

MÄNNYN KAASUNVAIHDON ELPYMINEN TALVILEVON KESKEYTYESSÄ

PAAVO PELKONEN ja HEIKKI SMOLANDER

SUMMARY:

*INCREASE IN GAS EXCHANGE RATE IN SCOTS PINE BY TERMINATING THE
WINTER REST PERIOD.*

Saapunut toimitukselle 1976-03-10

Joulukuussa maastosta laboratorioon tuotujen männyn taimien CO₂-vaihdon elpymistä seurattiin 11 vuorokauden ajan avoimessa IRGA-mittaussysteemissä. Haihdunnan aktivoituminen määritettiin samaan aikaan punnitsemalla puut kaksi kertaa päivässä. Kaasunvaihdon kevät-säättelyn purkautumisen seurauksena sekä fotosynteesi- että haihdunnanopeus kasvoivat noin kymmenkertaisiksi. Lisäksi voitiin havaita fotosynteesin lämpötilariippuvuuden muuttuvan jakson aikana. Ensimmäisinä mittauspäivinä kynnyslämpötila, jota korkeammissa lämpötiloissa fotosynteesinopeus heikkeni odotettua voimakkaammin oli noin kymmenen astetta pienempi kuin jakson lopulla.

JOHDANTO

Useissa tutkimuksissa on havaittu puiden fotosynteesin ja transpiraation heikkenevän syksyllä, vaikka olosuhteet kasvin »normaalia kaasunvaihtoa» ajatellen olisivat vielä suotuisat (vrt. esim. PARKER 1963, ZELAWSKI ja GORAL 1966). Luonnon olosuhteissa näin kehittynyt kaasunvaihdon talvisäättely purkautuu vasta keväällä kasvukauden lähestyessä (ECKARDT 1975), mutta laboratorioolosuhteissa suotuisissa lämpö- ja valaistuso-oloissa puiden aktiviteetti lisääntyy jo keski-talvella. Tällöin säättelyn purkautuminen kestää useita vuorokausia (ZELAWSKI ja KUCHARSKA 1967, CHRISTERSSON 1972).

Fotosynteesin heikkenemisen talviolosuhteissa on ajateltu ulkoisten tekijöiden ohella

johtuvan myös sisäisistä säätelytekijöistä (vrt. BOURDEAU 1959). Esimerkiksi MCGREGOR ja KRAMER (1963) ovat havainneet tällaiseksi fotosynteesin säätelijäksi kloroplastien inaktivoitumisen. Lisäksi eri puulajien haihdunnan talvidepression purkautumisen (jota voitaneen nimittää *kevääistymiseksi*), nopeus vaihtelee (CHRISTERSSON 1972), joten säätelymekanismit voivat olla erilaisia. Seurattaessa laboratorioolosuhteissa keväästyvien havupuiden kaasunvaihtoa mittaukset on tehty yleensä vakiolämpötilassa, eikä näin ollen fotosynteesin lämpötilariippuvuuden muutoksista ole havaintoja. Kuitenkin esimerkiksi kylmäkäsittelyjen (PELKONEN ym. 1973) tai kuivuusstressin aikana

korkeiden lämpötilojen on havaittu vähentävän voimakkaasti fotosynteesiä (HARI ym. 1975). SARVAS (1973) on myös osoittanut lämpötilan keskeisimmäksi puiden vuotuisen syklin muutoksiin vaikuttavaksi tekijäksi.

Tämän työn tarkoituksena oli seurata tal-

vella laboratorioon tuotujen männyn taimien fotosynteesi- ja transpiraationopeuksien muuttumista kasvatuskaapissa simuloidun keväistymisvaiheen aikana ns. jatkuvin mittauksin. Laskennallisin menetelmin tutkittiin lisäksi säätelyä kuvaavien parametrien muuttumista.

MATERIAALI JA MENETELMÄ

Materiaalina käytettiin kolmivuotiaita männyn taimia, jotka oli mittausta edeltävänä keväänä istutettu saviruuukkuihin Helsingin yliopiston metsäharjoitteluasemalla Hyytiälässä. Ruukut upotettiin istutuksen jälkeen maahan. Taimet olivat koko maastokasvatusvaiheen ajan hyväkuntoisia. Hyytiälästä puut kuljetettiin Helsinkiin 1. 12. 1974 ja sijoitettiin ulos. Maa ruukuissa oli tällöin leudosta syksystä johtuen sula.

