

Istutustaimen juuriston alkukehitys kasvupaikalla. Kirjallisuuskatsaus

Jukka Lippu & Pasi Puttonen

ABSTRACT: THE EARLY DEVELOPMENT OF SEEDLING ROOTS AT THE PLANTING SITE: A LITERATURE REVIEW

Lippu, J. & Puttonen, P. 1990. Istutustaimen juuriston alkukehitys kasvupaikalla. Kirjallisuuskatsaus. Abstract: The early development of seedling roots at the planting site: A literature review. *Silva Fennica* 24(1): 57–75.

Katsauksessa on tarkasteltu istutustaimen juuriston rakennetta ja elintoimintojen ympäristövasteita taimen mukautuessa kasvatuspaikalle. Juurien kasvun kuvaamis- ja luokittelumenetelmiä on lukuisia ja terminologia vakiintumatonta. Juuria luokitellaan mm. niiden ulkorakenteen (morfologian), syntyhistorian ja toiminnan perusteella. Tärkeimmät maaperän ominaisuudet, joihin juuristo mukautuu, ovat maan lämpötila, kosteus, rakenne, tiiviys ja ravinnepitoisuus sekä niiden ajalliset ja paikalliset vaihtelut. Juuriston toiminnan luotettava tulkinta edellyttää tavallisesti, että käytetään useita juuristotunnuksia. Maa-juuri-rajapinnan tutkimus on osoittanut, että juuret eivät välttämättä ole yhtenäisessä kosketuksessa maahan. Juuriston ja maan rajapinta muuttuu jatkuvasti sekä mekaanisesti että bioottisesti. Juuriston kasvun kontrollimekanismi on huonosti tunnettu ja teoreettisesti muotoiltu. Eräs yleinen oletamus on, että kasvi jakaa juuristoon vain veden- ja ravinteidenoton edellyttämän massan. Yhteyttämistuotteiden allokointi juuriston kasvuun on kuitenkin suuri. Taimien mukautuminen kasvupaikalle on monimutkainen tapahtumasarja, johon vaikuttavat mm. taimen kasvuolosuhteet taimitarhalla, ympäristötekijät istutuspaikalla ja sattuma. Juuriston toiminta, jakautuminen ja rakenne ovat samalla tavalla ympäristön säätelemiä kuin versonkin, mutta säätelymekanismi on huonosti tunnettu.

The structure and functional responses of roots in planted seedlings when acclimatizing at the planting site are reviewed. A wide range of methods for classifying roots has been employed, and the terminology used is not uniform. Roots can be classified by their morphology, origin, and function. The temporal and spatial variation of soil temperature, moisture, structure, and concentration of nutrients are among the most important properties to which root systems acclimatize. In order to reliably describe the function of the root system, several parameters usually have to be measured. Studies on the root-soil interface have indicated that roots are not necessarily in continuous contact with soil. The control mechanism of root growth is inadequately known and theoretically formulated. Generally, only the mass needed for water and nutrient uptake has been allocated to the roots. However, the amount of photosynthates allocated to roots is high. Acclimatization of seedlings out at the planting site is a complicated process which is influenced by the growing conditions at both the nursery and the site. The function, distribution and structure of roots are controlled by the environment in a way similar as the shoot, but the control mechanism is imperfectly known.

Keywords: acclimatization, photosynthates, soil moisture, soil temperature, methodology.

ODC 164.3 + 181.3

Authors' addresses: *Lippu*: Department of Silviculture, University of Helsinki, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki, Finland. *Puttonen*: Department of Agricultural Economics – Private Forestry, University of Helsinki, Viikki, SF-00710 Helsinki, Finland.

Accepted November 30, 1989

1. Johdanto

Kasvien mukautuminen (aklimaatio, aklimatisaatio) tarkoittaa kasviyksilön rakenteen ja toiminnan sellaista muutosta vallitsevassa maa- ja ilmaympäristössä, että muutokset, vaikkakin lyhytaikaiset, lisäävät kasvin mahdollisuutta kasvaa ja lisääntyä. Sopeutuminen (adaptaatio) on geneettisten muutosten kautta tapahtuva lajien sopeutuminen ympäristössä (Heide 1985). Mukautumisessa erotetaan "aklimaatio" ja "aklimatisaatio". Aklimaatio tarkoittaa kasvin rakenteen tai toiminnan muutosta yhden ympäristötekijän suhteen, kuten esimerkiksi järjestetyissä kokeissa. Aklimatisaatio tarkoittaa kasvin rakenteen ja toiminnan muutosta useiden ympäristötekijöiden suhteen, esim. vuodenaikavaihtelun. Mukautumisessa, toisin kuin sopeutumisessa, on mahdollista ns. välitön takaisinkytkentä, jossa ympäristön muutosvaikutus antaa palautteen toiminnalle.

Istutustaimien mukautuminen kasvupaikalle on aluksi ilmeisesti juuriston mukautumista. Metsämaan maaympäristö poikkeaa huomattavasti taimitarhamaasta. Esimerkiksi maan rakenne (maalaji), ravinteisuus, vesitalous ja lämpötila kasvupaikalla ovat erilaiset kuin taimitarhalla. Taimien mukautuminen istutuksen jälkeen kasvupaikalle riippuu juuriston määrästä, rakenteesta, laajuudesta ja muodosta sekä sen fysiologisesta kunnosta (esim. Coutts 1981, Burdett ym. 1983). Mukautukseen kasvupaikalle taimen tulee uudistaa maa-juurisyhteytensä. Hyvä maa-juurisyhteys ei välttämättä merkitse, että juuristo olisi jatkuvasti yhtenäisessä kosketuksessa maahan. Russellin (1977) mukaan huomattava osa juurista kasvaa usein huokosissa, joiden läpimitta on suurempi kuin juurten läpimitta.

Muutokset taimien toiminnassa ovat suurimmat istutuksen jälkeen niiden mukautumisen alkuvaiheessa (Hallman ym. 1978, Örländer ja Due 1986). Taimien ympäristötekijöiden, kuten maan kosteuden ja lämpötilan muutokset verrattuna taimitarhaolosuhteisiin vaikuttavat mukautuvan kasvin juuristoon. Juuriston pituus, pinta-ala ja tilavuus vaikuttavat ravinteden ja vedenottoon. Toisaalta ravinteiden saatavuus muuttaa juuriston rakennetta. Koska taimen juuriston rakenne on

syntynyt toiminnan vasteena vallitsevaan maa- ja ilmaympäristöön, niin oleellista on taimen elintoimintojen kuvaaminen suhteessa ympäristöolosuhteisiin.

Suomessa taimien juuristojen rakennetta taimitarhalla ovat tutkineet mm. Heikinheimo (1940), Mikola (1957) ja Parviainen (1980). Juuristojen kehitystä maastossa istutuksen jälkeen ovat tarkastelleet mm. Huuri (1980), Kinnunen Laurila (1983) sekä Parviainen ja Antola (1986). Näissä tutkimuksissa on tarkasteltu erilaisten taimilajien rakenteellista juuristokehitystä ja mahdollisia epämuodostumia.

Taimien alkukehitystä maastossa koskevat yksityiskohtaisemmat tutkimukset ovat viimeaikoina koskeneet etenkin paakkutaimia, koska paakkutaimien juuriston kehitys istutuksen jälkeen on ollut joissakin tapauksissa ongelmallista (Huuri 1978, Parviainen 1976). Koska paakkutaimien osuus tuotetuista taimimääristä on jatkuvasti kohonnut ja paakkutaimien juuristokehitys maastossa riippuu tuotantomenetelmästä taimitarhalla, etenkin paakun muodosta ja seinämateriaalista, on ollut perusteltua seurata taimien alkukehitystä maastossa. Tutkimusten perusteella tiedetään pääpiirtein millaiset taimituotantaja istutusmenetelmät eivät ole suositeltavia (Parviainen ja Antola 1986).

Metsäpuiden taimien juuristojen veden- ja ravinteidenottoa, kasvua ja kehitystä on tutkittu luonnonoloissa vähän verrattuna juuristojen yleisrakenteen kuvaamiseen. Metsäviljelytaimien alkukehitystä maastossa verrataan tavallisesti luontaisesti syntyneiden taimien kehitykseen. Juuriston toimintojen kohdalla tietomme ovat kuitenkin vähäiset sekä viljely- että luonnotaimien kohdalla. Tämä koskee nimenomaan ns. taimikoiden vakiintumista, jossa juuristolla ja sen toiminnalla on ilmeisesti tärkeä osuus. Käsite "taimikon vakiintuminen" on kuitenkin ekologisesti harhaanjohtava, sillä taimikon kehityksestä on todennäköisesti kyse kilpailutilanteesta, jossa kilpailu muuttuu ajan mukana kasvutekijöistä toisiin ja varsinaista vakiintumista ei tapahdu.

Tämän kirjallisuuskatsauksen tarkoituksena on selvittää metsäpuiden taimien juuriston

rakennetta, jakautumista, toimintaa ja niiden tutkimusmenetelmiä tarkasteltaessa alkukehitystä maastossa. Keskeisenä on kysymys miten juuri kasvaa ja valtaa alaa maaympäristössään. Tässä katsauksessa on rajoitettu kä-

sittelemään yksittäisen taimen juuristoa. Metsikkötasolla juuristossa tapahtuvia muutoksia ja mittauksen ongelmia on käsitelty mm. Persson (1983).

2. Taimien juuriston rakenne

21. Juuriston kuvaamisen menetelmät

Kasvien juuristoja kuvataan mm. juuren pituuden, läpimitan tilavuuden, eliniän, haaurautumisasteen, puutuneisuuden, perusteella. Perinteisesti luokittelu perustuu juuriston ulko-rakenteeseen ja vähemmän toiminnallisiin tunnuksiin. Hermannin (1977) mukaan mm. menetelmät, jotka luokittelevat juuristot niiden muodon (esim. paalujuuri, hajasyväjuuristo) perusteella tai syntyhistorian perusteella (primaari, sekundaari) ovat riittämättömiä, koska ne eivät ota huomioon lyhytjuuria. Seuraavassa esitetään lyhyesti juuriston ulkorakenne.

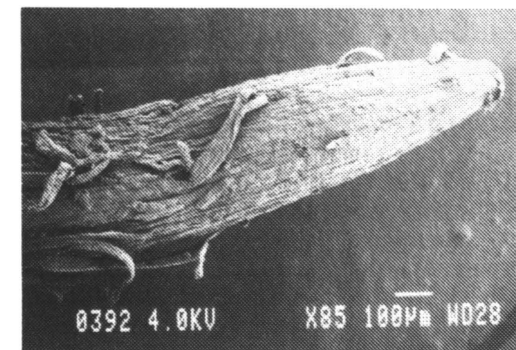
211. Pitkäjuuret

Pitkäjuuria ovat *pääjuuri* ja *pitkät sivujuuret*. Pääjuuri on yleensä voimakkaasti geotroop-

pinen. Pitkät sivujuuret ovat primaarista puuta, niissä on ydin ja juurenkärjet ovat teräviä (kuva 1). Pitkäjuuret lähtevät juurenniskan alueelta ja kasvavat nopeasti.

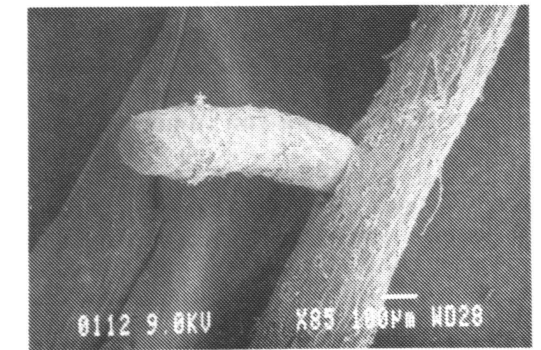
212. Sekundaarijuuret eli lateraali-juuret

Lyhytjuuria nimitetään myös hienojuuriksi tai absorboiviksi juuriksi. Ne ovat korkeintaan muutaman millimetrin paksuisia, mutta voivat kasvaa 1-2 m:n mittaisiksi (Lyford 1975). Niiden kärjet ovat pyöreät ja ne ovat mykorritsojen kasvualusta (kuva 2). Ne edustavat suurinta osaa juuriston pinta-alasta ja pituudesta. Näinollen niiden määrän tarkka arviointi on ensiarvoisen tärkeä biomassatutkimuksissa (Persson 1980). Lyhytjuuret kasvavat hitaasti ja ovat lyhytikäisiä. Lyhytjuurten kuolleisuutta ovat tutkineet mm. Heikurainen (1955), Kalela (1955), Persson (1980)



Kuva 1. Elektronimikroskooppikuva kuusen pitkäjuuren kärjestä. Helsingin yliopiston elektronimikroskopian laitos. Kuva Jukka Lippu.

