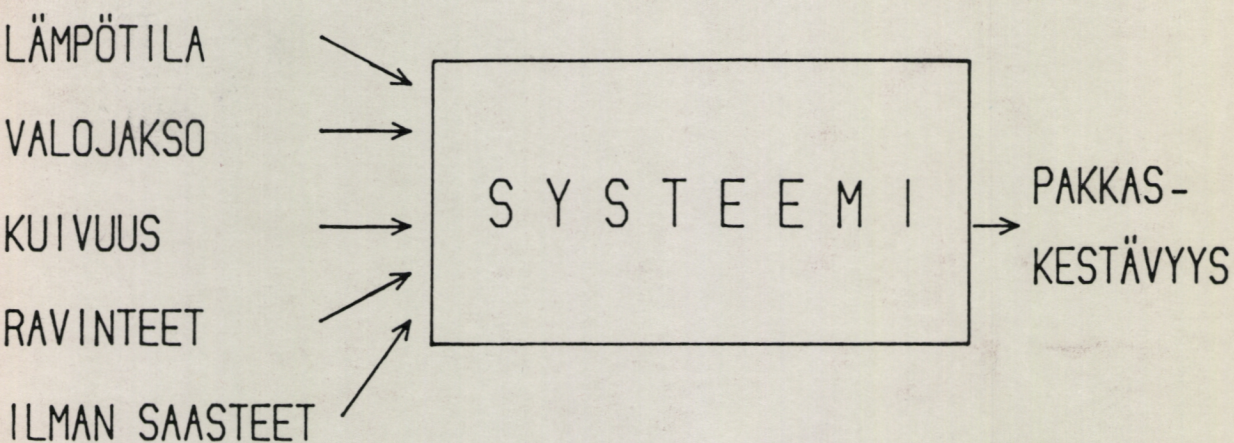


METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN TIEDONANTOJA

249

SUONENJOEN TUTKIMUSASEMA



METSÄPUIDEN KYLMÄNKESTÄVYYS

Tutkimuspäivän 1986 esitelmät

SUONENJOKI 1987

PIIRROS: Tapani Repo

ISBN 951-40-0861-8
ISSN 0358-4283

1987 Suonenjoen Kirjapaino Ky

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN
TIEDONANTOJA 249

Suonenjoen tutkimusasema

METSÄPUIDEN KYLMÄNKESTÄVYYS

Tutkimuspäivän 1986 esitelmät

SISÄLLYSLUETTELO

ALKUSANAT	2
Paavo Pelkonen METSÄPUIDEN PAKKASKESTÄVYYS	3
Heikki Hänninen METSÄPUIDEN VUOSIRYTMISTÄ	12
Veikko Koski KYLVÖAJAN VAIKUTUS KARAISTUMISEEN	22
Hannu Raitio PAKKASKESTÄVYYS JA RAVINTEET	31
Tapani Repo PAKKASKESTÄVYYDEN MITTAUSMENETELMÄT	36
Tapani Repo PUIDEN PAKKASKESTÄVYYDEN MÄÄRITYS IMPEDANSSI- MENETELMÄLLÄ	49
Annika Toivonen MÄNNYN TAIMIEN SYYSVÄRI JA KUIVA-AINEPITOISUUS KARAISTUMISEN INDIKAATTORINA	58
Eero Kubin KÄYTÄNNÖN METSÄAMMATTIMIESTEN NÄKEMYKSIÄ PUIDEN TERVEYDENTILASTA PAKKASTALVEN 1984-85 JÄLKEEN	65
Marja-Liisa Sutinen KENNOTAIMIEN JUURTEN PAKKASVAURIOISTA	67

ALKUSANAT

Yksi Suonenjoen tutkimusaseman painopistealoista on ekofysiologista tutkimusotetta käyttävä taimitarha- ja metsänuudistamistutkimus. Sen puitteissa asemalla tutkitaan Suomen Akatemian rahoittamana ja yhteistyössä Joensuun yliopiston metsätieteellisen tiedekunnan kanssa pakkasenkestävyyttä. Aseman tutkimuspäivä tukeutui tähän projektiin, mutta iloksemme saatoimme täydentää luennoitsijoita useilla asiantuntijoilla muista Metsäntutkimuslaitoksen toimintayksiköistä.

Uskon päivän tarjonnan hyvän läpileikkauksen aiheen tieteellisistä ongelmista ja saavutuksista ja toivon, että nyt julkaistavat alustukset tukevat myös metsämattimiehiä käytännön päätöksenteossa.

Pertti Harstela
tutkimusaseman johtaja

Paavo Pelkonen
Joensuun yliopisto
Metsätieteellinen tiedekunta

METSÄPUIDEN PAKKASKESTÄVYYS

1. Johdanto

Metsäpuiden pakkaskestävyys määritellään yleisesti matalimpana pakkaslämpötilana, joka ei aiheuta vaurioita solukoissa (Glerum 1985). Käytännössä määrittely perustuu usein taimien elinkelpoisuuden tutkimiseen ja taimierän tai -populaation pakkaskestävyys määritellään lämpötilaksi, jossa 50% taimista kuolee. Tällaista rajalämpötilaa nimitetään pakkaskestävyyden LT50-arvoksi.

Puiden vuotuisen kehitykseen kuuluvaa ilmiötä, joka aiheuttaa pakkaskestävyyden lisääntymisen, nimitetään karaistumisprosessiksi. Karaistuminen pakkaseen on viileän ja kylmän ilmastovyöhykkeen puille ominainen ilmiö. Monilta trooppisilta ja subtrooppisiltakin puilta puuttuu karaistumismekanismi. Lieväkin pakkasen aiheuttama jäätyminen vaurioittaa karaistumattomia puita.

Luontaisilla kasvupaikoilla kasvavien pohjoisen havumetsävyöhykkeen puiden karaistuminen pakkaseen noudattelee vuodenaikojen vaihteluun liittyviä ilmastollisia muutoksia. Yleensä oletetaan, että puut ovat sopeutuneet ympäristöönsä ja suhteellisen vähän on huomiota kiinnitetty ja kiinnitetään puissa talvella tapahtuviin prosesseihin. Oletus on osittain oikeutettu, koska talven pakkasista aiheutuu suhteellisen harvoin näkyviä vaurioita. Viimeinen laajaa huomiota saanut pakkastuho sattui talvella 1985. Talvisia pakkasvaurioita huomattavasti näkyvämpiä ovat olleet myöhäiskevään ja alkukesän hallavauriot.

Puuntuotannon tehostuminen voi monin tavoin lisätä pakkasvaurioita. Karaistumisprosessiin vaikutetaan useissa tuotantoketjun vaiheissa. Taimia kasvatettaessa kasvatustilanteiden säätö, kastelu ja ravinteiden lisäys samoin kuin vaikkapa syyskoulinta vaikuttavat puiden kehitykseen ja elintoimintojen akklimaatioon syksyllä nopeasti muuttuvassa ympäristössä. Metsäpuita jalostettaessa pystytään pakkaskestävyyteen nyky menetelmillä kiinnittämään vain vähän huomiota. Metsien lannoituksesta voi olla seurauksena aktiivien kasvuvaiheen piteneminen ja solukkojen puutteellinen puutuminen ja karaistuminen syksyllä. Ulkolaisia puulajeja viljeltäessä riskit pakkasvaurioista ovat usein huomattavat. Ilman saastumisesta aiheutuva puiden kasvukunnon heikkeneminen voi lisätä pakkasvaurioita metsissä.

2. Solukoiden jäätyminen ja vaurioituminen

Puun solukoissa tapahtuva jäätyminen voi olla joko solujen sisällä tapahtuvaa eli intrasellulaarista tai solujen ulkopuolista eli ekstrasellulaarista jäätymistä. Jääkiteen muodostuminen solun sisälle johtaa solun vaurioitumiseen. Vaurioituminen voi tapahtua sekä karaistumattomissa että erilaisissa karaistumiskehityksen vaiheissa olevissa soluissa.