Kahden edelläkuvatulla tavalla kasvate- tun männyntaimen CO₂-vaihtoa seurattiin jatkuvin mittauksin URAS 1-infrapunakaasuanalysaattorilla avoimessa mittaussysteemissä (PELKONEN ym. 1975) sen jälkeen, kun puut oli 6. 12. 1974 tuotu ulkoa laboratorioon. Haihduntaa seurattiin samanaikaisesti punnitsemalla puut määräajoin aamulla ja illalla. Suoraan ruukuista tapahtuvan haihtumisen estämiseksi ruukut oli suljettu kaksinkertaiseen muovipussiin. Mittausjakso kesti 11 vuorokautta.

Koetaimien CO₂-vaihtoa rekisteröinyt infrapunakaasuanalysaattori tulostui jatkuvatoimiselle millivoltipiirturille sekä automaattisen tietojenkeruujärjestelmän kautta reikänauhalle. Mittauskyvetit (PELKONEN ym. 1975) olivat käsiohjauksella termostoitavassa kasvatuskaapissa. Laitteistossa ei ollut automaattista valaistuksen säätöä. Päivän pituus oli n. 14 tuntia. Tällöin valais-

tuksena oli 1500 W sekavalolamppuja sekä 480 W putkivalaisimia, jotka olivat 20–30 cm:n päässä mittauskyyveistä. Valovoimakkuus oli tällöin kyvetissä n. 12000 luksia. Myöhäiskevään olosuhteille tyypillinen valoisa yö otettiin huomioon jättämällä yöksi päälle 160 W putkivalaisimia. Valon intensiteetti mitattiin piiodilla ja tulostettiin niinikään reikänauhalle. Lämpötiloja mitattiin kahdella termoelementillä, joista toinen oli kuiva ja toinen kostea anturi ja jotka tulostettiin sekä reikänauhalle että piirturille.

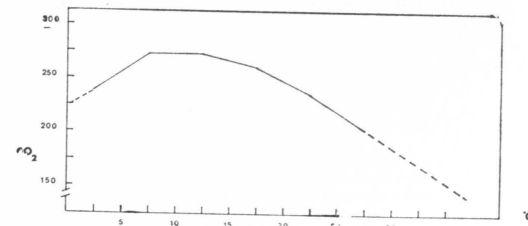
Hiilidioksidin mittaussysteemi käsitti kolme näytteenottolinjaa, joista kaksi oli kytketty kyvetteihin ja kolmannella tehtiin kontrollimittaukset eli seurattiin CO₂-pitoisuutta kasvatuskaapissa kyvetien ulkopuolella. Kukin näytteenottolinja oli toiminnassa vuorotellen 180 sekunnin ajan. Kunkin mittauksen nettofotosynteesi saatiin vähentämällä kyveti-ilman CO₂-pitoisuus kontrolli-ilman pitoisuudesta. Haihdunnan määrittämiseksi koetaimet punnittiin sekä aamulla että illalla gramman tarkkuudella. Samaan aikaan punnittiin myös kasvatuskaapissa ollut vettä sisältävä 16 cm läpimittainen petrimalja, jolla mitattiin päivittäiset evaporaatiot. Jokaisella kerralla punnituksen jälkeen petrimalja täytettiin vakiopainoon.

