

# KONTORTAMÄNNYN RUNKOPUUN TRAKEIDIEN PITUUDEN, HALKAIJAN JA SOLUSEINÄN PAKSUUDEN VAIHTELU

PEKKA SARANPÄÄ

*Summary*

LENGTH, DIAMETER AND CELL WALL THICKNESS OF TRACHEIDS IN MATURE LODGEPOLE  
PINE BOLEWOOD

Saapunut toimitukselle 7. 11. 1984

Etelä- ja Keski-Suomesta kerättiin yhteensä 18 kontortamännyn runkoa, joista tutkittiin runkokuun trakeidien ominaisuudet. Trakeidien pituus riippui etäisyydestä yttimeen ja vakioitui noin 25. luston kohdalla. Pisimmillään trakeidit olivat 4–8 m korkeudella rungossa ja lyhenivät siirryttäessä tyveen tai latvaan päin. Trakeidien pituus vaihteli 1,11 m:stä 4,10 mm:iin.

Trakeidien säteen suuntainen halkaisija kasvoi siirryttäessä ytimestä kuoreen päin ja laski hivenen uloimmissa lustoissa. Keskimääräinen solun halkaisija oli kevätkuussa säteen suuntaan 32,6  $\mu\text{m}$  ja tangentin suuntaan 35,8  $\mu\text{m}$  sekä vastaavasti kesäkuussa 22,8 ja 32,5  $\mu\text{m}$ . Kasvunopeudella ei ollut vaikutusta solun halkaisijaan, vaan solujen keskimääräinen halkaisija oli vuosiluston leveydestä riippumatta vakio. Vuosiluston leveys on näin ollen vain kasvukauden keskimääräisen kasvunopeuden mitta.

Samoin soluseinän pinta-ala ja paksuus kasvoivat siirryttäessä ytimestä kuoreen päin. Säteen suuntainen soluseinä oli paksumpi kuin tangentin suuntainen. Säteen suuntaisen soluseinän kaksinkertainen paksuus kevätkuussa oli keskimäärin 5,50  $\mu\text{m}$  ja tangentin suuntaisen 5,07  $\mu\text{m}$ . Vastaavat arvot kesäkuussa olivat 12,06 ja 11,43  $\mu\text{m}$ . Kahdelta koelueelta, Tenholasta ja Ähtäristä koottujen aineistojen välillä oli selvä ero seinänpaksuudessa. Kevätkuun kaksinkertainen seinänpaksuus oli n. 0,6  $\mu\text{m}$  ja kesäkuun n. 1,0  $\mu\text{m}$  paksumpi Ähtäriässä kuin Tenholassa. Soluseinän osuus koko solun poikkipinta-alasta oli kevätkuussa keskimäärin 29 % ja kesäkuussa 69 %.

Sekä trakeidien pituus, halkaisija että seinänpaksuus riippuvat trakeidien etäisyydestä yttimeen ja korkeudesta rungossa. Myös runkojen välillä oli suuria eroja. Männyn ja kontortamännyn trakeidien morfologia on samanlainen.

## 1. JOHDANTO

Kaksineulasmäntyihin kuuluva kontortamänty eli kontorta eli murraynmänty (*Pinus contorta* var. *latifolia* S. Wats) on kotoisin Pohjois-Amerikan länsirannikolta. Vuoristoissa sitä kasvaa jopa 3000–3500 metrin korkeudella. Laajan ja vaihtelevan kasvualueensa vuoksi siitä erotetaan ainakin sisämaan ja rannikon muodot, joista jälkimmäinen ei menesty Suomessa (Sarvas 1964). Kontortamäntyä on viljelty varsin runsaasti mm. Kes-

ki-Euroopassa. Suomessa se viihtyy melko pohjoisessakin. Se kasvaa kotimaista mäntyä paremmin savipohjaisella maaperällä sekä Pohjois-Suomen kuivahkoilla kankailla. Kontortamännyn etuna on myös lyhyempi kiertoaika kuin männyllä. Sitä on oksaisuutensa vuoksi ajateltu lähinnä sellun raaka-aineeksi, mihin se soveltuukin hyvin (Hakkila ja Panhelainen 1970).

Runkokuun ja myös oksien trakeidien omi-

naisuuksia on tutkittu paljon, mutta niiden erilaistumiseen vaikuttavat tekijät ovat vielä pääosaltaan selvittämättä. Trakeidien sijainti rungossa vaikuttaa niiden pituuteen (Phillips ja Butterfield 1967), mutta niiden halkaisijaan vaikuttavat myös ympäristötekijät. Veden saannilla on ratkaiseva merkitys, sillä erilaistuvan solun kasvu täyteen mittaansa vaatii korkean turgoripaineen (Ray ym. 1972).

Trakeidien mittoja on myös tutkittu paljon, koska niillä on vaikutusta mm. paperin laatuun (Dinwoodie 1966). Henderson ja Petty (1972) ovat todenneet kontortamännillä eroja solun pituudessa ja halkaisijassa kahden kasvupaikan välillä. Samoin Kienholz (1931) on todennut eroja trakeidien pituudessa, halkaisijassa ja soluseinän paksuudessa hyvin erilaisten kasvupaikkojen välillä. Trakeidien pituuden on todettu riippuvan etäisyydestä ytimeen ja vaihtelevan eri runkojen välillä (Taylor ym. 1982). France ja Mexal (1980) ovat tutkineet taasen trakeidien halkaisijan ja soluseinän paksuuden vaihtelua

eri korkeudella rungossa ja todenneet, että samanikäistä vuosilustoa tarkasteltaessa pismimmät solut ovat rungon keskiosissa. Tulosten mukaan myös soluontelon halkaisija kasvaa trakeidien pituuden kasvaessa.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää trakeidien pituuden vaihtelua Suomessa kasvaneissa kontortamännyn rungoissa. Lisäksi tavoitteena on selvittää kahden kasvupaikan välillä olevia eroja solun koossa ja soluseinän paksuudessa, ominaisuuksien riippuvuutta etäisyydestä ytimestä sekä runkojen välistä vaihtelua.

Tutkimuksen materiaali on peräisin Metsäntutkimuslaitokselta. Ohutleikkeet ja mittaukset tehtiin Metsäntutkimuslaitoksen metsäteknologian tutkimusosastolla ja jäämikrotomileikkeet tehtiin ja valokuvattiin Helsingin yliopiston kasvitieteen laitoksella. Käsikirjoitusta kommentoivat prof. Matti Kärkkäinen, vt. prof. Maire Pyykkö, apul. prof. Marjatta Raudaskoski ja MH Juhani Salmi.

Kiitän saamastani tuesta

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

Tutkimuksessa käytetyn aineiston perusteella on jo tehty selvitys kontortamännyn puuteknisistä ominaisuuksista (Björklund 1982). Aineisto on kerätty kevättalvella 1978 vuosina 1928–1931 istutetuista koemetsiköistä. Kaikilla koaloilla kasvualusta oli kivennäismaata. Koepuun tuli olla elävälätvainen ja yksirunkoinen sekä sijaita metsikön sisällä, jotta vältettiin haitallinen ja vaikeasti kontrolloitava reunavaikutus.