Kasveissa olevan veden rakenne poikkeaa puhtaan veden rakenteesta. Epäorgaaniset ionit ja hydrofiiliset aineet aiheuttavat vesimolekyylien uudelleenorientoitumista. Lisäksi veden fysikaaliset ominaisuudet kuten viskositeetti ja jäätympiste muuttuvat hydrofiilisten aineiden läheisyydessä etäisyyden funktiona (Olien 1974).

Vesimolekyylien välillä vaikuttavista sidoksista suurin osa on epästabiileja vetysidoksia. Jään ja veden rajapinnat solukoissa ovat dynaamisessa tilassa, jossa sidoksia jatkuvasti muodostuu ja hajoaa. Lämpötilan laskiessa pari astetta nolla-asteen alapuolelle alkaa soluväleissä olevasta vedestä muodostua jääkiteitä ekstrasellulaariseen tilaan. Tasapainotilanteessa jääkiteisiin sitoutuvien ja siitä poistuvien vesimolekyylien määrä on yhtä suuri. Lämpötilan laskeminen aiheuttaa tasapainotilan siirtymisen jäätyksen suuntaan kunnes uusi lämpötilalle ominainen vesimolekyylien liikkeiden tasapainotila on saavutettu.

Lämpötilan laskua seuraava solun ulkopuolisen liuoksen kiteytyminen aiheuttaa vesihöyryn paine-eron intra- ja ekstrasellulaaristen tilojen välille. Vesimolekyylien vuo soluista soluväleihin jatkuu kunnes höyrynpaine-erot solukossa ovat tasoittuneet. Lämpötilan laskiessa riittävän hitaasti veden virtaus eliminoi höyrynpaine-eron ja ekstrasellulaarinen jäätyminen tapahtuu ns. tasapainoprosessina. Vesimolekyylien liikkeen ollessa vähäistä suhteessa jäähtymisnopeuteen on seurauksena solun sisäosien alijäähtyminen ja intrasellulaaristen jääkiteiden muodostuminen kiteytymiskeskuksien ympärille. Intrasellulaariset jääkiteet aiheuttavat palautumattomia muutoksia ja vaurioita solujen makromolekyykeissä.

Veden purkautuminen solun sisältä aiheuttaa intrasellulaarisen tilan pienemisen. Prosessia kutsutaan dehydraatioksi ja siihen vaikuttavat solumembraanien ja soluseinien elastiset ominaisuudet. Solun tilavuuden pienemisestä on seurauksena plasmolysoituminen ja makromolekyylien keskinäisten etäisyyksien pieneneminen. Prosesille on myös ominaista, että liuenneet aineet saostuvat osittain ja solunesteessä tapahtuu pH-muutoksia (Mazur 1969).

Matala lämpötila ei sinänsä aiheuta intrasellulaarisia vaurioita, vaan vauriot ovat seurausta jääkiteiden muodostumisesta (Weiser 1970). Kun jäähtytysnopeus on hyvin suuri, tapahtuu soluplasman kiinteytyminen ilman jääkiteiden muodostumista. Tällaisen prosessin, jota nimitetään vitrifikaatioksi, seurauksena karaistumattomatkin solukot voivat säilyä vaurioitta.

3. Pakkaskestävyyden biokemiallinen perusta

Pakkaskestävyydessä tapahtuvien muutosten kanssa samanaikaisesti tapahtuu muutoksia useissa biokemiallisissa yhdisteissä tai niiden konsentraatioissa. Muun muassa hiilihydraattien, proteiinien, nukleiinihappojen, lipidien ja kasvunsäätelijöiden kuten IAA:n ja ABA:n on havaittu indikoivan pakkaskestävyyksimuutoksia soluissa, kun taas aminohappojen osalta selvää yhteyttä pakkaskestävyyteen ei ole havaittu. Rasvahappojen tyydyttämättömyysasteen kohoamisesta on todennäköisesti seurauksena membraanien vedenläpäisevyysominaisuuksien paraneminen.

Talveentumiseen ja pakkaskestävyyteen liittyvistä biokemiallisista muutoksista nykytiedon perusteella keskei-

simpiä ovat:

- 1) Talveentumiskehityksen alussa tärkekelys hajoaa ja pelkistäviä sokereita sekä liukoisia proteiineja akkumuloituu soluihin (Siminovitch et al. 1967, Chen ja Li 1977). Kehityksen vaihetta indusoivat ilmeisesti hormonisuhteissa tapahtuvat muutokset (Fuchigami et al. 1971) ja/tai energian saatavuus (Levitt 1972).
- 2) Pakkasenkestävässä tilassa proteiinimolekyylien välille ei dehydraatiosta huolimatta muodostu disulfididoksia (Levitt 1972).
- 3) Sokerit ja muut pienimolekyyliset yhdisteet syrjäyttävät veden ja muodostavat suojaavan "kuoren" proteiinien ympärille (Heber ja Ernst 1967).
- 4) Talveentumisen aikana syntetisoituu spesifisiä proteiineja, jotka suojaavat toisia solukomponentteja jäätymiseltä (Heber ja Ernst 1967).
- 5) Alhaisessa lämpötilassa protoplasma gelatinisoituu, minkä seurauksena jääkiteiden muodostuminen solun sisälle estyy ja proteiinien stabiilisuus paranee (Tumanov 1967).
- 6) Talveentumisen aikana protoplasman määrä lisääntyy ja lipidit transformoituvat (Siminovitch et al. 1967, Yoshida 1974) ja membraaniproteiineissa tapahtuu konformaatiomuutoksia (Sakai ja Yoshida 1968).

4. Pakkasvauriot ja puiden energiatase

Metsäpuiden elävien solurakenteiden ylläpitäminen vaatii jatkuvasti respiraatioenergiaa. Ylläpitoprosessit tapahtuvat puissa eri organisaatiotasolla ja erilaisten rakenteiden uusiutumista ylläpitävien prosessien energiakustannukset eroavat toisistaan.

Seuraavassa asetelmassa on esitetty eräiden yleisimpien rakenneosien synteessin hyötysuhde glukoosin kulutuksena (Witt et al. 1978, Larcher 1980).

Rakenneosa, lg	Kulutus glukoosina, g
Lipidit	2,96
Proteiinit	2,46
Sellul.+ hemis.	1,15

Metsäpuiden lepovaihe on ilmastoomme hyvinkin sopeutuneille puille räsistekijä, joka aiheuttanee vaurioita

eri organisaatiotasoilla. Talvehtiminen vaatii energiaa stressin välttämiseen ja sietämiseen sekä kuormituksesta palautumiseen. Metsäpuista ei juurikaan ole toistaiseksi tietoa esimerkiksi ionigradienittien ylläpitämiseen tarvittavien ionipumppujen ja membraanien vaurioitumisesta mahdollisesti aiheutuvista energiakustannuksista. Liioin ei ole tietoa riittävien pakkasensietomekanismien ylläpitämiseen tarvittavista kustannuksista.

Säännöllisesti toistuvan solukkojen hienorakenteiden uusiutumisen ajatellaan usein liittyvän vaurioiden välttämiseen, vaikka kyseessä voikin olla vaurio. Tyypillinen käsitteellisesti vaikeasti tulkittava prosessi on esimerkiksi männyn neulasissa selvästi havaittava kloroplastien hienorakenteiden vuosittain toistuva hajoaminen ja uusiutuminen (Öquist et al. 1980).

Puiden energiataloutta kuvaava vuotuinen hiilitase tunnetaan parhaiten cembramännyn osalta (Tranquillini 1957, 1959, 1979). Neulasten kuiva-ainegrammaa kohti sitoutuva hiilidioksidimäärä (päivittäisten valojaksojen nettosidonta) voi Keski-Euroopassa olla jopa 6 g vuodessa. Kasvukauden aikana oksien ja neulasten pimeärespiraatio on Tranquillinin (1959) tutkimusten mukaan noin 9 prosenttia ja kasvukauden ulkopuolella noin 7 prosenttia hiilidioksidin nettosidonnasta sekä juuristorespiraatio 7...8 %.