TULOKSET

Fotosynteesi

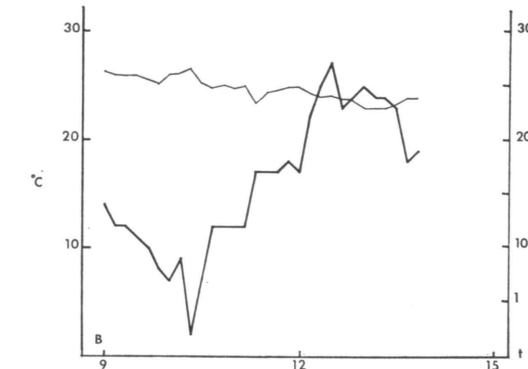
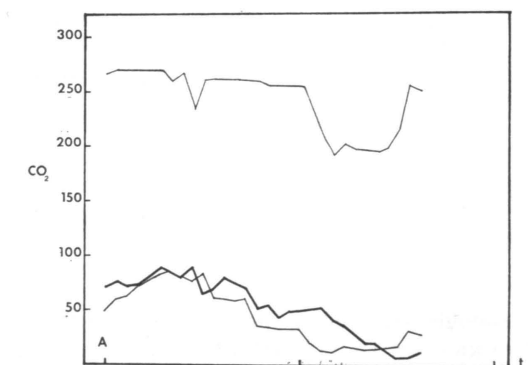
Tutkittaessa talven vaikutusta fotosynteesiin voidaan vertailutilanteeksi valita puiden CO₂-vaihto normaaliolosuhteissa, jolloin ei

ole havaittavissa stressivaikutuksia. Fysiologisesti hyväkuntoisen männyn taimen fotosynteesi riippuu tällöin ensisijaisesti valon intensiteetistä ja lämpötilasta (UNGERSON ja SHERDIN 1968). Kun merkitään f:llä



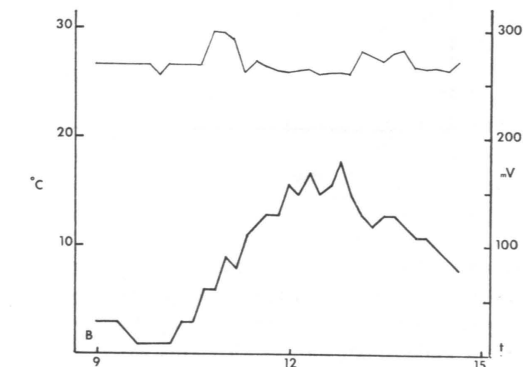
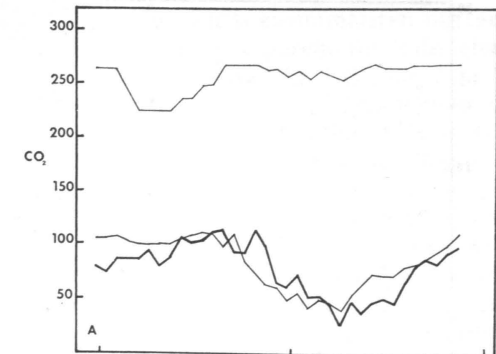
Kuva 1. Funktion $f(x)$ muoto puu 1 estimoituina viimeisen päivän aineistosta.

Fig. 1. The function $f(x)$ (tree 1) estimated from the data for the last measuring day.



Kuva 2. A. Mitattu (paksu viiva), mallin (4) avulla laskettu (keskivahva viiva) sekä mallin (2) avulla laskettu CO₂-vaihto (ohut viiva) ensimmäisenä mittauspäivänä. B. Lämpötila (paksu viiva) ja valon intensiteetti (ohut viiva).

Fig. 2. A. Photosynthetic rates (arbitrary units) during the first day as measured by the URAS (thick line), computed using Equation (2) (thin line) and computed using Equation (4) (medium line). B. Temperature (°C, thick line) and light intensity (mV from silicon diode (thin line)).



Kuva 3. Sama kuin kuva 2. Kolmas mittauspäivä.

Fig. 3. As Figure 2, during the third day.

