

Metsäpuiden vuosirytmitutkimuksen käsitteistä ja teorioista

Heikki Hänninen

SUMMARY: CONCEPTUAL REMARKS ABOUT THE STUDY OF THE ANNUAL RHYTHM OF FOREST TREES

Hänninen, H. 1986. Metsäpuiden vuosirytmitutkimuksen käsitteistä ja teorioista. Summary: Conceptual remarks about the study of the annual rhythm of forest trees. *Silva Fennica* 20(1): 9–22.

Different approaches to the study of the annual rhythm of forest trees are described and compared by analysing the concepts and theories presented in the literature. The seasonally varying morphological and physiological state of forest trees is referred to as the annual rhythm *s. lat.*, from which the annual ontogenetic rhythm is separated as a distinct type. The dormancy phenomena of the trees are grouped into four categories. Theories concerning the regulation of the annual rhythm are divided into two main types, the most common examples of which are the photoperiod theory and the temperature sum theory. Recent efforts towards a synthetic theory are described.

Käsitteellä vuosirythmi *s. lat.* viitataan puiden vuodenaikojen mukaan vaihtelevaan morfologiseen ja fysiologiseen tilaan. Kirjoituksessa eritellään ja verrataan metsäpuiden vuosirytmitutkimusten yhteydessä esitettyjä käsitteitä ja teorioita. Erittelyn pohjaksi esitetään kasvin toiminnan yleinen ekofysiologinen malli. Sarvaksen (1967, 1969, 1972, 1974) teorian mukainen ontogeneettinen vuosirythmi erotetaan omaksi vuosirythmin alalajiksi. Puiden dormanssi-ilmiöt jaetaan neljään eri tyyppiin. Puiden vuosirythmin säätymistä koskevat teorit jaetaan Kosken ja Selkäinahan (1982) mukaisesti kahteen päätyyppiin: signaaliteoria (tärkein erikoistapaus fotoperioditeoria) sekä autonomisen kehityksen teoria (tärkein erikoistapaus lämpösummateoria). Viime aikoina alkanutta synteettisen teorian muodostusta kuvataan. Vuosirythmin todetaan olevan keskeinen tekijä metsäpuiden sopeutumisessa, joten sen tutkimuksella katsotaan olevan vahvat teoreettiset ja käytännölliset perustelut.

Key words: climatic adaptation, acclimation, annual cycle of development, dormancy, photoperiod, temperature sum, phenology
ODC 181.8

Author's address: University of Joensuu, Faculty of Forestry, P.O. Box 111, SF-80101 Joensuu, Finland

Approved on 10. 12. 1985

1. Johdanto

Ilmastotekijöiden vaikutusta kasvien kasvuun ja kehitykseen on tutkittu varsin kauan, koska tutkimusaiheella on monia liittymäkohtia käytännön maa- ja metsätalouteen (ks. esim. Livingston 1916, Wang 1960, Robertson 1973). Viileän ja lauhkean vyöhykkeen puuvartisten kasvien osalta on erääksi keskeiseksi tutkimuskohteeksi noussut niiden sopeutuminen vuodenaikojen vaihteluun. Puut ja pensaat ovat sopeutuneet vuodenaikojen vaihtelevaan ilmastoon vuosirytmensä avulla, ts. niiden morfologinen ja fysiologinen tila vaihtelee vuodenaikojen mukaan (ks. esim. Wareing 1956, Weiser 1970, Perry 1971, Flint 1974, Hanover 1980, Fuchigami ym. 1982). Esittelen tässä katsauksessa puuvartisten kasvien vuosirytmien tutkimuksen nykytilasta oman, ekofysiologiseen lähestymistapaan perustuvan näkemykseni. Esitykseni koskee lähinnä metsäpuita, joskin monet esittämistäni näkökohdista pätevät myös muiden puu- ja pensaslajien kohdalla.

Vuosirytmitutkimuksen terminologia on suhteellisen vakiintumaton, ja alalla on käytetty verrattaen vähän täsmällisiä kvantitatiivisia tunnuksia. Selväpiirteisen kokonaiskuvan luomista vaikeuttaa lisäksi se, että eri koulukuntien piirissä on sovellettu toisistaan

suuresti poikkeavia lähestymistapoja ilman merkittävää pyrkimystä kokonaisvaltaiseen synteisiin. Keskityn tämän vuoksi paljolti käsitteiden määrittelyyn, sekä tutkimuksessa sovellettujen lähestymistapojen yleiseen hahmotteluun ja vertailuun.

Kirjoitus sai alkunsa apurahasta, jonka Suomen Kulttuurirahasto myönsi minulle kasvien kehitysopeuden ja vuosirytmien malleja koskevan suomenkielisen kirjallisuuskatsauksen laatimiseen. Minulla oli tilaisuus jatkaa apurahan turvin aloittamaani työtä Suomen Akatemian rahoittamassa esitutkimushankkeessa "metsäpuiden pakkasenkestävyys", mikä mahdollisti aiottua huomattavasti laajemman asiankäsitteilyn. Kirjoitus perustuu osuuteeni em. esitutkimuksen loppuraportissa (Hänninen 1984, 1986).

Lukemattomat Paavo Pelkosen ja Veikko Kosken kanssa käymäni keskustelut auttoivat minua ratkaisevasti työn eri vaiheissa. Myös Tapani Repo, Heikki Smolander, Pertti Hari, Markku Kanninen, Marja-Liisa Sutinen, Markku Kirsi sekä Matti Rousi auttoivat kommentteillaan. Seppo Kellomäen joustavuus edesauttoi työtä merkittävästi sen aikaisessa vaiheessa. Mervi Turunen ja Birgitta Härkönen piirsivät kirjoituksen kuvat. Roy Goldblatt tarkasti kirjoituksen englanninkielisen osan kieliasun. Parhaat kiitokseni kaikille minua eri tavoin auttaneille henkilöille.

2. Kasvin toiminnan yleinen ekofysiologinen malli

Määrittelen käsitteen *kasvin tila* kasvin rakenteen (morfologia) ja toiminnan (fysiologia) avulla seuraavasti: Kaksi kasvia ovat samassa tilassa, mikäli 1.) ne ovat rakenteeltaan samanlaisia, ja 2.) niiden fysiologiset reaktiot ovat samanlaisessa ympäristössä samanlaiset, riippumatta ympäristön laadusta (vrt. Landsberg 1977).

Käsitteen *kasvin kehitys* (s. lat.) määrittelen ajan mukana tapahtuvaksi kasvin tilan muuttumiseksi (vrt. Thornley 1976, s. 243, Landsberg 1977).

Kasvin perimä sisältää informaatiota siitä ympäristöstä, jossa kasvin esivanhemmat ovat eläneet. Kasvin perimä kuvastaa populaatiotasolla evolutiivisessa aikaskaalassa ta-

pahtunutta sopeutumista 1. *adaptaatiota*: kuhunkin ympäristöön ovat valikoituneet siinä toimeentulevat, tai ainakin tähän asti toimeentulleet genotyypit (ks. Haukioja 1982, Heide 1985).

Kasvin perimä ei määrää yksinään tietyllä hetkellä havaittavaa kasvin tilaa, koska kasvin kehitys riippuu myös vallitsevista ympäristötekijöistä. Tämä ilmiö kuvastaa kasvitasolla ekologisessa aikaskaalassa tapahtunutta mukautumista 1. *akklimaatiota*: kukin kasviyksilö on mukautunut geneettisen rakenteensa puitteissa kasvupaikallaan vallinneisiin ympäristötekijöihin (ks. Heide 1985). Kasvien akklimaatiota tapahtuu monilla eri aikata-voilla. Nopeata akklimaatiota edustaa esimer-

kiksi puiden pakkasenkestävyyden vaihtelu edeltävien päivien lämpötiloista riippuen (Krasavcev 1969, Pelkonen 1984). Hitaasta akklimaatiosta on vastaavasti esimerkkinä puiden pakkasenkestävyyden vuotuinen vaihtelu (esim. Cannell ja Sheppard 1982).

Kasvien perimän ja ympäristötekijöiden yhteisvaikutusta kasvin toiminnan määräytymisessä voidaan kuvata seuraavan yleisen mallin avulla (vrt. Hari ym. 1981, ss. 6-7):

$$r = f_1(S, e)$$

$$S = f_2(g, E)$$

(1)

missä r = kasvin toiminta tietyllä hetkellä, S = kasvin tila ko. hetkellä, e = tutkittavaan toimintaan vaikuttavat, tutkimushetkellä vallitsevat ympäristötekijät, g = kasvin perimä, E = kasvin elinaikana vallinneet, kasvin kehitykseen vaikuttavat ympäristötekijät, f_1, f_2 = riippuvuussuhteita. Malli (1) sanallisesti: kasvin toiminta tietyllä hetkellä määräytyy kasvin tilan ja tiettyjen ko. hetkellä vallitsevien ympäristötekijöiden mukaan, ja kasvin tila vastaavalla hetkellä määräytyy kasvin perimän ja tiettyjen kasvin elinaikana vallinneiden ympäristötekijöiden mukaan.