5. Pakkaskestävyyden testaaminen

Toistaiseksi ei ole käytettävissä riittävän yksinkertaista ja varmaa menetelmää metsäpuiden pakkaskestävyyden määrittämiseen. Taimitarhoilla tarvittaisiin nopeaa käytännön testausmenetelmää ja metsäpuiden jalostuksessa sopivaa tutkimusmenetelmää.

Yleisimmin käytetty menetelmä on taimien tai oksien altistaminen olosuhteisiin, joilla simuloidaan luonnossa esiintyviä pakkasia. Pakkastestin jälkeen puita kasvatetaan kasvihuoneessa ja määritetään vaurioituminen neulasten tai taimien kuolemisen perusteella. Menetelmän huomattavana puutteena on, että havupuut eivät syksyllä aloita kasvua ennen kuin dormanssivaihe on ohi ja heikko kasvuunlähtö ja vauriot voivat aiheutua dormanssivaiheen aiheuttamasta rasituksesta kasvatusolosuhteissa eivätkä niinkään pakkasesta.

RC-menetelmä perustuu solukoista vapautuvien elektrolyyttien mittaamiseen. Pakkasvaurioiden toteamiseksi näytteiksi otetaan yleensä 2...3 cm:n pituisia oksanpätkiä, jotka pannaan tislattuun veteen pieniin koeputkiin. Noin vuorokauden kuluttua mitataan koeputkissa olevan veden elektrolyyttikonsentraatio. Elektrolyyttikonsentraatio riippuu membraanien vaurioitumisasteesta. Vapautuvien elektrolyyttien määrä ilmaistaan suhteessa solukkojen elektrolyyttien kokonaismäärään.

Impedanssimenetelmällä mitataan kahden elektrodin väliin jäävän solukon kokonaisimpedanssi, jota analysoimalla pyritään määrittämään solumembraanien vaurioitumisaste. Impedanssimenetelmän etuna RC-menetelmään verrattuna on, ettei puita tai taimia ole tarpeen tuhota tai leikellä mittausta varten. Impedanssimenetelmällä membraanien läpäisseet elektrolyytit mitataan soluväleistä, kun taas RC-menetelmässä elektrolyytit mitattiin koeputkissa olevasta nesteestä. Impedanssi voidaan nykyisillä laitteilla mitata nopeasti ja helposti, mutta kokonaisimpedanssin analysointi on melko vaivalloista.

Edellisten menetelmien lisäksi kehitetään CO₂-vaihtoon perustuvia samoin kuin biokemiallisia tai anatomisia menetelmiä. Useimmat kehitteillä olevat menetelmät ovat käytännön määrittämissä liian hankalia ja kalleita.

6. Pakkaskestävyyteen vaikuttavat ympäristötekijät

Lämpötila on keskeisin pakkaskestävyyden kehittymiseen vaikuttava tekijä. Lämpötilan vaikutusta tarkasteltaessa on erotettava toisistaan hetkellinen pakkaslämpötilan vaikutus, pakkaslämpötilan keston vaikutus sekä lämpötilamuutoksen vaikutus. Kaikki lämpötilavaikutukset ovat kytkennässä puiden akklimaatio-ominaisuuksiin.

Lämpötilan ohella valon ja erityisesti valojakson pituuden on todettu vaikuttavan puiden karaistumiseen. Yleisimmin esitetty karaistumismalli sisältää kaksi vaihetta, joista ensimmäisen aikana pakkaskestävyyden lisääntyminen aiheutuu päivänpituuden lyhenemisestä. Toisen vaiheen aikana matalat lämpötilat ovat syynä karaistumiseen yhä ankarampiin pakkasiin. Valojakson pituuden vaikutus voi perustua jakson keston tai päivittäisen säteilyenergiämäärän pienemiseen.

Tiedot kasvualustan kosteuden vaikutuksista puiden talveentumiseen ovat osittain ristiriitaisia. Taimitarhatutkimuksissa on havaittu, että kastelun vähentäminen loppukesällä edistää karaistumista. Vaikutus voi olla epäsuora, koska kastelun vähentäminen vaikuttaa kasvuprosessien päättymiseen. Toisaalta on myös havaittu, että kastelun vähentäminen voi heikentää taimien kuntoa ja muuttaa akklimaatio-ominaisuuksia niin, että karaistuminen on puutteellista.

Samoin kuin veden myös ravinteiden osalta voidaan todeta, että hyvä ravinnetila ja siitä aiheutuva elinvoimaisuus edistävät karaistumista. Ravinnetilan epätasapaino puolestaan aiheuttaa häiriöitä karaistumisprosessin etenemiselle. Yleistäen ja yksinkertaistaen voidaan todeta, että runsas typpimäärä heikentää, mutta kalium ja fosfori lisäävät puiden solukoiden pakkasenkestävyyttä.

7. Pakkaskestävyys puun eri osissa

Puun eri osissa ja erilaisissa solukoissa karaistuminen tapahtuu hyvin eri tavoin. Rungossa jälsi on huomattavasti kauemmin aktiivinen kuin pituuskasvusolukot. Jällessä herkimmin vaurioituvia ovat erilaistumassa olevat ksyleemisolut. Sekä männyn että kuusen taimia tutkittaessa on havaittu, että runkosolukoissa pakkaskestävyyden akklimaationopeus voi suurimmillaan olla pari astetta vuorokaudessa. Luonnon olosuhteissa syksyllä tai keväällä pitkän ajanjakson keskimääräinen muutosnopeus on noin puoli astetta vuorokaudessa.

Juurten pakkaskestävyys kehittyy huomattavasti hitaammin ja on heikompi kuin puun muiden osien pakkaskestävyys. Juurten heikko pakkaskestävyys on otettava huomioon erityisesti kehitettäessä paakkutaimien talvivarastointia.

8. Lopuksi

Pakkaskestävyytustutkimusten ja pakkaskestävyyss seurannan suurin puute tällä hetkellä on, ettei käytettävissä ole nopeaa ja yksinkertaista menetelmää puiden solukkojen pakkaskestävyyden mittaamiseksi. Työteliäämpiäkin menetelmiä on yritettävä opetella käyttämään, koska ideaalimenetelmien kehittämiseen saattaa kulua varsin pitkiäkin aikoja. Jokainen puita kasvattanut tietää, että kasva-

tuksessa ilmeneviin biologisiin ongelmiin on hyvin harvoin löydettävissä nopeasti yksinkertaisia ratkaisuja.

9. Kirjallisuus

- Chen, P., ja Li, P. 1977. Induction of frost hardiness in stem cortical tissues of *Cornus stolonifera* Michx by water stress. II. Biochemical changes. *Plant Physiol.* 59:240-243.
- Fuchigami, L., Weiser, C., ja Evert D. 1971. Induction of cold acclimation in *Cornus stolonifera* Michx. *Plant Physiol.* 47:98-103.
- Glerum, C. 1985. Frost hardiness of coniferous seedlings: principles and applications. In: Evaluating seedling quality (Ed. Duryea, M.), Proceedings: Workshop held October 16-18, 1984. Forest Laboratory, Oregon State University, Corvallis.
- Heber, U. ja Ernst, R. 1967. A biochemical approach to the problems of frost injury and frost hardiness. In: Intern. Conf. on Low Temp. Sci., Conf. on Cryobiol. 1966. Cellular injury and resistance in freezing organisms. Inst. Low Temp. Sci., Hokkaido Univ., Sapporo, Japan 11:63-77.
- Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 252 s.
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. 2nd ed. Academic Press, New York.
- Mazur, P. 1969. Freezing injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:419-448.
- Olien, C. 1974. *Stress Analysis*. Res. Report, 247.
- Sakai, A. ja Yoshida, S. 1968. The role of sugar and related compounds in variations of freezing resistance. *Cryobiology* 5:160-174.
- Siminovitch, D., Gfeller, F. ja Rheaume, B. 1967. In: *Cellular Injury and Resistance in Freezing Organisms* (E. Asahina ed.). Inst. Low Temp. Sci. Hokkaido Univ., Sapporo.