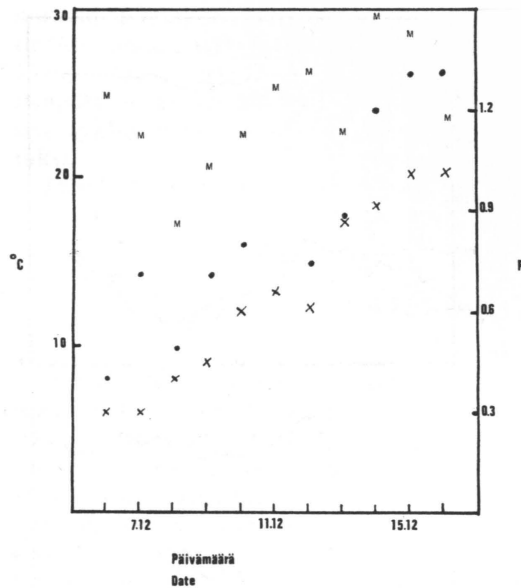
puun CO₂-vaihtoa normaalitilassa, x:llä lämpötilaa ja y:llä valon intensiteettiä, niin voidaan kirjoittaa seuraava yhtälö:

$$(1) \quad f = f(x, y).$$

Koska tässä työssä fotosynteesimittausten aikana valon intensiteetti oli lähes vakio niin, yhtälö (1) voidaan yksinkertaistaa seuraavasti:

$$(2) \quad f = f(x).$$

Fotosynteesin riippuvuus lämpötilasta (kuva 1) estimoitiin mittaussession viimeisenä päivänä tehtyjen havaintojen perusteella. Mallin käyttö perustui interpolointimenetelmään, jonka ovat esittäneet HARI ja LUUKKANEN (1973). Yhtälö 2 selitti mittaussession lopulla hyvin muidenkin päivien fotosynteesinopeuden vaihtelua (vrt. myös kuva 7).



Kuva 4. Päivittäiset fotosynteesin tasoparametrin P arvot (x) sekä fotosynteesin lämpötilariippuvuuden muutosta kuvaavan kynnyislämpötilan w arvot (•) ja maksimilämpötilat (M). Puu n:o 1.

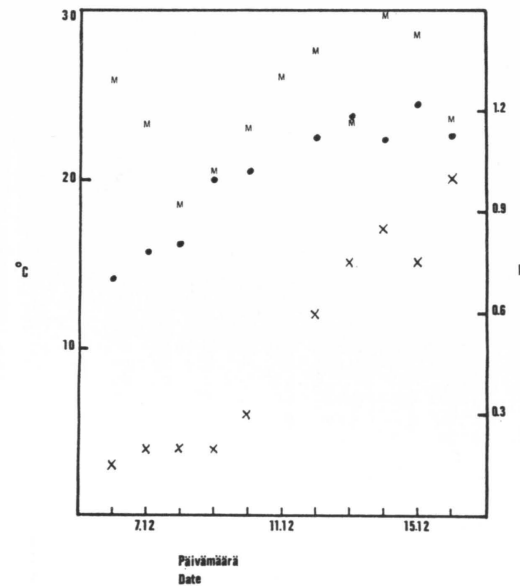
Fig. 4. The values of the daily parameter for photosynthetic activity (x) and the threshold values for the temperature sensitivity (•) and maximum temperatures (M). Tree number 1.

Mittausjakson ensimmäisinä päivinä CO₂-vaihto oli vastaavissa valaistus- ja lämpöolosuhteissa selvästi vähäisempää kuin jakson lopulla (kuvat 2 ja 3). Tämän vuoksi edellä esitettyyn malliin lisättiin tasoparametri. Merkittäessä g:llä talvisäätelyn aikaisista fotosynteesinopeutta, tasoparametri määritellään seuraavasti:

$$(3) \quad g(x) = P \cdot f(x).$$

Tällä yhtälöllä ei voitu selittää CO₂-vaihdon muuttumista kovinkaan hyvin, koska fotosynteesin tason lisäksi myös sen lämpötilariippuvuus muuttui mittausjakson kuluessa. Tämä muutos ilmeni siten, että korkeissa lämpötiloissa nettotosynteesi oli odotettua vähäisempää.

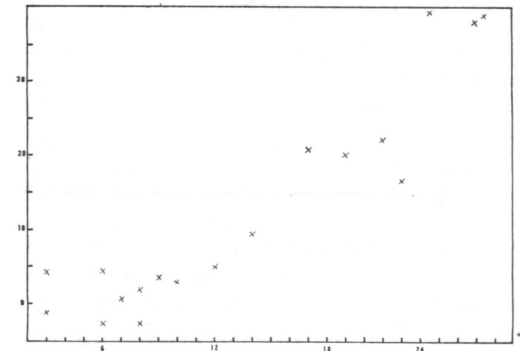
Koska puiden CO₂-vaihto heikkeni nopeasti lämpötilan kasvaessa ensimmäisinä mittauspäivinä (kuvat 2 ja 3), lisättiin malliin parametri, joka on aikaisemmin nimetty



Kuva 5. Sama kuin kuva 4. Puu n:o 2.