3. Vuosirytmikäsittelyn merkitykset

3.1 Vuosirytmikäsittely laajassa mielessä

Metsäpuilla toistuvat toisiaan vastaavat tilat suurinpiirtein samaan aikaan eri vuosina. Nimitän tätä ilmiötä *metsäpuiden vuosirytmiksi* (s. lat.). Näin määritellyn metsäpuiden vuosirytmien kuuluu hyvin erilaisia, puiden rakenteeseen ja toimintaan liittyviä ilmiöitä.

Vuosirytmien liittyvissä tutkimuksissa sovelletaan usein mallin (1) mukaista lähestymistapaa. Tällöin kiinnitetään huomio kasvin tilassa havaittavaan vuotuisen vaihteluun. Kasvin (puun) tila kuvastaa tässä yhteydessä puun (tai sen osan) vuotuisen kehityksen vaihetta. Kasvin tilaa on nimitetty vuosirytmien liittyvissä tutkimuksissa mm. suhteelliseksi iäksi ("relative age", Hari 1968), kypsyyssasteeksi ("degree of maturity", Robertson 1968) tai fysiologiseksi kehitysvaiheeksi ("physiological stage of development", Hari 1972, Pelkonen ja Hari 1980).

Puun kehitysvaiheen kuvaustapa vaihtelee riippuen kulloinkin tutkittavista ilmiöistä. Kehitysvaiheen kuvaus pyritään tekemään usein kvantitatiivisesti. Vaikeutena on tällöin se, että kehitysvaihe ei ole mitattavissa suoraan fyysikaalisesti, vaan sen mittaustapa joudutaan määrittelemään aina erikseen. Pelkonen ja Hari (1980) käyttivät männyn kehitysvaiheen mittalukuna fotosynteesin mittaustulosta estimoitua fotosynteesikapasiteetin arvoa. Fotosynteesikapasiteetin kasvaminen

kevällä ja pieneneminen syksyllä kuvastaa tässä tapauksessa kasvin vuotuista kehitystä (ks. Pelkonen 1980, 1981). Muita vuodenaikojen vaihtelevia, puun fysiologista tilaa kuvaavia numeerisia tunnuksia (esim. puun eri osien pakkasenkestävyys) voidaan käyttää vastaavalla tavalla vuotuisen kehitysvaiheen mittaamiseen. Tällaisissa tunnuksissa kehityksen myötä tapahtuvat muutokset voivat olla ainakin osittain palautuvia (Pelkonen ja Hari 1980, Cannell ja Sheppard 1982).

3.2 Ontogeneettinen vuosirytmikäsittely

Sarvas (1967, 1969, 1972, 1974) sovelsi laajoissa tutkimuksissaan huomattavasti edelläesitettyä suppeampaa vuosirytmien määrittelyä. Esittelen seuraavassa lyhyesti Sarvaksen vuosirytmiteorian pääpiirteitä (ks. myös luku 5.3.2, Koski ja Selkäinaho 1982, Koski 1983, Koski ja Sievänen 1985, Hänninen ym. 1985).

Puiden eri osien rakenteessa havaitaan tiettyjen tilojen seuraavan toisiaan eri vuosina samassa järjestyksessä. Yleisesti tunnettuja esimerkkejä tällaisesta vuotuisesta ontogeneettisestä kehityksestä ovat mm. silmujen puhkeaminen, pituuskasvun alkaminen, kukkiminen, siementen variseminen ja lehtien kellastuminen. Sarvas kutsui tätä vuosittain

toistuvaa tapahtumaketjua *metsäpuiden vuotuisen kehityksen sykliksi*, tai lyhyemmin *vuosisykliksi*. Hän erotti toisistaan pistetapahtumat ("point events"), jotka tapahtuvat hetkellisesti, ts. lyhyenä aikana verrattuna havaintoväliin, ja jaksotapahtumat ("segment events"), joilla on tietty kesto. Jaksotapahtuman alkaminen ja loppuminen voidaan määrittellä pistetapahtumiksi.

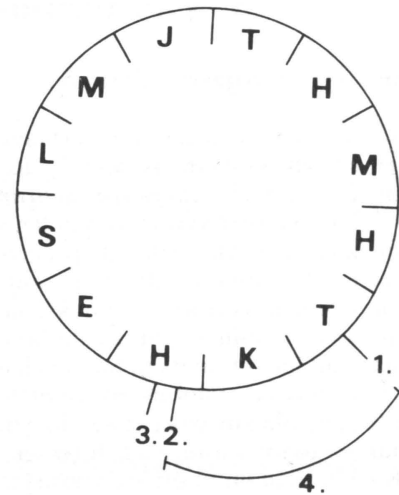
Puiden vuosirytmien on Sarvaksen mukaan se aikataulu, jonka puitteissa eri kehitysvaiheet (pistetapahtumat) saavutetaan. (Sarvas ei tosin käyttänyt termiä vuosirytmien, vaan hän viittasi vuotuisen syklin kuuluvien tapahtumien ajoittumiseen käsitteellä fysiologinen kello (Sarvas 1972, ss. 67–68). Mainitulla käsitteellä viitataan useimmiten eliöiden vuorokausirytmien kuuluvien ilmiöihin (Koski ja Selkäinaho 1982), joten sen käyttöä vuotuisen syklin yhteydessä on syytä luopua). Viitataan jatkossa Sarvaksen määritelmän mukaiseen vuosirytmien käsitteellä *ontogeneettinen vuosirytmien*.

Vuosirytmien tutkimuksissa on Sarvaksen mukaan erotettava jyrkästi kunkin tapahtuman ajoitus muista tapahtumasta liittyvistä seikoista. Esimerkiksi pituuskasvun alkamisen ja loppumisen ajoitus kuuluu Sarvaksen mukaan puiden vuosirytmien, mutta kasvun määrä ei kuulu, eikä edes maksimaalisen kasvuvaiheen ajoittuminen (Sarvas 1969). Puun tietyn osan kehitysvaihe (kehityksen mittaluku) määräytyy sen saavuttaman ontogeneettisen tilan mukaan. Kukkasilmun kehitysvaihe esimerkiksi määräytyy sen saavuttaman meioosin tai kukkimisen vaiheen mukaan.

Sarvaksen vuosirytmiteoriaan kuuluu olennaisena osana kehityksen palautumattomuus: kehitys voi joko olla pysähdyksissä tai kulkea eteenpäin, mutta ei palata taaksepäin. Tämä on tyypillistä nimenomaan ontogeneettiselle vuosirytmille, koska puiden rakenteessa tapahtuvat muutokset ovat palautumattomia (vrt. Thornley 1976, s. 241, Landsberg 1977, Fuchigami ym. 1982). Ontogeneettinen vuo-

sirytmien poikkeaa tässä monista laajasti määritellyn vuosirytmien kuuluvista fysiologisista ilmiöistä, joihin liittyvissä tunnuksissa havaitaan usein vuotuisen vaihtelun lisäksi myös lyhytaikaisempaa vaihtelua.

Sarvaksen vuosirytmiteoriaa voidaan havainnollistaa ympyrän muotoisella tiellä, jonka kilometripylväinä ovat tietyt vuosisyklin ontogeneettiset pistetapahtumat (kuva 1). Puiden kehitys kulkee tätä kuvitteellista tietä pitkin vuodesta toiseen myötäpäivään. Kehitys ei voi palata taaksepäin, eikä myöskään hypätä minkään vaiheen yli: ainoa tapa päästä vaiheesta 1 vaiheeseen 3 on kulkea vaiheen 2 kautta. Kehityksen etenemisnopeus riippuu Sarvaksen mallissa ainoastaan lämpötilasta (luvut 5.2.1, 5.3.2).



Kuva 1. Kaavamainen esitys Sarvaksen (1972, 1974) vuosirytmiteoriasta, esimerkkinä männyn pituuskasvu. 1 = päätesilmun puhkeaminen, 2 = pituuskasvun päättymisen, 3 = päätesilmun muodostuminen, 4 = pituuskasvu. Tapahtumat 1–3 ovat pistetapahtumia, tapahtuma 4 on jaksotapahtuma. Tarkemmin tekstissä. Hännisen (1986) mukaan.

4. Dormanssi-käsitteistä

Viileän vyöhykkeen puut voivat siirtyä talvella esiintyviä matalia lämpötiloja kestäväan tilaan vasta sen jälkeen, kun niiden kasvu on pysähtynyt. Vähäistä pakkasenkestävyyden lisääntymistä voi tapahtua jo kasvuvaiheen lopulla (Weiser 1970, Fuchigami ym. 1982).