- Tranquillini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological studies 31. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 137 s.
- Tumanov, I. 1967. Physiological mechanism of frost resistance of plants. Fiziol. Rast. 14:520-539.
- Weiser, C. 1970. Cold resistance and injury in woody plants. Science 169:1269-1278.
- Witt, C. ym. 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Wageningen, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 141 s.
- Yoshida, S. 1974. Lipid metabolism in developmental stages of poplar trees. Low Temp. Sci. Ser. B. Biol. Sci. 29:53-63.
- Öquist, G., Brunet, L., Hällgren, J-E., Gezelius, K., Hallen, M. ja Malmberg, G. 1980. Effects of artificial frost hardening and winter stress on net photosynthesis, photosynthetic electron transport and RuBP carboxylase activity in seedlings of *Pinus silvestris*. Physiol. Plant. 48:526-531.

FK Heikki Hänninen
Joensuun yliopisto
Metsätieteellinen tiedekunta

METSÄPUIDEN VUOSIRYTMISTÄ

1. Puiden vuosisykli ja vuosirythmi

Metsäpuiden morfologinen ja fysiologinen tila vaihtelee vuodenaikojen mukaan. Tätä ilmiötä kutsutaan metsäpuiden vuosirytmiksi (s. lat.). Näin laajasti määriteltynä vuosirythmiin kuuluu hyvin monenlaisia ilmiöitä. Mitä tahansa metsäpuuta koskevaa tutkimusta voidaan pitää vuosirythmitutkimuksena, mikäli siinä kiinnitetään huomio tarkasteltavan ominaisuuden vuotuisen vaihteluun.

Vuosirythmin käsitteeseen liittyy läheisesti käsitys puiden kehityksestä sarjana toisiaan seuraavia puun morfologisen ja fysiologisen tilan muutoksia, l. tapahtumia. Puissa vuosittain toistuvaa tapahtumaketjua nimitetään metsäpuiden vuosisykliksi, jolloin käsitteellä vuosirythmi viitataan erityisesti vuosisyklin tapahtumien ajoittumiseen. Vuosisykliin liittyvät tapahtumat ovat osittain geneettisesti määräytyneitä, vaikkakin myös ympäristötekijät vaikuttavat niihin. Tilanmuutokseen liittyvän peräkkäisyyden vuoksi puun tilaa ei voida manipuloida mielivaltaisen nopeasti muuttamalla puuhun vaikuttavia ympäristötekijöitä. Taimia ei esimerkiksi saada merkittävästi karaistumaan missään ympäristöolosuhteissa, ennenkuin ne ovat saavuttaneet tietyn karaistumiselle suotuisan kehitysvaiheen.

Puiden syklisen kehityksen idea on viety pisimmälle Sarvaksen (1972,1974) esittämässä vuosirythmiteoriassa. Sarvaksen teoriassa tarkastellaan ainoastaan puun verson kasvusolukoiden rakenteessa vuosittain tapahtuvien muutosten ajoittumista. Tällaiset puun ontogeneettisen tilan muutokset ovat palautumattomia, ts. vallitsevaa syklivaihetta edeltävään tilaan ei voida palata. Vastaava ontogeneettinen tila ilmenee kuitenkin jälleen, kun puu uudemman kerran saavuttaa kyseisen kehitysvaiheen. Kuten Sarvas itsekin totesi,

näin suppeasti määritellyllä vuosirytmillä on läheinen yhteys muihin vuosirytmien tunnuksiin, joissa havaitaan vuotuisen vaihtelun lisäksi myös lyhytaikaisempaa vaihtelua. Tällainen tunnus on esimerkiksi puun eri osien pakkasenkestävyys.

2. Vuosirytmien säätyminen

2.1 Vuosirytmien ekologinen merkitys

Puut eivät kestä aktiivissa kasvutilassa ollessaan merkittävästi pakkasta. Puun vuosirytmien sopeutuminen kasvupaikallaan vallitsevaan ilmastoon on näin ollen sen elossasäilymisen ja kasvun välttämätön ehto. Toisaalta vuotuinen säätekijöiden kehitys vaihtelee merkittävästi vuodesta toiseen. Puiden vuosirytmien täytyy sopeutua kasvupaikallaan vallitseviin sääolosuhteisiin myös kaikkein poikkeuksellisimpina vuosina. Vuosirytmitutkimuksen keskeisenä tehtävänä on näin ollen selvittää, mitkä tekijät määräävät puun vuosisyklin tapahtumien ajoittumisen vuotuisen kehityksen eri vaiheissa. Tätä määräytymistä kutsutaan vuosirytmien sääntymiseksi.

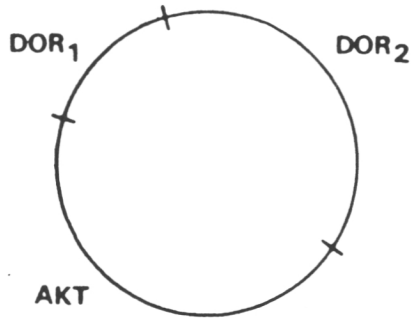
2.2 Vuosirytmien sääntymiseen vaikuttavat tekijät

Lämpötila ja yön pituus ovat meillä tärkeimmät puiden vuosirytmien sääntymiseen vaikuttavat tekijät. Keväällä ja alkukesällä kehitysnopeus määräytyy lähinnä vallitsevan lämpötilan mukaan siten, että se kasvaa lämpötilan kasvaessa. Kevään ja alkukesän tapahtumien ajoitusta voidaan näin ollen selittää varsin pitkälle lämpösummakertymän avulla. Yön pituuden merkitys on suurin loppukesällä ja syksyllä. Suuri yön pituus vaikuttaa merkittävästi monien puulajien kasvun päättymiseen ja lepovaiheeseen siirtymiseen. Lepotilan purkautumisen aiheuttavat matalat (-5 - + 10°C) lämpötilat. Puut eivät näin ollen aloita kasvua lepotilaan siirtymisensä jälkeen missään ympäristöolosuhteissa, ellei niitä ole ensin altistettu riittävän pitkäksi ajaksi matalille lämpötiloille.

2.3 Sarvaksen vuosirytmimalli

Sarvas (1972, 1974) esitti vuosirytmien sääntymisen simulointimallin, joka on edelleenkin harvoja yrityksiä puiden koko vuosirytmien sääntymisen selittämiseksi yhden mallin avulla. Puiden vuosisykli jaetaan mallissa kol-

meen päävaiheeseen, jotka ovat: aktiiviperiodi, syyslepo ja talvilepo (kuva 1).



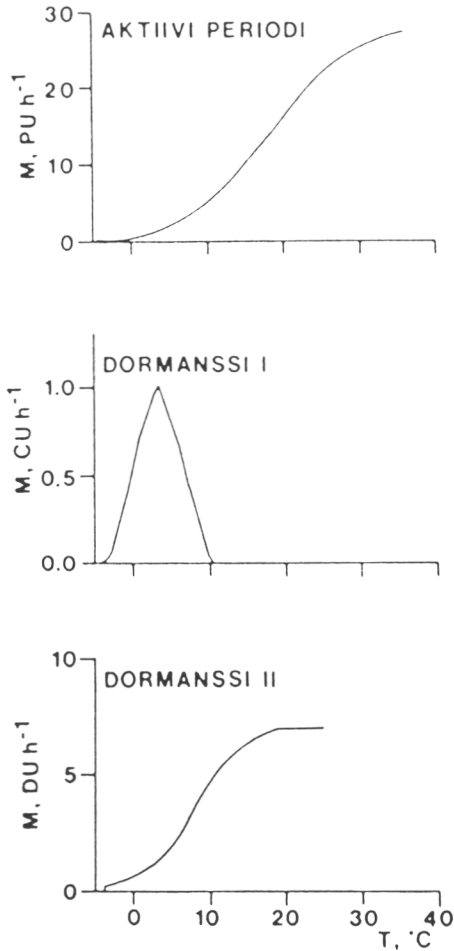
Kuva 1. Puiden vuosisyklin päävaiheet Sarvaksen (1972,1974) mukaan. AKT = aktiivi periodi, DOR₁ = lepo vaihe 1 (syyslepo), DOR₂ = lepo vaihe 2 (talvilepo).