Fig. 5. As figure 4. Tree number 2.

fysiologiseksi veden puutteeksi (HARI ja LUUKKANEN 1974) ja jolla kuivuuden aikana ja sen jälkeen on selitetty fotosynteesin lämpötilariippuvuuden muuttumista. Tätä fysiologista vedenpuutetta merkittiin w:llä.



Kuva 6. Mallin (3) avulla lasketun ja mitatun CO₂-vaihdon erotus lämpötilan funktiona mittausjakson alussa. Puu n:o 1.

Fig. 6. The difference between calculated (Eq. 3) and measured CO₂-uptake rates as a function of temperature at the beginning of the measuring period.

Parametrit P ja w laskettiin kullekin mittauspäivälle minimoimalla seuraava neliösumma, jossa p_i on i:n CO₂-mittauksen tulos ja x_i edellisen kanssa samanaikaisen i:n lämpötilamittauksen tulos (kunkin päivän ensimmäinen ja viimeinen mittaus määräsivät i:n lähtö- ja loppuarvon:

$$(4) \quad \min_{P, w} \sum_i (p_i - P \cdot f(x_i) \cdot h(x_i, w))^2.$$

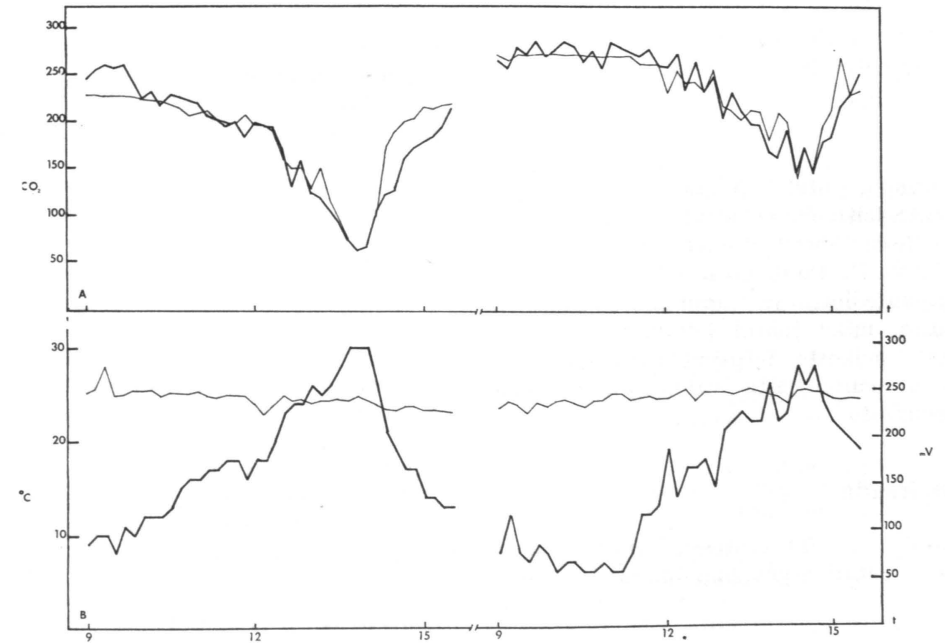
Fysiologisen vedenpuutteen sisältämä funktio h(x, w) lisättynä yhtälöön 3 aikaansai w:n määrittelemää kynnyislämpötilaa korkeammassa lämpötiloissa suhteellisesti pienempiä säätelyn alaisen CO₂-vaihdon g arvoja kuin kuvan 1 malli edellytti, eli

