuuluva relejärjestelmä sääteli kyvettien avautumista ja sulkeutumista. Noin puoli minuuttia ennen vuorossa olevan taimen mittausta kyseinen kyvetti sulkeutui kaasunvaihtokytkimen antaman sähköimpulssin ja erilliseen paineilmajärjestelmään kuuluvan magneettiventtiilin ohjaamana (venttiili sulkeutui ja kuvassa 3 näkyvän painesylinterin jousi painoi kyvetin kiinni). Vastaavasti n. puoli minuuttia (tasan minuutin kestäneen) mittausjakson päättymisen jälkeen sähköimpulssi avasi magneettiventtiilin ja sylinterin ilmanpaine avasi kyvetin, joka jäi avoimeksi siihen asti kunnes samat impulssit toistuivat. Varsinainen mittausjakso oli siis minuutin mittainen, mutta kyvetti pysyi sulkeutuneena kerrallaan n. kaksi minuuttia ja avautuneena n. neljä minuuttia.

Tehokkaimmaksi jäädytysmenetelmäksi todettiin erilliseen pakaste-arkkuun sijoitetun jäädytysnesteen (veden ja propylenglykolin seos) kierrätys kyvettikaapin jäädytysputkiston läpi. Lämpötilan säätö automatisoitiin termostaatin avulla, jonka anturiosa sijaitsi kaapissa ja joka kytki käyntiin jäädytysnestettä kierrättävän pumpun aina kun lämpötila kohosi tietyn säädetyin rajan yläpuolelle. Milloin käytössä ollut lämpötila-alue (esim. hengityksen mittauksissa) edellytti myöskin lämpötilan kohottamista huoneilman lämpötilan yläpuolelle, käytettiin hyväksi kyvettikaappiin sisällytettyä lämmityskierukkaa termostaateineen.

Lämpötilan jatkuvaa tarkkailua varten käytettävissä oli Honeywell Electronik 15-kaksitoistakanavainen lämpötilapiirturi. Siihen liitetyt kupari-konstantaanitermoelementit sijoitettiin kyvetteihin (kiinni koetaimiin lat-



Kuva 3. Kaavakuva pneumaattisesti toimivasta kyvetistä. Mittauksen aikana kyvetin ollessa kiinni (A) ilmavirta kulkee kyvetin katto-osan reikien (i) kautta taimen ohi ja poistuu alaosan kautta (o) edelleen kaasuanalysaattoriin. Kyvetiä liikuttavan paineilman liitäntä kohta (p) näkyy myös kuvassa. Mittausten välisen ajan kyveti on auki asennossa B.

Figure 3. Diagram of the pneumatically operated cuvette. During measurement the cuvette is closed (A) and air is drawn in through inlet holes (i). Having passed the plant, the air flows from the outlet (o) to the gas analyzed. Between measurements the cuvette is open as indicated in position B.

vuston keskikohdan korkeudelle) sekä lämmönsäätöjärjestelmän kriittisiin kohtiin. Kyvetien lämpötila pysytettiin sekä fotosynteesin että hengityksen mittauksissa mahdollisimman lähellä 25 astetta. Kyvetin sulkeutumisen ym. aiheuttaman vaikeasti kontrolloitavan vaihtelun vuoksi koetaimien välittömässä läheisyydessä mitattu lämpötila vaihteli mittausten aikana $n. \pm 1^\circ$.

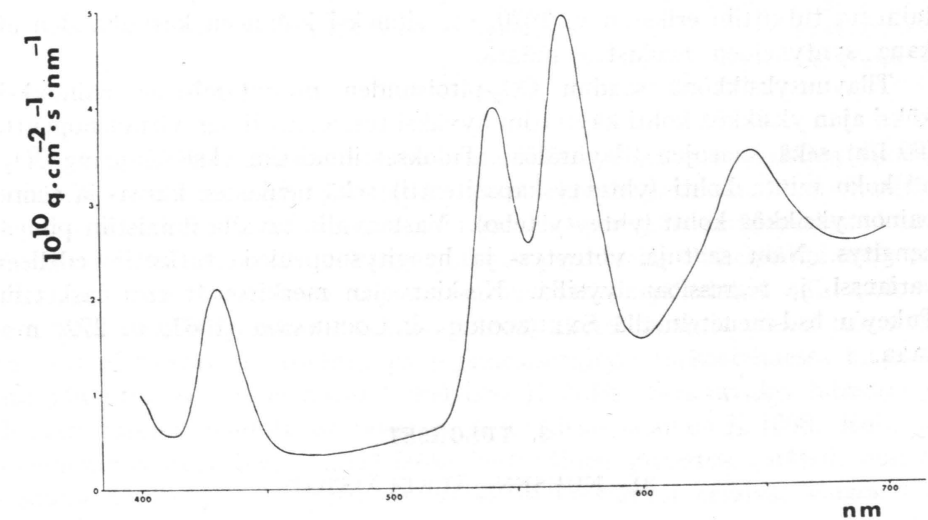
Alustavissa kokeissa käytettiin mitattavan ilman kuivaamiseen sekä jäähdytysmenetelmää että silikageeliputkia. Jäähdytysmenetelmässä ilma johdettiin jokaisesta kyvetistä jäähauteeseen upotettuun omaan kupariputkeensa ennen CO_2 -pitoisuuden mittausta. Mittausta häiritsevää liikavesi tiivistyi tähän putkistoon, josta se aika ajoin poistettiin. Varsinaisissa mit-

tauksissa käytettiin kuitenkin silikageelikuivausta, koska se osoittautui käytännössä helpommaksi menetelmäksi.

Kyvettikaappiin ilman säiliöstä tuleva kuiva ilma puolestaan kostutettiin tislattua vettä sisältävässä pullossa ennen kaappiin johtamista. Kaappiin kuuluva vesisäiliö pidettiin lisäksi vedellä täytettynä. Tuloksena oli, että koetaimia mittausten aikana ympäröivän ilman suhteellinen kosteus pysyi varsin tasaisena $n. 80\%$:ssa.

Kuusentaimien CO_2 -mittaukset tapahtuivat 20.–24. 7. 1970, männyntaimien mittaukset 1. 9.–1. 10. 1970. Taimien käsittelyn ensimmäisenä vaiheena ennen varsinaisten mittausten aloittamista oli perinpohjainen kastelu edellisenä päivänä ja taimien sijoittaminen pimeään. Seuraavana aamuna taimien juuristoa ympäröivä muoviruukku suljettiin kaksinkertaiseen polyetyleenipussiin käyttämällä taimen rungon ympärillä vaahtomuovitiivistettä. Taimet sijoitettiin tämän jälkeen kyvetteihin samassa järjestyksessä, missä ne olivat olleet alkukasvatuksen ajan. Täten esimerkiksi kuusia, joita kokeeseen sisältyi viisi jälkeläistöä, voitiin mitata aina kokonainen toisto kerrallaan. Samana päivänä voitiin yleensä mitata joko kaksi sarjaa (10 kpl) kuusentaimia tai yksi sarja (5 kpl) männyntaimia.