### 2.1. Koekappaleiden maserointi ja trakeidien pituuden mittaus

Koepuiksi valittiin kaksi erilaista kasvunopeuden omaavaa runkoa kolmelta eri kasvupaikalta: Tenholasta, Kierinniementä ja Kurusta (aineisto A, taulukko 1). Trakeidien pituus määritettiin näistä kuudesta puusta joka kymmenennestä lustosta siten, että kolmas lusto ytimestä laskien oli ensimmäinen.

Määritykset tehtiin rinnankorkeudelta (1,3 m), neljästä, kahdeksasta, kahdestatoista ja kuudestatoista metrillä.

Trakeidien pituuden mittausta varten koekappaleet maseroitiin panemalla ne jääetikan

Taulukko 1. Tiedot koaloista trakeidien pituuden mittausta varten.

Table 1. Sample plots for tracheid length study.

Metsikkö Stand	Alkuperä Origin	Metsätyyppi Site class	Kasvunopeus rinnankorkeudella, mm/a Growth rate at breast height, mm/a	
			Runko - Stem A	B
Kuru, Rajala	?	VT	2,17	2,64
Ähtäri, Kierinniemi	Olds+Calgary, Alberta	MT	1,18	2,30
Tenhola, Solböle	Olds+Calgary, Alberta	OMT	1,69	2,71

ja 30 %:sen vetyperoksidin seokseen (1:1, Franklin 1945) lämpökaappiin 55 C°:n lämpötilaan vuorokauden ajaksi. Trakeidit suodatettiin liuksesta Bühner-suppilolla ja imulla. Suodatinpaperina käytettiin Whatman 54 Hardened -tyyppiä. Näytteistä mitattiin viidenkymmenen ehjän trakeidin pituus Zeiss-heijastusmikroskoopilla käyttäen 49-kertaista suurennosta. Kaiken kaikkiaan mitattiin kuudesta rungosta kootusta 79 näytteestä 4000 trakeidia.

### 2.2. Trakeidien ja niiden soluontelon halkaisijan mittaus

Solujen läpimitan ja soluseinän paksuuden mittausta varten valittiin aineisto kahdelta koalueelta: Tenholasta ja Ähtäristä (aineisto B).

Aikaisemmin tehdyssä tutkimuksessa todettiin selvä ero näiden metsiköiden runkojen rinnankorkeusläpimitassa, kasvunopeudessa ja puuaineen tiheydessä vaikka siemenalkuperä oli sama (Alberta, Kanada; taulukko 1). Leimikoiden metsätyyppi ja runkoluku hehtaaria kohti olivat myös erilaiset. Koeaineistoksi valittiin kummastakin leimikosta kahdeksan runkoa, jotka edustivat erilaisia kasvunopeuksia. Näin pyrittiin saamaan aikaan aineiston mahdollisimman suuri vaihtelu. Lisäksi laskettiin jokaisen rungon puuaineen tiheys rinnankorkeudelta, jotta voitiin tarkistaa ero aineistojen välisessä tiheydessä, joka oli 15 kg/m<sup>3</sup> (taulukko 2).

Solujen mittausta varten tehtiin jokaisesta rungosta poikkileikkauspreparaatteja joka kymmenennestä lustosta niin, että kolmas

lusto ytimestä lukien oli ensimmäinen (3, 13, 23, 33 ja 43). Näytekorkeudet olivat 1,3; 4,0; 8,0; 12,0 ja 16,0 metriä. Kustakin rungosta saatiin näin keskimäärin kaksitoista näytepalaa ja kaikista rungoista yhteensä 207 näytepalaa.

Solujen lukumäärän laskemiseksi vuosilustossa, solujen läpimitan ja soluseinän paksuuden mittaamiseksi koepalat kylästettiin vedellä ja sydänpuusta leikattiin 20 µm paksuisia sekä pintapuusta 30–40 µm paksuisia leikkeitä Reichert-liukumikrotomilla. Näytteet värjättiin etanoliin valmistetulla 1,0 % safraniiniliuoksella ja suljettiin glyseriinigelatiiniin.

Näytteistä mitattiin kunkin tutkittavan luston leveys ja laskettiin luston solujen lukumäärä yhdessä trakeidirivissä. Mikäli soluja oli yli sata, laskettiin solujen lukumäärä vähintään kahdesta solurivistä ja tulos ilmoitettiin näiden keskiarvona. Tämä jälkeen mitattiin yhdestä, satunnaisesti valitusta trakeidirivistä kolmen tyyppillisen kevätpuun sekä kolmen tyyppillisen kesäpuun trakeidin halkaisija sekä soluontelon halkaisija säteen ja tangentin suuntaan. Tyyppillisinä kesäpuun soluina pidettiin soluja, joilla kahden soluontelon välisen seinämateriaalin kaksinkertainen paksuus oli yhtä suuri tai suurempi kuin soluontelon halkaisija, ja tyyppillisinä kevätpuun soluina niitä, joilla vastaava paksuus oli pienempi kuin soluontelon halkaisija (Mork 1928). Suurennos oli 600-kertainen ja se tarkistettiin objektimikrometrin avulla. Kaiken kaikkiaan kertyi 207 näytettä, joista mitattiin yli 1200 solua. Mittauksia oli 5000.

### Symbolit – Symbols

- COR. = Korrelaatiokerroin  
Correlation coefficient  
n = Näytteiden lukumäärä  
Number of samples  
R<sup>2</sup> = Selitysaste  
Coefficient of determination  
RES. = Jännöshajonta  
Standard error of estimate  
s = Keskihajonta  
Standard deviation  
v = Vuosiluston leveys  
Width of growth ring  
x̄ = Keskiarvo  
Mean

Taulukko 2. Tiedot koaloista trakeidien halkaisijan mittausta varten.

Table 2. Sample plots for tracheid diameter study.

Metsikkö Stand	Runkoluku/ha No. of trees/ha	Kasvunopeus rinnankorkeudella, mm/a Growth rate at breast height, mm/a		Kuiva-tuoretiheys, kg/m <sup>3</sup> Basic density, kg/m <sup>3</sup>
		x̄	s	
Ähtäri, Kierinniemi	1690	2,01	0,39	411
Tenhola, Solböle	755	2,30	0,39	396