Fig. 1. Scanning electron micrograph of a long root tip from a Norway spruce. University of Helsinki, Department of electron microscopy. Photo by Jukka Lippu.



Kuva 2. Elektronimikroskooppikuva kuusen lyhytjuuresta. Helsingin yliopiston elektronimikroskopian laitos. Kuva Jukka Lippu.

Fig. 2. Scanning electron micrograph of a short root from Norway spruce. University of Helsinki, Department of electron microscopy. Photo by Jukka Lippu.

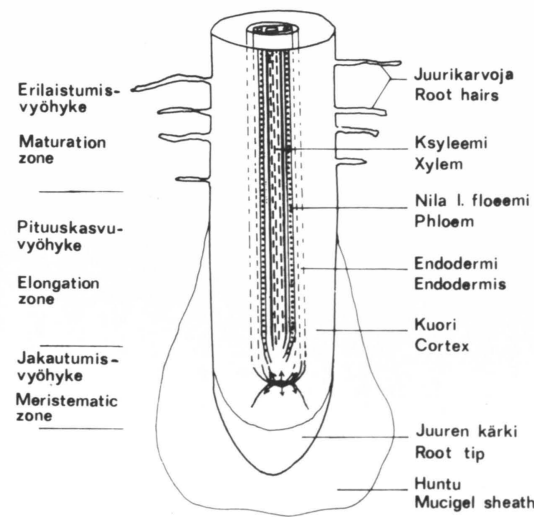
sekä Ford ja Deans (1977). Eräs kuolleisuuden syy on kuivuus (Reynolds 1970). Kalela (1955) toteaa, että kivennäismaiden männiköissä lyhytjuurien määrä saattaa pienentyä huomattavasti kesän poutakausina.

213. Juurikarvat

Juurikarvat kasvavat paljassiemenisillä toisesta tai kolmannesta kuorisolukerroksesta ja koppisiemenisillä epidermistä. Juurikarvoja on lyhyellä vyöhykkeellä pituuskasvuvyöhykkeen takana. Juurikarvat voivat haarautua ja korkkiutua. Suttonin (1980) mukaan juurikarvojen esiintyminen ei merkitse, etteikö mykorritsoja voisi esiintyä.

214. Juuren kärkiosat

Juuren kärki on primaarinen solukkovyöhyke juuren päässä (kuva 3). Kärkikasvusolukko eli apikaalimeristeemi on juuren kasvua ja erilaistumista säätelevä solukko. Havupuiden juurissa on kaksi enemmän tai vähemmän erillistä alkeissoluryhmää, joista juuren solukot syntyvät. Huntu eli kalyptra ympäröi tupimaisesti kärkeä ja suojaa sen ohutseinäisiä soluja. Huntu sisältää mukopolysakkarideja, jotka edistävät ympäröivän maan mikroflooran kehitystä. Hunnun solut ovat eläviä ja niissä on tärkkelysjyväsia (statoliitti), jotka aiheuttavat juuren geotrooppisen suuntautumisen. Kramerin ja Kozlowskin (1979) mukaan männyllä ei ole lyhytjuurissaan huntua tai ne ovat heikosti kehittyneitä.



Kuva 3. Juuren kärkiosan poikkileikkaus (alkuperäiskuva Russell 1977).

Fig. 3. Diagram of the longitudinal section of the apical zone of a plant root (redrawn from Russell 1977).

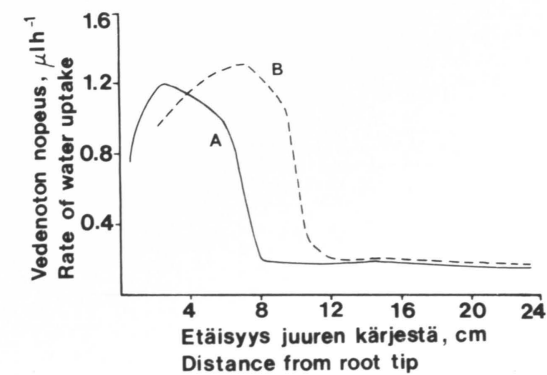
3. Juuriston elintoimintojen ympäristövasteet

31. Juuriston alkukasvun ympäristö

Taimen strategia ilmeisesti on laajentaa juuristoaan sinne, mistä maaympäristön resurssit saadaan käyttämällä vähimmin yhteyttämisenergiaa. Koska veden ja ionien otto on tehokkainta heti juuren kärjen takana, absorptio on riippuvainen lähinnä uusien korkkiutumattomien juurenkärkien pinta-alasta (kuva 4). Armson (1977) esittämän juuriston kasvustrategian mukaan sekundaarijuuria kehittyy aina, kun primaarijuuret kohtaavat mekaanisen esteen tai pohjaveden pinnan.

Havupuiden juurten yleinen kasvutapa on sekä paalu- että hajajuurten nopea kehitys. Usein 75 % lateraalijuurten pituudesta saavu-

tetaan ensimmäisinä 8 vuotena banksinmännällä (*Pinus banksiana* Lamb.) ja sama nopea kasvu on havaittu myös paalujuuren kehityksessä (Shea ja Armson 1972). Eis (1974) toteaa suunnilleen samankaltaisen kehityksen Douglas-kuusella (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco); 15–20 vuoden jälkeen juurten kasvu oli suhteellisen vähäistä. Perssonin (1980) mukaan männyn juuriston kasvustrategia on heterogeeninen, jolloin kasvutapa muuttuu maaympäristön mukaan. Huonoissa kasvuolosuhteissa mänty kasvattaa pitkäjuuria, jotka valtaavat suuren maatilavuuden. Toisaalta suotuisissa olosuhteissa lyhytjuuret haarautuvat runsaasti, mikä johtaa keskittymiseen veden- ja ravinteiden käyttöön.



Kuva 4. Pääjuuren vedenoton nopeus eri etäisyyksillä juuren kärjestä. A) ohra, B) kurpitsa (Graham ym. 1974).

Fig. 4. Rate of water uptake by short segments of seminal axes of barley (A) and marrow (B) (Graham et al. 1974).

Kasvin juurille on ominaista niiden kyky sopeutua hyvin vaihteleviin ympäristöolosuhteisiin. Weaver ja Kramer totesivat jo 1932, että "vaikka puun juuriston kasvu on ennenkaikkea perinnöllisen kasvutavan säätelemä, on kasvu kuitenkin melkein yhtä suurella määrällä ympäristövaikutusten tulos". Mukautumista aiheuttavat ilma- ja maaympäristön tekijät muuttuvat eri nopeuksilla ja vastaavasti toiminnan ja rakenteen muutosnopeus vaihtelee juuristossa ja versossa. Tärkeimmät maaperän ominaisuudet, joihin juuristo mukautuu ovat lämpötilan, kosteuden, maan rakenteen (maalaji), tiiviyyden, kosteuden ja ravinnepitoisuuden ajalliset ja paikalliset vaihtelut.

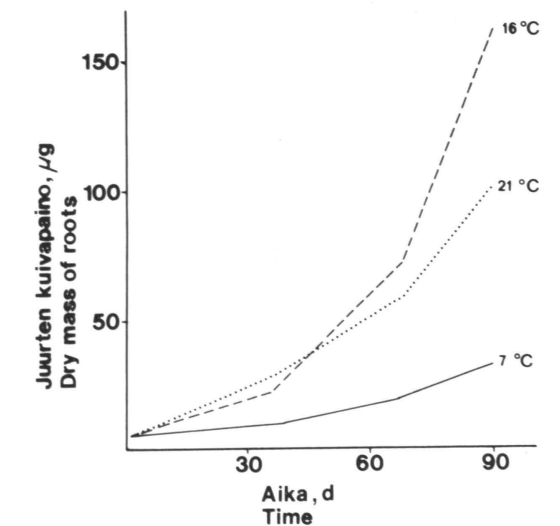
32. Maan lämpötila

Maan lämpötila vaikuttaa sekä maan että juuriston ominaisuuksiin. Maan lämpötilan muutosnopeuteen vaikuttavat mm. maalaji, maan vesipitoisuus ja ilmavuus. Kosteat maat ovat yleensä kylmempiä kuin kuivat, mikä johtuu veden suuresta ominaislämmöstä sekä haihdunnan maan lämpötilaa alentavasta vaikutuksesta. Maahiukkasten välinen kosketus on tärkeä lämmönjohtavuustekijä, joten maan lievä tiivistyminen tai vesipitoisuuden nousu lisäävät hiukkasten välisiä siltoja, jotka edelleen lisäävät voimakkaasti

lämmönjohtavuutta (Baver ym. 1972).

Veden viskositeetti eli sitkaisuus kasvaa lämpötilan laskiessa ja veden liike hidastuu. Maan lämpötilan vaihtelut liikuttavat myös maassa olevaa vettä ja ilmaa. Maahuokosissa oleva vesihöyry diffundoituu lämpimästä kylmään maakerrokseen, jossa vesihöyryn paine on pienempi ja jonkin verran tiivistyy lämpötilan laskiessa. Veden diffuusio maassa on hidas eikä se takaa juurelle riittävää veden-saantia (Currie 1984).

Maalämpötilan suoraa vaikutusta juuristoon on vaikea erottaa, koska juuristoon vaikuttavat yleensä samanaikaisesti monet tekijät, kuten maan kosteus ja verson aktiivisuus. Puiden juuret kasvavat lämpötila-alueella +2–+35 °C. Lämpötilan nousu lisää juurten yleistä aktiivisuutta, kasvunopeutta (kuva 5) ja kehitystä, mutta myös juurten vanhenemista (Hellmers 1962). Ladefoged (1939) totesi, että juuriston kasvunopeus oli hidas lämpötila-alueella 10–14 °C useilla lajeilla (pyökki, kuusi, saarni), mutta kiihtyi lämpötilan noustessa ja maksimi oli 24–32 °C lajista riippuen. Huomattavaa on, että lämpötila-arvot vaihtelevat myös saman juuriston eri osien välillä. Esimerkiksi tammen juuret alkoivat kasvaa



Kuva 5. Kuusen juurten kuivapaino ajan funktiona kolmessa eri maan lämpötilassa (Söderström 1974).

Fig. 5. Norway spruce seedling dry root biomass as a function of growing time at three different soil temperature treatments (Söderström 1974).

ylemmässä maahorisontissa 15 °C:n lämpötilassa, mutta alemmassa horisontissa jo 10 °C:ssa (Karandina 1961).

Monissa tutkimuksissa on selvitetty maalämpötilan lyhytaikaista vaikutusta esim. juuriston pituuskasvun nopeuteen, määrään tai rytmiin. Näin saadaan selville ns. *fysiologiset optimit*, jotka poikkeavat kuitenkin kasvien kannalta oleellisista *ekologisista optimiarvoista*. Ladefoged (1939) sai juuristonkasvun fysiologiseksi lämpötilaoptimiksi noin 26 °C kuusella ja Söderström (1974) sai ekologiseksi optimiksi n. 20–25 °C vastaistuteilla taimilla ja 15–20 °C vakiintuneilla taimilla.