Kasvusolukon sanotaan olevan dormanssissa, kun se ei kasva. Eri tutkijat ovat jakaneet kasvusolukoiden dormanssin vaihtelevin perustein erilaisiin tyyppisiin. Pysin seuraavassa esittämään mallin (1) ja ontogeneettisen vuosirytmien teorian pohjalta yhtenäisen näkemyksen kirjallisuudessa esitetyistä dormanssityypeistä. Rajoitan tarkasteluni verson kärkikasvusolukoihin 1. apikaalisiin meristeeihin.

Verson kasvamiseen vaikuttavia tekijöitä ovat 1.) kasvusolukon tila, ja 2.) välittömästi vaikuttavat ympäristötekijät (malli (1)).

(i) Kasvulle epäedullisten ympäristötekijöiden vaikutus

Epäedulliset välittömät ympäristötekijät (esimerkiksi ilman matala lämpötila) voivat estää verson kasvun kasvusolukon tilasta riippumatta. Doorenbosin (1953) "imposed dormancy", Leiken (1965) "aitionome Knospenruhe", sekä Wareingin ja Phillipsin (1978, s. 255) "imposed dormancy" tai "enforced dormancy" ovat tällaista tilannetta kuvastavia käsitteitä. Tässä tapauksessa kasvusolukon tilalla ei ole merkitystä havaittavaan lopputulokseen, joten ilmiö ei kuulu puiden vuosirytmien.

(ii) Korrelatiivinen inhibiitio

Tietyn kasvusolukon lähellä sijaitsevat kasvinsat voivat saattaa kasvusolukon sellaiseen tilaan, että se ei kasva missään ympäristöolosuhteissa. Tässä tapauksessa kasvusolukko saadaan kasvamaan poistamalla kasvua estävät kasvinsat (Fuchigami ym. 1982). Kirjallisuudessa on käytetty seuraavia nimityksiä tästä ilmiöstä: "summer dormancy" (Doorenbos 1953, Wareing ja Phillips 1978, s. 256), "korrelative Knospenhemmung" (Leike 1965), "predormancy" (Wareing ja Phillips 1978, s. 256), "dormant correlatively inhibited buds" (Fuchigami ym. 1982).

Korrelatiivinen inhibiitio on hyvä esimerkki siitä, että saman puun eri kärkikasvusolukot voivat olla tietyllä hetkellä eri tilassa. Korrelatiivinen inhibiitio edustaa tiettyä kasvusolukon tilaa, mutta sen suhde puun ontogeneettiseen vuosirytmien

on epäselvä. Sarvas (1974, s. 8) ei lukenut korrelatiivista inhibiitiota puiden vuosirytmien kuuluviin ilmiöihin (vrt. Fuchigami ym. 1982).

(iii) Lepovaihe I (syyskorros)

Tiettyssä kehitysvaiheessa puun kärkikasvusolukko siirtyy tilaan, jossa se ei kasva missään ympäristöolosuhteissa. Monopodiaalisen kasvutavan omaavat puut muodostavat tässä vaiheessa päätesilmun, päätesilmun muodostuminen tapahtuu useimmilla lajeilla loppukesällä tai alkusyksyllä. Useimpien lajien päätesilmut vaativat tietyn mittaisen kylmäkäsitelystä, jotta niiden kasvu voisi alkaa uudelleen (Perry ja Wu 1960, Nienstaedt 1966, 1967, Sarvas 1974, Ritchie 1984). Hieman yli 0°C olevien lämpötilojen on havaittu edistävän tehokkaimmin levon purkaantumista (Weiser 1970, Sarvas 1974). Kuvatulla kylmäkäsitelyvaatimuksella ei ole vakiintunutta suomenkielistä nimitystä, englanninkielessä sen nimitys on "chilling requirement". Ilmiön evolutiivinen merkitys on siinä, että sen ansiosta lepotilaan siirtyneet kasvusolukot eivät ala kasvaa syksyllä esiintyvien lämpimien jaksojen aikana.

Kuvatusta kasvusolukon tilasta on käytetty kirjallisuudessa seuraavia nimityksiä: "winter dormancy" (Doorenbos 1953), "autonome Knospenruhe" (Leike 1965), "dormancy I" tai "autumn dormancy" (Sarvas 1974), "innate dormancy", "spontaneous dormancy" (Wareing ja Phillips 1978, s. 255), "dormant resting buds" (Fuchigami ym. 1982).

Lepovaihe I sijoittuu aina tiettyyn vaiheeseen puiden vuotuisessa ontogeneettisessä kehityksessä, joten se on selvästi ontogeneettiseen vuosirytmien kuuluva dormanssi-ilmiö. Lepovaihe I on yleensä suhteellisen lyhytaikainen, Sarvaksen (1974, ss. 12–13) mukaan se päättyy Etelä-Suomessa monien puulajien paikallisilla alkuperillä lokakuun aikana.

(iv) Lepovaihe II (talvihorros)

Puiden silmut eivät puhkea välittömästi lepovaiheen I päätyttyä, vaikka ilman lämpötila nousisi lyhytaikaisesti korkeaksi. Silmujen puhkeamisen saa aikaan vasta lepovaiheen I jälkeen ajoittuva riittävän pitkä lämmin jakso (ks. myös luku 5.3.1). Lepovaiheen I päättymisen ja silmun puhkeamisen välisenä aikana vallitsevasta dormanssistilasta on käytetty nimityksiä "quiescence" tai "quiescent phase" (Fuchigami ym. 1982, Kobayashi ja Fuchigami 1983a). Myös Sarvaksen (1974) termit "dormancy II" ja "winter dormancy" vastannevat varsin läheisesti kuvattua dormanssi-ilmiötä (ks. luku 5.3.2).

Puiden silmut kasvavat merkittävästi ennen puhkeamistaan. Lepovaihe II tulisi näin ollen määritellä päättyväksi kasvun alun hetkellä, jotta se noudattaisi em. dormanssin määritelmää. Vaiheen loppuminen on kuitenkin määritelty tapahtuvaksi silmun puhkeamisen hetkellä, koska silmun kasvun alun määrittäminen on erittäin vaikeaa. Lepovaihe II:n loppuosa on näin ollen itse asiassa aktiivista kasvuvaihetta.

Lepovaihe II esiintyy aina tietyssä puun vuotuisen ontogeneettisen kehityksen vaiheessa, joten se kuuluu ontogeneettiseen vuosirytmiiin. Lepovaihe II on yleensä lepovaihe I:tä huomattavasti pidempi.

Tässä yhteydessä on vielä syytä esittää Vegisin (1964) dormanssi-ilmioiden jaottelu: 1.) Esidormanssi ("predormancy"). Kasvua voidaan havaita koko vaiheen ajan, mutta kasvulle suotuisa ympäristötekijöiden alue kaventuu asteettaisesti kehityksen edetessä. 2.) Varsinainen dormanssi ("true dormancy"). Normaalaa kasvua ei saada tämän vaiheen

aikana välittömästi käyntiin missään ympäristöolosuhteissa. 3.) Jälkiodormanssi ("post-dormancy"). Kasvu on mahdollista koko vaiheen ajan, mutta alussa vain erityisen suotuisissa ympäristöolosuhteissa. Kasvulle suotuisa ympäristötekijöiden alue levenee kehityksen edetessä. Vaihe loppuu ja normaali kasvuvaihe alkaa, kun kasvulle suotuisa ympäristötekijöiden alue ei enää levene.

Vegisin (1964) jaottelu korostaa kasvin kehityksen asteettaisuutta (vrt. Perry (1971)). Kasvuvaiheen alussa ja lopussa on hänen mukaansa jakso, jolloin kasvun ympäristövaste muuttuu vähittäin (vrt. myös Hari ym. 1970, 1977). Kasvun estyessä näiden vaiheiden aikana kasvusolukko on tilassa, joka on eräänlainen dormanssi-tyyppien (i) ja (iii) (syksyllä) tai (i) ja (iv) (kevällä) välimuoto. Vegisin mukaan kasvusolukon tila muuttuu näin ollen vähittäin, eikä hyppäyksellisesti, kuten dormanssityyppien (iii) ja (iv) kuvauksista voisi päätellä.

5. Vuosisyklin tapahtumien ajoittuminen

5.1 Signaaliteoria

Signaaliteorian mukaan kasvit ottavat ympäristöstä vastaan hetkellisiä signaaleja, jotka määräävät niiden vuosisyklin tapahtumien ajoittumisen 1. vuosirytmien säätymisen (Koski ja Selkäinaho 1982). Signaaliteoriaan liittyy läheisesti käsite biokemiallinen kytkin ("biochemical switch", ks. Thornley 1976, ss. 233-244, Landsberg 1977). Teorian mukaan ympäristöstä tuleva signaali "kytkee" kasvin sellaiseen tilaan, että sen kehitys alkaa kulkea kohti seuraavaa tunnistettavaa pistetapahtumaa. Tämän mukaan ympäristöstä tuleva signaali on välttämätön ehto sille, että kasvi siirtyy seuraavaan kehitysvaiheeseen (Koski ja Sievänen 1985). Signaalin vaikutus voi perustua esimerkiksi kasvihormonien suhteissa tapahtuviin muutoksiin.