### 3. TULOKSET

#### 3.1. Trakeidien keskipituus ja lukumäärä vuosilustossa

##### 3.1.1. Trakeidien pituuden vaihtelu iän mukaan eri korkeuksilla

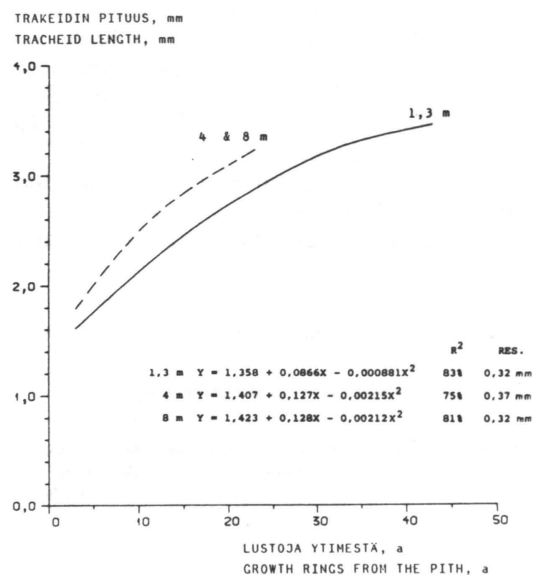
Regressioanalyysin avulla laskettiin kunkin korkeuden solujen pituuden vaihtelulle käyrät, jotka on esitetty kuvassa 1. Havaintojen vähyden takia ei yhtälöitä ole voitu laskea 12 ja 16 metrin korkeudelle. Kuvasta voidaan selvästi havaita, että solujen pituus kasvaa ytimeistä pintaan päin yli kaksinkertaiseksi. Solujen pituus kasvaa melko samalla tavalla eri korkeuksilla, mutta neljässä ja kahdeksassa metrisessä lähtötaso on hieman korkeampi. Ylempänä samanikäisen luston trakeidien pituus jälleen laskee, mikä ilmenee taulukosta 3. Koko aineiston trakeidien keskimääräiseksi pituudeksi saatiin  $2,51 \pm 0,72$  mm. Lyhimät trakeidit olivat 1,11 mm ja pisimmät 4,10 mm pitkiä.

##### 3.1.2. Kasvunopeuden vaikutus trakeidien pituuteen

Ahtäristä ja Tenholasta valittiin yhteensä kuusitoista kasvunopeudeltaan erilaista runkoa. Tätä aineistoa käytettiin myöhemmin trakeidien halkaisijan ja soluseinän paksuuden määrittämiseen (aineisto B). Näistä koe-puista mitattiin trakeidien pituus neljän metrin korkeudelta lustoista 20–25. Näitä tuloksia verrattiin kunkin rungon keskimääräiseen

kasvunopeuteen (=luston leveyteen) ja havaintojen perusteella laskettiin regressioyhtälö, jonka kuvaaja on piirretty kuvaan 2. Siitä nähdään, että solujen pituus kasvaa kyseisissä lustoissa sen mukaan, mitä leveämpiä lustot ovat. Todennäköisin selitys on kuvassa 3, jossa trakeidin pituus on kuvattu etäisyyden suhteen. Havaitaan, että hidaskasvuissa rungossa samanikäisen luston solut ovat lähempänä ydintä ja näin ollen myös lyhyempiä kuin nopeakasvuissa.

Tenholasta tutkittiin lisäksi nopea- ja hidaskasvuisten rungon trakeidien pituuden kasvua etäisyyden suhteen. Nopeakasvuisemman rungon solupituus oli kauttaaltaan suurempi, mutta tämä johtui siitä, että myös lähtötaso oli korkeampi (kuva 3). Trakeidien keskimääräinen pituus oli 10 mm päässä ytimeistä 1,67 mm hidaskasvuissa ja 1,88 mm nopeakasvuissa rungossa. Vastaavat arvot olivat 50 mm päässä ytimeistä ovat 2,79 mm ja 3,06 mm.



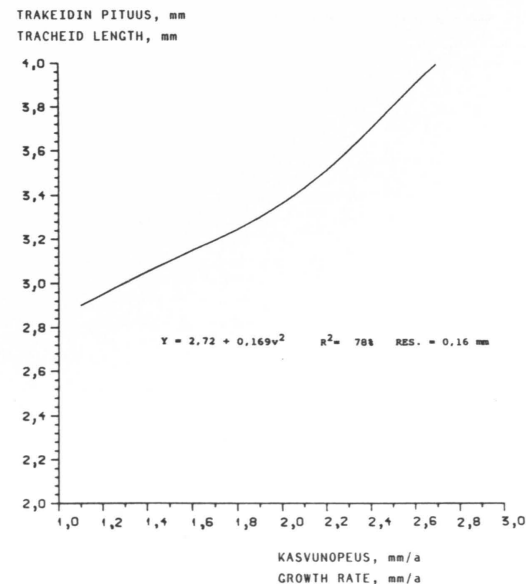
Kuva 1. Trakeidien pituuden riippuvuus etäisyydestä ytimeen eri korkeuksilla rungossa.

Fig. 1. Relationship between age and tracheid length at different sampling heights within stems.

Taulukko 3. Trakeidien pituuden vaihtelu kolmannessa lustossa ytimeistä laskien.

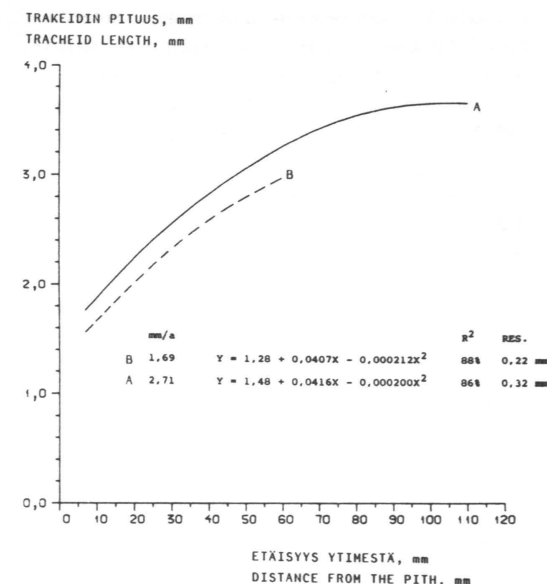
Table 3. Variation of tracheid length in the third growth ring from the pith.

Korkeus, m - Height, m	Pituus, mm - Length, mm		
	n	$\bar{x}$	s
1,3	30	1,54	0,28
4	24	1,72	0,24
8	17	1,78	0,23
12	11	1,65	0,35
16	2	1,58	0,20



Kuva 2. Trakeidien pituuden riippuvuus kasvunopeudesta lustoissa 20–25 neljän metrin korkeudella rungossa.

Fig. 2. Relationship between growth rate and tracheid length in growth rings 20–25 at a height of 4 metres.



Kuva 3. Nopea- (A) ja hidaskasvuisten (B) rungon trakeidien pituuden riippuvuus etäisyydestä ytimeen.

Fig. 3. Relationship between distance from the pith and tracheid length for the fastest grown (A) and the slowest grown (B) tree.

#### 3.2. Trakeidien lukumäärän, halkaisijan ja soluseinän paksuuden vaihtelu

##### 3.2.1. Trakeidien halkaisijan vaihtelu

Jokaisesta tutkitusta lustosta mitattiin sekä luston leveys että trakeidien lukumäärä säteen suunnassa. Kapeimmassa, vain 0,3 mm leveässä, lustossa oli kymmenen solua ja leveimmässä, 6,6 mm leveässä, lustossa oli jopa 247 solua säteen suuntaisessa solurivissä. Keskimääräinen lustonleveys oli 2,5 mm ja trakeidien lukumäärä 95.