Kyvetteihin sijoittamisen jälkeen taimet valaistiin $n. 9 \text{ cm:n}$ korkeudelle kyvettikaapin katosta sijoitetun kahden 500 W:n tehoisen sekavalolampun (Philips) avulla. Valon voimakkuus kyvetin sisällä oli $n. 15\,000$ luksia eli



Kuva 4. Fotosynteesin mittauksen aikana käytetyn valon spektraalijakautuma ja voimakkuus. Figure 4. Spectral distribution and intensity of the light source during measurements of photosynthesis.

40 Wm⁻². Valon voimakkuuden mahdollisia vaihteluja seurattiin valokennon ja ampeerimittarin (Zeiss) avulla päivittäin (merkittävää vaihtelua ei havaittu). Valon spektraalijakautuma mitattiin kvanttitrillillä (QSM 2400, valmistaja IRD Ab, Ruotsi). Mittausten aikana käytetyn valon laatu ja intensiteetti ilmenevät kuvasta 4.

Taimien kyvettikaappiin sijoittamisen jälkeen kaapin ilman CO₂-pitoisuus oli aluksi korkea väistämättömän kontaminaation vuoksi. Noin puoleentoista tunnin kuluessa ilman CO₂-pitoisuus oli saavuttanut 350 ppm:n tason, jota käytettiin standardipitoisuutena yhteytysnopeuksien eroja laskettaessa. Vertailuarvo saatiin analysointorin kaasunvaihtokytkimien kuudenteen kanavaan liitetyn, kyvettikaapista lähtevän ilmaputken kautta. Analysointorin piirturin liuskalta luettiin CO₂-pitoisuuden erot kunkin taimen osalta yhden ppm:n tarkkuudella.

Yhteytyksen mittauksen jälkeen kyvettikaappi pimennettiin valoa läpäisemättömällä peitteellä, jolloin hiilidioksidipitoisuus taimien hengityksen vuoksi alkoi kohota. Noin tunnin kuluttua oli raja-arvoksi valittu 400 ppm:n pitoisuus saavutettu, ja tällöin voitiin samalla tavalla kuin yhteyttämistä mitattaessa laskea taimien pimeähengitys erona vertailukanavan ilmaiseen CO₂-pitoisuuteen.

Hiilidioksidinmittauksen jälkeen kunkin koetaimen koko mitattiin punnitsemalla erikseen verson ja neulasten tuore- ja kuivapainot (viimeksi mainitut yli yön 100°:n lämpötilassa tapahtuneen kuivauksen jälkeen). Kuusen taimista mitattiin myös koko taimen ja latvakasvaimen pituus. Männyn taimista tutkittiin erikseen v. 1970, so. viimeksi kuluneen kasvukauden aikana syntyneiden neulasten määrä.

Tilavuusyksikkönä saadun CO₂-pitoisuuden muuntamiseksi painoyksiköksi ajan yksikköä kohti käytettiin hyväksi tunnettua ilman virtausnopeutta (60 l/h) sekä kaasujen tilayhtälöä. Tulokset ilmaistiin yksiköissä mg CO₂ · h⁻¹ koko tainta kohti (yhteytyskapasiteetti) sekä neulasten kuiva- ja tuorepainon yksikköä kohti (yhteytysteho). Vastaavalla tavalla ilmaistiin pimeähengitys. Näin saatuja yhteytys- ja hengitysnopeuksia tutkittiin edelleen varianssi- ja regressioanalyysillä. Keskiarvojen merkitsevät erot laskettiin Tukey'n hsd-menetelmällä SNEDECORIN & COCHRANIN (1967, p. 272) mukaan.

3. TULOKSET

31. KUUSEN JÄLKEÄISTÖT

311. Kuusen fotosynteesin vaihtelu

Taulukosta 1 ilmenevät jälkeläistöittäin tainta kohti sekä neulasten painoyksikköä kohti lasketut yhteytysnopeuden keskiarvot. Sekä neulasten

tuorepainoa että niiden kuivapainoa on käytetty tässä taulukossa yhteytysnopeuden (yhteytystehon) laskentaperusteena. Tainta kohti laskettu yhteytysnopeus ilmaisee yhteytyskapasiteetin.

Taulukko 1. Kuusen jälkeläistöjen fotosynteesin (P) ja hengityksen (R) keskiarvot sekä näiden vaihtelun merkitsevyys (hsd- ja F-arvot).

Table 1. Means of photosynthesis (P) and respiration (R) in progenies of Norway spruce and the significance (hsd and F values) of the variation between progenies.

Jälkeläistö <i>Progeny</i>		CO ₂ -vaihto — CO ₂ exchange mg CO ₂ · h ⁻¹								
		Neulasten kuivapainoyksikköä (g) kohti <i>Per g of needles, dry wt.</i>			Neulasten tuorepainoyksikköä (g) kohti <i>Per g of needles, fresh wt.</i>			Tainta kohti <i>Per seedling</i>		
N:o No.	Tunnus <i>Label</i>	P	R	P+R	P	R	P+R	P	R	P+R
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	65—E-2657	-0.111	1.576	1.466	-0.066	0.647	0.581	-0.176	1.551	1.375
2	65—E-2921	-0.127	1.546	1.419	-0.048	0.571	0.523	-0.256	1.538	1.282
3	65—F-2958	0.045	1.405	1.450	-0.013	0.551	0.544	-0.094	1.457	1.362
4	65—E-3818	-0.318	2.602	2.285	-0.207	1.038	0.830	-0.162	1.389	1.227
5	65—K-1398	-0.189	1.919	1.730	-0.073	0.748	0.675	-0.135	1.713	1.578
	\bar{x}	-0.140	1.810	1.670	-0.082	0.711	0.631	-0.165	1.520	1.365
	hsd	0.760	1.507	1.567	0.318	0.669	0.644	0.620	0.739	0.789
	F	0.51	1.75	0.93	0.93	1.51	0.74	0.13	0.46	0.49

Kävi ilmi, että koeolosuhteissa yhtä lukuunottamatta kaikkien viiden kuusijälkeläistön nettoyhteytysnopeus (sekä yhteytysteho että -kapasiteetti) oli aina negatiivinen, ts. hiilidioksidia erittyi enemmän hengityksessä kuin sitä sitoutui fotosynteesissä. Yhteytystehon perusteella oli helpompi osoittaa hitaimmin yhteyttävä kuin nopeimmin yhteyttävä jälkeläistö. Eri painoperustetta (neulasten tuore- tai kuivapainoa) käytettäessä ja sekä netto- että »bruttoyhteytystä» (nettoyhteytys + pimeähengitys) tarkasteltaessa hitaimmin yhteyttäväksi osoittautui jälkeläistö E 3818. Seuraavaksi hitaimmin yhteytti kaikissa mainituissa tapauksissa keskisuomalainen K 1398. Kolmen nopeimmin yhteyttäneen jälkeläistön keskinäinen järjestys vaihteli, mutta toisaalta näiden jälkeläistöjen yhteytysteho keskiarvot erosivat varsin vähän toisistaan.