321. Lämpötilan vaikutus juurten uusiutumiseen

Juurten uusiutumisella tarkoitetaan sekä uusien kärkien syntymistä että kärkien kasvua (Ritchie ja Dunlap 1980). Juurten uusiutuminen alhaisissa lämpötiloissa on lähinnä olemassa olevien juurten haarojen pitenemistä. Lämpimässä maassa muodostuu myös uusia juuria, jotka ovat ohuempia, ruskeita ja korkkiutuvat nopeasti (Heiningen ja White 1974, Stupendick ja Shepherd 1979, Abod ym. 1979). Montereyn männyn (*Pinus radiata* D. don) juurten uusiutumisen kriittinen lämpötila on 11–14 °C (Nambiar ym. 1979). Söderström (1974) totesi männyn ja kuusen juuriston kasvun optimilämpötilan alenevan kasvukauden loppupuolella ja ehdotti sen johtuvan siitä, että kasvukauden alussa juurten syntymisen solunjakautuminen vaatii enemmän energiaa kuin kasvukauden lopun juurten solujen pituuskasvu.

Päivälämpötilaa alemmat yölämpötilat lisäsivät Douglas-kuusen juurten uusiutumiskykyä (Krugman ja Stone 1966, Zaerr ja Lavelander 1974). Maalämpötilan nosto 15:sta 26 °C:een lyhensi kasvun alkamisen ja suurimman aktiviteetin jakson välistä aikaa männylä (*Pinus sylvestris*) (Merritt 1959). Lisäys johti kasvun määrälliseen vähenemiseen, joka viittaa siihen, että pitkät, korkean lämpötilan jaksot voivat johtaa negatiiviseen hiilihydraattitasapainoon juurten lisääntyneen hengityksen takia.

322. Maalämpötilan vaikutus juuriston vedenottoon

Maalämpötila vaikuttaa oleellisesti myös juuriston veden ottoon. Vedenotto vähenee merkittävästi alhaisissa lämpötiloissa, mutta se vaihtelee huomattavasti lajeittain ja voi olla siten niiden esiintymistä rajoittava tekijä (Kozlowski 1955). Puiden juuristot voivat ottaa vettä lämpötiloissa, jotka ovat liian alhaisia aktiiviselle juurten kasvuille (Meyer 1965). Lämpötilan laskiessa soluliman ja solumembraanien vedenläpäisevyys laskee, mikä alentaa juurten kasvunopeutta (Larcher 1980). Babalolan ym. (1968) mukaan Montereyn männyn membraanien läpäisevyys alkaa heiketä merkittävästi 12–13 °C:ssa ja on sitä alemmissa lämpötiloissa hyvin heikko.

33. Juuriston vedenotto

331. Mukautuminen vaihtelevaan maan kosteuteen

Kasvit mukautuvat ympäristöönsä monien toiminnallisten ja rakenteellisten muutosten avulla. Taulukossa 1 on esitetty niitä mukautumismuutoksia, joita kasveissa esiintyy kuivuustilanteessa. Kasvien stressinsietokyky (stress resistance) jaetaan kahteen eri periaatteeeseen perustuvaan menetelmään (Levitt 1972), stressin kestäminen (stress tolerance) ja stressin välttäminen (stress avoidance). Stressin kestäminen voi ilmetä esim. juuriston solujen vedenottokyvyn muutoksena ns. osmoregulaation kautta. Stressin välttäminen voi ilmetä juuriston rakenteen muuttumisena, esim. juurtenkärkien suberiinisoituminen tai versossa kasvun ja lehtipinta-alan muutoksena, kuten lehtien variseminen tai lehtipinta-alan kasvun hidastuminen. Mikäli taimikasvatuksen aikana pyritään suureen juuri-verso suhteeseen vedensaannin turvaamiseksi aiheuttaa se sekä teknisiä ongelmia taimien lajittelussa, pakkauksessa ja istutuksessa että tuottaa myös taimen, jossa juuriston yhteyttämisenergiaa kuluttava osuus on suuri verrattuna verson yhteyttävään pinta-alaan.

Kasvien mukautumisessa kasvupaikalle tapahtuu kasvissa muutoksia usealla kasviahierarkian tasolla; soluissa, solukoissa, kasvitasolla, ja kasviyhteisötasolla. Kasvien toiminnan mukautumisen eräänä perustana ovat so-

Taulukko 1. Kuivuuden aiheuttamia rakenteellisia ja toiminnallisia muutoksia kasveissa. Soveltaen Evenari ym. (1975) mukaan.

Table 1. Structural and functional changes in plants caused by drought. Adapted from Evenari et al. (1975).

- Haihtumisnopeutta vähentävät ulko-, pinta- ja sisärakenteet. *Outer, surface and inner structural features.*
 - ulkorakenteet: lehtien muoto, karvoitus. *Outer structural features: leaf form, hairiness.*
 - pinta- ja sisärakenteet: vahamainen, vesihöyryä heikosti läpäisevä kutikula. *Surface and inner structural features: waxy cuticle, weakly permeable to water vapour.*
- Suuri juuri-verso suhde. *Large root/shoot ratio*
- Toiminnallisen metaboliapinnan vähentäminen. *Reduction of functional metabolic surface.*
 - pieni kokonaispinta-ala suhteessa kuivapainoon. *Small total surface area in relation to dry weight.*
 - kasvukautinen (lehti)pinta-alan vähentäminen vedenpuutoksen vuoksi. *Reduced (leaf) surface area during growing season due to drought.*
 - osien kuolema. *Death of parts.*
- Vedenpuutoksen sieto. *Drought tolerance.*
 - sisärakenteiden korkea vedenvajauksen sietäminen. *High water deficit tolerance of inner structures.*
 - alhaisen vesipotentiaalın sietäminen. *Low water potential tolerance.*
 - fotosynteesiä myös alhaisessa osmoottisessa potentiaalissa. *Photosynthesis also at lowered osmotic potential.*
- Huulisolujen välitön toiminta vasteena vallitsevalle ympäristölle. *Immediate functioning of guard cells in response to prevailing environment.*
 - säätely vesitalouden kautta. *Regulation through water balance.*
 - säätely lämpötilan avulla. *Regulation with the help of temperature*

lutason vesitalouden muutokset, jotka ovat erilaisia eri puolajeilla (esim. Cheung ym. 1975) ja osoittavat siten kasvin erilaista mukautumiskykyä. Viimeaikaisista vesitaloutta koskevissa tutkimuksissa on ilmennyt, että kasvin kokonaisvesipotentiaali on vesitalouden tunnus, jolle on annettava varovainen tulkinta (Joly 1985). Kokonaisvesipotentiaalın sijasta tulisikin käyttää sen osapotentiaaleja, paine-, osmoottinen- ja matrix- eli pintavaikeutusvoimien potentiaali. Nämä tunnuksat kuvaavat paremmin mukautumisen toiminnallisia perusteita, kuten turgoripaineen säilyttämistä kasvun edellytyksenä. Taimien vesitaloustunnusten kuten vesipotentiaalın ja solukoiden elastisuuden, ekologista ja fysiologista merkitystä yleisesti kasvien mukautumiselle ovat tarkastelleet mm. Bradford ja Hsiao (1982) ja Cowan (1982). Näiden vesitaloustunnusten käyttäminen on eräs lähtökohta kasvien mukautumisen selittämiselle.

Solun elastisuus kuvaa solun turgoripai-

neen muutosta solun tilavuuden muuttuessa esim. kun solu menettää vettä (Tyree ja Jarvis 1982). Elastisuuteen vaikuttaa mm. solukoiden puutuneisuus. Elastisuus muuttuu yksilökehityksen ja ympäristön mukana. Elastisuudessa onkin eri syistä johtuvaa päivittäistä, viikoittaista ja kasvukautista vaihtelua (Bradford ja Hsiao 1982). Oletettavaa on siten, että esim. taimien kasvatustapa (kastelu, lannoitus) vaikuttaa solukoiden elastisuuteen. Elastisuus on ehkä yksi lajien mukautumisstrategian fysiologisista toimintamekanismeista.

332. Vedenoton riippuvuus ympäristötekijöistä

Juuriston vedenottoa kosteasta maasta säätelevät useat tekijät, joista tärkeimpinä haihtumisnopeus ja juuriston tehokkuus absorboivana pintana. Haihtumisnopeus määräytyy

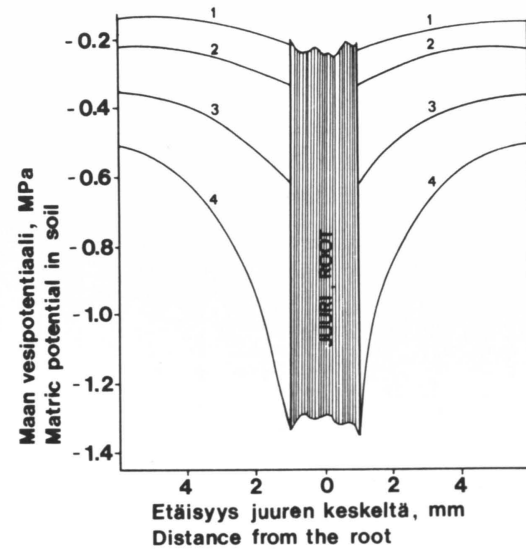
ilman vesihöyryn kyllästysvajauksen, lehden rajapinta- ja ilmarakokonduktanssin sekä lehden lämpötilan funktiona. Kun maa kuivuu, taimen veden saatavuus heikkenee, koska maan ja juuren vesipotentiaaliero pienenee. Myös maan vedenjohtavuus heikkenee vesipitoisuuden alentuessa (kuva 6) ja samalla maan mekaaninen vastus juurten kasvuun lisääntyy.

On epäselvää, missä vaiheessa maa-juurikasvi-ilma jatkumoa vedenkulun vastus on suurin. Eräät tutkijat ovat todenneet, että pääasiallinen vastus veden kululle olisi maassa eikä juurisoluksissa on todettu, että vastus on suurin juuristossa ja kasvaa alenevan vesipotentiaalin myötä (Newman 1974). Herkelrath ym. (1977) esittivät juurikontaktimallin veden virtaukselle juureen. Mallissa oletetaan, että veden virtauksen vastus on kääntäen verrannollinen juuripinnan kosteeseen osaan. Näin ollen, jos maan huokokset ovat kuivia, aiheutuu huomattava vastus juuren kosketuspinnalle. Taylor ja Klepper (1975) totesivat, että maan ja juuren puuosan välinen veden johtavuus on paljon pienempi kuin ympäröivässä maassa, ellei maa ole erittäin kuivaa. Örländerin ja Duen (1986) mukaan vastus on pääasiassa maa- aineessa, ainakin käytettäessä kuivaa turvetta.

Kasvit voivat sopeutua jonkin verran maan alentuneeseen vesipotentiaaliin ns. osmoottisen säätelyn avulla (Bradford ja Hsiao 1982). Osmoottinen säätely ylläpitää turgoria, joka mahdollistaa kasvun myös alentuessa vesipotentiaalissa jonkin aikaa ja näin maatilavuuden vesi tulee hyödynnettyä. Hethin (1980) mukaan lajeilla, joilla on suuri vesipotentiaaliero verson ja juuren välillä, on myös suurempi kuivuden sietokyky.

Juurten korkkiutumisen lisääntyy kuivassa maassa, mikä johtaa juurten absorptiokapasiteetin pienemiseen. Kuivassa maassa juuret kasvavat kohti kosteita alueita ja tämän seurauksena kasvin juuri-verso-suhteet kehittyvät sellaisiksi, että juuret kattavat suuremman maatilavuuden ja turvaavat kasvin veden saannin. Kun maa kuivan jakson jälkeen kasellaan, saavuttaa kasvi kuitenkin vain osan absorptiokapasiteetistaan (Lyr ja Hoffmann 1967, Lavender ym. 1970).