Keskimääräinen solun halkaisija laskettiin jakamalla luston leveys solujen lukumäärällä. Tutkimuksen kohteena oli 23. lusto. Lustonleveyden vaihtelu ei vaikuttanut keskimääräiseen solun halkaisijaan (kuva 4). Kyseisessä lustossa se oli  $28,5 \pm 8,8 \mu\text{m}$ .

Kummastakin leimikosta mitattiin edelleen kahdeksasta rungosta yhteensä noin 1200 solun halkaisija eri lustoista ja eri korkeuksilta. Saatuja tuloksia verrattiin sekä leimikoittain että lustoittain.

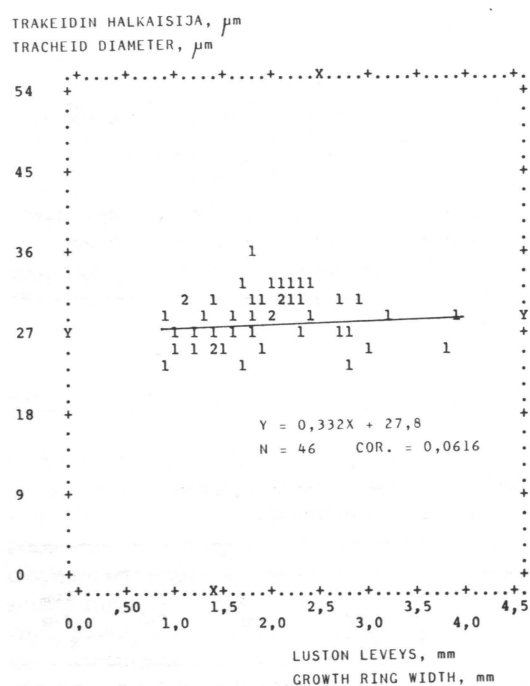
Taulukko 4. Trakeidien halkaisija,  $\mu\text{m}$ .  
Table 4. Tracheid diameter,  $\mu\text{m}$ .

Koela Stand	n	Kevätpuu - Springwood		Kesäpuu - Summerwood	
		Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.
Tenhola	107	33,3	5,2	35,8	6,4
Ahtäri	98	31,8	4,8	35,8	5,8
		22,4	3,9	32,2	5,2
		23,3	3,1	32,8	4,7

Kevätpuun trakeidien säteensuuntaisessa halkaisijassa on leimikoiden välillä  $1,5 \mu\text{m}$  ero, mutta tangentin suuntainen halkaisija on kummassakin sama, eli  $35,8 \mu\text{m}$  (taulukko 4). Kesäpuun halkaisijassa on pieniä eroja: tällä kertaa niin päin, että Tenholassa kasvaneiden runkojen solut ovat hivenen pienempiä. Kesäpuun solut ovat säteen suunnassa huomattavasti litistyneempiä kuin kevätpuun solut. Kevätpuun trakeidien säteen suuntainen halkaisija kasvaa siirryttäessä ytimeistä ulospäin  $28 \mu\text{m}$ :stä  $36 \mu\text{m}$ :iin 25. luston kohdalla ja laskee sen jälkeen hivenen (kuva 5).

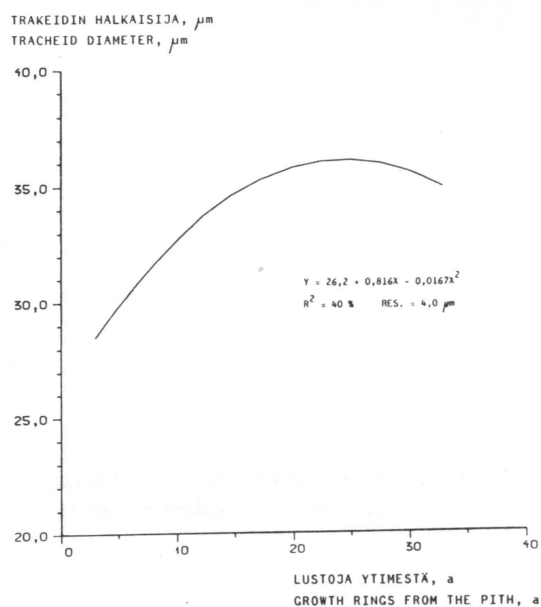
Taulukko 5. Trakeidien halkaisijan vaihtelu kolmannessa lustossa ytimestä laskien,  $\mu\text{m}$ .  
Table 5. Variation of tracheid diameter in the third growth ring from the pith,  $\mu\text{m}$ .

Korkeus, m Height, m	n	Kevätpuu - Springwood				Kesäpuu - Summerwood			
		Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.
1,3	16	27,3	3,6	30,6	3,7	22,0	2,3	30,3	2,9
4	16	29,1	3,4	31,9	4,5	22,2	4,5	29,4	2,7
8	16	29,3	3,0	31,2	4,0	20,9	3,5	28,0	4,3
12	16	27,8	3,6	29,8	4,7	22,2	3,7	30,0	5,7
16	6	26,6	3,4	30,2	3,9	21,6	3,9	29,2	3,1



Kuva 4. Trakeidien keskimääräisen säteen suuntaisen halkaisijan riippuvuus luston leveydestä 23. lustossa.  
Fig. 4. Relationship between growth ring width and average tracheid diameter in the 23rd growth ring from the pith.

Kevätpuun trakeidien halkaisija on suurimmillaan rungon keskiosissa (taulukko 5), kuten trakeidin pituuskin (vertaa taulukko 2). Sen sijaan kesäpuun trakeidit ovat halkaisijaltaan pienempiä rungon keskiosissa kuin tyvässä ja latvassa.



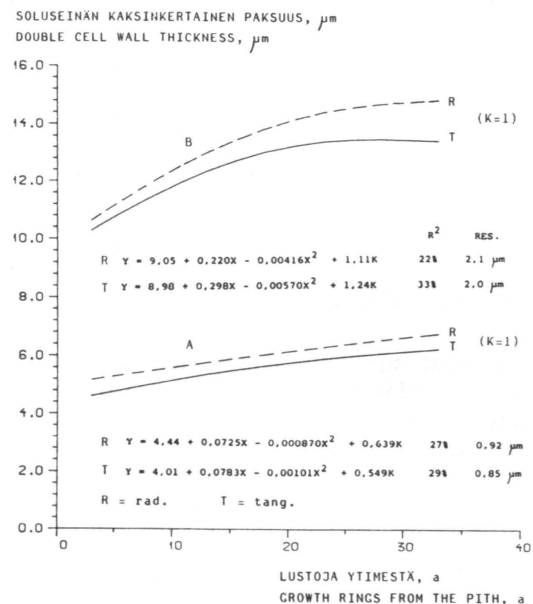
Kuva 5. Trakeidien säteen suuntaisen halkaisijan riippuvuus etäisyydestä ytimeen kevätpuussa.  
Fig. 5. Relationship between age and radial tracheid diameter in springwood.