Verrattaessa tuore- ja kuivapainon yksikköä kohti laskettuja yhteytystehon arvoja toisiinsa kävi ilmi, että tuorepainon yksikköä kohti lasketut nettoyhteytystehon keskiarvot vaihtelivat suhteellisesti hieman enemmän

(varianssianalyysistä saadun F-arvon perusteella pääteltynä) kuin vastaavat kuivapainon yksikköä kohti lasketut keskiarvot. Bruttoyhteytystehosta todettiin, että keskiarvojen vaihtelu riippui vähemmän käytetystä painoyksiköstä. Kuitenkin tässä tapauksessa kuivapainon perusteella lasketut keskiarvot osoittivat lievästi suurempaa vaihtelua kuin tuorepainon perusteella lasketut yhteytystehon jälkeläistöittäiset keskiarvot.

Brutto- ja nettoyhteytystehoa keskenään vertailtaessa todettiin, että edellisen tunnuksen perusteella nopeimmin yhteyttäväksi osoittautuneet jälkeläistöt olivat nettoyhteytysteholtaan hitaimpia. Täten esimerkiksi jälkeläistö E 3818, jonka nettoyhteytysteho oli alhaisin, oli bruttoyhteytysteholtaan nopein. Jälkeläistö K 1398, jonka nettoyhteytysteho oli toiseksi alhaisin, oli bruttoyhteytysteholtaan toiseksi nopeimmin yhteyttävä. Kolmen muun jälkeläistön kohdalla tämä suhde oli hieman epäselvempi, mutta niissä bruttoyhteytysteho oli kaikissa miltei saman suuruinen. Bruttoyhteytystehon jälkeläistöittäiset keskiarvot vaihtelivat suhteellisesti hieman enemmän kuin nettoyhteytystehon keskiarvot, kun neulasten kuivapainoa käytettiin laskentaperusteena. Tämä suhde oli päinvastainen tuorepainon ollessa kysymyksessä.

Sekä netto- että bruttoyhteytyskapasiteetti osoittivat pienempää jälkeläistöjen välistä vaihtelua kuin vastaavat yhteytystehon arvot. Jälkeläistöjen keskinäinen järjestys oli erilainen yhteytyskapasiteetin kuin yhteytystehon perusteella. Netto- ja bruttoyhteytyskapasiteetin välillä ei voitu todeta yhtä selvää riippuvuutta kuin vastaavien yhteytystehon arvojen välillä. Nettoyhteytyskapasiteetti (kuten nettoyhteytystehokin yhtä jälkeläistöä lukuunottamatta) oli kaikissa tapauksissa arvoltaan negatiivinen, ts. se osoitti hengityksen fotosynteesiä suuremmaksi nyt käytetyissä olosuhteissa. — Kuten taulukosta 1 käy ilmi, mitkään yhteytystunnusten jälkeläistöittäisten keskiarvojen väliset erot eivät osoittautuneet tilastollisesti merkitseviksi.

312. Kuusen respiraation vaihtelu

Taulukosta 1 ilmenevät fotosynteesin mittaustulosten lisäksi kuusijälkeläistöjen hengityksen (pimeähengityksen) intensiteetin keskiarvot sekä näiden eroja selvittäneen varianssianalyysin tulokset (F- ja hsd-arvot). Hengitys laskettiin sekä »hengitystehona» neulasten tuore- tai kuivapainon yksikköä kohti että »hengityskapasiteettina» (CO₂:n muodostus koko tainta kohti).

Kuivapainon ja tuorepainon yksikköä kohti lasketut hengitysnopeuden keskiarvot noudattivat keskenään samaa suuruusjärjestystä, joka lisäksi oli miltei identtinen bruttofotosynteesin perusteella lasketun jälkeläistöjen keskinäisen järjestyksen kanssa. Täten myös respiraatioarvot olivat ilmeisessä käänteisessä riippuvuussuhteessa nettoyhteytystehon arvoihin.

Tainta kohti lasketut hengitysarvot eivät olleet selvässä korrelaatioissa neulasten painoyksikköä kohti laskettuihin arvoihin. Hengitysteho osoitti suurempaa jälkeläistöjen välistä vaihtelua kuin minkään yhteysnopeuden tunnuksen vaihtelu. Eri jälkeläistöjen hengitysarvojen vaihtelussa ei kuitenkaan todettu tilastollisesti merkitseviä eroja.

313. Kuusen kasvun vaihtelu

Kuusentaimien kasvun vaihtelua tutkittiin taimien ja latvakasvainten pituuden sekä neulasten, varren ja koko taimen painon perusteella. Tulokset kasvun vaihtelusta on esitetty taulukossa 2. Taimien pituus mittaushetkellä (syksyllä 1970). viimeisen vuosikasvaimen pituus sekä neulasten tuore- ja kuivapainot käyvät ilmi tästä taulukosta.

Taulukko 2. Kuusen jälkeläistöjen kasvun vaihtelu.
Table 2. Variation in the growth of spruce progenies.

Jälkeläistö Progeny		Pituus, mm Height, mm	Pituuskasvu v. 1970, mm Height growth in 1970, mm	Kuivapaino, g Dry wt., g			Tuorepaino, g Fresh wt., g		
N:o No.	Tunnus Label			Neulaset Needles	Varsi Stem	Yht. Total	Neulaset Needles	Varsi Stem	Yht. Total
		1	2	3	4	5	6	7	8
1	65—E-2657	165.8	43.8	1.068	0.627	1.695	2.568	1.524	4.092
2	65—E-2921	180.4	42.8	1.023	0.644	1.667	2.821	1.678	4.499
3	65—E-2958	210.8	56.5	1.294	0.738	1.942	3.286	1.903	5.189
4	65—E-3818	143.9	38.5	0.663	0.473	1.136	1.623	1.375	2.997
5	65—K-1398	200.0	55.6	1.201	0.742	1.943	3.449	1.962	5.411
	\bar{x}	180.1	47.4	1.032	0.645	1.676	2.749	1.688	4.438
	hsd	58.6	35.1	0.706	0.443	1.111	2.094	1.111	2.713
	F	3.54*	0.62	1.67	1.04	1.50	2.03	0.85	2.18

* Keskiarvojen ero merkitsevä ($P < 0.05$). — Difference among means significant ($P < 0.05$).

Tilastollisesti merkitsevä ero havaittiin ainoastaan taimien pituuden vaihtelussa, jossa äärimmäiset keskiarvot todettiin selvästi toisistaan poikkeaviksi. Lyhyimpiä, keskimäärin 144 mm:n pituisia olivat jälkeläistön E-3818 taimet ja pisimpiä, keskimäärin 211 mm:n mittaisia jälkeläistön E-2958 taimet. Vuonna 1970 tapahtunut pituuskasvu vaihteli suhteellisesti vähemmän kuin taimien koko pituus. Kuitenkin voitiin todeta, että kasvu oli suurin (57 mm) pisimmässä ja pienin (39 mm) lyhimmässä jälkeläistössä.