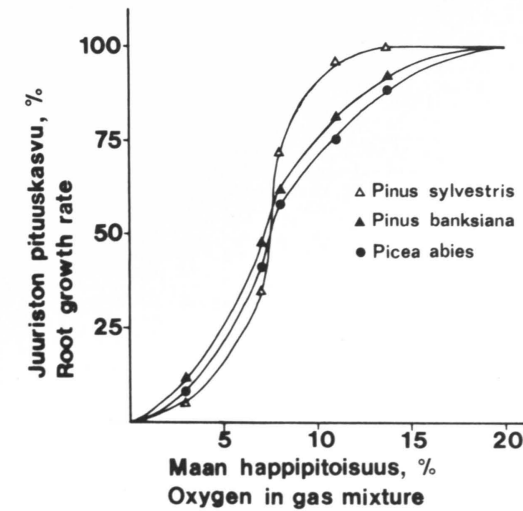
Liikavesi maassa vaikuttaa juurten kasvuun heikentävästi, kun vedessä on alhainen happipitoisuus. Solumembraanien rakenne ja



Kuva 6. Teoreettiset vesipotentiaalit juuren lähellä, kun juuri (läpimitta 1 mm) absorboi vettä 2.5 mm/d. Käyrät vastaavat vesipitoisuuksia (1) 0.20, (2) 0.185, (3) 0.17 ja 0.155 cm³ cm⁻³ 8 mm:n päässä juuresta (Cowan 1965).

Fig. 6. Calculated gradients of water potential in the neighbourhood of a root 1 mm in radius which is absorbing water at a velocity of 2.5 mm d⁻¹. The curves refer to the following concentrations of water 8 mm from the root: (1) 0.20, (2) 0.185, (3) 0.17 ja 0.155 cm³ cm⁻³ soil (Cowan 1965).

toiminta ovat herkkiä hapen puutokselle. Happitilanne vaikuttaa solukalvojen läpäisevyyteen ja kuljetusmekanismeihin. Alhaisessa happipitoisuudessa kaasujen diffuusio hidastuu ja maassa muodostuu pelkistymisreaktioiden kautta myrkyllisiä yhdisteitä. Juurten hengityksen estyminen sinänsä ei ole siis välttämättä syy niiden vahingoittumiseen tai kuolemaan vähähappisissa oloissa. Alhaisen happitason sietokyky vaihtelee lajeittain (kuva 7). Hapenpuutteen sietokyky liittyy solujen mitondrioiden kykyyn vastustaa palautumatonta rakenteellista muutosta (Oliveira 1977). Huonosti hapettomia oloja kestävien lajien etyleenisynteesi on nopeata, mikä johtaa etyleenin kasautumiseen inhiboivassa määrin (Konings ja Jackson 1979). Lieväkin hapen puutos (hypoxia) saattaa johtaa juuriston kasvun estymiseen, jos hapen kulutus ja vastus hapen diffuusiolle ovat riittävän suuret muodostaakseen täydellisen hapen puutoksen



Kuva 7. Maan happipitoisuuden vaikutus eräiden havupuulajien juuriston pituuskasvuun (Leyton ja Rousseau 1985).

Fig. 7. Influence of oxygen concentration in rooting medium on root growth. (Leyton and Rousseau 1985).

(anoxia) juuren sisällä. Anaerobinen aineenvaihdunta on riittämätön tuottamaan energiaa DNA-synteesiin, juurten kasvusolukoiden mitooseen tai aktiiviseen ravinteiden ottoon.

Happipitoisuuden kynnsarvo, jossa juurten kasvu alkaa hidastua, on yleisesti noin puolet ilman happipitoisuudesta (kuva 7). Hapen puutos vaikuttaa voimakkaasti kasvavaan juuriston osaan. Olemassaolevien juurten kasvu, uusien muodostuminen ja juurten kunto riippuvat hapen saatavuudesta. Puutuneet pitkäjuuret ovat paljon kestävämpiä hapen puutosta kohtaan kuin puutumattomat lyhytjuuret. Couttsin (1982) tutkimuksessa kaikki puutumattomat primaarijuuret kuolivat vähähappisessa maassa, kun taas puutuneet pitkäjuuret selviytyivät. Lyhytjuurten kärjet ovat herkempiä hapen puutokselle kuin pääjuuren kärki (Jackson ja Drew 1984).

Useimmat lajit ovat myös herkkiä liialliselle hiilidioksidille ja voivat kestää vain 1–2 % CO₂-pitoisuutta. Lajien välistä vaihtelua juurten kestävyudessa anaerobisissa olosuhteissa osoittavat mm. Huikarin (1959) ja Minorin (1970) tutkimukset. Veden vaivaamien maiden kuivatus johtaa huomattaviin muutoksiin juuriston määrässä ja syvyysuuntaisessa ulottuvuudessa (Paavilainen 1966a, Boggie 1974). Mänty, kuusi ja hieskoivu sie-

tävät seisovaa, vähähappista vettä pitkiäkin aikoja aktiivin kasvuvaiheen ulkopuolella, mutta jos juuret joutuvat veden alle lyhyeksiinkin aikaa kasvuvaiheessa, vastamuodostuneet juuret kuolevat (Orlov 1962). Jos vesi on liikkuvaa ja sisältää riittävästi happea, saattavat kuusen juuret, jotka ovat hyvin herkkiä vähähappisille olosuhteille, selvitä pohjaveden pinnan alapuolella viisikin vuotta (Paavilainen 1966b). Toisaalta kosteat maat ovat yleensä myös kylmiä, mikä johtaa vähentyneeseen veden ja ravinteiden ottoon (Lyr ja Hoffmann 1967).

Tutkittuihin juuristotunnuksiin liittyy yleensä suuri vaihtelu. Erään hypoteesin mukaan (Caldwell 1979) juuriston kasvu maan profiilissa muuttuu jatkuvasti, koska juurenkärkien ympärillä syntyy paikallisia veden- ja ravinteidenpuutosalueita. Tähän sisältyy kaksi olettamusta; ensiksi, veden- ja ravinteidenotto ei ole tasaista juuriston peittämässä maatilavuudessa ja toiseksi, juuriston läheisessä maatilavuudessa ei ole riittävästi vettä absorptiota vastaavasti. Siksi juuriston kasvun aktiiviteetti on pulssimainen juuren läheisessä maatilavuudessa.

34. Maan rakenne

341. Maan rakenteen kuvaus

Maan rakenteella eli strukturilla tarkoitetaan maahiukkasten keskinäistä järjestymistä ja suuntautumista. Hiukkasten järjestys on hyvin monimutkainen, joten niiden väliin jäävien huokosten muoto on varsin epäsäännöllinen. Maan raakoostumus eli tekstuuri ilmaistaan tavallisesti eri laitteiden eli fraktioiden prosentiosuuksina alle 2 mm:n fraktiossa. SI-järjestelmässä termi tilavuuspaino on korvattu irtotiheydellä, joka maaperätietyksessä kuvaa maan tiivistymisastetta (maapartikkelien massa tilavuusyksikköä kohden). Irtotiheydestä ei käy ilmi kuinka maaperän kiinteä olomuoto on jakautunut. Vaikka maaperä ymmärretään maahiukkasten joukkona, ovat huokokset hiukkasten välissä se komponentti, joka määrää suurimman osan maan fysikaalisista ja kemiallisista ominaisuuksista (Currie 1984). Huokokset ovat joko veden tai ilman täyttämiä. Happi kulkeutuu maahan pääasiassa ilman täyttämien huokosten kautta.

Fysikaaliset esteet juurten maahantunkeutumiselle voivat aiheutua maassa normaalisti esiintyvistä tiivistymisestä tai jopa maan tiivistymisestä esim. metsäkoneiden painon alla. Suomessa metsämaan irtotiheys vaihtelee 1,0–1,6 g cm⁻³. Muokatussa maassa irtotiheys vaihtelee riippuen mm. muokausmenetelmästä, istutuskohtasta ja käsittelyjäljen iästä ollen välillä 0,5–1,6 g cm⁻³ (Lähde 1978). Jos maan irtotiheys on sama hieno- ja karkearakeisilla mailla, rajoittuu juurten kasvu enemmän hienorakeisilla mailloilla, sillä karkearakeisilla on suurempi huokoskoko.

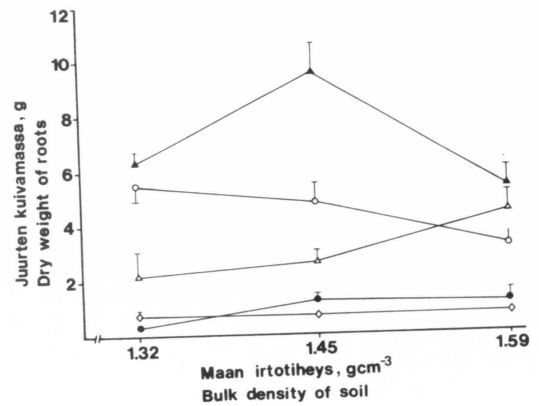
Eri puulajien kyky tunkeutua tiheään maahan vaihtelee. Esimerkiksi kontortamänty (*Pinus contorta*) ja douglas-kuusi kasvattavat juurensa tilavuuspainoltaan suurempaan maahan kuin sitkankuusi (*Picea sitchensis*) tai hemlockki (*Tsuga heterophylla*) (kuva 8). Näiden lajien lateraalijuuret eivät tunkeutuneet maahan, jonka tiheys on yli 1,59 g cm⁻³. Smolanderin ym. (1981) astiakokeissa männyn taimien kehitys oli vedensaannin kannalta aluksi parempi tiiviissä alustoissa (1,35–1,5 g m⁻³) kuin löyhässä maassa (1,0–1,1 g m⁻³). Varsin pian kuitenkin kehitys löyhässä maassa oli haihdunnan ja kasvun kannalta suotuisampi. Myös happipitoisuus vaikuttaa juurten kykyyn tunkeutua tiheään maahan. Gill ja Miller (1956) osoittivat, että kun mekaanista vastusta ei ollut, maassin juurten kasvu ei vähentynyt 1 %:n happipitoisuudessa. Mutta jos mekaanista vastusta ilmeni, lieväkin happipitoisuuden väheneminen johti juurten kasvun vähenemiseen.

Jos maan huokosten läpimitta on pienempi kuin pääjuuren, niin pääjuuren kasvu estyy, mutta pitkien sivujuurten kasvu voi jatkua. Mekaanista vastusta kohtaavien juurien läpi-

4. Juurten toiminnan ja jakautumisen tunnuksat

41. Juurten mittauksen ongelma

Juurten toiminnan, jakautumisen ja rakenteen tutkimisessa käytetään menetelmiä, jotka poikkeavat toisistaan niiden tuottaman tie-



Kuva 8. Maan irtotiheyden vaikutus eri havupuiden taimien juurten kuivamassaan. Kontortamänty (▲), douglaskuusi (○), sitkankuusi (△), vuorihemlockki (●), purppurajalokuusi (◇). (Minoren ym. mukaan 1969).

Fig. 8. Effect of bulk density on the dry mass of the seedling roots of various conifer species. Lodgepole pine (▲), douglas-fir (○), sitka spruce (△), western hemlock (●), pacific silver-fir (◇) (Minore et al. 1969).

mitta kasvaa ja juurikarvojen lukumäärä nousee. Kun juurten kasvu estyy mekaanisesti tai kun vain osa juuristoa saa riittävästi ravinteita, juuristo kompensoi tilannetta lisäämällä ravinteiden ottonopeutta (Russell 1977).