### 3.2.2. Erot soluseinän paksuudessa leimikoiden välillä

Poikkileikkauksia tehtäessä ilmeni suuria hankaluksia Tenholasta saatujen näytepalojen kohdalla, koska ne vaikuttivat kovin haurailta. Tämän perusteella oletettiin, että näiden kahden kasvupaikan välillä olisi solusei-

Taulukko 6. Soluseinän kaksinkertaisen paksuuden vaihtelu kolmannessa lustossa ytimestä laskien,  $\mu\text{m}$ .  
Table 6. Variation of double cell wall thickness in the third growth ring from the pith,  $\mu\text{m}$ .

Korkeus, m Height, m	n	Kevätpuu - Springwood				Kesäpuu - Summerwood			
		Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.	Sät. Rad.	Tang. Tang.
1,3	16	5,16	1,3	4,61	0,8	10,20	1,3	10,16	2,2
4	16	4,62	0,8	4,41	0,7	10,60	1,8	10,42	1,8
8	16	5,14	0,8	4,65	0,6	10,35	1,8	10,24	1,8
12	16	4,74	0,8	4,28	0,7	10,62	2,3	10,13	1,7
16	6	5,28	1,2	4,72	0,7	9,91	0,5	9,72	1,3



Kuva 6. Soluseinän kaksinkertaisen paksuuden riippuvuus etäisyydestä ytimeen kevät- (A) ja kesäpuussa (B). K=0, kun koala on Tenhola ja K=1, kun koala on Ähtäri.

Fig. 6. Relationship between age and double cell wall thickness in springwood (A) and summerwood (B). K=0, when the stand is Tenhola and K=1, when the stand is Ähtäri.

nän paksuudessa eroja, koska puuaineen tiheydessä oli todettu selvä ero (Björklund 1982). Seinänpaksuus on mitattu ja ilmoitettu kaksinkertaisena, ts. solun halkaisijasta on vähennetty soluontelon halkaisija, jolloin erotus on soluseinien yhteenlaskettu paksuus.

Laskettaessa regressiokäyrien yhtälöitä lisättiin muuttujien joukkoon koala (K), joka

sai arvon 0 Tenholassa ja arvon 1 Ähtäriässä. Näin voitiin todeta mahdollinen ero soluseinän paksuudessa näiden aineistojen välillä. Havaintojen vähyden takia aineistosta jätettiin pois 43. lusto. Kuten yhtälöistä kuvassa 6 nähdään, oli leimikoiden välillä kevätpuun sekä säteen että tangentin suuntaisen soluseinän kaksinkertaisessa paksuudessa n. 0,6  $\mu\text{m}$  ero ja kesäpuussa noin yhden  $\mu\text{m}$  ero (K-valemuuttujan regressiokerroin). Tarkasteltaessa edelleen soluseinän paksuuden vaihtelua eri korkeuksilla rungossa todettiin, että sekä kevät- että kesäpuussa se vaihteli eri tavoin eri korkeuksilla (taulukko 6). Samoin hajontaluvut vaihtelevat, ja pienintä hajontaa on rungon keskiosissa.

### 3.2.3. Soluseinän osuus

Soluseinän pinta-ala laskettiin olettamalla solun poikkileikkaus suorakaiteen muotoiseksi ja käyttämällä hyväksi mitattuja halkaisijoita. Tulokset laskettiin Ähtäristä kootun aineiston pohjalta, koska yhdistettyinä aineistojen sisäinen vaihtelu oli liian suuri. Regressiokäyrä on kuvassa 7. Soluseinän pinta-ala poikkileikkauksessa oli kevätpuussa keskimäärin 180  $\mu\text{m}^2$  ja kesäpuussa keskimäärin 271  $\mu\text{m}^2$  koko aineiston pohjalta.

Trakeidin seinän paksuuden lisäksi on tarkoituksenmukaista selvittää soluseinän osuus koko solun poikkileikkauspinta-alasta: ts. seinäosuus, joka laskettiin olettamalla sekä solun että ontelon poikkileikkaus suorakaiteeksi. Tulokset kummaltakin koalueelta ovat taulukossa 7.

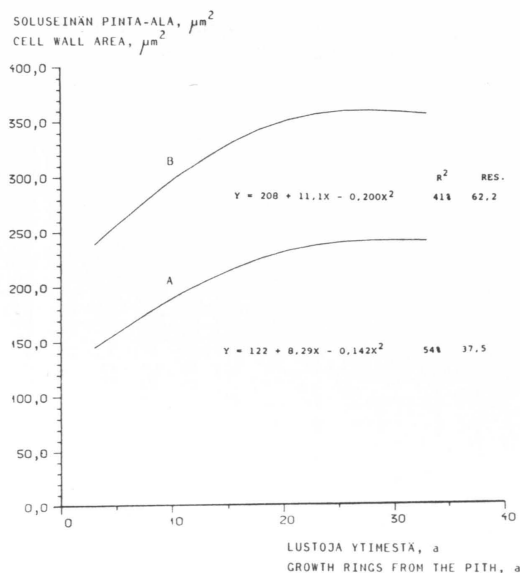
Taulukko 7. Soluseinän osuus koko solun alasta poikkileikkauksessa, %.

Table 7. Cell wall area, %.

Koealue Stand	n	Kevätpuu Springwood		Kesäpuu Summerwood	
		$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Ähtäri	98	30,5	4,8	69,8	7,2
Tenhola	107	27,5	4,3	67,4	7,2

Kuva 7. Soluseinän pinta-alan riippuvuus etäisyydestä ytimeen kevät- (A) ja kesäpuussa (B).

Fig. 7. Relationship between age and cell wall area in springwood (A) and summerwood (B).



## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Trakeidien pituuden ja halkaisijan vaihtelu

#### 4.1.1. Trakeidien pituuden vaihtelu iän mukaan

Puun trakeidien lopulliseen pituuteen vaikuttavat sekä initiaalien pituuden vaihtelu että erilaistuvien solujen kasvu. Solujen pituus vaihtelee sekä horisontaalisuunnassa (siirryttäessä ytimestä ulospäin) että vertikaalisuunnassa (samanikäisessä lustossa eri korkeudella rungossa).

Jäljen initiaalien pituus yleensä kasvaa voimakkaasti initiaalien vanhetessa ytimestä muutama senttimetri ulospäin siirryttäessä. Tämän jälkeen pituus joko pysyy vakiona, laskee, nousee tai aaltoilee (Philipson ja Butterfield 1967). Strobustumännillä jäljen initiaalien on todettu olevan 0,87 mm pitkiä ensimmäisessä lustossa ja pidentyvän 4,0 mm:iin 60. lustossa (Bailey 1923). Jälsilieriön ympärysmitta kasvoi tällöin 12,6 millimetristä 1256,6 millimetriin ja rungon säde 2 mm:stä 200 mm:iin. Initiaalit jakaantuvat kehän suuntaan pseudotransversaalisesti ja pitenevät toistensa lomitse, jolloin tytärnsolut voivat kasvaa pidemmiksi kuin emosolut. Uloimmissa lustoissa trakeidin pituus on vain hive-

nen suurempi kuin jäljen initiaalain pituus (Bailey 1923), mikä merkitsee, että trakeidin pituus määräytyy jäljen initiaalain mukaan. Initiaalien pituuden vaihteluun vaikuttavat lähinnä kolme tekijää: pseudotransversaalisten jakautumisten taajuus, emo- ja tytärnsolujen suhteellinen koko ja lyhyiden initiaalien häviäminen (kaikki initiaalit eivät säily, vaan lyhimmät kuolevat; Bannan ja Bayly 1956).