Kuusentaimien neulasten ja varsiosan painon vaihtelu oli F-arvon perusteella arvioituna selvempi kuin kasvun vaihtelu, mutta ei kuitenkaan yhtä merkitsevää kuin taimien pituuden vaihtelu. Odotetusti lyhimpien taimien (jälkeläistö E-3818) neulasmäärä ja varren paino oli pienin. Pisimmän jälkeläistön (E-2958) neulasmäärä ja varren paino olivat miltei samat kuin toiseksi pisimmän jälkeläistön (K-1398) vastaavat arvot. Tuorepainon mukaan laskettuna viimeksi mainitut taimet olivat painavimpia. Täten siis taimien kuivapainoprosentti (vesipitoisuus) myöskin hieman vaihteli siten, että pohjoisimman jälkeläistön taimilla kuivapainoprosentti oli alhaisin.

Painonmittauksista koko verson tuorepaino osoitti suurinta jälkeläistöjen välistä vaihtelua. Tässäkin tapauksessa ei kuitenkaan voitu todeta tilastollisesti merkitseviä eroja eri jälkeläistöjen välillä. Seuraavaksi suurin vaihtelu havaittiin neulasten tuorepainossa sekä neulasten ja koko taimen kuivapainossa. Varsiosan kuivapaino ja tuorepaino vaihtelivat hyvin vähän eri jälkeläistöissä.

32. MÄNNYN ALKUPERÄT

321. Männyn fotosynteesin vaihtelu

Männyn alkuperien CO₂-aineenvaihduntaa koskevat tulokset on koottu taulukkoon 3. Siitä ilmenevät sekä yhteytyskapasiteetti että yhteysteho eri metsiköissä samoin kuin keskiarvojen välisiä eroja selvittäneiden varianssi-analyysien tulokset (F- ja hsd-arvot).

Päin vastoin kuin kuusen jälkeläistöissä kaikissa tutkituissa mäntypopulaatioissa yhteytyskapasiteetti ja -teho olivat keskiarvoltaan positiivisia, ts. fotosynteesin nopeus ylitti hengitysnopeuden vallinneissa koeolosuhteissa. Yhteytysteho vaihteli tutkituissa taimissa selvemmin eri alkuperien kesken kuin yhteytyskapasiteetti. Metsiköiden välisiä eroja ei kuitenkaan voitu kummankaan tunnuksen osalta tilastollisesti vahvistaa. Männyn alkuperät poikkesivat kuusista myös sikäli, että männyissä kuivapainon yksikköä kohti lasketut yhteytystehon keskiarvot poikkesivat toisistaan eri alkuperissä selvemmin kuin tuorepainon yksikköä kohti lasketut vastaavat arvot. Syynä tähän oli mahdollisesti pienempi jäännösvaihtelu (virhevariassi) kuivapainoa kohti laskettujen yhteytystehon arvojen kokonaisvaihtelussa.

Kuiva- ja tuorepainon yksikköä kohti lasketut yhteytystehon keskiarvot osoittivat suurin piirtein samaa suuruusjärjestystä eri alkuperien kesken. Tässäkin suhteessa männyt poikkesivat kuusen taimista. Männyn brutto- ja nettoyhteytysnopeuden välillä todettiin lievä positiivinen riippuvuussuhde; kuusen jälkeläistöissä tämä suhde oli pikemminkin käänteinen. Johtopäätöksenä näistä havainnoista voitiin todeta, että männyissä nettofotosynteesi oli selvemmin riippuvainen bruttofotosynteesistä kuin pimeähengityksestä. Tähän saattoi luonnollisesti vaikuttaa nyt todettu kyseisten puulajien CO₂-

Taulukko 3. Männyn alkuperien fotosynteesin (P) ja hengityksen (R) vaihtelu.
Table 3. Variation in the photosynthesis (P) and respiration (R) of Scots pine provenances.

Alkuperä Provenance		CO ₂ -vaihto — CO ₂ exchange mg CO ₂ · h ⁻¹								
		Neulasten kuivapaino- yksikköä (g) kohti Per g of needles dry wt.			Neulasten tuorepaino- yksikköä (g) kohti Per g of needles, fresh wt.			Tainta kohti Per seedling		
N:o No.	Tunnus Label	P	R	P+R	P	R	P+R	P	R	P+R
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	67-15	0.375	0.569	0.945	0.145	0.210	0.340	1.646	1.888	3.534
2	67-16	0.884	0.662	1.554	0.331	0.239	0.569	1.970	1.753	3.723
3	65-37	0.570	0.604	1.175	0.213	0.225	0.438	2.023	1.592	3.615
4	65-121	0.806	0.869	1.776	0.294	0.306	0.600	0.782	0.836	1.619
5	67-125	0.375	0.727	1.102	0.144	0.284	0.428	1.349	1.781	3.192
6	67-129	0.887	0.703	1.589	0.311	0.249	0.560	1.592	1.565	3.155
7	67-133	1.159	0.764	1.922	0.400	0.265	0.665	1.592	1.241	2.832
8	65-139	0.610	0.748	1.359	0.236	0.338	0.574	1.646	1.376	3.021
9	67-141	0.563	0.596	1.159	0.200	0.210	0.410	1.187	1.214	2.401
10	67-165	0.506	0.843	1.349	0.182	0.309	0.491	1.025	1.619	2.645
11	65-170	0.889	0.823	1.711	0.308	0.286	0.593	2.266	1.700	3.965
12	67-180	1.197	0.724	1.921	0.385	0.234	0.619	2.644	1.457	4.350
13	67-183	0.356	0.794	1.150	0.132	0.300	0.431	0.620	1.565	2.185
14	67-211	0.633	0.890	1.522	0.224	0.318	0.542	1.538	2.104	3.642
15	67-212	0.733	0.840	1.573	0.270	0.312	0.582	1.376	2.077	4.586
16	67-214	0.330	0.731	1.062	0.112	0.273	0.390	1.025	2.185	3.210
17	67-226	0.134	0.803	0.937	0.065	0.287	0.351	0.378	1.619	1.996
18	67-266	0.771	0.663	1.434	0.276	0.244	0.520	2.158	1.673	3.830
19	67-271	0.571	0.570	1.141	0.196	0.199	0.395	1.214	1.349	2.563
20	65-273	1.060	0.690	1.749	0.363	0.256	0.619	2.239	2.050	4.289
	\bar{x}	0.670	0.731	1.406	0.239	0.267	0.508	1.513	1.632	3.214
	hsd	1.252	0.883	1.441	0.526	1.105	0.529	4.006	2.422	5.390
	F	1.47	0.03	1.32	0.90	0.03	0.99	0.60	0.54	0.63

vaihdon erilainen riippuvuus ympäristötekijöistä, lähinnä ilmeisesti valon voimakkuudesta.