Juuriston stressitilojen tutkiminen maastossa ei ole ongelmatonta; tiivistymisen vaikutusten tutkimisessa on hankalaa erottaa toisistaan tekijät maan mekaaninen vastus, maan vesipotentiaalin ja ilmavuuden muutos. Maan tiivistyessä vesi- ja ilmatila pienenee, mutta pienempien huokosten osuus samalla lisääntyy ja niistä taimi ei pysty ottamaan vetä suuren kapillaarivoiman vuoksi (Hillel 1971). Kaikki tämä pienentää kasvin vesitaloudellista pelivaraa.

don laadun, vaadittavan välineistön ja työmäärän suhteen (Russell 1977). Tiedon laadun vaatimukset riippuvat käyttötarkoituksesta, esimerkiksi käytetäänkö tietoa ennustamiseen vai selittämiseen, mutta molemmis-

sa tapauksissa perusvaatimukset ovat samat. Tiedon laatua kuvaavia tunnuksia ovat mm. tarkkuus, validiteetti, peittävyys (Morgens-tern 1962)

Tarkkuus kuvaa tunnuksen tilastollisen estimaatin ja perusjoukon todellisen parametrin yhtenevyyttä. Tätä mitataan hajonnalla. Tarkkuus voi vaihdella mm. seuraavista syistä: miten hyvin mitattava asia on määritelty, mittaustapa ja mittarin ominaisuudet (mittarin täsmällisyys), otantatapa ja laskentamenetelmä. Validiteetti tarkoittaa jonkin tarkasteltavaa asiaa kuvaavan tilastollisen tunnuksen ja asiaa kuvaavan teorian tai mallin samankaltaisuutta. Siten voitaisiin verrata juuristoon allokoitun biomassan määrää mittaamalla toisaalta juuriston biomassa (esim. Persson 1983) ja toisaalta fotosynteesituotteiden allokoitua kuvaavien mallien avulla (Sievänen ja Mäkelä 1983). Tätä yhdistävää tarkastelua tehtiin Ruotsin Swecon-projektissa (Ågren ym. 1980). Peittävyys kertoo mitä osaa perusjoukosta mitattu estimaatti kuvaa. Peittävyys on ongelmallinen esim. juuriston hienojuurten määrän arvioinnissa, missä tiedon peittävyys riippuu myös tarkasteltavan juuristotunnuksen muutoksista ajan ja tilan suhteen. Juuriston mukautumisen tutkimisessa ongelma on määritellä mitattava kohde: mikä on juuristoympäristö, sen ajallinen ja paikallinen ulottuvuus.

42. Käytetyt juuristotunnukset

Juuriston rakenteen yleinen kuvaus perustuu kahteen erilaiseen menetelmään, joko juuriston kehityksen kuvaamiseen (Lungley 1973) tai rakenteen muuttamiseen (ns. morfometrien tarkastelu) (Fitter 1982). Juuriston kehityksen kuvaamisen menetelmässä juuri jaetaan juurenniskasta alkaen pääjuureen, ensimmäisen, toisen jne. asteen sivujuuriin. Jokaisella juuren osalla on siten paikkaansa sidotut tunnuksat. Morfometrisessä tarkastelussa juuriston haarautumisen analyysi aloitetaan juuren kärjestä, ts. juuren paikkatunnus muuttuu koko ajan juuriston kasvaessa (Fitter 1982).

Juurten toiminnan, kasvun ja jakautumisen yleisimmät tunnuksat ovat 1) lukumäärä, 2) massa, 3) pinta-ala, 4) tilavuus, 5) läpimitta, 6) pituus ja 7) juurten kärkien lukumäärä (Böhm 1979). Juuriston toimintaa kuvaavien tunnuksien luotettava tulkinta yleensä edellyt-

tää, että mitataan useita juuristotunnuksia. Tämä on myös johdettavissa siitä kasvien sopeutumisen ja mukautumisen yleisestä periaatteesta, että sopeutuminen ja mukautuminen riippuvat useammasta kuin yhdestä ominaisuudesta. Ominaisuuksien merkitys muuttuu myös ajan myötä.

421. Juurten lukumäärä

Tutkimuksissa, joissa kokonaisia ehjiä juuristoja on irroitettu maasta, on voitu laskea juurten sivuhaarojen lukumäärä ja saatu arvio juurten kokonaispituudesta (Dittmer 1937, Pavlychenko 1937). Ekologisissa tutkimuksissa, joissa juuret pestään pois maakappaleista, ovat vain harvat tutkijat laskeneet juurten lukumäärän (Bloodworth ym. 1958). Lukumäärän laskeminen on yleistä, kun on kysymyksessä kairausmenetelmä, profiiliseinämenetelmä ja lasiseinämenetelmä. Vaikka juurten lukumäärä ei ole ideaalinen juuristotunnus, koska pitkä- ja lyhytjuuret ovat samannaisia, lukumäärä korreloi muiden juuristotunnusten kanssa. Toimintaa juurten lukumäärä ei kuvaa.

422. Juurten massa

Juurten biomassatutkimuksia on tehty vasta kolmen vuosikymmenen aikana. Aikaisemmin arviot juuristojen biomassasta olivat perustuneet kantojen ja juurien hyväksikäyttöön (esim. Köstler ym. 1968). Tuoremassaa käytetään yleisimmin tutkittaessa juuristossa eläviä nematodeja ja sieniä. Kuivamassan määrittämisen yleisyys perustuu sen helpouteen. Juurten kasvua ja toimintaa koskeva huomattava tietomäärä perustuu kuivapainoon, jonka käyttö mahdollistaa myös tulosten vertailun. Biomassan määrityksen ongelma on hienojuurten mukaansaaminen. Yleensä pienten taimien juuristot on helppo kaivaa esiin, mutta silloinkin osa hienojuurista jää maahan. Kaivettaessa ylös suurempia juuristoja maahan jäävien juurten osuus kasvaa voimakkaasti. Korjaus tällaisiin menetyksiin voidaan tehdä katkenneiden juurentynkien läpimittojen avulla ja käyttämällä hyväksi juuren läpimitan ja massan välistä regressiota (Whittaker ja Woodwell 1971).

Vaikeudet juuriston esiinkaivamisessa ovat johtaneet juuriston biomassan epäsuo-

rien määritysmenetelmien kehittämiseen. Menetelmät perustuvat matemaattisiin malleihin, jotka kuvaavat kasvin kahden eri osan määrän välistä korrelaatiota. Tällaiset allometriset korrelaatiot ovat yleisiä juurten ja puun maanpinnan yläpuolisten osien välillä. Rungon läpimitta, ympärysmitta ja pituus sekä niiden muutokset ajan funktiona ovat helppoja mitata, ja ovat hyödyllisiä indeksejä arvioitaessa juurten biomassaa ja sen kasvunopeutta (Kira ja Ogawa 1968). Tällaisten mallien tarkkuutta on kuvattu vertailemalla niistä saatuja ennustearvoja otantaan perustuviin arvoihin. Yhtälöiden käyttö on kuitenkin rajoitettu koskemaan samankaltaisia olosuhteita. Juuristojen kasvu vaihtelee lajin, kasvupaikan ja kasvutiheyden mukaan, ja jokainen merkittävä muutos tekijöissä saattaa edellyttää erilaisten yhtälöiden muotoilemista.

Arviot juuriston osuudesta tuotoksesta ovat perustuneet olettamukseen, että tuotoksen suhde massaansa on samanlainen sekä juuristossa että versossa (Newbould 1968, Kira ja Ogawa 1968, Nihlgård 1972). Juurten kuolleisuus on kuitenkin useimmiten tuntematon muuttuja. Sen takia juurten tuotanto saatetaan yliarvioida, mikäli tuotannon suhde massaansa ja kuolleisuuden suhde massaansa oletetaan olevan suunnilleen sama juuristossa ja versossa (Whittaker ja Woodwell 1971).

Juuriston kasvun määrityksessä kuivamassa on tavallisesti arvioinnin kriteeri (Santantonio ym. 1977). Juurten massa on kuitenkin vain kasvin fotosynteesituotteiden maanalaisen allokaation karkea mitta, sillä huomiotta jää juuriston uusiutumiseen käytetty energia. Tämä on todettu varsin suureksi (Ågren ym. 1980).

Juurimassa ei ole yksiselitteinen tunnus luonnehtimaan absorboivien juurten määrää. Hienojuuret ja mykoritsat edustavat vain pientä osaa juurimassasta, vaikka ovat juuriston aktiivisimpia osia. Suuri juurimassa ei välttämättä kuvasta aktiivista veden ja ravinteiden ottoa.

423. Juuripinta-ala

Juuriston kokonaispinta-alan ja sen aktiivisen osan erottaminen toisistaan on tärkeää ekologisessa tutkimuksessa. Jo Nobbe (1875) tarkasteli juuripinta-alaa, laskettuna juurten piteuden ja läpimitan avulla, ravinteiden - ja ve-

denottokyvyn tunnuksena. Uudenaikaisempi versio pinta-alakäsitteestä on McQueenin (1968) kehittämä ”absorboiva juurimassa”. Hän oletti, että korkkiutumattomien hienojuurten ja mykoritsojen kuivapaino maan tilavuusyksikköä kohden on käyttökelpoinen tunnus kuvaamaan juurten aktiiviteettia, vaikka muutkin juuret osallistuvat veden ja ravinteiden ottoon.

Juuriston pinta-ala on parhaita parametrejä tutkittaessa veden ja ravinteiden ottoa. Suurin menetelmä on mitata suuri määrä juuria; niiden pituus ja läpimitta (Adepetu ja Akapa 1977, Evans 1977). Kuolleiden juurien tunnistaminen on hankalaa, joten juurten todellista aktiiviteettia on vaikea saada selville. Aiheellisesti Lamont (1983) epäileekin kirjallisuudessa esiintyvien juuripinta-alamittausten validiteettia, koska niissä ei ole otettu huomioon juurikarvojen pinta-alaa.

424. Juurten tilavuus

Tilavuustietoja tulisi käyttää vain täydentämään muita juuristotunnuksia, sillä tilavuus ei kerro esim. juurten kokojakaumasta. Toisaalta Russellin (1977) mukaan on ilmeistä, että kun ulkoinen ravinnepitoisuus maanesteessä on samanlainen kaikkialla juuriston pinnalla – kuten vesiviljelmässä – eri juuristonosien kyky absorboida ravinteita vaihtelee enemmän suhteessa solukkojen tilavuuteen kuin niiden pituuteen tai pinta-alaan. Sama vaikuttaa pitävän paikkansa kaksisirkkaisten juurilla ennen sekundääristä paksuuskasvua (Harrison-Murray ja Clarkson 1973).

425. Juurten läpimitta

Juurten läpimittaa, kuten ei muitakaan rakenteellisia tunnuksia ei tulisi liittää suoraan juurten toimintaan. Juuriläpimitta antaa tietoa rakenteesta, ei niinkään toiminnasta ja aktiivisuudesta. Ero hienojuurten ja suurempien juurten välillä perustuu useimmiten sovinnaiseen läpimittaan, jonka rajat ovat vaihdelleet 2–10 mm. Grosskopf (1950) ja Kreutser (1961) asettivat hienojuurten ylärajaksi 5 mm. McQueen (1973) valitsi 1 mm hienojuurten ylärajaksi perustellen sitä havainnoilla, joiden mukaan 1 mm:n läpimittaiset hie-

nojuuret eivät ole vielä sekundaarisesti pak-suuntuneet.

426. Juurten pituus

Juuripituus maan tilavuusyksikkö kohden on parhaita parametrejä juurten ravinteiden- ja vedenoton mittaussessa. Juuripituus voidaan mitata yksin juurin ns. leikkauspistemenetelmällä, jossa lasketaan juurten ja geometrisen verkoston linjojen leikkauskohdat. Bosch (1984) ”rei’itetyn maan menetelmä” (perforated soil) perustuu samaan ajatukseen.

5. Maa-juuri rajapinta

51. Maa-juuri rajapinnan käsite

Kasvin ottamat vesi ja ravinteet kulkevat läpi juuren ja maan välisen pinnan, ns. maa-juuri-rajapinnan. Suppeasti määriteltynä maa-juuri-rajapinta merkitsee ainoastaan uloimpien juurisolukoiden ja niitä lähinnä olevien maapartikkeleiden rajapintaa. Laajempi määrittely on kuitenkin tarpeellinen, jotta voidaan ymmärtää riittävästi juuriston solujen ulkopuolisia vastuksia veden ja ravinteiden kulkiessa maasta juuriin.

52. Rajapinnan ominaisuudet

Yleinen käsitys on, että juuret ja juurikarvat ovat jatkuvasti ja kauttaaltaan kiinteässä kosketuksessa maapartikkeleihin. Juuriston käyttämä maatilavuus koko juuriston rajamasta maatilavuudesta on kuitenkin pieni, harvoin yli 5 % (Russell 1977). Tämän vuoksi juuristo on altis kuivuudelle ja ravinnepuutoksille. Juuriston uloimpien solujen seinät muodostavat maa-juuri-rajapinnan sisäpuolen. Nuorissa juurissa nämä solukot ovat epidermi ja juurikarvat (kuva 3). Muut rajapinnan ns. *biologiset osat* ovat orgaaniset yhdisteet ja mikrobiologinen kasvusto.