Puiden kehitysnopeus riippuu kunkin syklin päävaiheen aikana pelkästään lämpötilasta. Kehitysnopeuden lämpötilariippuvuus muuttuu siirryttäessä päävaiheesta toiseen (kuva 2).

Kuvan 2 käyrät ilmaisevat, kuinka monta kehitysyksikköä kertyy kunkin päävaiheen aikana yhden tunnin kuluessa kussakin lämpötilassa. Aktiivi periodin aikana kehitysnopeuden lämpötilariippuvuus noudattaa sigmoidaalista käyrää, joka muistuttaa läheisesti perinteistä lämpösumman laskemisessa käytettyä suoraa. Aktiivi periodin aikana puun kehitystä siis simuloidaan lämpösummakertymän avulla. Syyslevon aikana kehitystä tapahtuu ainoastaan lämpötiloissa $-3.5 - +10.5^{\circ}\text{C}$. Tämän vaiheen aikana kehitystä simuloidaan kylmäsummakertymän avulla. Talvilevon alusta lähtien kehitysnopeus kasvaa jälleen lämpötilan kasvaessa. Erona aktiivi periodiin on se, että talvilevon aikana kehitysnopeus ei kasva merkittävästi $+20^{\circ}\text{C}$ korkeammassa lämpötiloissa, kun taas aktiivi periodin kohdalla vastaava tasaantumiskohta on noin $+35^{\circ}\text{C}$ lämpötilassa (kuva 2).

Puu siirtyy mallin mukaan vuosisyklin päävaiheesta toiseen, kun kuvan 2 avulla laskettu kehitysyksiköiden kertymä saavuttaa tietyn, kyseiselle genotyypille ja syklin päävaiheelle ominaisen kriittisen arvon. Näin ollen siirtyminen aktiivi periodista syyslepoon tapahtuu, kun aktiivi periodin kehitysyksiköiden summa (PU-summa) saavuttaa tietyn kriittisen arvon (kriit-

tinen PU-summa). Vastaavasti syyslepo päättyy ja talvilepo alkaa, kun syyslevon kehitysyksiköiden summa (CU-summa) saavuttaa tietyn kriittisen arvon (kriittinen CU-summa). Talvilepo päättyy ja aktiivi periodi alkaa, kun talvilevon kehitysyksiköiden summa (DU-summa) saavuttaa tietyn kriittisen arvon (kriittinen DU-summa).



Kuva 2. Sarvaksen (1972,1974) mallin mukainen kehitysnopeuden M lämpötilariippuvuus vuosisyklin kolmessa päävaiheessa. PU (period unit), CU (chilling unit) ja DU (dormancy unit) ovat eri vaiheita vastaavat kehitysyksiköt. Hännisen ym. (1985) mukaan.

Kehitysyksiköiden kertyminen edustaa Sarvaksen (1972,1974) mallissa puiden kehitystä kuvaavan biologisen ajan kulumista. Näin ollen kutakin kolmea vaihetta vastaavat kriittiset kehitysyksiköiden summat kuvaavat eri vaiheiden pituutta kyseisessä biologisessa aika-asteikossa. Nämä pituudet vaihtelevat eri lajien, ja saman lajin eri alkuperien välillä. Pohjoisilla alkuperillä esimerkiksi on yleensä pienempi kriittinen PU-summa kuin eteläisillä. Geneettinen sopeutuminen erilaisiin ilmastollisiin olosuhteisiin on tapahtunut Sarvaksen mukaan nimenomaan vuosisyklin kolmen päävaiheen pituuden säätymisen avulla.

Kutakin kehitysyksiköiden kertymää vastaa mallin mukaan tietty puun ontogeneettinen tila. Näin ollen esimerkiksi hedekukinta tapahtuu silloin, kun PU-summa saavuttaa sille tyypillisen arvon. Sarvaksen malli muistuttaa siis läheisesti perinteistä lämpösumman laske-
mismenetelmää. Sarvaksen mallissa kehitystä simuloidaan kuitenkin koko vuoden ajan. Puut eivät ole Sarvaksen mallin mukaan eri keväinä kevätkehityksen alkessa samassa kehitysvaiheessa, koska edeltävän syksyn DU-kertymä vaihtelee vuodesta toiseen. Näin ollen esimerkiksi hedekukinnan ajankohta voi vaihdella vuodesta toiseen, vaikka vertailtavien vuosien lämpösummakertymät olisivatkin keväällä ja alkukesällä identtiset.

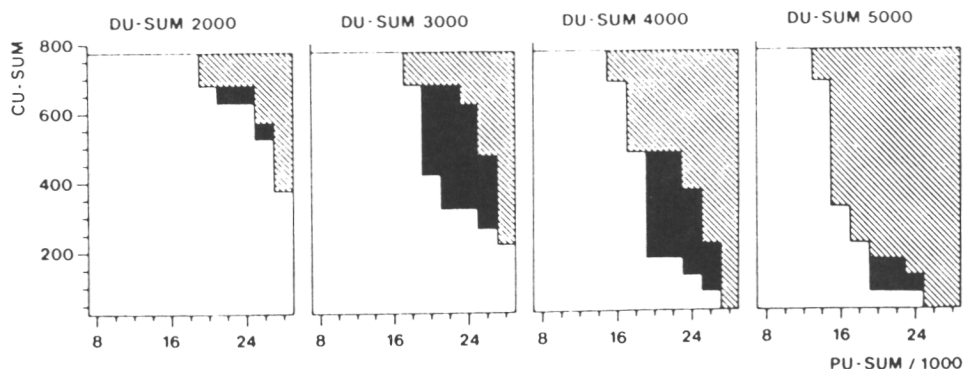
Sarvas ei ehtinyt varsinaisesti testata mallia ennen kuolemaansa. Hänninen ym. (1985) testasivat mallia alustavasti laskennallisesti. Testauksessa ei käytetty lainkaan biologista aineistoa, vaan testin perustana oli keinotekoinen kriteeri eri syklivaiheiden ajoituksesta (Taulukko 1). Testin periaatteena oli selvittää, löytyykö sellaista mallin parametrien (kriittinen PU-, CU- ja DU-summa) kombinaatiota, joita käyttäen mallin ennuste täyttää asetetun kriteerin koko testijakson ajan. Testauksessa käytettiin Keski-Suomessa Luonetjärvellä (62°55' N, 25°39' E) mitattua, kymmenen vuoden pituista lämpötila-aineistoa.




Taulukko 1. Sarvaksen (1972,1974) mallin testauksessa käytetty parametrikombinaatioiden hyväksymiskriteeri. + = sallittu, - = ei-sallittu syklin päävaiheen ajoitus. (Hänninen ym. 1985).

Kuukausi	Aktiivi periodi	Lepovaihe 1	Lepovaihe 2
Tammi	-	-	+
Helmi	-	-	+
Maalis	-	-	+
Huhti	+	-	+
Touko	+	-	+
Kesä	+	-	-
Heinä	+	-	-
Elo	+	+	-
Syys	+	+	+
Loka	+	+	+
Marras	-	+	+
Joulu	-	-	+

Malli täytti testikriteerin eräillä parametrien arvoilla (kuva 3). Suuret parametriarvot aiheuttivat mallin ennusteen myöhästymisen jossakin vaiheessa, yleensä simulointijakson alkupuolella. Näissä tapauksissa kriittinen kehitysyksiköiden kertymä ei ehtinyt täyttyä vaadittuun takarajaan (Taulukko 1) mennessä. Vastaavasti pienet parametrien arvot aiheuttivat liian aikaisen mallin seuraavaan päävaiheeseen siirtymisen (kuva 3).