Signaaliteorian tärkein erikoistapaus on fotoperioditeoria, jonka mukaan muutokset yön pituudessa säätelevät kasvien kehitystä (Koski ja Selkäinaho 1982). Monilla kasveilla

on havaittu laboratoriokeissa ns. kriittinen yön pituus, jonka ylittäminen (tai alittaminen) vaaditaan fotoperiodireaktion aikaansaamiseksi (Wareing 1956, Nitsch 1957). Fotoperioditeorian mukaan kasvit ovat sopeutuneet niiden luontaisella kasvupaikalla vallitseviin vuotuisiin lämpötilan muutoksiin valojakson muutosten avulla, mistä näkyvänä osoituksena ovat ns. fotoperiodi-ekotyypit (Vaartaja 1959, 1960). Puut siirtyvät tämän mukaan pakkasenkestävyyden kehittymiseksi vaadittavaan dormanssiin loppukesällä tai syksyllä, kun yön pituus ylittää tietyn kriittisen arvon.

5.2 Autonomisen kehityksen teoria

5.2.1 Teorian yleiskuvaus

Autonomisen kehityksen teorian mukaan kasvien kehitys etenee itsenäisesti perimään

ohjelmoidun kaavan mukaisesti, joten tietyn vuosisyklin vaiheen saavuttamiseksi ei tarvita mitään erityisiä ympäristösignaaleja. Ympäristötekijät vaikuttavat teorian mukaan kehityksen nopeuteen, ts. tietyn tapahtuman saavuttamiseen kuluva aika riippuu ympäristötekijöistä (Koski ja Selkäinaho 1982).

Autonomisen kehityksen malleissa rinnastetaan kasvin kehitys mekaniikassa tutkittavaan kappaleiden liikkeeseen (vrt. kuva 1). Kehitystä kuvataan tällöin differentiaali- ja integraalilaskennan avulla (ks. Hari 1972, 1976). Hetkeen t mennessä kuljettua matkaa vastaa kehityksen mittaluku hetkellä t (fysiologisen kehitysvaiheen s arvo $s(t)$). Nopeutta hetkellä t vastaa kehityksen mittaluvun muuttumisnopeus hetkellä t (biologisen kehitysvaiheen M arvo $M(t)$).

Biologisen kehitysvaiheen katsotaan määräytyvän kehitysilmiöiden pohjalla olevien biokemiallisten reaktioiden nopeuden perusteella. Biokemiallisten reaktioiden nopeudet ovat puolestaan riippuvaisia vallitsevista fysikaalisista ympäristötekijöistä. Näin ollen biologisen kehitysvaiheen hetkellä t oletetaan riippuvan ympäristötekijöiden X hetkellä t vallitsevista arvoista $X(t)$.

Esitetyt autonomisen teorian perusoletukset voidaan tiivistää seuraavaan yhtälöpariin (Hari 1963, 1972):

$$\begin{aligned} M(t) &= f(X(t)) \\ s(t) &= \int_0^t M(t) dt \end{aligned} \quad (2)$$

missä f on kehitysvaiheen M riippuvuutta ympäristötekijöistä X kuvaava funktio. Käytännössä kehitysvaiheen s arvo lasketaan numeerisen integroinnin avulla (ks. Hari 1976).

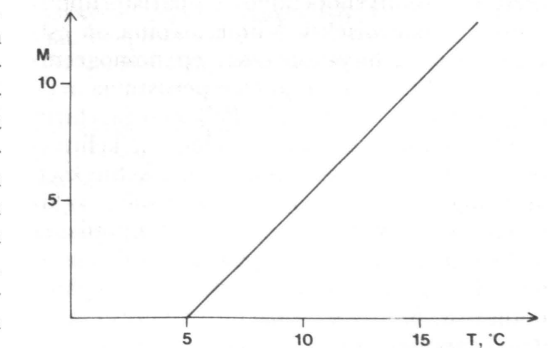
Autonomisen teorian ennusteen mukaan kukin pistetapahtuma saavutetaan vuosittain, kun s saavuttaa ko. tapahtumalle tyypillisen kriittisen arvon. Käytännössä s :n saama arvo vaihtelee vuodesta (tai kokeesta) toiseen. Mallin tarkkuus on tällöin kääntäen verrannollinen sen mukaisesti lasketun s :n arvon hajontaan. Verrattaessa tällä tavoin malleja keskenään täytyy ottaa huomioon, että eri mallien yhteydessä käytetyt kehityksen mittaluvut eivät ole keskenään suoraan vertailukelpoisia (Arnold 1959, Boyer 1973, Coligado ja Brown 1975).

Autonomisen kehityksen teoriasta tärkein erikoistapaus on lämpösommateoria, jonka

mukaan kasvin biologinen kehitysvaihe riippuu lämpötilasta (Koski ja Selkäinaho 1982). Ranskalainen Réaumur esitti kehitysvaiheen lineaariseen lämpötilariippuvuuteen perustuvan lämpösomman laskemismenetelmän jo 1700-luvulla (Wang 1960, Robertson 1973). Menetelmää on kehitetty myöhemmin monin tavoin. Malleissa on mm. otettu huomioon lämpötilan lisäksi muita ympäristötekijöitä (Nuttonson 1948, Thornthwaite ja Mather 1954, Robertson 1968, Caprio 1974, Coligado ja Brown 1975), ja käytetty kehitysvaiheen epälineaarista riippuvuutta eri ympäristötekijöistä (Livingston 1916, Ferguson 1958, Dahl ja Mork 1959, Sarvas 1972, Pohjonen 1975, Pelkonen ja Hari 1980).

Kehitysvaiheen lämpötilariippuvuutta approksimoidaan useimmiten yksinkertaisen lineaarisen mallin avulla. Malleissa oletetaan nykyään tavallisesti jokin positiivinen rajalämpötila, jota matalammassa lämpötiloissa ei tapahdu kehitystä. Suomessa on käytetty rajalämpötilana tavallisimmin $+5^\circ\text{C}$ (kuva 2).

Lämpösommateorian mukaan kasvit ovat sopeutuneet niiden luontaisella kasvupaikalla esiintyviin vuotuisiin lämpötilan muutoksiin kasvukauden pituuden ja lämpöolojen avulla. Linsserin lakina tunnetun periaatteen mukaan tietty kehitysvaihe saavutetaan kullakin kasvupaikalla, kun kasvupaikan suhteellinen lämpösomma (kertyneen lämpösomman osuus keskimääräisestä vuoden kokonaislämpösommasta) saavuttaa vaiheelle tyypillisen



Kuva 2. Biologisen kehitysvaiheen M lineaarinen riippuvuus lämpötilasta. Kehitysvaiheen rajalämpötila $= 5^\circ\text{C}$.

kriittisen arvon (ks. Sarvas 1967). Tämän mukaan myöskin pakkasenkestävyyden kehittämiselle vaadittava dormanssi saavutetaan kunakin vuonna autonomisesti kasvukauden lämpöoloista riippuvan ajan kuluessa.

5.2.2 Homogeeninen ja epähomogeeninen kehitys

Eräs mallin (2) oleellinen piirre on, että kehitysnopeuden riippuvuus ympäristötekijöistä pysyy siinä koko ajan samana. Tällaisen mallin kuvastamaa kehitysnopeuden ympäristöriippuvuutta sanotaan homogeeniseksi. Mikäli kehitysnopeuden riippuvuus ympäristötekijöistä muuttuu kehityksen aikana, niin riippuvuutta sanotaan vastaavasti epähomogeeniseksi (J. Sarvas 1977). Homogeenisen (epähomogeenisen) kehitysnopeuden riippuvuuden sijasta käytetään myös lyhyempää ilmaisua homogeeninen (epähomogeeninen) kehitys.

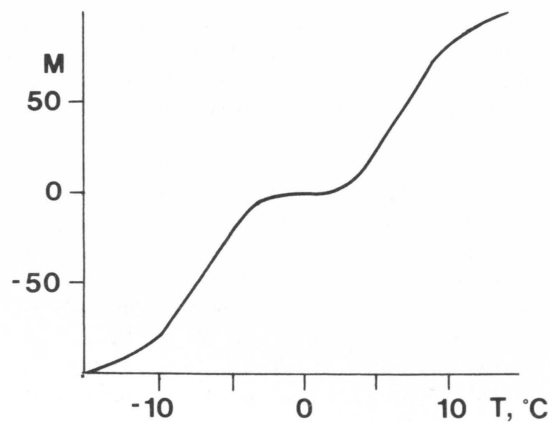
Autonomisen kehityksen teorian perusoletuksia voidaan esittää epähomogeenisessa tapauksessa seuraavan yhtälöparin avulla:

$$M(t) = f(s(t), X(t))$$

$$s(t) = \int_0^t M(t) dt \quad (3)$$

missä f on kehitysnopeuden riippuvuutta fysiologisesti kehitysvaiheesta s ja ympäristötekijöistä X kuvaava funktio, muut symbolit kuten mallissa (2).