Juuriston toiminta muuttaa ympäröivän maan kemiallisia ominaisuuksia. Juuren pinnalle kertyy veden virtauksen tuomana suoloja, jotka alentavat juuren läheisen maanesteeseen osmoottista arvoa. Juuristoalueella

427. Juuren kärjet

Elävien juurenkärkien laskennalla saadaan käsitys juuriston uusiutumiskyvystä. Elävät juurenkärjet voidaan erottaa kuolleista ulkoisen rakenteen ja värin perusteella. Juurten haarautumisen luonnehtimiseen on käytetty erilaisia kertoimia, kuten juuripiteuden ja juurenkärkien lukumäärän suhde tai juurimassan ja juurenkärkien lukumäärän suhde (Böhm 1979).

maan happamuus vaihtelee ravinteiden oton myötä. Juuriston kehitys muuttaa myös maan happi- ja hiilidioksidipitoisuutta. Näiden kemiallisten ja fysikaalisten muutosten lisäksi juuriston pinta-alueen toimintaan vaikuttaa orgaanisten yhdisteiden olemassaolo.

Juurista erittyy erilaisia orgaanisia yhdisteitä: Eritteet (exudate) ovat pienmolekyylisiä yhdisteitä, jotka passiivisesti valuvat ulos soluista. Sekreetit (secrete) käsittää kaikki yhdisteet, jotka metabolian tuloksena tulevat ulos. Mucilage ja myseeli (mucigel) ovat liuosmainen aine, joka muodostuu juurten pinnalle (Rovira ym. 1979). Myseeli luo kiinteän kosketuksen juuren tai juurikarvojen ja maapartikkelien välillä.

Eräs tärkeimmistä rajapinnan fysikaalisista piirteistä on juuren ja maan välisen kosketuksen aste. Jos kosketus juuren ja maapartikkelien välillä on vähäisempää kuin maapartikkelien välinen kosketus, saattaa veden ja ravinteiden liikkumiselle aiheutua lisävastusta. Pintapuolinen tarkastelu luo vaikutelman, että juuret ovat kiinteässä kosketuksessa maahan, mutta mikroskooppinen tarkastelu paljastaa huomattavia katkoksia kosketuksessa, jopa nuorissa juurissa kun kuori on kokonainen ja ehjä. Kosketuksen asteesta luonnollisissa olosuhteissa on niukasti tietoa menetelmävaikeuksien vuoksi. On vaikeaa ottaa sellaisia maakappaleita, jotka sisältävät juuria mikroskooppista tarkastelua varten ilman että juuret tai juurikäytävät vahingoittuvat. Sheikh ja Rutter (1969) havaitsivat, että eräi-

den luonnollisessa ympäristössä kasvavien heinäkasvien juurten läpimita oli yleisesti alle puolet niiden käytävien läpimitasta, jossa juuret kasvoivat. Eräät muutkin tutkimukset (Welbank ym. 1974 ja Tinker 1976) osoittavat, että kasvavat juuret eivät välttämättä ole jatkuvassa ja yhtenäisessä kosketuksessa maahan. Kaksisirkkasilla juurten läpimita voi kasvaa samanaikaisesti jälleen aktiivisuuden kanssa. Mikäli muut maaympäristötekijät pysyvät vakiona, läpimitan kasvu vähentää etäisyyttä juuren ja maapartikkelien välillä. Näin myös vedenoton tehokkuus pysyy samana. Tällaista jatkuvaa paksuuntumista ei esiinny yksisirkkaisilla, koska niiltä puuttuu lieriömäinen jälsi. Kasvien juurten läpimita voi pienentyä mikrobien toiminnan tai kuivu-

misen takia. Juurten ja maan välille syntyy silloin vastus veden kululle.

Juuriston ja maahiukkasten rajapinta muuttuu jatkuvasti, koska juuristo muovaa läheisen maapinnan rakennetta mekaanisesti ja aineenvaihduntatuotteilla. Tällöin juurikarvojen merkitys saattaa olla suuri joko lisäämällä vettä absorboivaa pintaa tai vain mekaanisesti tukemalla juurta muodostuneessa kuivuuskulussa. Juurikarvojen kautta tapahtuva vedenotto saattaa olla kuitenkin vähäistä, sillä vedenkulun vastus on juurikarvassa suurempi kuin ympäröivässä, kuivahkossakin maassa (Newman 1974). Siksi juurikarvojen merkitys voi olla tärkeämpi ravinteiden otossa.

6. Kasvun jakautuminen versoon ja juuristoon

Jo kauan on yleisesti tiedetty miten kasvu ympäristö vaikuttaa kokonaiskasvuun ja sen jakautumiseen versoon ja juuriston kesken. Edelleen tiedetään yleisesti miten juuriston ulkoisten olosuhteiden muuttaminen vaikuttaa yhteyttämismassan jakamiseen tutkituissa kasvilla ja olosuhteissa (Keller 1972). Juuriston kasvun kontrollimekanismi on kuitenkin heikosti tunnettu ja teoreettisesti muotoiltu. Eräs yleisin lähtökohta oletus on, että kasvi jakaa juuristoon vain veden- ja ravinteidenoton edellyttämän massan ja sen jakautumisen maaositteseen. Jakaminen muuttuu kuitenkin koko ajan versoon ja juuriston ympäristön muutosten mukaan.

Kasvit ovat kuitenkin toiminnassaan varsin plastisia, muutosvoimaisia. Muutosvoimaisuus ilmenee mm. siten, että jos jonkin kasvin osan toiminnan nopeus alenee ympäristötekijöiden vaikutuksesta, niin ko. kasvin osan koko kasvaa, esimerkiksi juuriston määrä lisääntyy juurten läheisten maakerrosten vesipitoisuuden laskiessa. Ollakseen tehokas juuriston tulee olla joko laaja tai pitkä juuristo, jolla on nopea vedenkuljetus. Nämä ovat vastakkaisia ominaisuuksia. Juuristosysteemin muutos vasteena ympäristöön voi tapahtua mm. 1) juuriston kasvunopeutta muuttamalla, 2) juurihaarojen määrää ja välimatkaa muuttamalla, 3) juurten kokoa muuttamalla

tai 4) muuttamalla juurten sisärakennetta ja vedenkuljetukselle tärkeitä ominaisuuksia esim. puuosaa.

Maasta kasviin ja edelleen ilmaan kulkevan veden liike voidaan kuvata selvin fysikaalisin tunnuksin. Koska vesi on tärkeimpiä juuriston kasvun jakautumiseen vaikuttava tekijä, vesitalouden tunnuksat ovat eräs lähtökohta juuriston toiminnan kontrollimekanismia teoretisoidessa.

Kasvin juuriston eri osat kasvavat eri nopeuksilla, koska ympäristötekijät vaihtelevat juuriston käyttämässä maatilassa. Maan epä säännöllinen rakenne kasvuympäristönä vaikeuttaa tarkan lähtöhypoteesin muodostamista juuristoon tapahtuvasta allokoinnista. Myös kasvin vedenoton muutamit epäselvät kohdat, kuten rajapintavastuksen osuus maa-juuri-rajapinnassa, vaikuttavat lähtöoletusten merkittävyyteen. Esimerkiksi juurten läpimita vaihtelee noudattaen kasvin haihduntanopeuden muutosta (Faiz ja Weatherley 1977). Koska juuren läpimitan vaihtelu aiheuttaa ilmeisesti muutoksia myös veden läpäisevyyteen, juurten läpimitan ja läpäisevyyden suhdetta ei voida pitää vakiona.

Yhteyttämistuotteiden allokointi juuriston kasvuun, uusiutumiseen ja hengitykseen on huomattava (Ågren ym. 1980). Energian allokoinnista antaa karkean kuvan juuri-verso

suhde, joka kuitenkin aliarvioi juuriston energian käyttöä. Juuri-verso suhdetta on käytetty ruohovartisilla kasveilla hyvin yleisesti kasvin sisäisen energian jakautumisen ja kasvilajien välisen kilpailun tunnuksena. Vaikka juuri-versosuhdetta on käytetty metsäpuilla etenkin taimien yleisrakennetta kuvattaessa, yksilön sisäistä energijakautumista, lajien sisäistä ja välistä kilpailua ei juuri-versosuhteen avulla ole tarkasteltu. Wilsonin (1988) mukaan ruohovartisilla kasveilla juuristikilpailu on tärkeämpi kuin versojen kilpailu ja juuristikilpailu on intensiivisempää.

Juuri-versosuhteeseen vaikuttavat tekijät ovat geneettisiä, kasvin yksilönkehitykseen ja ympäristötekijöihin liittyviä (Ledig ja Perry 1965). Juuristossa tapahtuvien muutosten

vuoksi hetkelliset juuri-verso suhteen arvot ovat vain suuntaa-antavia tunnuksia muutoksille. Tämän vuoksi kuvattaessa juuriston mukautumista ympäristöön tarkasteluajan tulee olla niin pitkä, jotta allokointinopeus ja sen vaihtelu kasvuympäristössä saadaan pidemmän ajan funktiona.

Juuristotunnusten vaihtelusta osa on geneettistä. Paljonko, se on huonosti tunnettu, osittain edellä mainittujen metodisten vaikeuksien vuoksi. Zobel (1975) arveli juuristotunnusten vaihtelusta olevan geneettistä noin 30 %. Geneettisillä tekijöillä on tärkeä merkityksensä, sillä juuriston veden- tai ravinteidenoton eroilla on valintavaikutus populaatioissa.

7. Taimien mukautumisen tutkiminen

Taimien kaasuaineenvaihdunnan riippuvuus maan vesipitoisuudesta tunnetaan pääsääntöisesti. Maaperän kuivuessa kasvun jakautumisessa versoon ja juuristoon tapahtuu muutoksia. Juuristossa tapahtuvia muutoksia ovat mm. juurien haaroittuminen ja juurikarvojen määrän lisääntyminen, jotka lisäävät lajin stressin kestävyttä stressin välttämismekanismiin (avoidance) kautta. Juurikarvojen määrä on tärkeä juurten kokonaispinta-alaan vaikuttava tekijä ja siksi muutokset juurikarvojen määrässä (pinta-ala) ja rakenteessa (esim. suberiinisoituminen ja veden läpäisevykyky) voivat kuvastaa kasvin mukautumiso-minaisuuksia. Versossa mm. neulasen rakenne muuttuu vasteena kuivuudelle.

Metsänviljelyä varten tarvittava maanpinnan valmistus ja viljelyaika riippuvat siitä, miten eri puulajit kasvupaikan yleis- ja mikroilmastossa toimivat. Keväällä ja alkukesästä istutustaimien kasvuolosuhteet eivät ole täysin suotuisat; alhainen maan lämpötila (Leikola 1971), suuri ilman vesihöyryn kylälästyminen vajuus (Kolkki 1969) ja fotoinhibition aiheuttava liiallinen valo (Öqvist ja Martin 1986) ovat stressitekijöitä, jotka heikentävät fotosynteesiä ja juuriston alkukasvulle tärkeää allokointia juuristoon (van den Driessche 1987). Ympäristöolosuhteet muuttuvat myös koko ajan. Siksi on tärkeää tun-

tea eri puulajien taimien käyttäytyminen näissä muutoksissa. Huolimatta melko runsaasta kaasuaineenvaihdunnan ja vesitaloustunnusten tutkimuksesta istutustaimien toiminnan muutokset näissä metsänuudistamisen kannalta tärkeissä alkukasvun olosuhteissa ovat vailla yhteenvertoa.

Uusien juurenkärkien syntyminen ja juurten välitön kasvu on istutustaimille ilmeisen tärkeä, koska vain siten on pääsy maaperän resursseihin, veteen, ravinteisiin, mykorrhizoihin. Taimet jakavat yhteyttämisen energiansa runsaasti juuristoon, mutta paljonko ja millä strategialla, on huonosti tunnettu. Veden ja ravinteiden ottoon liittyen tunnetaan huonosti rajapinnan ominaisuudet ja juurikarvojen merkitys.