Jäljen kehä kasvaa suhteellisesti voimakkaammin ytimen lähellä. Kehä on suoraan verrannollinen säteeseen ( $C=2\pi r$ ). Tämän perusteella jokaisen pitkittäissuuntaan orientoituneen solun initiaalain on täytynyt jakaantua vähintään kerran antikliinisesti. Kauempana ytimestä, kun rungon halkaisija on esimerkiksi 20 senttimetriä, yhden senttimetrin kasvu halkaisijassa ei vaikuta enää yhtä suuresti kehän laajenemiseen eikä jäljen initiaalisolujen antikliiniseen jakaantumiseen. Jäljen solut siis jakautuvat huomattavasti harvemmin säteen suuntaisiin seinin rungon halkaisijan ollessa suuri kuin paksuuskasvun alkuvaiheessa. Kun kehän laajeneminen hidastuu, syntyy uusia initiaaleja enemmän kuin tarvitaan, joten osa niistä häviää (Bannan ja Bayly 1956). Lähellä ydintä tilanne on päinvastainen, sillä uudet initiaalit eivät riitä vastaa-

maan laajenevan jälsilieriön tarvetta, ja niinpä tytärinitiaalien pituuden kasvu korvaa puuttuvan tilan jälsilieriöstä puulajeilla, joilla ei ole kerrosjäljettä (Philipson ja Butterfield 1967).

Mikäli uusia initiaaleja syntyy runsaasti, niin osa näistä häviää. Pisimmät jälsisolut ja etenkin ydinsäteiden läheisyydessä olevat säilyvät. Osa pienimmistä initiaaleista saattaa kutistua edelleen ydinsäteiden initiaaleiksi (Bannan ja Bayly 1956). Tämän vaihtelun lisäksi solujen pituudessa esiintyy myös vuodenaikaista vaihtelua: trakeidien on todettu olevan havupuiden kesäpuussa keskimäärin 11 % pidempiä kuin kevätpuussa (Bisset ja Dadswell 1949). On myös havaittu, että nopeasti kasvavassa rungossa solujen keskimääräinen pituus alenee (Philipson ja Butterfield 1967).

Tutkitun aineiston perusteella kontortamännyn trakeidien pituuden vaihtelu rungossa ytimestä kuoreen päin noudatti Sanion lakeja: varressa ja oksassa solujen koko kasvaa siirryttäessä ytimestä kuoreen päin, kunnes se vakioituu ja maksimi saavutetaan rungossa tietyllä korkeudella ja solujen koko pienenee siirryttäessä tyveen tai latvaan päin (Bailey ja Shepherd 1915). Lyhimmät solut olivat 1,11 mm ja pisimmät 4,10 mm, mikä vastaa myös aikaisempien tutkimusten tuloksia (Bisset ym. 1951, Kienholz 1931 ja Taylor ym. 1982). Albertassa tehdyssä tutkimuksessa rungot oli valittu tiheäkasvuisesta, luonnontilaisesta metsästä, joten niiden kasvunopeus on ollut hidasta. Tulosten mukaan trakeidien pituus kasvoi noin 1,5 mm:stä 3,5 mm:iin 40 ensimmäisen luston aikana ja laski sitten hivenerän. Pisimmillään solut ovat kymmenen metrin korkeudella rungosta (Taylor ym. 1982).

Kienholz (1931) on tutkinut erilaisten kasvuympäristön vaikutusta kontortan kasvuun ja mm. sen trakeidien pituuteen kolmella erilaisella kasvupaikalla: laavamaperällä, jossa oli harva kasvusto (lava blocks forest), tiheäkasvuisessa luonnonmetsikössä (dense virgin timber forest) sekä rahkasammalsuolla (sphagnum bog). Mittaukset on tehty 60 cm korkeudelta joka kymmenennestä lustosta ytimestä lukien. Tulosten mukaan trakeidien maksimipituus on noin 3,9 mm. Laavamaperällä hyvin hitaasti kasvaneiden runkojen trakeidien pituuden kasvu jatkuu aina 80. vuosilustoon saakka, kun taasen rahkasam-

malsuolla nopeasti kasvaneissa rungoissa pituuden kasvu päättyy jo 30. vuosiluston kohdalla. Jälkimmäisessä tapauksessa trakeidit jäävät myös lyhyemmiksi. Vastaavasti männillä trakeidien pituus vaihtelee 0,9–3,5 mm ja kasvaa 10–15 vuosiluston päähän ytimeä. Tämän jälkeen pituus pysyy enemmän tai vähemmän muuttumattomana (Atmer ja Thörnqvist 1982).

Edellä esitetyn perusteella voidaan todeta, että kontortamännyn trakeidien keski-, mini- ja maksimipituus ovat Suomessa samaa luokkaa kuin muuallakin vastaten lähinnä Albertassa saatuja mittaustuloksia (Taylor ym. 1982).

#### 4.1.2. Kasvunopeuden vaikutus trakeidien pituuteen

Kirjallisuudessa esitetyt tiedot kasvunopeuden eli keskimääräisen luston leveyden vaikutuksesta trakeidien pituuteen havupuilla ovat ristiriitaisia, mikä osittain johtuu erilaisista tarkastelutavoista. Bisset, Dadswell ja Wardrop (1951) kuitenkin totesivat trakeidien olevan lyhyempiä leveämmässä lustoissa kuin kapeammassa. Samansuuntainen korrelaatio oli myös eri runkojen välillä. Tämä johtui osittain siitä, että tutkittujen runkojen välillä oli myös selvä ero lähtötasossa, ts. miten pitkiä trakeidit olivat lähellä ydintä.

Myös Bannan (1964a) on todennut kontortamännillä, että erot runkojen välillä ovat varsin suuria, kuten tämänkin tutkimusten tulosten perusteella voi todeta. Järeissä rungoissa (halkaisija 25–50 cm rinnankorkeudelta), joissa kehän nopea laajeneminen on jo aiheuttanut solujen pitenemisen, yhden millimetrin vuotuinen sädekasvunopeus on optimi trakeidien pituudelle (Bannan 1964a). Mikäli kasvunopeus oli hitaampi tai nopeampi kuin edellä mainittu, trakeidit jäivät lyhyemmiksi johtuen initiaalien runsaasta jakautumisesta antikliinisesti (Bannan 1964b).

#### 4.1.3. Trakeidien halkaisija

Aikaisemmin on todettu, ettei luston leveys vaihtelee paljoakaan eri korkeuksilla (Björklund 1982): kannon korkeutta lukuun ottamatta luston keskimääräinen leveys laski samalla tavalla eri korkeuksilla. Tutkittaessa trakeidin halkaisijan vaihtelua oli aiheellista

ottaa tarkastelun kohteeksi vain tietty lusto ja tutkia sen osalta kasvunopeuden vaikutusta solun halkaisijaan.