Vaikka alkuperien keskinäinen järjestys yhteytystehon perusteella laskettuna oli suunnilleen sama sekä kuiva- että tuorepainon yksikköjen ollessa kysymyksessä, keskiarvojen väliset erot olivat edellisessä tapauksessa (kuivapaino) jonkin verran selvempiä. Tämä saattoi johtua pienemmästä virhevaihtelusta kuivapainoon perustuvissa yhteytystehon arvoissa. Sen sijaan keskiarvojen välisten erojen tilastollinen merkitsevyys ei männyn alkuperissä yhtä suurena määrin kuin kuusen taimissa riippunut siitä, oliko yhteytysnopeus ilmaistu brutto- vai nettofotosynteesinä.

322. Männyn respiraation vaihtelu

Männyn hengitysnopeuden mittausten tulokset ilmenevät taulukosta 3, josta näkyvät myös alkuperien keskiarvojen eroja selvittäneiden varianssi-analyysien tulokset. Sekä kokonaista tainta kohti lasketut että neulasten kuiva- tai tuorepainon yksikköä kohti ilmaistut hengitysnopeudet käyvät ilmi tästä taulukosta.

Oleellisin ero kuusen jälkeläistöihin verrattuina todettiin männyn hengityksessä siinä, että hengitysnopeudet männyn alkuperissä vaihtelivat erittäin vähän. Tämä oli havaittavissa etenkin neulasten painoyksikköä kohti lasketuista hengitysnopeuksista (»hengitystehon» keskiarvoista).

Kuiva- ja tuorepainon yksikköä kohti lasketut hengitysnopeuden arvot noudattivat suunnilleen samaa eri alkuperien keskinäistä suuruusjärjestystä. Tainta kohti laskettujen ja neulasten painoyksikköä kohti ilmaistujen hengitysnopeuksien välillä ei voitu todeta riippuvuutta. Sen sijaan hengitysnopeuden ja bruttofotosynteesin välillä oli nähtävissä lievä positiivinen riippuvuus kuten kuusentaimien vastaavissa arvoissakin. Päin vastoin kuin kuusen taimissa, tutkituissa männynissä ei kuitenkaan voitu havaita minkäänlaista negatiivista riippuvuussuhdetta hengityksen ja nettoyhteytysnopeuden välillä. Mikäli näiden tunnusten välillä korrelaatiota oli havaittavissa, se oli ilmeisesti pikemminkin positiivista kuin negatiivista. Männynissä, päin vastoin kuin kuusissa, todettiin myös brutto- ja nettoyhteytysnopeuksien välillä positiivinen korrelaatio.

323. Männyn kasvun vaihtelu

Männyn kasvun vaihtelun tunnuksina olivat neulasten ja varsiosan sekä koko verson kuiva- ja tuorepainot. Koska männyn taimien verso-osaa oli kasvatuksen aikana työstetty mittausteknisistä syistä, taimien pituutta tai pituuskasvua ei voitu tutkia. Neulasmassa jaettiin v. 1970 eli mittausvuonna syntyneisiin ja tätä vanhempiin neulasiin. Keskiarvot sekä tilastollisen testauksen tulokset ilmenevät taulukosta 4.

F-arvon perusteella voitiin päätellä, että alkuperien välinen vaihtelu oli yleensä hieman selvempi kuivapainon kuin tuorepainon mukaan laskettuna. Vesipitoisuuden satunnaisvaihtelun aiheuttaman virhevarianssin perusteella voidaan tämä ero ilmeisesti selittää. Selvimmät erot voitiin todeta koko taimen kuivapainossa sekä varren ja uusimpien neulasten tuore- ja kuivapainossa sekä kaikkien neulasten ja koko taimen tuorepainossa. Minkään edellä mainitun tekijän metsiköiden välinen vaihtelu ei osoittautunut tilastollisesti merkitseväksi.

Taulukko 4. Männyn alkuperien kasvun vaihtelu.

Table 4. Variation in the growth of pine provenances.

Alkuperä Provenance		Kuivapaino, g — Dry wt., g					Tuorepaino, g — Fresh wt., g				
		Vanhat neulaset Old needles	Uudet neulaset New needles	Kaikki neulaset All needles	Varsi Stem	Yht. Total	Vanhat neulaset Old needles	Uudet neulaset New needles	Kaikki neulaset All needles	Varsi Stem	Yht. Total
N:o No.	Tunnus Label	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	67-15	1.139	2.339	3.479	1.411	4.889	2.970	6.425	9.395	3.324	12.719
2	67-16	1.241	1.611	2.852	1.377	4.229	3.356	4.781	8.136	3.401	11.537
3	65-37	0.607	2.118	2.725	0.917	3.642	1.535	5.654	7.190	2.215	9.405
4	65-121	0.330	0.802	1.132	0.487	1.619	0.867	2.155	3.022	1.199	4.221
5	67-125	0.709	2.022	2.728	1.266	3.995	1.734	5.309	7.044	2.913	9.956
6	67-129	0.687	1.552	2.239	0.953	3.192	1.774	4.719	6.494	2.275	8.768
7	67-133	0.315	1.288	1.602	0.497	2.099	0.853	3.803	4.655	1.195	5.850
8	65-139	0.602	1.632	2.234	0.901	3.135	1.372	5.002	6.367	2.196	8.562
9	65-141	0.497	1.529	2.026	0.815	2.841	1.335	4.423	5.759	1.939	7.697
10	67-165	0.808	1.239	1.623	0.675	2.297	2.159	3.595	5.754	1.684	7.438
11	65-170	0.399	1.962	2.361	0.709	3.069	1.106	5.312	6.873	1.737	8.610
12	67-180	0.568	1.287	1.856	1.057	2.913	1.687	4.104	5.791	2.611	8.402
13	67-183	0.916	1.118	1.903	1.021	2.924	2.422	2.673	5.095	2.375	7.470
14	67-211	0.666	1.632	2.298	0.971	3.269	1.544	4.891	6.434	2.398	8.832
15	67-212	0.570	1.604	2.174	1.170	3.344	1.429	4.431	5.860	2.740	8.600
16	67-214	0.853	2.154	3.008	1.284	4.291	2.204	6.156	8.361	3.043	11.404
17	67-226	0.610	1.417	2.027	0.797	2.824	1.479	3.969	5.448	1.841	7.289
18	67-266	0.398	2.225	2.623	1.106	3.728	0.925	6.521	7.446	2.601	10.047
19	67-271	1.234	1.028	2.261	1.075	3.346	3.295	3.178	6.473	2.664	9.137
20	67-273	0.972	1.613	2.585	1.181	3.766	2.505	4.644	7.151	2.684	9.835
	\bar{x}	0.706	1.608	2.287	0.984	3.271	1.828	4.587	6.437	2.352	8.789
	hsd	1.513	2.037	2.630	1.247	3.708	4.105	5.786	7.731	2.985	10.557
	F	0.95	1.19	1.17	1.26	1.21	0.95	1.13	0.91	1.20	0.93

4. TULOSTEN TARKASTELUA

Kuusen ja männyn yhteytyksen geneettistä vaihtelua tämän työn perusteella tarkasteltaessa voidaan ensinnä todeta, että valokompensaatiopiste oli kuusen taimissa korkeammassa valonvoimakkuudessa kuin männyn taimissa. Tämä ilmeni siten, että kuusen fotosynteesi yleensä alitti hengityksen määrän nyt käytetyissä koeolosuhteissa, kun taas männyn taimissa nettofotosynteesi yleensä oli positiivinen, so. CO₂:n kulutus oli suurempi kuin sen erityy.