Kasvien kehitystä on tutkittu useimmiten olettaen kehitysnopeuden ympäristöriippuvuus homogeeniseksi. Viime aikoina on esitetty myös kehitysnopeuden epähomogeeniseen ympäristöriippuvuuteen perustuvia malleja. Kuvassa 3 esitetään Pelkosen ja Harin (1980) mallin mukainen biologisen kehitysnopeuden lämpötilariippuvuus kehityksen alun tilanteessa, jolloin $s = 0$. Tällöin kehitysvaiheen mittaluku s pysyy lämpötilassa 0°C muuttumattomana, pienenee sitä matalammilla ja kasvaa sitä korkeammilla lämpötiloissa. Kun s kasvaa, niin kehitysnopeuden lämpötilariippuvuus muuttuu siten, että kuvan 3 käyrä pysyy muodoltaan muuttumattomana, mutta siirtyy kokonaisuudessaan oikealle. Vastaavasti s :n pieneneminen ai-



Kuva 3. Pelkosen ja Harin (1980) mallin mukainen biologisen kehitysnopeuden M riippuvuus lämpötilasta, kun fysiologinen kehitysvaihe $s = 0$.

heuttaa käyrän siirtymisen vasemmalle (epähomogeenisuus). Lämpötilan muutos on kuvan 3 mallissa kehityksen ajava voima, vakio- 0°C lämpötilassa kehitys pysähtyy ko. lämpötilan määräämään kehitysvaiheeseen (vrt. Kobayashi ym. 1982, Törnevik 1982).

5.3 Teorioiden synteesi

5.3.1 Kehityksen vaiheet

Signaaliteorian ja autonomisen kehityksen teorian kannattajat ovat olleet Kosken ja Selkäinahan (1982) mukaan yllättävän välinpitämättömiä toistensa tuloksista. Tämä selitynee osin sillä, että molemmilla koulukunnilla on ollut esitettävänä varsin mittavat aineistot näkemystensä tueksi. Viime aikoina on kuitenkin ollut havaittavissa kasvavaa pyrkimystä teorioiden yhdistämiseksi kokonaisvaltaiseksi synteetiksi. Selvitän seuraavassa tämän synteettisen teorianmuodostuksen nykytilaa.

Ilman lämpötila vaikuttaa keskeisesti kevytkehityksen alkamiseen (esim. Sarvas 1972). Myös päivänpituudella (ks. Perry 1971, Flint 1974) sekä edeltävän syksyn ja talven lämpöoloilla (Sarvas 1974, Cannell ja

Smith 1983) on eräiden tutkimusten mukaan merkitystä kevytkehityksen alkuun.

Autonomisen teorian koulukunnan piirissä on saavutettu huomattavaa edistymistä puiden aktiivien vaiheen ontogeneettisten pistetahtumien ajoituksen tutkimuksessa. Ympäristötekijöistä erityisesti lämpötilan on havaittu vaikuttavan tässä vaiheessa kehityksen nopeuteen, ja puiden ontogeneettistä kehitystä on voitu simuloida erilaisten lämpösummamallien avulla (esim. Sarvas 1967, 1969, 1972, Boyer 1973, Luomajoki 1977, 1982, 1984, Chung 1981, Cannell ja Smith 1983, Osawa ym. 1983).

Signaaliteorian koulukunnan tutkimukset koskevat erityisesti fotoperiodin vaikutusta pituuskasvun päättymiseen loppukesällä tai syksyllä. Nitschin (1975) mukaan tietyn kriittisen päivänpituuden alittaminen on monien lajien pituuskasvun päättymisen välttämätön ehto. (Fotoperioditeoriaa koskevassa kirjallisuudessa puhutaan useimmiten päivänpituudesta siitä huolimatta, että fotoperiodireaktioissa vaikuttava tekijä on todellisuudessa vuorokauden pisimmän yhtämittaisesti pimeän jakson kesto, i. yön pituus). Tämä tilanne kuvastaa signaaliteoriaa puhtaimmillaan: tiettyä kehitysvaihetta (pituuskasvun päättyminen) ei tavoiteta, ennenkuin ympäristöstä on tullut tietty signaali (päivän lyheneminen tiettyä kriittistä pituutta lyhyemmäksi). Toiset lajit lopettavat pituuskasvunsa Nitschin (1957) mukaan myös pitkän päivän olosuhteissa, mutta niistäkin monet saavuttavat dormanssin nopeammin lyhyen kuin pitkän päivän olosuhteissa. Tässä tapauksessa päivänpituus vaikuttaa kehityksen nopeuteen, jolloin sen vaikutus voidaan tulkita autonomisen kehityksen teorian mukaiseksi.

Koski ja Selkäinaho (1982) sekä Koski ja Sievänen (1985) havaitsivat tutkimuksensa puulajien taimien pituuskasvun loppumisen määräytyvän lämpösumman ja yön pituuden yhteisvaikutuksesta. Nämä tutkimukset viitoittavat merkittävällä tavalla metsäpuiden vuosirytmien tutkimuksen suuntaa tulevaisuudessa: metsäpuiden vuosirytmien kokonaismallissa on otettava sekä lämpösumma että yön pituus huomioon.

Kylmäkäsitteilyn merkityksestä lepovaiheen I purkautumisessa ollaan varsin yksimielisiä (ks. kuitenkin luku 6, Nienstaedt 1966, 1967). Kylmäkäsitteilyvaatimusta tutkitaan tavallisesti ns. hyötämistekniikan

(”forcing”) avulla. Tällöin siirretään lepovaiheen I siirtyneitä taimia tai oksia tietyin aikavälein syksyn ja talven aikana kasvuun suotuisiin olosuhteisiin (korkea lämpötila, pitkä päivä). Taimia ja oksia voidaan pitää ennen siirtoa kontrolloiduissa olosuhteissa, jolloin saadaan tietoa eri ympäristötekijöiden vaikutuksesta lepovaiheen I etenemiseen (Sarvas 1974, ss. 11–32, Kobayashi ja Fuchigami 1983b). Mikäli silmut alkavat kasvaa siirtämisen jälkeen, niin niiden lepovaihe I oli päättynyt siirtoa edeltävissä olosuhteissa. Eräissä tutkimuksissa (esim. Worrall ja Mergen 1967, Cannell ja Smith 1983) on havaittu, että silmujen puhkeamiseen suotuisissa olosuhteissa tarvittava aika lyhenee tiettyyn rajaan saakka kylmäkäsitteilyajan pidentyessä. Kylmäkäsitteilyvaatimus on tällöin täytetty osittain siihen saakka, kunnes kasvun alkamiseksi tarvittava aika ei enää lyhene (”partial chilling”, ks. Flint 1974). Ilmiön on katsottu johtuvan siitä, että kasvua ja kehitystä säätelevien hormonien konsentraatiot muuttuvat kylmäkäsitteilyn aikana vähitellen kasvuun edullisiksi (Landsberg 1974).

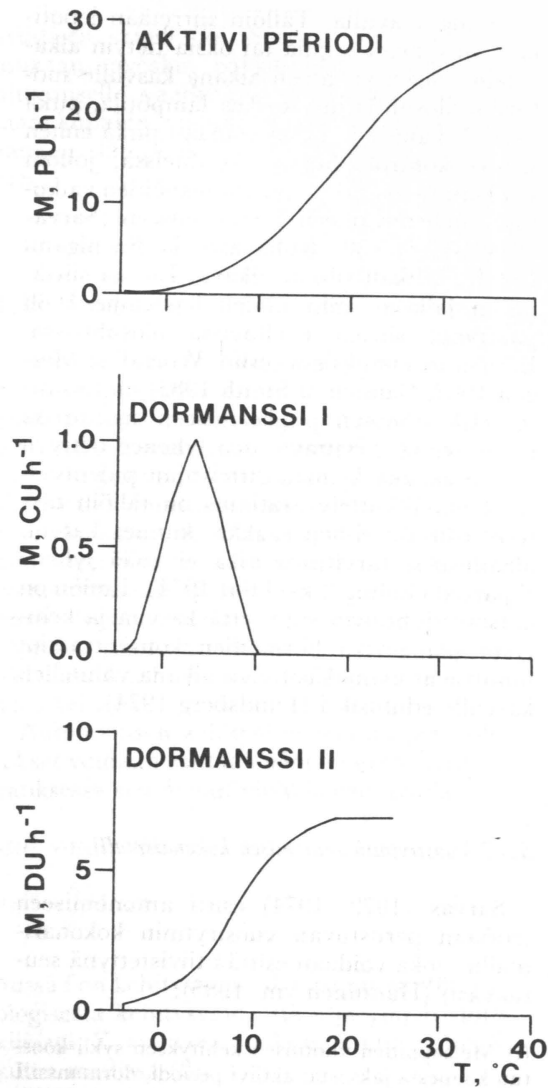
5.3.2 Vuosirytmien säätymisen kokonaismalli

Sarvas (1972, 1974) esitti autonomiseen teoriaan perustuvan vuosirytmien kokonaismallin, joka voidaan esittää tiivistettynä seuraavasti (Hänninen ym. 1985):

(i) Metsäpuiden vuotuisen kehityksen sykli koostuu kolmesta jaksosta: aktiivi periodi, dormanssi I (syyskorros) ja dormanssi II (talvikorros). Kehitysnopeus riippuu kunkin jakson aikana pelkästään lämpötilasta, kutakin jaksoa vastaava kehitysnopeuden lämpötilariippuvuus käy ilmi kuvasta 4.