Tulosten mukaan kasvunopeus ei vaikuta solun keskimääräiseen halkaisijaan. Bannan (1962, 1963, 1964a ja 1964b) on todennut, että jälsisolujen jakautumisten lukumäärä laskettuna ksyleemin lisäystä kohti (mm säteen suunnassa) on havupuilla aina vakio. Solun halkaisija sen sijaan kasvaa säteen suunnassa siirryttäessä ytimestä kuoreen päin ja laskee 20. luston jälkeen. Kienholz (1931) sai vastaavia tuloksia rahkasammal-suolla kasvaneista kontortamännnyistä.

Taulukkoon 8 on koottu arvoja männyn ja kontortamännyn trakeidien keskimääräisestä halkaisijasta. Luvut osoittavat, että näillä puulajeilla ei ole halkaisijan suhteen suuria eroja.

Ero kevät- ja kesäpuun tangentin suuntaisessa halkaisijassa johtui todennäköisesti siitä, että uudet trakeidirit saivat alkunsa nimenomaan kesäpuun alueella. Trakeidien halkaisija vaihteli eri korkeuksilla kontortamännyn rungossa samoin kuin France ja Mexal (1982) ovat todenneet. Pisimmät trakeidit ovat myös halkaisijaltaan suurimmat. Edelleen tulosten mukaan trakeidien halkaisija oli säteen suunnassa kevätpuussa suurempi Tenholassa kuin Ähtärisä. Ympäristökijöiden on todettu vaikuttavan trakeidien halkaisijaan: hyvin suuria trakeideja on mitattu kostealla maaperällä kasvaneista puista (Bannan 1965, Kienholz 1931, Olesen 1978).

Erilaistuttuaan meristeemisolut käyvät läpi tietyn kehityssarjan. Olesen (1982) on tutkinut sekä kasvullisesti että suvullisesti lisätyjen kuusien (*Picea abies*) trakeidien halkaisijan vaihtelua rungon eri osissa ja todennut, että trakeiden halkaisija kasvaa siirryttäessä ytimestä kuoreen päin ja tyvestä latvaa kohti. Olesenin (1977, 1978, 1982) korostaman teorian mukaan tutkittaessa puun ominaisuuksia rungon eri osissa on otettava huomioon sekä apikaalimeristeemin että jälleen kehitysvaihe tai kypsyysaste sekä näiden välinen yhteys. Näin ollen jälleen toimintaan vaikuttavat kaksi eri seikkaa: ensinnäkin apikaalimeristeemin kehitysvaihe, joka välittyy jälleen sen erilaistuuksissa, sekä toiseksi jälleen oma kehitys sen erilaistuttua. Sweet (1973) on tullut siihen tulokseen tutkiessaan sekä kasvullisesti että suvullisesti lisätyjen *Pinus radiata* -männyn kasvua ja rungon muotoa, että tietty

Taulukko 8. Kontortamännyn ja männyn trakeidien halkaisija,  $\mu\text{m}$ .

Table 8. Average tracheid diameter of lodgepole pine and Scots pine,  $\mu\text{m}$ .

Kevätpuu <i>Springwood</i>		Kesäpuu <i>Summerwood</i>		Lähde <i>Source</i>
Sät. <i>Rad.</i>	Tang. <i>Tang.</i>	Sät. <i>Rad.</i>	Tang. <i>Tang.</i>	
<i>Pinus contorta</i> :				
32,6	35,8	22,8	32,5	Tämä tutkimus – <i>this study</i>
31,3		19,4	25,2	Kienholz (1931)
		35,4		Bannan (1965)
		31,2		Henderson ja Petty (1972)
34–45				Panshin ja Zeeuw (1980)
<i>Pinus sylvestris</i> :				
30,2	25,3	20,8	23,5	Fengel (1969)
30,6	24,7			Ollinmaa (1961)

kehitysvaihe saavutetaan jo melko varhaisessa vaiheessa puun ollessa 20-vuotias, eikä tämän jälkeen tapahdu sanottavia muutoksia. Olesen (1982) arvelee, että apikaalimeristeemi saavuttaa tietyn kehitystason rungon ollessa noin viiden metrin pituinen, ja tämän jälkeen lähinnä ympäristökijät vaikuttavat trakeidin halkaisijaan. Erilaistuneen ksyleemin ominaisuudet, jotka eivät vaihtelee eri korkeuksilla rungossa, ovat tulosta lateraalimeristeemin eli jälleen kehittymisestä.

## 4.2. Soluseinä

### 4.2.1. Soluseinän paksuus

Taulukkoon 9 on koottu vertailua varten eri tutkimusten tuloksia kontortamännyn ja männyn trakeidin seinän paksuudesta.

Kienholz (1931) vertaili seinänpaksuutta eri kasvupaikoilla, ja taulukon ylemmät arvot on saatu hidaskasvuisista rungoista laava- maaperällä ja alemmat nopeakasvuisista rungoista suolla. Tulokset ovat keskiarvoja säteen ja tangentin suuntaisista mittauksista. Lähellä ydintä, 5–10 lustossa, ei ole suurta eroa kevät- ja kesäpuun solujen seinän paksuudessa, mutta ulompana ero kasvaa suuremmaksi, mikä vastaa myös tämän tutki-

Taulukko 9. Trakeidien seinämän kaksinkertainen paksuus,  $\mu\text{m}$ .

Table 9. Double cell wall thickness,  $\mu\text{m}$ .

Kevätpuu <i>Springwood</i>		Kesäpuu <i>Summerwood</i>		Lähde <i>Source</i>
Sät. <i>Rad.</i>	Tang. <i>Tang.</i>	Sät. <i>Rad.</i>	Tang. <i>Tang.</i>	
<i>Pinus contorta</i> :				
5,50	5,07	12,06	11,43	Tämä tutkimus – <i>this study</i>
	5,97		13,17	
	7,35		14,21	Kienholz (1931)
<i>Pinus sylvestris</i> :				
6,88	6,72	12,41	10,12	Ollinmaa (1961)

muksen tuloksia. Edelleen soluseinän paksuus vaihteli eri korkeuksilla rungossa, mikä myös vastaa aikaisempia tuloksia (France ja Mexal 1980). Männyn ja kontortamännyn

trakeidien seinänpaksuus on samaa luokkaa, joten niiden puuaineen ominaisuudet eivät tässä suhteessa eroa toisistaan. Ähtäristä ja Tenholasta koottujen aineistojen välillä oli myös ero kevät- ja kesäpuun soluseinän paksuudessa – edellisessä n. 0,6  $\mu\text{m}$  ja jälkimmäisessä n. 1,0  $\mu\text{m}$ .