Taimien mukautuminen istutuspaikalle on biologinen tapahtumasarja, johon vaikuttavat taimien taimitarhalla saavuttamat rakenne- ja toimintaominaisuudet, kasvupaikan olosuhteet istutusta seuraavat sääolot ja sattuina. Istutustaimien juuristot ovat saaneet huomiota viime vuosina epänormaalin kasvun vuoksi (Hay ja Woods 1975, Scarrat ym. 1982, Parviainen ja Antola 1986). Syyt epämuodostuneisiin juuristoihin ovat taimien tuotanto- ja istutusteknisiä sekä viljelytekniisiä, koska juuriston alkuperäinen muoto on keskeinen juuriston kehitykseen vaikuttava tekijä. Mut-

ta ilmeistä on myös riittämätön tieto itse juuriston toiminnasta. Eräs tarkastelutapa on juuriston fysiologinen ekologia, jossa toiminta ja rakenne ovat samanaikaisen tarkastelun

kohteena. Juuriston toiminta, jakautuminen ja rakenne ovat ilmeisesti yhtä selvän ympäristöllisen säätelyn ohjaama kuin versonkin. Me emme vielä vain tunne tätä säätelyä.

Kirjallisuus

- Adepetu, J.A. & Akapa, L.K. 1977. Root growth and nutrient uptake characteristics of some cowpea varieties. *Agron. J.* 69: 940–943.
- Abod, A., Shepherd, K.R. & Bachelard, E.P. 1979. Effect of light intensity, air and soil temperatures on root regeneration of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* and *Pinus kesiya* seedlings. *Aust. For. Res.* 9:173–184.
- Armson, K.A. 1977. Forest soils: properties and processes. University of Toronto Press, Toronto & Buffalo. 390 s.
- Babalola, O., Boersma, L. & Youngberg, C.T. 1968. Photosynthesis and transpiration in Monterey pine seedlings as a function of soil water suction and soil temperature. *Plant Physiol.* 43: 515–521.
- Baver, L.D., Gardner, W.H. & Gardner, W.R. 1972. *Soil Physics*. J. Wiley & Sons. 398 s.
- Bloodworth, M.E., Burleson, C.A. & Cowley, W.R. 1958. Root distribution of some irrigated crops using undisrupted soil cores. *Agron. J.* 50: 317–320.
- Boggie, R. 1974. Response of seedlings of *Pinus contorta* and *Picea sitchensis* to oxygen concentration in culture solution. *New Phytologist* 73(3): 467–73.
- Bosch, A.L. 1984. A new root observation method: the perforated soil system. *Acta Oecologia/Ecol. Plant.* 5(19): 61–74.
- Bradford, K.J. & Hsiao, T.C. 1982. Physiological responses to moderate water stress. *Julkaisussa: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (toim.). Encyclopedia of plant physiology 12 B: Physiological plant ecology II.* Berlin-Heidelberg-New York. Springer Verlag. s. 264–324.
- Burdett, A.N., Simpson, D.G. & Thompson, C.F. 1983. Root development and plantation success. *Plant and Soil* 71: 103–110.
- Böhm, W. 1979. Methods of studying root systems. *Ecological studies* 33. 188 s.
- Caldwell, M.M. 1979. Root structure: The considerable cost of belowground function. *Teoksessa: Solbrig, O., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. (toim.). Topics in population biology.* Columbia University Press. s. 408–427.
- Coutts, M.P. 1981. Effects of root or shoot exposure before planting on the water relations, growth and survival of Sitka spruce. *Can. J. For. Res.* 11: 703–709.
- 1982. The tolerance of new roots to waterlogging V. Growth of woody roots of Sitka spruce and lodgepole pine in waterlogged soil. *New Phytol.* 90: 467–476.
- Cowan, I. R. 1965. Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *J. Appl. Ecol.* 2: 221–239.
- 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. *Julkaisussa: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (toim.). Encyclopedia of plant physiology 12 B: Physiological plant ecology II.* Springer Verlag. Berlin-Heidelberg-New York. s. 489–613.
- Currie, J.A. 1984. The physical environment in the seedbed. *Aspects of Applied Biology* 7: 33–54.
- Dittmer, H.J. 1937. A quantitative study of roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Am. J. Bot.* 24: 417–420.
- Eis, S. 1974. Root system morphology of western hemlock, western red cedar, and Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 4: 28–38.
- Evans, P.S. 1977. Comparative root morphology of some pasture grasses and clovers. *New Z. J. Agric. Res.* 20: 331–335.
- Evenari, M., Schulze, E.-Q., Kappen, L., Buschbom, V. & Lange, O.L. 1975. Adaptive mechanisms in desert plants. *Julkaisussa: Vernberg, F.J. (toim.). Physiological adaptation to the environment.* Intext Educ. Publishers., New York. s. 111–129.
- Faiz, S.M.A. & Weatherley, P.E. 1977. The location of the resistance to water movement in the soil supplying the roots of transpiring plants. *New Phytol.* 78: 337–47.
- Fitter, A.H. 1982. Morphometric analysis of root systems: application of the technique and influence of soil fertility on root system development in two herbaceous species. *Plant, Cell and Environment* 5: 313–322.
- Ford, E.E. & Deans, J.D. 1977. Growth of a Sitka spruce plantation; spatial distribution and seasonal fluctuations of lengths, weights and carbohydrate concentration in fine roots. *Plant and Soil* 47: 463–485.
- Gill, W.R. & Miller, R.D. 1956. A method for study of the influence of mechanical impedance and aeration on the growth of seedling roots. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 20: 154–157.
- Graham, J.P., Clarkson, D.T. & Sanderson, J. 1974. Water uptake by the roots of marrow and barley plants. *Agric. Res. Coun. Letcombe Lab. A. Rep.* s. 9–12.
- Grosskopf, W. 1950. Bestimmung der charakteristischen Feinwurzelintensitäten in ungünstigen Waldbodenprofilen und ihre ökologische Auswertung. *Mitteilungen der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Gruppe Forstökologie und Bodenkunde.* 11. 19 s.
- Hallman, E., Hari, P., Räsänen, P. & Smolander, H. 1978. The effect of planting shock on the transpiration, photosynthesis and height increment of Scots pine seedlings. *Seloste: Istutushokien vaikutus männyntaimien transpiraatioon, fotosynteesiin ja pituuskasvuun.* *Acta For. Fenn.* 161. 26 s.
- Harrison-Murray, R.S. & Clarkson, D.T. 1973. Relationships between structural development and the absorption of ions by the root system of *Cucurbita pepo*. *Planta* 114: 1–16.
- Hay, R.L. ja Woods, F.W. 1975. Distribution of carbohydrates in deformed root systems. *Forest Sci.* 21:263–267.
- Heide, D.M. 1985. Physiological aspects of climatic adaptation in plants with special reference to high-latitude environments. *Julkaisussa: Kaurin, Å., Junttila, O. & Nilsen, J. (toim.). Plant production in the North.* Norwegian University Press. Tromsø. s. 1–22.
- Heikinheimo, O. 1940. Metsäpuiden taimien kasvatus taimitarhassa. *Referat: Versuche in Baumschulen.* *Commun. Inst. For. Fenn.* 29(1). 97 s.
- Heikurainen, L. 1955. Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kieferbestände auf Moorböden im Laufe des Jahres. Rämännikön juuriston vuodenaikojtaista muutoksista. *Acta For. Fenn.* 65. 70 s.
- Heiningen, R.L. & White, D.P. 1974. Tree seedling growth at different soil temperatures. *For. Sci.* 20: 363–367.
- Hellmers, H. 1962. Physiological changes in stored pine seedlings. *Tree Planters Notes* 53: 9–10.
- Herkelrath, W.N., Miller, E.E. & Gardner, W.R. 1977. Water uptake by plants. II. The root contact model. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41: 1039–1043.
- Hermann, R.K. 1977. Growth and production of tree roots. *Julkaisussa: Marshall, J.K. (toim.). The belowground ecosystem: a synthesis of plant associated processes.* Colorado State Univ., Range Science Dept., Sci. Series 26: 7–28.
- Heth, D. 1980. Root and shoot water potentials in stressed Pine seedlings. *New. Z. J. For. Sci.* 10 (1).
- Hillel, D. 1971. *Soil and water. Physical principles and processes.* Academic Press. 288 s.
- Huikari, O. 1959. On the effect of anaerobic media upon the roots of birch, pine and spruce seedlings. *Commun. Inst. For. Fenn.* 50(9). 16 s.
- Huuri, O. 1978. Effects of various treatments at planting and of soft containers on the development of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Julkaisussa: Eerden, E. van & Kinghorn, J. (toim.). Proceedings of the root form of planted trees symposium.* Victoria, B.C. 16–19.5. 1978. British Columbia Ministry of Forests/Canadian Forest Service. Joint report 8: 101–108.
- 1980. Skogsträden rotfrågor inom den finländska skogsforskningen och det praktiska skogsodlingsarbetet. *Yhteenveto: Metsäpuiden juuristiköystymykset Suomen metsätutkimuksessa ja käytännön kenttätyössä.* Årsskrift för Nordiska Skogsplantaskolor 1979: 111–130.
- Jackson, M.B. & Drew, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. *Julkaisussa: Kozlowski, T.T. (toim.). Flooding and plant growth. Physiological ecology. A series of monographs, texts and treatises.* s. 47–128.
- Joly, R.J. 1985. Techniques for determining seedling water status and their effectiveness in assessing stress. *Julkaisussa: Duryea, M.L. (toim.). Evaluating seedling quality: Principles, procedures, and predictive abilities of major tests.* Forest Res. Lab., Oregon State University, Corvallis, Or. s. 17–28.
- Kalela, E.K. 1955. Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kieferbestände im Laufe des Vegetationsperiode. *Selostus: Männikön juurisuhteiden kasvukautisesta vaihtelusta.* *Acta For. Fenn.* 65(1). 42 s.
- Karandina, S.N. 1961. The duration of growth of extension roots of *Quercus robur* in the year. *Forestry Abstracts* 23:243.
- Keller, T. 1972. Gaseous exchange of forest trees in relation to some edaphic factors. *Review. Photosynthetica* 6(2): 197–206.
- Kinnunen, K. & Laurila, I. 1983. Erialaisten männyntaimien juuriston ja verson alkukehitys karuhkolla moreenimaalla. *Metsätutkimuslaitoksen tiedonantoja* 108. Parkanon tutkimusasema. 30 s.
- Kira, T. & Ogawa, H. 1968. Indirect estimation of root biomass increment in trees. *Julkaisussa: Ghilarov, M. S., Kovda, V. A., Novichova-Ivanova, L. N., Rodin, L. E. & Sveshnikova, V.M. (toim.). Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms.* Nauka, Leningrad, USSR. s. 96–101.
- Kolkkki, O. 1969. Katsaus Suomen ilmastoon. *Ilmatieteen laitoksen tiedonantoja* 18. 64 s.
- Konings, H. & Jackson, M.B. 1979. A relationship between rates of ethylene production by roots and the promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation. *Z. Pflanzenphysiol.* 92: 385–397.
- Kozlowski, T.T. 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. For.* 53:508–512.
- Kramer, P. J. & Kozlowski, T.T. 1979. *Physiology of woody plants.* Academic Press. 811 s.
- Kreuzer, K. 1961. *Wurzelbildung junger Waldbäume auf Pseudogleyböden.* *Forstwiss. Centralbl. (Hamb.)* 80(11/12): 356–392.
- Krugman, S.L. & Stone, E.C. 1966. The effects of cold nights on the root regenerating potential of Ponderosa Pine seedlings. *Forest Sci.* 12: 451–459.
- Köstler, J. N., Bruckner, E. & Bibelriether, H. 1968. *Die Wurzeln der Waldbäume.* Paul Parey, Hamburg – Berlin. 284 s.
- Ladefoged, K. 1939. Untersuchungen über die Periodizität im Ausbruch und Laengenwachstum der Wurzeln bei einigen unserer gewöhnlichsten Waldbäume. *Forstl. Forssokvaes. Dan.* 16(1):1–256.
- Lamont, B. 1983. Root hair dimensions and surface / volume / weight ratios of roots with the aid of scanning electron microscopy. *Plant and Soil* 74: 149–152.
- Larcher, W. 1980. *Physiological plant ecology.* Springer Verlag. 252 s.
- Lavender, D.P., Hermann, R.K. & Zaerr, J.B. 1970. Growth potential of Douglas-fir seedlings during dormancy. *Julkaisussa: Luckwill, L.C. & Cutting, C.V. (toim.). Physiology of tree crops.* Academic Press Inc., New York. s. 209–222.
- Ledig, G.T. & Perry, T.O. 1965. Physiological genetics of the shoot-root ratio. *Proc. Soc. Am. For.* 1960: 39–43.