$$(5) \quad g = h(x, w) \cdot P \cdot f(x).$$

Yhtälö 5, jossa otettiin huomioon fotosynteesin tasomuutos P sekä fysiologinen

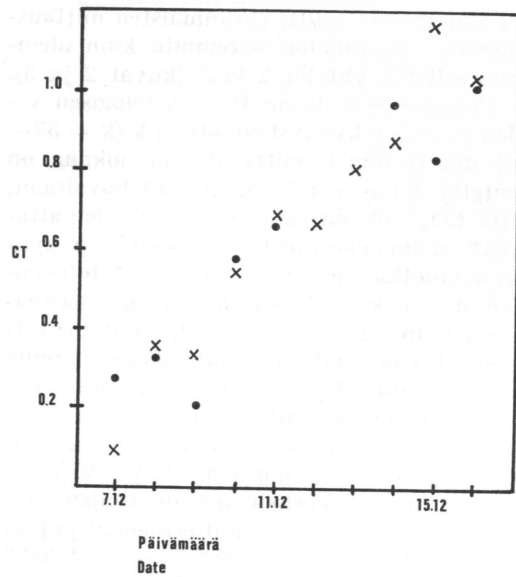
vedenpuute w, selitti ensimmäisten mittauspäivien CO₂-vaihdon paremmin kuin aiemmin esitetyt yhtälöt 2 ja 3 (kuvat 2 ja 3).

Fotosynteesin tason P ja fysiologisen veden puutteen kynnyislämpötilan k (k = 37 - w) muuttuminen mittausjakson aikana on esitetty kuvissa 4 ja 5. Näistä havaitaan, että CO₂-vaihdon tason nousu oli huomattavasti säännöllisempää kuin vastaava kynnyislämpötilan nousu. Puun n:o 1 fotosynteesin taso kasvoi nopeammin kuin vastaavasti puun n:o 2, ja sen CO₂-vaihto näytti saavuttavan maksimitason jakson lopulla aikaisemmin. Kynnyislämpötila, jonka jälkeen fotosynteesi alkoi heikentyä voimakkaasti, oli jakson alussa puulla n:o 1 n. 8° C (kuva 6) ja puulla n:o 2 n. 13° C. Mittausjakson kuluessa korkeiden lämpötilojen fotosynteesiä heikentävä vaikutus pieneni, ja jakson lopulla kynnyislämpötilat olivat lähellä päivittäisiä maksimilämpötiloja (kuvat 4 ja 5). Esimerkiksi kuvassa 4 esitetyillä P:n ja



Kuva 7. Puun n:o 1 CO₂-vaihto sekä valo ja lämpötila yhdeksäntenä ja kymmenentenä mittauspäivänä. A. Mitattu (paksu viiva), mallin (4) avulla laskettu (ohut viiva) CO₂-vaihto. B. Lämpötila (paksu viiva) ja valon intensiteetti (ohut viiva).

Fig. 7. CO₂-exchange rate for tree number 1, and environmental variables during the ninth and tenth days. A. Photosynthetic rates (arbitrary units) as measured by the URAS (thick line) and computed using Equation (4) (thin line). B. Temperature (°C, thick line) and light intensity (mV from silicon diode, thin line).



Kuva 8. Haihdunnan tason muutosta kuvaavan parametrin CT päivittäiset arvot. Puu n:o 1 (x), puu n:o 2 (o).

Fig. 8. The daily values for the degree of control of transpiration (CT) Tree number 1 (x), tree number 2 (o).

k:n arvoilla yhtälön 5 mukaan laskettujen ja URAS-laitteella mitattujen CO₂-havaintojen välisen korrelaatiokertoimen arvo oli 0.95 (kuva 7). Puun n:o 1 osalta fysiologinen vedenpuute ilmeni selkeämmin kuin puun n:o 2 osalta, mikä johtui jälkimmäisen puun yleisesti heikosta fotosynteesistä ja tästä edelleen seuranneesta vähäisestä mittaus-tarkkuudesta.