(ii) Kehitysvaiheen s numeerinen arvo tietyllä hetkellä saadaan integroimalla meneillään olevaa jaksoa vastaava kehitysnopeuden funktio (kuva 4) jakson alusta kyseiseen hetkeen. Käytännössä tämä tehdään laskemalla yhteen kehitysnopeuden tunnitaisia keskiarvoja, jotka saadaan kyseisen jakson vastekäyrästä käyttäen argumenttina tunnitaisia keskilämpötilan arvoja.

(iii) Kun kohdassa (ii) laskettu integraali saavuttaa tietyn kyseiselle genotyyppille, solukolle ja jaksolle tyypillisen raja-arvon, niin malli siirtyy seuraavaan vaiheeseen.



Kuva 4. Sarvaksen (1972, 1974) mallin mukainen biologisen kehityksen nopeuden M riippuvuus lämpötilasta kehityksen eri vaiheissa. PU (period unit), CU (chilling unit) ja DU (dormancy unit) ovat eri vaiheita vastaavat kehityksen mittayksiköt. Hänninen ym. (1985) mukaan.

Kutakin kolmea jaksoa vastaavat integraalien raja-arvot (kriittinen PU-, CU- ja DU-summa) ovat mallin parametreja, ja kuvastavat jaksojen pituutta lausuttuna niiden omista yksiköissä. Mallin ennusteen mukaan kukin ontogeneettinen pistetapahtuma saavutetaan vuosittain sille tyypillisellä PU-, CU- tai DU-summalla.

Sarvaksen malli edustaa autonomisen kehityksen teoriaa puhtaimmillaan, koska siinä ei oleteta mitään kehitystä ohjaavia hetkellisiä signaaleja. Dormanssi I on mallissa eräänlainen tahdistin, joka pitää mallin ennusteen eri jaksojen ajoittumisesta synkronoituna vuodenaikojen kanssa. Lämpimänä kesänä kriittinen PU-summa tulee aikaisin täyteen, ja puu siirtyy mallin mukaan myös dormanssi I:een poikkeuksellisen aikaisin. Dormanssi I alkaa kuitenkin edetä merkittävästi vasta ilman lämpötilan laskettua $0^{\circ}C$ tienoille. Tämän vuoksi dormanssi I pitkittyy, ja puu siirtyy dormanssi II:een (ja edelleen aktiivi periodiin) ”normaalina” aikana. Ilman dormanssi I:tä puu siirtyisi lämpimän kesän jälkeen aktiivi periodiin joko jo syksyllä, tai liian aikaisin keväällä (Hänninen ym. 1985).

Sarvaksen esittämä aktiivi periodin lämpötilariippuvuus perustuu laajaan kokeelliseen aineistoon, ja sopii hyvin yhteen lämpösomman merkitystä aktiivi periodin etenemisessä korostavan yleisen näkemyksen (Stern ja Roche 1974, ss. 15-16) kanssa.

Sarvaksen dormanssi I sopii varsin hyvin yhteen muissa tutkimuksissa esitettyjen näkemysten kanssa. Sarvas osoitti, että tätä kehitysvaihetta voidaan tutkia menestyksellisesti aktiivin vaiheen tutkimuksessa sovellettua autonomisen kehityksen teorian käsitteistöä käyttäen. Sarvaksen lähestymistapa edisti merkittävästi tämän vaiheen kvantitatiivista tutkimusta.

Dormanssi II vastanee lähinnä lepo vaihetta II (ks. luku 4). Vaiheen etenemisnopeudelle esitetty lämpötilariippuvuus perustui suhteellisen harvoihin, vähän ennen aktiivi periodin alkua tehtyihin kokeisiin. Näin ollen herääkin epäily siitä, onko dormanssi II selkeästi erottuva kehitysjakso, vai tapahtuuko kehityksen nopeuden lämpötilariippuvuuden muutos keväällä vähittäin (ks. Sarvas 1974, s. 42, vrt. Vegis 1964).

Yönpituus ei vaikuta Sarvaksen mallin mukaan vuosirytmien säätymisessä, mikä lienee merkittävin ero mallin ja monien muiden teorioiden välillä. Ero johtunee pääosin siitä, että Sarvas ei tutkinut pituuskasvun päättymisen ajoittumista (ks. kuitenkin Sarvas 1972, ss. 42-44).

Sarvas ehti testata ennen kuolemaansa esittämänsä kokonaisu mallia vain hyvin rajoitetusti. Hänninen ym. (1985) testasivat alustavasti mallia laskennallisesti. Malli tar-

joaa edelläesitetystä heikkouksistaan huolimatta hyvän lähtökohdan puiden vuosirytmien tutkimuksille. Siinä voidaan huomioida uusia vuosirytmien säätymisen periaatteita hylkäämättä mallin alkuperäistä perusrakennetta. Kehityksen nopeus voidaan esimerkiksi mallittaa riippuvaiseksi yön pituudesta, tai kehityksen nopeuden lämpötilariippuvuuden voidaan olettaa muuttuvan vähittäin kehityksen

kuluessa (epähomogeeninen kehitys). Erityisesti on syytä huomata, että autonomisen kehityksen teoriaan perustuvaa Sarvaksen mallia kehitettäessä voidaan huomioida myös signaaliteorian mukaiset tapaukset. Tällöin määritellään kehityksen nopeus nolaksi silloin, kun kehityksen etenemiselle välttämätöntä signaalia ei ole tullut ympäristöstä.

6. Eräitä näkökohtia metsäpuiden vuosirytmien tutkimuksesta

Puiden vuosirytmien on suhteellisen abstrakti käsite, ja siihen kuuluviksi määritellyt ilmiöt liittyvät kiinteästi puiden muihin elintoimintoihin. Tämän seikan huomiotta jättäminen voi kaventaa haitallisesti tutkimuksen näköalaa. Saattaa esimerkiksi jäädä huomiotta se, että tietty ympäristötekijä voi vaikuttaa puiden kehitykseen monin eri tavoin. Signaaliteorian yhteydessä valon vaikutus esimerkiksi tulkitaan tavallisesti pienienergisiksi, erityisiin kasvu ja kehitystä sääteleviin aineisiin perustuvaksi fotokyberneettiseksi säätelyksi (ks. Larcher 1980, ss. 15-16). Valo vaikuttaa kasvien kehitykseen tämän lisäksi kuitenkin myös niiden energiatalouden kautta (Landsberg 1977), jolloin on kyse fotoenergeettisestä säätelystä (ks. Larcher 1980, ss. 11-13).

Kasvien kehitysilmiöiden ja vuosirytmien tutkimista mutkistuttaa se, että useat tutkimuksissa havaitut eri kehitysilmiöiden ympäristövaatimukset eivät ole ehdottomia. Blondon ym. (1977) referoivat useita ruohovarti-silla kasveilla tehtyjä tutkimuksia, joissa havaittiin kasvien reaktioiden päivänpituusvaatimusten poistuvan tai muuttuvan, kun kasvatuslämpötilaa muutettiin. Metsäpuiden osalta on kiinnitetty huomiota erityisesti siihen, että silmujen puhkeamiseksi vaadittava kylmäkäsitely voidaan koelolosuhteissa ainakin osittain korvata kasvattamalla päivänpituutta (Nienstaedt 1966, 1967, Worrall ja Mergen 1967). Nämä havainnot antavat aihetta tiettyyn varovaisuuteen vuosirytmien säätymistä koskevien tutkimustulosten ja mallien tulkinnessa: harvat, jos mitkään, esitetystä vuosirytmien säätymisen periaatteista ovat ehdottomia. Toisaalta on huomattava,

että useimmat poikkeamat on havaittu laboratorioissa tehdyissä kokeissa, joiden olosuhteet eivät vastaa luonnonolosuhteita (ks. Sarvas 1972, ss. 42-43, Jones 1983, s. 174).