Tämä tulos sopii yhteen niiden havaintojen kanssa, joita kuusen ja männyn fotosynteesin eroista on jo varsin pitkän ajan kuluessa tehty (vrt. esim. STÅLFELT 1921, 1924). On myös todettu, että kuusi korkeammasta valokompensaatiopisteestä huolimatta voi olla mäntyä tehokkaampi yhteyttäjä heikossa valossa, koska nimenomaan koko puun yhteyttämä määrä eikä pelkästään yhteytysteho on ratkaiseva (DECKER 1955). STÅLFELT (1924) on lisäksi korostanut sitä, että kuusen neulasmassa on aina huomattavasti suurempi kuin männyn neulasten määrä vastaavissa olosuhteissa.

Lajinsisäisen valoadaptaation vaihtelua on ainakin männyn osalta tutkittu (ZELAWSKI & al. 1967, 1968), mutta kysymystä ei ole lähestulkoonkaan ratkaistu. Käsillä oleva työ ei myöskään tuo kysymykseen lisäselvitystä, mutta nyt suhteellisen alhaisessa valonvoimakkuudessa mitatut mäntyalkuperien yhteytserot saattoivat johtua eri metsiköiden erilaisesta valoadaptaatiosta. Kuusen taimissa pienin ja suurin nettoyhteytystehon keskiarvo olivat -0.318 ja 0.045 , männyn taimissa vastaavasti 0.134 ja 1.197 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (neulasten kuivapainosta laskettuna).

Verrattaessa kuusta ja mäntyä toisiinsa todettiin, että männyn taimissa nettoyhteytystehon ja kuusen taimissa pimeähengityksen suuri vaihtelu oli tunnusomaista. Eroa havaittiin myös nettofotosynteesin ja bruttofotosynteesin keskinäisissä suhteissa. Männyn alkuperissä nämä muuttujat olivat lähinnä positiivisessa riippuvuussuhteessa kun taas korrelaatio kuusen jälkeläistöissä oli negatiivinen. Nimenomaan hengityksen vaihtelu kuusen taimissa aiheutti tämän eron puulajien välillä: voimakkaimmin hengittävillä kuusen jälkeläistöillä oli suurin bruttofotosynteesi ja pienin nettofotosynteesi. Ilmeisesti tärkeänä tähän vaikuttavana tekijänä olivat käytetyt koeolosuhteet. Valonvoimakkuuden alhaisuuden ja ehkä myös virhelähteiden vuoksi kokonaisyhteytys jäi kuusen taimissa suunnilleen samansuuruiseksi kuin hengitys ja täten hengitys kuusen taimissa selvemmin kuin männyn taimissa saattoi vaikuttaa lasketun bruttofotosynteesin suuruuteen.

Tärkeän kohteen kaasuvaihdunnan tutkimuksessa muodostavat yhteytyskapasiteetin ja yhteytystehon väliset vertailut (ks. LUUKKANEN 1972) sekä toisaalta kaasuvaihdon tunnusten ja kasvun väliset vertailut (ks. FERRELL 1970). Kuten kirjallisuudessa on mainittu (vrt. LUUKKANEN & KOZLOWSKI 1972), kasvun ja yhteytystunnusten välisiä positiivisia tai negatiivisia riippuvuuksia on todettu *Populus*-lajeissa (HUBER & POLSTER 1955, GATHERUM & al. 1967), *Pseudotsugassa* (CAMPBELL & REDISKE 1966) sekä *Pinus elliottii* (WYATT & BEERS 1964) ja *Pinus taeda* (MCGREGOR & al. 1961) -mäntylajeissa. Toisaalta eräät tutkimukset ovat tällaisten riippuvuuksien olemassaolon asettaneet kyseenalaiseksi ainakin seuraavien puiden osalta: *Larix* (NEUWIRTH 1967), *Pseudotsuga* (SORENSEN 1964, BRIX 1967), *Pinus contorta* (SWEET & WAREING 1968) ja *Pinus banksiana* (LOGAN 1971). Oman vaikeutensa tällaisille vertailuille tuottaa kasvun riippuvuus ympäris-

töoloista sekä eri tutkijoitte käyttämien menetelmien erilaisuus (HELLMERS 1964).

Taulukossa 5 on esitetty yhteenveto tässä tutkimuksessa todettujen tärkeimpien yhteytystunnusten ja kasvun välisistä riippuvuuksista kummankin puulajin osalta. Ainoastaan lineaarista riippuvuutta ja sen merkitsevyyttä kokonaisvaihtelussa on tutkittu.

Taulukko 5. Yhteenveto kuusen ja männyn verson kuivapainon (g) ja yhteytystunnusten välisistä riippuvuuksista sekä lineaarisen regression merkitsevyydestä (F-arvo). Nettoyhteytyskapasiteetin (P_c) yksikkö: $\text{mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, nettoyhteytystehon (P_e) yksikkö: $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (neulasten kuivapainosta laskettuna).

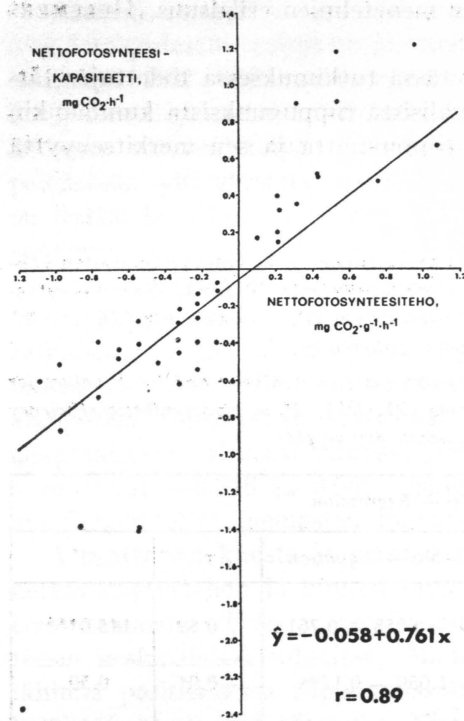
Table 5. Relationships between shoot dry weight (g) and net photosynthesis and the F values for linear regressions. P_c = photosynthetic capacity ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), P_e = photosynthetic efficiency ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, from needle dry weight).