Transpiraatio

Samoin kuin fotosynteesiä tarkasteltaessa voidaan valita myös haihdunnan vertailu-

TULOSTEN TARKASTELU

Tutkimuksen tulokset osoittivat, että männyn taimien nettotosynteesi ja transpiraatio voimistuvat keväällä päivittäin hitaasti, vaikka valoa ja lämpöä on koko ajan riittä-

tilanne, joka kuvaa normaaliolosuhteissa tapahtuvaa transpiraatiota. Normaaliolosuhteissa transpiraationopeuden vaihtelu voidaan selittää evaporaationopeuden vaihtelulla (PENMAN 1963, HARI ym. 1975). Haihdunnan taso riippuu kuitenkin neulasten määrästä ja monista geneettisistä ja fysiologisista tekijöistä. Kun merkitään TT_{mj}:llä taimen m haihduntaa päivänä j ja E_j:llä saman päivän evaporaatiota niin päivittäinen haihdunta voidaan estimoida seuraavalla yhtälöllä:

$$(6) \quad TT_{mj} = k_m E_j,$$

missä haihdunnan tasoparametri k_m (m = 1,2) sisältää neulasten määrän ja muut haihdunnan tasoon vaikuttavat geneettiset ja fysiologiset tekijät. Tasoparametri määritettiin pelkästään viimeisen mittauspäivän havainnoista, koska käytettävissä oli varsin lyhyt mittaussarja. Mittausjakson ensimmäisinä päivinä transpiraatio oli selvästi vähäisempää kuin vastaavissa haihduntaoloissa jakson lopulla. Haihdunnan poikkeama normaalitilasta voidaan kuvata säätelytermillä CT, joka määritellään seuraavasti:

$$(7) \quad CT_{mj} = \frac{TT_{mj}}{k_m E_j}.$$

Molemmille puille lasketut säätelytermin CT päivittäiset arvot on esitetty kuvassa 8. Kastelussa sattuneen virheen vuoksi CT:n arvoja ei voitu laskea kummallekaan puulle 6. 12. eikä puulle n:o 2 11. 12. ja 13. 12. Puiden haihdunta kasvoi jokseenkin yhtä nopeasti kuin nettotosynteesin taso. Vaikka vähäisestä mittaustarkkuudesta johtuen vertailua yksittäisten päivien fotosynteesin ja transpiraation välillä ei juuri voida tehdä, tulokset antoivat kuitenkin viitteitä siitä, että haihdunta kasvoi alussa jonkin verran nopeammin kuin fotosynteesi.

västi normaaliin kaasunvaihtoon. Fotosynteesin kevätsäätelyssä voitiin käytetyllä menetelmällä erottaa kaksi tekijää. Selvimmin fotosynteesiä vähensi ns. tasomuutos; lisäksi

CO₂-vaihto väheni mittausjakson alussa lämpötilan kohotessa nopeammin kuin vastaavasti jakson lopulla. Fotosynteesin tasomuutosta kesti noin kymmenen vuorokautta. Haihdunnan säätelyn purkaantumisen kesti jokseenkin yhtä kauan kuin fotosynteesin tasomuutos. Koska haihdunnan säätelylle saatiin ainoastaan päivittäiset arvot ei haihdunnan säätelyn lämpötilariippuvuutta voitu tutkia.

Laboratoriossa tehdyn kokeen perusteella on vaikeaa tehdä johtopäätöksiä kevätsäätelyn merkityksestä puiden kokonaisfotosynteesiä tai -haihduntaa ajatellen. On kuitenkin ilmeistä, että luonnon olosuhteissa säätelymekanismin purkautuminen on hitaampaa kuin laboratoriossa, koska varsin myöhään keväällä on kylmiäkin jaksoja. Samoin maassa oleva routa voi vaikeuttaa puiden veden ottoa.

Fotosynteesin lämpötilariippuvuuden muutoksella ei kokonaisuhteyttä ajatellen ole suurtakaan merkitystä, koska lämpötilat keväällä ja syksyllä ovat yleensä ma-

talia luonnossa. Ilmeisesti ilmiö liittyy puiden stressifysiologiaan, koska vastaavaa on havaittu kuivuuden aikana ja sen jälkeen (HARI ja LUUKKANEN 1974). Lämpötilariippuvuuden muutos vaikuttaa kuitenkin korkeissa vakioilämpötiloissa tehtyjen fotosynteesimittausten tulkintaan mikä on otettava huomioon erityisesti laboratorio-olosuhteissa tehtävissä kertamittauksissa.