Tietyn parametriarvon hyväksyminen riippui muiden parametrien arvoista (kuva 3). Esimerkiksi monet CU-summan arvot, jotka aiheuttivat mallin siirtymisen seuraavaan vaiheeseen liian aikaisin tapauksessa DU-summa = 2000 aiheuttivat mallin ennusteen myöhästymisen tapauksessa DU-summa = 4000. Tulos havainnollistaa sitä, että puiden vuosisykliä on tarkasteltava kokonaisuutena, koska tietyn päävaiheen alkamisen ajoittumiseen vaikuttavat kahden muun päävaiheen pituudet.



Kuva 3. Sarvaksen (1972, 1974) mallin toiminta eri parametrikombinaatioilla.  = malli siirtyi seuraavaan vuosisyklin päävaiheeseen liian aikaisin,  = malli toimi asetetun testikriteerin mukaan koko simulointijakson ajan,  = malli siirtyi seuraavaan vuosisyklin päävaiheeseen liian myöhään. (Hännisen ym. 1985 mukaan).

Sarvaksen mallin ei voida katsoa vielä nykyisellään kuvastavan riittävän luotettavasti metsäpuiden vuosirytmien säätymistä, koska malli perustuu monin osin testaamattomille olettamuksille. Ehkä pahin puute mallissa on se, että siinä ei oteta yön pituuden vaikutusta huomioon. Puutteistaan huolimatta mallia on pidettävä suurena edistysaskeleena metsäpuiden vuosirytmien tutkimuksessa. Malliin on koottu suuri määrä aihetta koskevaa tietoutta, ja se tarjoaa selkeän teoreettisen viitekehyksen jatkotutkimuksille.

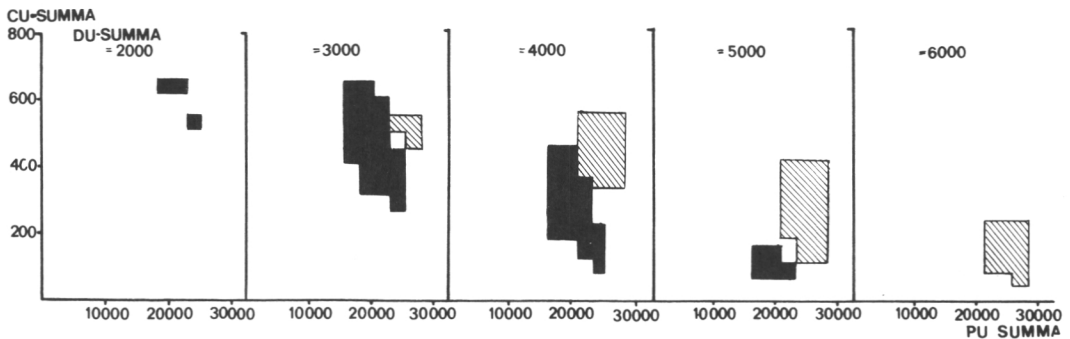
3. Ilmaston lämpenemisen vaikutus puiden vuosirytmisiin

Ilmastotieteilijät ovat ennustaneet, että ilmakehän hiilidioksidipitoisuuden nousu aiheuttaa lähivuosikymmeninä ilmaston merkittävää lämpenemistä. Toteutessaan tällainen ilmaston muutos asettaa metsätalouden harjoittajat kokonaan uuden tilanteen eteen. Ilmaston muuttuessa paikallista alkuperää oleva metsänviljelymateriaali ei enää välttämättä olekaan sopeutunut kasvu- paikan ilmastoon.

Ilmaston lämpenemisen on arveltu pikemminkin lisäävän kuin vähentävän pakkasvaurioita. Tämä on seurausta

siitä, että ilmaston lämpeneminen aikaistaa puiden kasvun aloitusta keväällä, mutta ei merkittävästi pienennä kevätthallojen todennäköisyyttä (Cannell ja Smith 1986).

Ilmaston lämpenemisen vaikutuksia havainnollistaakseni suoritin Sarvaksen vuosirytmien testauksen uudelleen olettaen, että kutakin tuntia vastaava lämpötila on kaksi astetta suurempi kuin alkuperäisessä aineistossa ollut lämpötila. Tulokseksi tuli jyrkkä hyväksytyjen parametrikombinaatioiden muutos (kuva 4).



Kuva 4. Parametrikombinaatiot, joilla Sarvaksen (1972,1974) malli toimi asetetun testikriteerin mukaan kymmenen vuoden simulointijakson ajan. ■ = simuloinnissa käytetty mitattua lämpötila-aineistoa, ▨ = simuloinnissa oletettu, että kutakin tuntia vastaava lämpötila on kaksi astetta suurempi kuin alkuperäinen mitattu arvo.

Hyväksytyt parametriarvot olivat muunnetussa tilanteessa suurempia kuin alkuperäisessä tilanteessa. Tämä aiheutuu siitä, että muunnetussa tilanteessa PU- ja DU-yksiköitä kertyy huomattavasti enemmän kuin perustilanteessa. Näitä vastaavia kriittisiä arvoja on siis suurennettava, jotta mallin ennuste syklin päävaiheiden ajoituksesta ei aikaistuisi liikaa. Myös lepotilan purkautumisen kylmäsummavaatimusta kuvastavan kriittisen CU-summan hyväksytyt arvot suurenevät ilmaston lämpenemisen seurauksena. Tämä selittyy sillä, että kriittistä kylmäsummaa kasvattamalla saadaan sitä seuraavan lämpösumman kertymisen aloitusta siirrettyksi myöhemmäksi, mikä osaltaan vähentää lämpötilan nousun aiheuttamaa vuosirytmien muutosta.

Kriittinen PU-, CU- ja DU-summa ovat puun geneettisiä ominaisuuksia kuvastavia parametrejä. Näin ollen kuvalla 5 on selkeä metsätaloudellinen sanoma: yksikään niistä puista, jotka nykyisen ilmaston vallitessa kasvaa Luonetjärvellä, ei menesty siellä enää, mikäli ilman lämpötila nousee oletetulla tavalla. Näin ei kuitenkaan tarvitse välttämättä olla todellisuudessa, koska osa simuloinnin lähtökohtana olleista oletuksista on epärealistia. Merkittävin puutteista lienee se, että Sarvaksen malli ei ota yön pituuden vaikutusta huomioon. Tulos viittaa kuitenkin osaltaan siihen, että ennustetuilla ilmastomuutoksilla tulee toteutuessaan olemaan merkittävä vaikutus puiden vuosiryhtiin. Tässä tilanteessa järkipäisen metsätalouden harjoittamiseksi tarvitaan huomattavasti nykyistä syvällisempää ja varmempaa tietoa metsäpuiden vuosiryhtiin säätymisestä.

4. Lopuksi

Metsätiedettä pidetään ns. soveltavana tieteenalana, jonka tulee tuottaa käytännön metsätaloutta hyödyttävää tietoa. Vastaavan näkemyksen mukaan ns. perustutkimusta voidaan tehdä pelkästään sivistyksellisistä syistä, jolloin ei tarvitse kiinnittää huomiota tulosten sovellettavuuteen. Tällainen tutkimuksen jako perus- ja soveltavaan tutkimukseen on käsittääkseni ainakin biologisissa metsätieteissä aikansa elänyt. Metsätalous tarvitsee toimintansa pohjaksi perusteellista tutkimusta, kutsutaanpa sitä sitten millä nimellä hyvänsä. Perusteellinen tutkimus ei alennu antamaan huonoja vastauksia tämän päivän polttaviin metsätaloudellisiin ongelmiin, vaan se myöntää tarvittaessa suosiolla tietämättömyytensä. Sitäkin suuremmalla innolla se pyrkii mahdollistamaan hyvien vastauksien antamisen huomisen ja ylihuomisen ongelmiin.

Meillä suomalaisilla on kunniakas perusteellisen vuosiryhti tutkimuksen perinne. Toisaalta meillä on tulevaisuudessa mitä todennäköisimmin kasvava tarve soveltaa perusteellista vuosiryhtiä koskevaa tietoutta. Tässä valossa on pidettävä kovin vaatimattomana sitä panosta, mikä maassamme nykyään metsäpuiden vuosiryhti tutkimukseen sijoitetaan.