Tietyn kasvusolukko-tyyppin vuosirytmistä koskevia tutkimustuloksia ei voida ilman muuta yleistää muita kasvusolukko-typpejä koskeviksi (Perry 1971). Sarvaksen (1972, s. 6) työhypoteesin mukaan kasvullisten ja kukkasilmiöiden kehitystä ohjaavat säätelyjärjestelmät ovat sikäli samanlaisia, että niiden toiminta riippuu samalla tavoin ympäristötekijöistä. Mikäli säätelyjärjestelmien ympäristövasteet sitä vastoin poikkeavat toisistaan, niin niiden täytyy kuitenkin puiden sisäisen homeostasian säilyttämiseksi liittyä tavalla tai toisella riittävän läheisesti toisiinsa.

Metsäpuiden vuosirytmien tutkimuksissa havaitaan yleensä suurta puun sisäistä, silmujen välistä kehitysvaiheen hajontaa (esim. Sarvas 1972). Puun silmujen ominaisuuksia voidaan tällöin kuvata puun ”silmupopulaation” (vrt. Harper 1980) ominaisuuksien jakaumien avulla, mihin tilastollisiin jakaumiin perustuvat stokastiset mallit (Osawa ym. 1983) tarjoavat hyvän apuvälineen.

Vuosirytmillä on keskeinen osuus metsäpuiden sopeutumisessa pohjoiseen ilmastoon. Vuosirytmien tutkimuksella on näin ollen tieteellisen kiinnostavuutensa lisäksi myös suuri metsätaloudellinen merkitys, jota ennustetut suuret ympäristömuutokset osaltaan korostavat. Alalla on mittava empiirisen tutkimuksen perinne. Tämän perinteen myötä myös alan abstrakti teorianmuodostus on päässyt hyvään alkuun, ei vähiten suomalaisen tutkimusperinteen ansiosta. Jatkossa onkin näh-

däkseni syytä keskittyä entistä enemmän alan teorianmuodostuksen edistämiseen. Luonnossa ei nähdä differentiaaliyhtälöitä eikä kuvan 1 kaltaisia ympyröitä. On kuitenkin il-

meistä, että metsäpuiden vuosirytmien tutkimus etenee parhaiten tällaisten teoreettisten apuvälineiden kriittisen soveltamisen avulla.

Kirjallisuutta

- Arnold, C. Y. 1959. The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 74: 430-445.
- Blondon, F., Jacques, M., Jacques, R. & Mousseau, M. 1977. The combined action of light and temperature on development: some examples analysed in a phytotron. Teoksessa: Landsberg, J. J. & Cutting, C. V. (toim.), *Environmental effects on crop physiology*: 309-320. Academic Press, London.
- Boyer, W. D. 1973. Air temperature, heat sums, and pollen shedding phenology of longleaf pine. *Ecology* 54(2): 420-426.
- Cannell, M. G. R. & Sheppard, L. J. 1982. Seasonal changes in the frost hardiness of provenances of *Picea sitchensis* in Scotland. *Forestry* 55(2): 137-153.
- & Smith, R. I. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.* 20: 951-963.
- Caprio, J. M. 1974. The solar thermal unit concept in problems related to plant development and potential evapotranspiration. Teoksessa: Lieth, H. (toim.), *Phenology and seasonality modeling*: 353-364. Springer-Verlag, Berlin.
- Chung, M. S. 1981. Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor. Seloste: Männyn (*Pinus sylvestris* L.) kukkimisominaisuuksista, erityisesti kukkimisen sopeutumisesta paikalliseen lämpöilmastoon. *Acta For. Fenn.* 169: 1-69.
- Coligado, M. C. & Brown, D. M. 1975. A bio-photothermal model to predict tassel-initiation time in corn (*Zea mays* L.). *Agric. Meteorol.* 15: 11-31.
- Dahl, E. & Mork, E. 1959. On sambandet mellom temperatur, ånding og vekst hos gran (*Picea abies* (L.) Karst.). Summary: On the relationships between temperature, respiration and growth in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Medd. Norske Skogforsøksv.* 53: 82-93.
- Doorenbos, J. 1953. Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen/Nederland* 53(1): 1-23.
- Ferguson, J. H. A. 1958. Empirical estimation of thermoreaction curves for the rate of development. *Euphytica* 7: 140-146.
- Flint, H. L. 1974. Phenology and genecology of woody plants. Teoksessa: Lieth, H. (toim.), *Phenology and seasonality modeling*: 83-97. Springer-Verlag, Berlin.
- Fuchigami, L. H., Weiser, C. J., Kobayashi, K., Timmis, R. & Gusta, L. V. 1982. A degree growth stage (°GS) model and cold acclimation in temperate woody plants. Teoksessa: Li, P. H. & Sakai, A. (toim.), *Plant cold hardiness and freezing stress*, vol. 2: 93-116. Academic Press, New York.
- Hanover, J. W. 1980. Control of tree growth. *BioScience* 30(11): 756-762.
- Hari, P. 1968. A growth model for a biological population, applied to a stand of pine. *Commun. Inst. For. Fenn.* 66(7): 1-16.
- 1972. Physiological stage of development in biological models of growth and maturation. *Ann. Bot. Fenn.* 9: 107-115.
- 1976. An approach to the use of differential and integral calculus in plant autecology. *Helsingin yliopisto, metsänhoitotieteen laitos. Tiedonantoja* 13: 1-40.
- , Leikola, M. & Räsänen, P. 1970. A dynamic model of the daily height increment of plants. *Ann. Bot. Fenn.* 7: 375-378.
- , Kellomäki, S. & Vuokko, R. 1977. A dynamic approach to the analysis of daily height growth of plants. *Oikos* 28: 234-241.
- , Mäkelä, A. & Sievänen, R. 1981. Systems concepts in theoretical plant ecology. *Helsinki Univ. Technol. Systems Theory Lab., Rep. Ser. B* 60: 1-32.
- Harper, J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- Haukioja, E. 1982. Are individuals really subordinated to genes? A theory of living entities. *J. theor. Biol.* 99: 357-375.
- Heide, O. M. 1985. Physiological aspects of climatic adaptation in plants with special reference to high-latitude environments. Teoksessa: Kaurin, Å., Junntila, O. & Nilsen, J. (toim.), *Plant production in the north*: 1-22. Norwegian University Press, Tromsø.
- Hänninen, H. 1984. Metsäpuiden pakkaskestävyyden ajallinen vaihtelu: ekologinen tarkastelu. *Monisteissa: Hänninen, H., Pelkonen, P., Repo, T. & Sutinen, M.-L.: Metsäpuiden pakkaskestävyys. Esitutkimusraportti, Suomen Akatemia*: 1-88.
- 1986. Puiden vuosirytmien ja pakkaskestävyyden ekologiasta. Teoksessa: Repo, T. (toim.), *Metsäpuiden pakkaskestävyys. Silva Carelica* (valmisteilla).
- , Kanninen, M. & Smolander, H. 1985. The annual cycle of forest trees: The Sarvas approach revisited. Teoksessa: Tigerstedt, P. M. A., Puttonen, P. & Koski, V. (toim.), *Crop physiology of forest trees. Helsingin yliopisto. (Painossa)*.
- Jones, H. G. 1983. *Plants and microclimate*. 323 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kobayashi, K. D., Fuchigami, L. H. & English, M. J. 1982. Modeling temperature requirements for rest development in *Cornus sericea*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107(5): 914-918.
- & Fuchigami, L. H. 1983a. Modeling bud development during the quiescent phase in red-osier dogwood (*Cornus sericea* L.). *Agric. Meteorol.* 28: 75-84.
- & Fuchigami, L. H. 1983b. Modelling temperature effects in breaking rest in red-osier dogwood (*Cornus sericea* L.). *Ann. Bot.* 52: 205-215.
- Koski, V. 1983. Puiden vuosirytmien ja pakkaskestävyyden Abstract: The annual rhythm and frost resistance in forest trees. *Oulanka Rep.* 4: 34-37.
- & Selkäinaho, J. 1982. Experiments on the joint effect of heat sum and photoperiod on seedlings of *Betula pendula*. Seloste: Lämpösumman ja päivänpituuden yhteisvaikutuksesta yksi- ja kaksivuotiaisiin rauduskoivuun taimiin. *Commun. Inst. For. Fenn.* 105: 1-34.
- & Sievänen, R. 1985. Timing of growth cessation in relation to the variation of the growing season. Teoksessa: Tigerstedt, P. M. A., Puttonen, P. & Koski, V. (toim.), *Crop physiology of forest trees. Helsingin yliopisto. (Painossa)*.
- Krasavcev, O. A. 1969. Dejstvie dlitel'nyh morozov na drevesnye rastenija. Summary: Effect of prolonged frost on woody plants. *Fiziologija rastenij* 16(2): 228-236.
- Landsberg, J. J. 1974. Apple fruit bud development and growth: analysis and an empirical model. *Ann. Bot.* 38: 1013-1023.
- 1977. Effects of weather on plant development. Teoksessa: Landsberg, J. J. & Cutting, C. V. (toim.), *Environmental effects on crop physiology*: 289-307. Academic Press, London.
- Larcher, W. 1980. *Physiological plant ecology*, 2nd edition. 303 s. Springer Verlag, Berlin.
- Leike, H. von 1965. Neuere Ergebnisse über die Ruheperiode (Dormancy) der Gehölzknospen. *Wiss. Zeitschrift Univ. Rostock* 14:475-492.
- Livingston, B. E. 1916. Physiological temperature indices for the study of plant growth in relation to climatic conditions. *Physiol. Res.* 1(8): 399-420.
- Luomajoki, A. 1977. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis. *Hereditas* 85: 33-47.
- 1982. Temperature and dates of male meiosis in trees. *Hereditas* 97: 167-178.
- 1984. The tetrad phase of microsporogenesis in trees with reference to the annual cycle. *Hereditas* 101: 179-197.
- Nienstaedt, H. 1966. Dormancy and dormancy release in white spruce. *For. Sci.* 12(3): 374-384.
- 1967. Chilling requirements in seven *Picea* species. *Silvae Genet.* 16: 65-68.
- Nitsch, J. P. 1957. Photoperiodism in woody plants. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 70: 526-544.
- Nuttonson, M. Y. 1948. Some preliminary observations of phenological data as a tool in the study of photoperiodic and thermal requirements of various plant material. Teoksessa: Murneck, A. E. & Whyte, R. O. (toim.), *Vernalization and photoperiodism - a symposium*: 129-143. *Chronica Botanica Publ. Co., Waltham*.
- Osawa, A., Shoemaker, C. A. & Stedinger, J. R. 1983. A stochastic model of balsam fir bud phenology utilizing maximum likelihood parameter estimation. *For. Sci.* 29(3): 478-490.
- Pelkonen, P. 1980. The uptake of carbon dioxide in Scots pine during spring. *Flora* 169: 386-397.
- 1981. Recovery and cessation of CO₂ uptake in Scots pine at the beginning and at the end of the annual photosynthetic period. *Helsingin yliopisto, metsänhoitotieteen laitos. Tiedonantoja* 30: 1-95.
- 1984. Temperature response of electrical impedance in poplar cuttings: a preliminary concept. Seloste: Poppelipistokkaiden impedanssin riippuvuus lämpötilasta: Alustava malli. *Folia For.* 604: 1-7.
- & Hari, P. 1980. The dependence of the springtime recovery of CO₂ uptake in Scots pine on temperature and internal factors. *Flora* 169: 398-404.
- Perry, T. O. 1971. Dormancy of trees in winter. *Science*, N. Y. 171: 29-36.
- & Wu, W. C. 1960. Genetic variation in the winter chilling requirement for date of dormancy break for *Acer rubrum*. *Ecology* 41(4): 790-794.
- Pohjonen, V. 1975. A dynamic model for determining the optimum cutting schedule of Italian ryegrass. Selostus: Dynaaminen malli Italian raiheinänurmen optimiintoaikataulun määrittämiseksi. *J. Sci. Agric. Soc. Finl.* 47: 71-137.
- Ritchie, G. A. 1984. Effect of freezer storage on bud dormancy release in Douglas-fir seedlings. *Canad. J. For. Res.* 14: 186-190.
- Robertson, G. W. 1968. A biometeorological time scale for a cereal crop involving day and night temperatures and photoperiod. *Intern. J. Biometeorol.* 12(3): 191-223.
- 1973. Development of simplified agroclimatic procedures for assessing temperature effects on crop development. Teoksessa: Slatyer, R. O. (toim.), *Plant response to climatic factors*: 327-343. *Unesco, Paris*.
- Sarvas, J. 1977. Mathematical model for the physiological clock and growth. Seloste: Fysiologisen kellon ja kasvun matemaattinen malli. *Acta For. Fenn.* 156: 1-25.
- Sarvas, R. 1967. The annual period of development of forest trees. *Proc. Finn. Acad. Sci. Lett.* 1965: 211-231.
- 1969. Genetical adaptation of forest trees to the heat factor of the climate. Second world consultation on forest tree breeding, Washington, 7 to 16 August 1969. *FAO/IUFRO, FO-FTB-69-2/15*: 1-11.
- 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. Tiivistelmä: Tutkimuksia metsäpuiden kehityksen vuotuisesta syklistä. *Commun. Inst. For. Fenn.* 76(3): 1-110.
- 1974. Investigations on the annual cycle of development of forest trees II. Autumn dormancy and winter dormancy. Tiivistelmä: Tutkimuksia metsäpuiden kehityksen vuotuisesta syklistä. *Syys- ja talvihorros. Commun. Inst. For. Fenn.* 84(1): 1-101.
- Stern, K. & Roche, L. 1974. *Genetics of forest ecosystems*. 330 s. Springer Verlag, Berlin.
- Thornley, J. H. M. 1976. *Mathematical models in plant physiology*. 318 s. Academic Press, London.
- Thornthwaite, C. W. & Mather, J. R. 1954. *Climate in relation to crops. Meteorol. Monogr.* 2(8): 1-10.