Tässä työssä käytetyllä menetelmällä voidaan saada jatkuvaa tietoa puiden fysiologisen tilan muutoksista myös varsinaisen kasvukauden ulkopuolelta. Mittausmenetelmä on siirrettävissä maastoon, jolloin päästään tutkimaan luonnon olosuhteissa kasvavia puita. Kuinka suuri osa tulevaan kasvuun käytettävistä ravintovarastoista kerääntyy puihin keväällä ja syksyllä varsinaisen kasvukauden ulkopuolella on mielenkiintoinen kysymys, johon vastaaminen edellyttäne luonnossa tehtyjä mittauksia. Myös kevätsäätelyn fysiologia ja sen adaptiivinen merkitys epäilemättä vaativat vielä lisäselvitystä.

KIRJALLISUUTTA

- BOURDEAU, P. F. 1959. Seasonal variations of the photosynthetic efficiency of evergreen conifers. *Ecol.* 40: 63–66.
- CHRISTERSSON, L. 1972. The transpiration rate of unhardened, hardened, and dehardened seedlings of spruce and pine. — *Physiol. Plant.* 26: 258–263.
- ECKARDT, F. E., HEIM, G., METHY, M. & SAUVEZON, R. 1975. Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne à feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica* 9: 745–156.
- HARI, P. & LUUKKANEN, O. 1973. Effect of water stress, temperature, and light on photosynthesis in alder seedlings. *Physiol. Plant.* 29: 45–53.
- » — 1974. Field studies of photosynthesis as affected by water stress, temperature, and light in birch. *Physiol. Plant.* 32: 97–102.
- » — PELKONEN, P. & SMOLANDER, H. 1975. Comparisons between photosynthesis and transpiration in birch. *Physiol. Plant.* 33: 13–17.
- » — SMOLANDER, H. & LUUKKANEN, O. 1975. A field method for estimation of the potential evapotranspiration rate. *J. Exp. Bot.* 94: 675–678.
- MCGREGOR, W. H. & KRAMER, P. J. 1963. Seasonal trends in rates of photosynthesis and transpiration of loblolly pine and white pine seedling. *Amer. Bot.* 50: 760–765.
- PARKER, J. 1963. Causes of winter decline in transpiration and photosynthesis in some evergreens. *For. Sci.* 9: 158–166.
- PELKONEN, P., HARI, P., KELLOMÄKI, S. & LUUKKANEN, O. 1975. An automatic system for field measurements of gas exchange and environmental factors. XII International Botanical Congress I. s. 162.
- PENMAN, H. 1963. *Vegetation and hydrology*. Lontoo: Commonwealth Agricultural Bureau.
- SARVAS, R. 1973. The annual development cycle of forest trees. — *Rep. IUFRO Working Party S2.01.4. Symposium on Dormancy in Trees*, Kornik, Poland.
- UNGERSON, J. & SHERDIN, G. 1968. Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen der *Pinus silvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarktis. *Flora.* 157: 391–434.
- ZELAWSKI, W. & CORAL, 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.
- » — & KUCHARSKA, J. 1967. Winter depression of photosynthetic activity in seedlings of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) *Photosynth.* 1: 207–213.

SUMMARY:

INCREASE IN GAS EXCHANGE RATE IN SCOTS PINE BY TERMINATING THE WINTER REST PERIOD

The activation of CO₂ exchange was monitored in two Scots pine seedlings transferred from the field to the laboratory in December. Gas exchange was monitored by an URAS I infrared gas analyzer in a so-called open IRGA-system with trap type chambers. A data-logging unit collected the results of photosynthesis, temperature and light intensity measurements. Transpiration was also measured at the same time by weighing the potted seedlings twice a day.

The measuring period lasted eleven days. During the period, the level of both transpiration and net photosynthesis increased about ten times. Fig 4 and Fig 8. Furthermore, it was found that the level of photosynthesis at high temperatures was relatively lower at the beginning than at the end of the measuring period (Fig 2, Fig 3 and Fig 7).