Lähdeviitteet:

- Cannell, M. G. R. & Smith, R. I. 1986. Climatic warming, spring bud burst and frost damage on trees. - J. Appl. Ecol. 23: 177 - 191.
- Hänninen, H., 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: 195 - 201. Helsinki University Press, Helsinki.
- Sarvas, R. 1972. Investigations on the annual cycle of forest trees. Active period. Commun. Inst. For. Fenn. 76(3): 1-110.
- Sarvas, R. 1974. Investigations on the annual cycle of forest trees II. Autumn dormancy and winter dormancy. Commun. Inst. For. Fenn. 84(1): 1-101.

FT Veikko Koski
Metsäntutkimuslaitos
Metsänjalostuksen tutkimusosasto

KYLVÖAJAN VAIKUTUS KARAISTUMISEEN

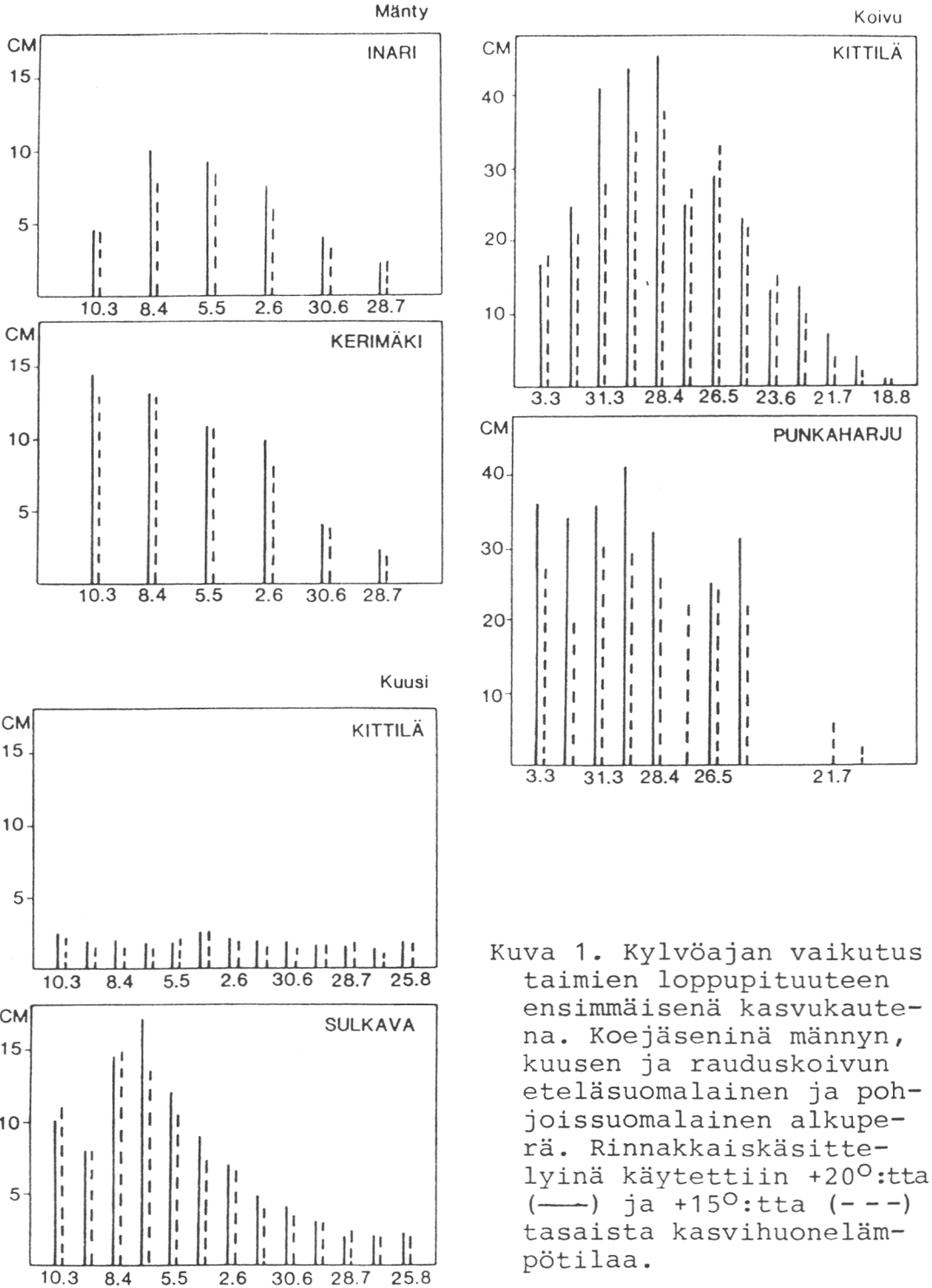
Punkaharjun jalostuskoeasemalla on vuodesta 1974 lähtien tehty kokeita puiden vuosirytmien ja ilmasto-
sopeutumisen geneettisen taustan selvittämiseksi.
Käytetty koejärjestely perustuu siihen, että samaa
materiaalia pannaan kasvamaan vuoden mittaan eri ajan-
kohtina vakiolämpöiseen kasvihuoneeseen. Koetaimia on
kasvatettu rinnakkain kahdessa eri lämpötilassa +20 ja
+15 asteessa. Kun kylvöajat ovat vaihdelleet maaliskuulta
heinäkuulle, on tällä koejärjestelyllä saatu
monenlaisia eri yhdistelmiä lämpösumman kertymiselle
ja päivänpituudelle. Tärkeimpänä mitattavana tun-
nuksena on käytetty taimien pituuskasvun päättymistä.
Tämän lisäksi on seurattu taimien karaistumista ja
talvehtimistä sekä ensimmäisen kasvukauden jälkivaiku-
tuksia toisena kesänä. Tutkimusmenetelmän tarkempi
kuvaus sekä tuloksia pituuskasvun päättymisen ajoittu-
misesta on julkaistu aikaisemmin (Koski ja Selkäinaho
1982, Koski ja Sievänen 1985). Seuraavassa esitetään
muutamia havaintoja jotka liittyvät karaistumisen
aikataulun ja kylvöajan suhteisiin.

Pituuskasvun päättymisen on välttämätön ehto taimien
tai puiden talveentumiselle ja karaistumiselle. Edellä
mainituissa kokeissa on todettu, että ainakin ensim-
mäisenä kasvukautena pituuskasvun päättymisen määräy-
tyy lämpösumman ja yönpituuden yhteisvaikutuksen tu-
loksena. Kokeissa oli mukana useita alkuperiä männys-
tä, kuusesta ja rauduskoivusta. Tähän esitykseen on
otettu mukaan ainoastaan yksi alkuperä Etelä-Suomesta
ja toinen Pohjois-Suomesta kultakin puulajilta osoit-
tamaan maantieteellisiä eroja. Taimet kasvatettiin
Punkaharjun jalostusaseman kasvihuoneessa vuonna 1980.
Samasta siemenerästä kylvettiin yhtä suuret koe-erät