- Leikola, M. 1971. Maan ja maan läheisen ilmakerroksen lämpöoloista. Metsätutkimuslaitoksen Rovaniemen tutkimusosaston tiedonantoja 2. s. 12–15.
- Levitt, J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press. 697 s.
- Leyton, L. & Rousseau, Z. 1958. Root growth of tree seedlings in relation to aeration. *Julkaisussa: Thimann, K.V. (toim.). The physiology of forest trees.* Ronald Press, New York. s. 467–475.
- Lungley, D.R. 1973. The growth of root systems – a numerical computer simulation model. *Plant and Soil* 38:145–159.
- Lyford, W.H. 1975. Rhizography of non-woody roots of trees in the forest floor. *Julkaisussa: Torrey, J.G. & Clarkson, D.T. (toim.). The development and function of roots.* Academic Press, New York. s. 179–196.
- Lyr, H. & Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. *Julkaisussa: Romberger, J. A. & Mikola, P. (toim.). International review of forestry research, Vol. 2.* Academic Press, Inc., New York – London. s. 181–236.
- Lähde, E. 1978. Maan käsittelyn vaikutus maan fysikaalisiin ominaisuuksiin sekä männyn ja kuusen taimien kehitykseen. Summary: Effect of soil treatment on physical properties of the soil and on development of Scots pine and Norway spruce seedlings. *Commun. Inst. For. Fenn.* 94(5). 59 s.
- McQueen, D.R. 1968. The quantitative distribution of absorbing roots of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* in a forest succession. *Oecol. Plant.* 3: 83–99.
- McQueen, D.R. 1973. Changes in understory vegetation and fine root quantity following thinning of 30-year *Pinus radiata* in central North Island, New Zealand. *J. Appl. Ecol.* 10(1): 13–21.
- Merritt, C. 1959. Studies in the root growth of red pine (*Pinus resinosa* Alt.). *Diss. Abstr.* 20(5): 1513–1514.
- Meyer, M.M., Jr 1965. The influence of nutrition and root temperature on the dormant season nutrient content and spring growth of *Taxus media* and *Forsythia intermedia*. *Diss. Abstr.* 25(12): 6869–6870.
- Mikola, P. 1957. Tutkimuksia taimitarhamaasta ja sen vaikutuksesta taimien kehitykseen. Summary: Studies on soil properties and seedling growth in Finnish forest nurseries. *Commun. Inst. For. Fenn.* 49(2). 78 s.
- 1970. Seedling growth of eight northwestern trees over three water tables. *U.S. Dep. Agric., For. Serv., Pacific Northwest For. Range Exp. Stn. Res. Note PNW-115.* 8 s.
- Minore, D., Smith, C.E. & Woollard, R.F. 1969. Effects of high soil density on seedling root growth of seven northwestern tree species. *U.S. Dep. Agric. For. Serv., Pac. Northwest For. Range Exp. Stn. Res. Note PNW-112.* 6 s.
- Morgenstern, O. 1963. On the accuracy of economic observations. 2. painos. Princeton N.J. XIV.322 s.
- Nambiar, E.K.S., Bowen, G.D. & Sands, R. 1979. Root regeneration and plant water status of *Pinus radiata* D. Don seedlings transplanted to different soil temperatures. *J. Exp. Bot.* 30(119): 1119–1131.
- Newbould, P. J. 1968. Methods of estimating root production, *Julkaisussa: Eckardt, F. E. (toim.). Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level.* UNESCO, Paris. s. 187–190.
- Newman, E.I. 1974. Root and soil water relations. *Julkaisussa: Carson, E.W. (toim.). The plant root and its environment.* Univ. of Virginia, Proc. s. 363–440.
- Nihlgård, B. 1972. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in south Sweden. *Oikos* 23(1): 69–81.
- Nobbe, F. 1875. Beobachtungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer. *Tharandter Forstl. Jahrb.* 25: 201–218.
- Oliveira, L. 1977. Changes in ultrastructure in mitochondria of roots of *Triticale* subjected to anaerobiosis. *Protoplasma* 91: 267–280.
- Orlov, A. J. 1962. Growth and death of pine, birch and spruce roots when periodically submerged in standing water. *Soobsc. Lab. Lesoved. (Moskva)* 6: 62–82.
- Paavilainen, E. 1966a. On the effect of drainage on root systems of Scots pine on peat soils. *Commun. Inst. For. Fenn.* 62(1). 100 s.
- 1966b. On the relationships between the root system of White birch and Norway spruce and the ground water table. *Commun. Inst. For. Fenn.* 62(1). 15 s.
- Parviainen, J. 1976. Männyn eri taimilajien juuriston alkukehitys. Summary: Initial development of root systems of various types of nursery stock for Scots pine. *Folia For.* 268. 21 s.
- 1980. Juurten leikkaaminen männyn paljasjuuristen taimien kasvatusmenetelmänä. Zusammenfassung: Wurzelschnitt als Anzuchtmethode bei wurzelackten Kiefernpflanzen. *Commun. Inst. For. Fenn.* 98(2). 131 s.
- & Antola, J. 1986. Taimien kehitys ja juuriston morfologia eri taimilajeille perustetuissa mättyistutuksissa. Summary: The root system morphology and stand development of different types of pine nursery stock. *Folia For.* 671. 29 s.
- Pavlychenko, T.K. 1937. Quantitative study of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions. *Ecology* 18: 62–79.
- Persson, H. 1980. Death and replacement of fine roots in a mature Scots pine stand. *Julkaisussa: Persson, H. (toim.). Structure and function of northern coniferous forests – an ecosystem study.* *Ecol. Bull.* 32: 251–260.
- 1983. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant and Soil* 71: 87–101.
- Reynolds, E.R.C. 1970. Root distribution and the cause of its spatial variability in *Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britt. *Plant Soil* 32: 501–517.
- Ritchie, G.A. & Dunlap, J.R. 1980. Root growth potential. Its development and expression in forest tree seedlings. *N.Z.J. For. Res.* 10: 218–248.
- Rovira, A.D., Foster, R.G. & Martin, J.K. 1979. Note on terminology: Origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. *Julkaisussa: Harley, J.L. & Russell, S. (toim.). The soil-root interface.* s. 1–4.
- Russell, R.S. 1977. Plant root systems: Their function and interaction with the soil. 298 s.
- Santantonio, D., Hermann, R.K. & Overton, W.S. 1977. Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia* 17: 1–31.
- Scarrat, J.B., Glerum, C. & Plexman, C.A. 1982. (toim.). Proceedings of the Canadian Containerized Tree Seedling Symposium, September 14–16, 1981, Toronto, Ontario. Canadian Forestry Service. 460 s.
- Shea, S.R. & Armson, K.A. 1972. Stem analysis of Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.): techniques and concepts. *Can. J. For. Res.* 2: 329–406.
- Sheikh, K.H. & Rutter, A.J. 1969. The response of *Molinia caerulea* and *Erica tetralix* to soil aeration and related factors. I. root distribution in relation to soil porosity. *J. Ecol.* 57: 713–726.
- Sievänen, R. & Mäkelä, A. 1983. Uuden sukupolven metsämallit. *Elektroniikka ja Automaatio* 13: 62–63.
- Smolander, H., Räsänen, P.K. & Kostamo, J. 1981. Maan tiiviyden vaikutus männyntaimien haihduntaan ja pituuskasvuun istutuksen jälkeen. *Silva Fennica* 15(3): 265–266.
- Stupendick, J.-A.T. & Shepherd, K.R. 1979. Root regeneration of root-pruned *Pinus radiata* seedlings. I Effects of air and soil temperature. *Australian Forestry* 42: 142–149.
- Sutton, R.F. 1980. Root system morphogenesis. *New Z. J. For. Sci.* 10(1): 264–292.
- Söderström, V. 1974. Influence of soil temperature on conifer plant growth – Pilot studies. *Sveriges Skogsv. Förb. Tidss.* 72(5–6).
- Taylor, H.M. & Klepper, B. 1975. Water uptake by cotton root systems: An examination of assumptions in the single root model. *Soil Sci.* 120: 57–67.
- Tinker, P.B. 1976. Transport of water to plant roots in soil. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 273:445–461.
- Tyree, M.T. & Jarvis, P.G. 1982. Water in tissues and cells. *Julkaisussa: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (toim.). Physiological plant ecology II. Physiological responses to moderate water stress.* *Encyclopedia of Plant Physiology* 12 B Berlin. Springer-Verlag. s. 35–77.
- van den Driessche, R. 1978. Seasonal changes in root growth capacity and carbohydrates in red pine and white spruce nursery seedlings. *Julkaisussa: Riedacker, A. & Gagnaire-Michard, J. (toim.). Proceedings of the IUFRO Symposium on Root Physiology and Symbiosis.* Sept. 11–15, 1978, Nancy, France. s. 6–19.
- 1987. Importance of current photosynthate to new root growth in planted conifer seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 776–782.
- Weaver, J. E. & Kramer, J. 1932. Root systems of *Quercus macrocarpa* in relation to the invasion of prairie. *Bot. Gaz.* 94:51–85.
- Weatherly, P.E. 1982. Water uptake and flow in roots. *Julkaisussa: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. & Ziegler, H. (toim.). Encyclopedia of plant physiology (NS) 12 B: Physiological plant ecology II.* Springer Verlag, Berlin - Heidelberg - New York. s. 79–109.
- Welbank, P.J., Gibb, M.J., Taylor, P.J. & Williams, E.D. 1974. Root growth of cereal crops. *Julkaisussa: Report Rothamsted Exp. Stn.* 1973. II. s. 26–66.
- Wilson, J.B. 1988. Shoot competition and root competition. *J. Appl. Ecol.* 25: 279–296.
- Whittaker, R. H. & Woodwell, G. M. 1971. Measurement of net primary production of forests, *Julkaisussa: Duvigneaud, P. (toim.). Productivity of forest ecosystems.* UNESCO, Paris. s. 159–175.
- Zaerr, J.B. & Lavender, D.P. 1974. The effects of certain cultural and environmental treatments upon the growth of roots of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) seedlings. Proceedings of an International symposium on Ecology and Physiology of Root Growth. *Biologische Gesellschaft, Potsdam, Germany.* s. 27–32.
- Zobel, R.W. 1975. The genetics of root development. *Julkaisussa: Torrey, J.G. & Clarkson, D.C. (toim.). The development and function of roots.* Academic Press, London - New York. s. 261–275.
- Ågren, G.I., Axelsson, B., Flower-Ellis, J.G.K., Linder, S. Persson, H. Staaf, H. & Troeng, E. 1980. Annual carbon budget for a young Scots pine. *Julkaisussa: Persson, T. (toim.). Structure and function of northern coniferous forests – an ecosystem study.* *Ecol. Bull. (Stockholm)* 32: 307–313.
- Öqvist, G. & Martin, B. 1986. Cold climates. *Julkaisussa: Photosynthesis in contrasting environments.* Baker, N.R. & Long, S.P. (toim.). Amsterdam, Netherlands. s. 237–293.
- Örlander, G. & Due, K. 1986. Water relations of seedlings of Scots Pine grown in peat as a function of soil water potential and soil temperature. *Studia For. Sue.* 175.

Total of 120 references