Puulaji Species	Regressio — Regression				
	y	x	Yhtälö — Equation	r	F
Kuusi Spruce	P_c	P_e	$y = -0.058 + 0.761x$	0.89	145.0***
	Kuivapaino	P_e	$y = 1.659 - 0.129x$	-0.04	0.50
	Kuivapaino	P_c	$y = 1.630 - 0.285x$	-0.09	2.58
Mänty Pine	P_c	P_e	$y = 0.039 + 2.20x$	0.78	121.4***
	Kuivapaino	P_e	$y = 3.485 - 0.319x$	-0.12	1.06
	Kuivapaino	P_c	$y = 2.664 + 0.401x$	0.41	15.74***

*** Lineaarinen regressio erittäin merkitsevä ($P < 0.001$). -- — Highly significant ($P < 0.001$) linear regression.

Sekä kuusen että männyn taimissa nettoyhteytyskapasiteetin ja nettoyhteytystehon välillä vallitsi varsin voimakas lineaarinen positiivinen riippuvuus. Kuusen taimissa korrelaatiokerroin (r) saavutti arvon 0.89 ja männyn taimissa vastaava arvo oli 0.78. Edellinen regressio on esitetty yksityiskohtaisemmin kuvassa 5. Kyseinen tulos antaa aiheen jatkotutkimuksille, koska mikäli se voitaisiin yleistää, saattaisi sillä olla käytännöllinen merkitys näiden puulajien valinnassa ja jalostuksessa.

Aikaisemmin on männyn fotosynteesin geneettistä vaihtelua Suomen oloissa tutkinut TIGERSTEDT (1965). Koe käsitti 32 provenienssia eri puolilta



Kuva 5. Kuusen nettofotosynteesikapasiteetin ja nettofotosyntesitehon välinen riippuvuus. Fotosyntesiteho on ilmaistu neulasten kuivapainon yksikköä (g) kohti.

Figure 5. Relationship between net photosynthetic capacity (ordinate) and net photosynthetic efficiency (per g of needles, dry weight; abscissa).

maata. Näissä todettiin yhteytystehon eroja siten, että pohjoiset alkuperät yhteyttivät voimakkaimmin. Samanlainen tulos on saatu myöhemmässäkin Suomessa suoritetussa männyn fotosynteesin tutkimuksessa (GORDON & GATHERUM 1968). Viimeksi mainittu koe käsitti kahdeksan alkuperää, joissa todettiin yhteytyskapasiteetin (sekä kasvun) ja leveysasteen välillä selvä korrelaatio. Korkeimman yhteytyskapasiteetin ja suurimman kasvun saavuttivat taimet, joiden luontainen valoperiodi oli kokeessa taimien kasvatuksen aikana käytetyn periodin (16 h) pituinen. Myös yhteytystehon ja leveysasteen välillä oli selvä korrelaatio, mutta teho oli pienin nopeakasvuimmilla taimilla.

Viimeksi mainitussa tutkimuksessa pohdiskellaan myös yhteytystehon ja -kapasiteetin välisen negatiivisen korrelaation syitä. Todennäköisimpinä näistä tekijät pitivät neulasten välistä varjostusta (joka on voimakkainta suurimmilla taimilla), suurissa taimissa ilmenevää nuorien neulasten suhteellisesti pienempää osuutta sekä mahdollisia fysiologisia eroja yhteytystuotteiden translokaatioissa ja käytössä. Translokaation merkitystä yhteytystehon ja -kapasiteetin välisen riippuvuuden määrääjänä on kirjallisuudessa korostettu muussakin yhteydessä (FERRELL 1970, LEDIG 1969).

Myös kuusen taimien yhteyttämisen geneettistä vaihtelua on Suomessa tutkittu (PELKONEN 1973). Kyseinen koe käsitti kahden pohjoissuomalaisen ja yhden eteläsuomalaisen kuusimetsikön yksin puin kerättyjä vapaapölytysjälkeläistöjä. Näissä todettiin lievä positiivinen korrelaatio yhteytystehon ja -kapasiteetin välillä (selvimmässä tapauksessa $r = 0.27$). Samassa tutkimuksessa esimerkiksi yhteytystehon ja neulamäärän välinen riippuvuus oli lievästi negatiivinen (koko aineistossa 18° :n lämpötilassa $r = -0.25$). Pohjoissuomalaisille kuusen jälkeläistölle oli mainitussa tutkimuksessa ominaista suurempi yhteytysteho ja yleensä voimakkaampi pimeähengitys kuin mitä todettiin vertailukohtana olleen eteläsuomalaisen metsikön vapaapölytysjälkeläistöissä.

Nyt käsillä olevassa työssä yhteytyksen ja kasvun (taimen verso-osan kuivapainon) välillä ei todettu yhtä selvää riippuvuutta kuin yhteytystehon ja -kapasiteetin välisessä vertailussa (taulukko 5). Männyn taimissa todettiin kuitenkin tilastollisesti merkitsevä kuivapainon regressio nettofotosynteesikapasiteetin suhteen ($r = 0.41$, $P < 0.001$). Kuusen taimissa vastaava riippuvuus oli epäselvä ($r = -0.09$). Kuivapainon ja nettoyhteytystehon välinen riippuvuus oli epäselvä sekä kuusen ($r = -0.04$) että männyn ($r = -0.12$) taimissa.

Keskiarvojen välisten erojen perusteella arvioituna jälkeläistöjen taikka metsiköiden välinen CO_2 -metabolian geneettinen vaihtelu oli vähäistä. Toisaalta on todettava, että materiaali ei kattanut kuin osan Suomen alueella esiintyvistä kuusen ja männyn maantieteellisestä vaihtelusta.

Yksilöiden välinen eli jälkeläistöjen tai metsiköiden sisäinen vaihtelu ei ollut erotettavissa virhevaihtelusta. Näiden yhteinen suuri osuus kokonaisvaihtelusta viittaa kuitenkin siihen, että yksilöiden välinen vaihtelu samassa metsikössä tai jopa samassa jälkeläistössä voi olla lähes samansuuruista kuin kyseinen vaihtelu eri metsiköiden tai eri jälkeläistöjen välillä.

Nyt sovellettu avoin mittausysteemi yhdistettynä aukeavien kyvetien ja kaasunvaihtokytkimen käyttöön sallii melko suurien aineistojen käsittelyn infrapuna-analysointilaitteilla. Suhteellisen pienin muutoksin voidaan nyt käytetty laitteisto muuttaa myös maastossa tapahtuvia mittauksia varten sopivaksi, kuten jo on todettu tämän työn jatkona olevissa tutkimuksissa. Tällöin ympäristöolosuhteita ei voi eikä tarvitse kontrolloida yhtä tarkasti kuin laboratoriomittauksissa. Sen sijaan voidaan ympäristöolosuhteiden vaihtelu rekisteröidä mahdollisimman tarkasti ja CO_2 -vaihtoa voidaan kuvata matemaattisen mallin avulla (HARI & LUUKKANEN 1973). Vastaavasti voidaan muukin fenotyyppinen vaihtelu, esimerkiksi fysiologinen ikä, ottaa mallien avulla huomioon (HARI 1972).