- Törnevik, H. 1982. An aerobiological model for operational forecast of pollen concentration in the air. Swed. Meteorol. Hydrol. Inst., Rep. Meteorol. Climatol. 38: 1-35.
- Vaartaja, O. 1959. Evidence of photoperiodic ecotypes in trees. Ecol. Monogr. 29(2): 91-111.
- 1960. Ecotypic variation of photoperiodic response in trees especially in two *Populus* species. For. Sci. 6(3): 200-206.
- Vegis, A. 1964. Dormancy in higher plants. Ann. Rev. Pl. Phys. 15: 185-224.
- Wang, J. Y. 1960. A critique of the heat unit approach to plant response studies. Ecology 41(4): 785-790.
- Wareing, P. F. 1956. Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Pl. Phys. 7: 191-214.
- & Phillips, I. D. J. 1978. The control of growth & differentiation in plants, 2nd ed. 347 s. Pergamon Press, Oxford.
- Weiser, C. J. 1970. Cold resistance and injury in woody plants. Science, N. Y. 169: 1269-1278.
- Worrall, J. & Mergen, F. 1967. Environmental and genetic control of dormancy in *Picea abies*. Physiol. Plant. 20(3): 733-745.

Total of 74 references

Summary

Conceptual remarks about the study of the annual rhythm of forest trees

Different approaches to the study of the annual rhythm of forest trees are described and compared by analysing the concepts and theories presented in the literature.

A generalised ecophysiological model of the functioning of a plant is presented to facilitate the study. According to the model, the functioning of a plant at a given moment is determined according to the state of the plant and momentary environmental factors. The state of the plant at the same moment is determined according to the genetical information of the plant and environmental factors prevailing during its earlier development.

Two meanings for the concept annual rhythm are presented. 1) During different years practically identical morphological and physiological states of the trees are repeated at approximately the same time of the year. This phenomenon is referred to as the annual rhythm (s. lat.). 2) More specifically, a certain sequence of ontogenetic events is observed yearly in various organs of the trees. The timing of these events is called the annual ontogenetic rhythm (annual rhythm in Sarvas' (1967, 1969, 1972, 1974) sense).

The dormancy phenomena of the trees are grouped into four categories. 1) The effect of environmental factors unfavourable to growth, 2) correlative inhibition, 3) rest period and 4) quiescence. Vegis' (1964) terminology about pre-, true and postdormancy emphasizes the graduality of the development, and does not completely fit into the above grouping, which was constructed according to other authors. The relationships of the dormancy phenomena to the annual ontogenetic rhythm varies

according to the dormancy type.

Theories concerning the regulation of the annual rhythm are divided into two main types according to Koski and Selkäinaho (1982): 1) signal theory, and 2) theory of autonomous development. According to the signal theory, the progress of development requires specific signals from the environment. The photoperiod theory is the most common example of the signal theory, and height growth cessation, in particular, has been studied inside its framework. According to the autonomous development theory, environmental factors only affect the rapidity of development, otherwise development is purely genetically controlled. The temperature sum theory is the most common example of this theory type. The timing of various ontogenetic developmental phenomena has been largely studied with the aid of temperature sum simulations.

Recently, efforts have been made towards a synthesis of the theories. It seems obvious that both temperature and photoperiod must be taken into account when constructing a model for the regulation of the annual rhythm (Koski and Selkäinaho 1982, Koski and Sievänen 1985). Sarvas' model (1972, 1974) provides a good starting point for constructing such a model (cf. Hänninen et al. 1985).

The annual rhythm is a key phenomena in the adaptation of temperate forest trees, and is of great importance in forestry, too. There are thus sound scientific and practical reasons for carrying out intensive research in this field, especially in the northern countries.