### 4.2.2. Seinäprosentti

Tutkimuksen mukaan soluseinän osuus solun poikkileikkauspinta-alasta oli kontortamännyn kevätpuussa keskimäärin 29 % ( $s = 4,7$ ) ja kesäpuussa 69 % ( $s = 7,3$ ). Saiki (1965) sai vastaavasti *Pinus densifloralla* 28 ja 82 %. Aikaisempien tutkimusten tulosten perusteella tiheyden ja seinämateriaalin välinen korrelaatioaste on korkea vuosiluston sisällä (Diaz-Vaz ym. 1975, Saiki 1970 ja Sachsse 1984).

## KIRJALLISUUS

- Atmer, B. & Thörnqvist, T. 1982. Fiberegenskaper i gran (*Picea abies* Karst.) och tall (*Pinus sylvestris* L.). Summary: Properties of tracheids in spruce (*Picea abies* Karst.) and pine (*Pinus sylvestris* L.). Rapp. Inst. virkeslära SLU 134: 1–59.
- Bailey, I. W. 1923. The cambium and its derivate tissues IV. The increase in girth of the cambium. Am. J. Bot. 10: 499–508.
- & Shepherd, H. B. 1915. Sanio's laws for the variation in size of coniferous tracheids. Bot. Gaz. 60: 66–71.
- Bannan, M. W. 1962. Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Pinus strobus* L. Can. J. Bot. 40: 1057–62.
- 1963. Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Picea*. Can. J. Bot. 41: 811–22.
- 1964a. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of pseudotsuga. Can. J. Bot. 42: 603–31.
- 1964b. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of lodgepole pine. Can. J. Bot. 42: 1105–18.
- 1965. The length, tangential diameter and length/width ratio of conifer tracheids. Can. J. Bot. 43: 967–84.
- & Bayly, I. L. 1956. Cell size and survival in conifer cambium. Can. J. Bot. 34: 769–76.
- Bisset, I. J. W. & Dadsell, H. E. 1949. The variation of fibre length within one growth ring of certain angiosperms and gymnosperms. Aust. For. 14: 17–29.
- & Wardrop, A. B. 1951. Factors influencing tracheid length in conifer stems. Can. J. Bot. 15(1): 17–30.
- Björklund, T. 1982. Kontortamännyn puutekniset ominaisuudet. Abstract: Technical properties of lodgepole pine wood. Folia For. 522: 1–25.
- Diaz-Vaz, J. E., Echols, R. & Knigge, W. 1975. Vergleichende Untersuchungen der Schwankungen von Tracheidimensionen und röntgenoptisch ermittelter Rohdichte innerhalb des Jahrrings. Forstwiss. Cbl. 94: 161–75.
- Dinwoodie, J. M. 1966. The influence of anatomical and chemical characteristics of softwood fibers on the properties of sulfate pulp. Tappi 49(2): 57–67.
- Fengel, D. 1969. The ultrastructure of cellulose from wood. Part I. Wood Sci. Technol. 3(3): 203–17.
- France, R. C. & Mexal, J. G. 1980. Morphological variation of tracheids in the bolewood of mature *Picea engelmannii* and *Pinus contorta*. Can. J. For. Res. 10: 573–78.
- Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and woodresin composites and a new macerating method for wood. Nature 155: 51.
- Hakkila, P. & Panhelainen, A. 1970. On the wood properties of *Pinus contorta* in Finland. Lyhennelmä: Suomessa kasvatetun *Pinus contortan* puuaineen ominaisuuksista. Commun. Inst. For. Fenn. 73(1): 1–43.
- Henderson, J. & Petty, J. A. 1972. A comparison of wood properties of coastal and interior provenances of lodgepole pine, *Pinus contorta* Dougl. ex Loud.

- Forestry 45(1): 49–57.
- Kienholz, R. 1931. Effect of environmental factors on the wood structure of lodgepole pine, *Pinus contorta* Loudon. Ecology 12(2): 354–79.
- Mork, E. 1928. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. Papier Fabr. 48: 741–47.
- Olesen, P. O. 1977. The variation of the basic density level and tracheid width within the juvenile and mature wood of Norway spruce. Forstl. Forsøgsv. Danm. 34: 340–59.
- 1978. On cyclophysis and topophysis. Silvae Genet. 27: 173–8.
- 1982. The effect of cyclophysis on tracheid width and basic density in Norway spruce. For. Tree Impr. Arbor., Hørsholm, No. 5: 1–80.
- Ollinmaa, P. J. 1961. Reaktiipuututkimuksia. Summary: Study on reaction wood. Acta For. Fenn. 72(1): 1–54.
- Panshin, M. & Zeeuw, C. 1980. Textbook of Wood Technology. 4 ed. 722 pp. McGraw & Hill, New York.
- Philipson, W. R. & Butterfield, B. G. 1967. A theory on the causes of size variation in wood elements. Phytomorphology 17: 155–59.
- Ray, P. M., Green, P. B. & Cleland, R. 1972. Role of turgor in plant cell growth. Nature 239: 163–4.
- Sachsse, H. 1984. Zur Dichtebestimmung von Hölzern mittels mikroskopischer Linearanalyse. Holz als Roh- und Werkstoff 42: 121–9.
- Saiki, H. 1965. Studies on the annual ring structure of coniferous wood. IV. Effects of diameter decrease and cellwall thickening of tracheid on latewood formation. Mokuzai Gakkaishi 11: 1–6.
- 1970. Proportion of component layers in tracheid wall of early wood and late wood of some conifers. Mokuzai Gakkaishi 16: 244–9.
- Sarvas, R. 1964. Havupuut. 518 pp. WSOY, Helsinki.
- Sweet, G. B. 1973. The effect of maturation on the growth and form of vegetative propagules of radiata pine. N. Z. J. For. Sci. 3: 191–200.
- Taylor, F. W., Wang, E. I. C. & Micko, M. M. 1982. Differences in the wood of lodgepole pine in Alberta. Wood and Fiber 14(4): 296–309.

Total of 34 references

## SUMMARY

### LENGTH, DIAMETER AND CELL WALL THICKNESS OF TRACHEIDS IN MATURE LODGEPOLE PINE BOLEWOOD

Variations in tracheid morphology were examined for the bolewood of lodgepole pine grown in southern and central Finland. Tracheid lengths were examined in a fast-grown and in a slow-grown trees from three stands (table 1). Tracheid length increased with increasing height to 4–8 metres and decreased after that (figure 1, table 3). Tracheid length also increased with increasing age from the pith (figure 1). The variation between stems was high. The shortest tracheids were about 1,11 mm near the pith and the longest tracheids were about 4,10 mm near the bark.

Tracheid diameter and cell wall thickness were measu-

red for the total number of 16 stems from southern and central Finland (table 2). Tracheid diameter increased with increasing distance from the pith (figure 5) and the largest tracheids were at a height of 4–8 m (table 5). Cell wall thickness varied independently of height in the bole (table 6). Summerwood cell wall thickness was twice that of springwood (figure 6). There was a difference of 0,6  $\mu\text{m}$  in springwood and 1,0  $\mu\text{m}$  in summerwood double cell wall thickness between the two stands (figure 6). Cell wall percentage was  $29 \pm 4,7$  in springwood and  $69 \pm 7,3$  in summerwood (table 7).