Avoimen mittausmenetelmän haittapuolena on mittauksen epätarkkuus ja suuri virhevaihtelu, ainakin milloin geneettisten erojen selvittelystä on kysymys. Tätä haittaa voitaneen vähentää käyttämällä useampia toistoja,

pitempiäaikaisia mittauksia ja yhä parannettua laitteistoa. Toisena vaihtoehtona on suljettu mittausten menetelmä (esim. LUUKKANEN & KOZLOWSKI 1972, PELKONEN 1973), jossa yksi taimi kerrallaan on suljettuna kyvettiin ja mittaustierto on ja jossa sama ilmamäärä jatkuvasti kiertää mitattavan taimen ohi. Tällöin voidaan CO₂-vaihto rekisteröidä ja ympäristöolosuhteet säätää hyvin tarkasti, ja tällä menetelmällä voidaan myös valossa tapahtuvasta hengityksestä (fotorespiraatiosta) saada jonkinlainen käsitys (LUUKKANEN 1972). Suljetun menetelmän haittapuolena on hitaus, minkä vuoksi sitä on vaikea soveltaa suuria yksilömääriä käsittäviin jälkeläiskokeisiin.

KIRJALLISUUS

- BRIX, H. 1967. An analysis of dry matter production of Douglas-fir seedlings in relation to temperature and light intensity. *Canad. J. Bot.* 45: 2063–2972.
- CAMPBELL, R. K. & REDISKE, J. H. 1966. Genetic variability of photosynthetic efficiency and dry matter accumulation in seedling Douglas-fir. *Silvae Gen.* 15: 65–72.
- DECKER, J. P. 1955. The uncommon denominator in photosynthesis as related to tolerance. *Forest Sci.* 1: 88–89.
- 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.*
- GATHERUM G. E., GORDON, J. C. & BROERMAN, B. F. S. 1967. Physiological variation in Scotch pine seedlings in relation to light intensity and provenance. *Iowa State J. Sci.* 42: 19–26.
- GORDON, J. C. & CATHERUM, G. E. 1968. Photosynthesis and growth of selected Scotch pine populations. *Silva Fenn.* 2: 183–194.
- HARI, P. 1972. Physiological stage of development in biological models of growth and maturation. *Ann. Bot. Fenn.* 9: 197–215.
- » — & LUUKKANEN, O. 1973. Effect of water stress, temperature, and light on photosynthesis in alder seedlings. — *Phys. Plantarum* 29: 45–53.
- HELLMERS, H. 1964. An evaluation of the photosynthetic efficiency of forests. *Quart. Rev. Biol.* 39: 249–259.
- HUBER, B. & POLSTER, H. 1955. Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stoffherzeugung von Pappelklonen. *Biol. Zentralbl.* 74: 370–420.
- KOZLOWSKI, T. T. 1971 a. Growth and Development of Trees. I. Seed Germination, on togeny, 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. & KOZLOWSKI, T. T. 1960. *Physiology of Trees.* McGraw-Hill, New York.
- LARCHER, W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3: 167–198.
- 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 Fores' Tree Improvement.* Knoxville, Tennessee, p. 120–128.

- LOGAN, K. T. 1971. Monthly variations in photosynthetic rate of jack pine provenances in relation to their height. *Can. J. Forest Res.* 1: 256–261.
- LUUKKANEN, O. 1972. Metsäpuiden fotosynteesin geneettinen vaihtelu. *Silva Fenn.* 6 (2): 63–89.
- » — & KOZLOWSKI, T. T. 1972. Gas exchange in six *Populus* clones. *Silvae Gen.* 21 (6): 22–229.
- 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.
- NEUWIRTH, G. 1967. Gasstoffwechselökologische Untersuchungen an Lärchenprovenienzen (*Larix decidua* Mill.) I. Vergleichende Stoffwechselanalysen an Propflingen. *Photosynthetica* 1: 219–231.
- PELKONEN, P. 1973. Kolmen kuusimetsikön vapaapölytysjälkeläistöjen CO₂-aineenvaihdunnasta. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos, konekirjoite.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. *Statistical Methods.* Iowa State University Press, Ames.
- SORENSEN, F. C. 1964. Photosynthesis, respiration, and dry matter accumulation of Douglas-fir seedlings from different geographic sources and grown at different temperatures. Ph. D. thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon.
- STÄLFELT, M. G. 1921. Till kändedom om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. *Medd. Statens skogsförsöksanst.* 18: 221–275.
- » — 1924. Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser. *Medd. Statens skogsförsöksanst.* 21: 181–258.
- SWEET, G. B. & WAREING, P. F. 1968. A comparison of the rates of growth and photosynthesis in first-year seedling of four provenances of *Pinus contorta* Dougl. *Ann. Bot.* 32: 735–751.
- TIGERSTEDT, P. M. A. 1965. Männyn (*Pinus silvestris* L.) rodullinen vaihtelu CO₂-assinilaation perusteella. Helsingin yliopiston perinnöllisyystieteen laitos, konekirjoite.
- WYATT, W. R. & BEERS, W. L. 1964. A growth chamber study of plus tree progeny. *Tappi* 47: 305–309.
- ZELAWSKI, W. & 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.

SUMMARY:

OBSERVATIONS ON CO₂ EXCHANGE IN OPEN-POLLINATED PROGENIES OF NORWAY SPRUCE AND PROVENANCES OF SCOTS PINE

Photosynthesis and dark respiration in five open-pollinated progenies of autochthonous Norway spruce and in seedlings from twenty Finnish stands of Scots pine were investigated in constant environmental conditions (temperature 25°, irradiance 40 Wm⁻², and relative humidity 80 %). Eight spruce and four pine seedlings were studied from each source. Values of CO₂ exchange were compared with yield, measured as the height growth and weight of seedlings in spruce and as weight alone in pine.

There was a considerable variation in net photosynthesis, dark respiration and growth among the progenies or stands, but error variance and the large variation within progenies or stands rendered statistical proof of this fact impossible. The most distinct difference between the two species was found in the light compensation point. As concluded from the generally much lower photosynthetic rates of spruce, this species had also a compensation point at a higher light intensity than pine.

Photosynthetic efficiency and photosynthetic capacity showed a positive correlation both in spruce and in pine. The most distinct interdependency between gas exchange and growth was established in the significantly positive linear relationship between growth (dry weight) and net photosynthetic capacity in pine.

One of the main purposes of this study was to construct gas exchange chambers (cuvettes) suitable for simultaneous measurement of many seedlings, on the one hand, and with the smallest possible environmental disturbance, on the other hand. The final construction (Figs. 2—3) consisted of five trap-type, pneumatically operated cuvettes, all enclosed in a common outer chamber. The movement of the cuvettes was controlled by the switch appliance supplied by the gas analyzer's manufacturer.

The equipment was found usable for rapid photosynthetic measurements on tree seedlings. However, the low accuracy and uncontrollable variation may restrict the use of the apparatus in genetic work. Two lines of methodological modification seem possible. Either should a closed system with a single, more elaborated chamber be used or the open system method must be refined. Here longer measurement periods (several to many days) and more exact monitoring of environmental variables can be expected to improve accuracy.