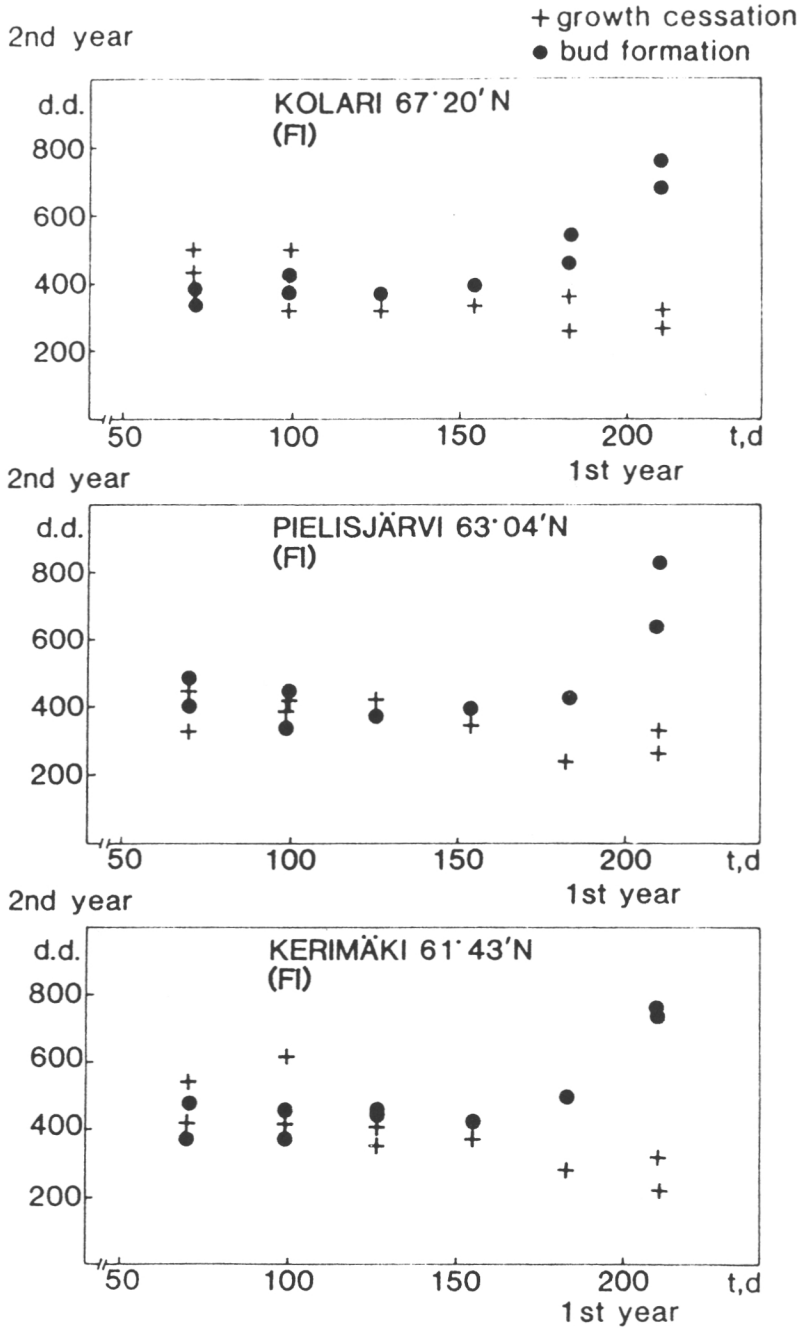
säännöllisin väliajoin maaliskuun alkupuolelta heinäkuun lopulle. Ainoana valaistuksena oli päivänvalo. Kun lämpötila pidettiin jokseenkin tasaisena, olivat päivänpituus ja valon intensiteetti tärkeimmät muuttujat eri kylvöaikojen välillä.

Kuvassa 1 nähdään taimien loppupituudet kussakin tapauksessa. Yleisvaikutelma on, että taimet jäivät sitä lyhyemmiksi mitä myöhemmin kylvö tapahtui. Tämä aiheutuu loppukesällä pitenevästä yöstä, joka vaikuttaa pituuskasvun päättymiseen. Useimmissa tapauksissa pisimmät taimet syntyivät huhtikuun kylvöistä. Maaliskuussa kylvetyille erille lopputalven pitkäkö joskin lyhenevä yö aiheutti kasvun päättymisen suhteellisen pian. Ainoa selvä poikkeus oli Kittilän kuusi. Lapin kuusen sirkkataimi ei jatka kasvuaan ensimmäisenä kesänä, vaan vaatii välillä talvilevon. Eri puolajien ja alkuperien välillä on tietenkin yksityiskohdissa huomattavia eroja niin kasvun päättymisen ajoittumisessa kuin kasvun määrässäkin. Pituuskasvun päättymisen jälkeen tarvitaan vielä kasvukautta, toisin sanoen kehitykselle suotuisia lämpötiloja, jotta edellytykset karaistumiselle syntyisivät.

Punkaharjun kokeissa taimet siirrettiin syyskuun alussa kasvihuoneista ulos karaistumaan ja talvehtimaan. Elävien taimien määrät kussakin kylvöerässä inventoitiin syksyllä ja keväällä. Todettiin, että epätavallisen aikaisin kylvetyt taimierät talvehtivat yhtä hyvin, kuin normaaliaikaan keväällä kylvetyt. Sen sijaan hyvin myöhäiset kylvöajat aiheuttivat kuusella ja rauduskoivulla taimien kuolemista seuraavana talvena. Tulosten perusteella arvioitiin se ajankohta jonka jälkeen kuolleisuus kylvöerissä ylitti 50 %. Lämpötilatiedoista laskettiin myös se lämpösumma, joka vähintään tarvittiin, jotta puolet taimista olisivat pystyneet talvehtimaan. Seuraavassa asetelmassa tulokset 15 asteen kasvatuslämpötilasta.



Kuva 1. Kylvöajan vaikutus taimien loppupituuteen ensimmäisenä kasvukaute-
na. Koejäseninä männyn, kuusen ja rauduskoivun eteläsuomalainen ja pohjoissuomalainen alkupe-
rä. Rinnakkaiskäsitte-
lyinä käytettiin +20^o:tta (—) ja +15^o:tta (---) tasaista kasvihuoneläm-
pötilaa.



Kuva 2. Männyn taimilla todettu kylvöajan jälkivaikutus toisen kasvukauden pituuskasvun päättymiseen ja päatesilmun muodostumiseen. Vaaka-asteikko osoittaa kylvöpäivän vuoden alusta lukien ja pystyasteikko seuraavana kasvukautena tarvittun lämpösumman (Koski ja Sievänen 1985).

Puulaji	Alkuperä	Pvm	Kylvön jälkeen kertynyt lämpö- summa, d.d.
Rauduskoivu	Kittilä	10.8.	528
	Salegriya (Latvian SNT)	1.8.	666
Kuusi	Kittilä	18.8.	387
	Sulkava	6.8.	558

Männyllä myöhäisin kylvöpäivä tässä kokeessa oli 29.7., jonka jälkeen taimet vielä ehtivät riittävästi kehittyä ja karaistua, eli kaikki selvisivät talven yli. Rauduskoivulla ja kuusella talven yli hengissä säilyneet taimet noudattivat toisena kasvukautena kylvöajoista riippumatta samaa aikataulua. Männyllä sen sijaan todettiin ilmiö, jota voidaan nimittää jälkivaikutukseksi. Toisena kasvukautena pituuskasvu eli oikeastaan ensimmäisenä kasvukautena syntyneen verson piteneminen loppui aikaisemmin myöhään kylvetyillä kuin aikaisin kylvetyillä (Kuva 2). Kaikki edellisen kasvukauden kylvöerät kasvatettiin tällöin samoissa olosuhteissa. Toinen erikoinen havainto oli, että juhannuksen jälkeen kylvetyt erät tekivät seuraavana kesänä päätesilmun selvästi myöhemmin kuin aikaisista kylvöeristä syntyneet taimet. Heinäkuun lopussa kylvetyt erät tarvitsivat päätesilmun muodostumiseen noin kaksinkertaisen lämpösumman.

Koetaimien pakkasenkestävyyden lisääntymisestä eli karaistumisesta tehtiin havaintoja pakastuskokeilla. Taimet jäädytettiin hitaasti ($5^{\circ}\text{C}/\text{tunti}$) tiettyyn testauslämpötilaan, jossa niitä pidettiin vähintään neljä tuntia. Pakkaskäsittelyn jälkeen taimet sulatettiin hitaasti ja vietiin viileään kasvihuoneeseen. Taimet luokiteltiin kahden-kolmen viikon kuluttua vahingoittumattomiin, vaurioituneisiin ja kokonaan kuolleisiin. Kuvassa 3 esitetään tulokset Kerimäen alkuperää olevien männyn taimien pakkaskestävyydestä vuodelta 1985. Kylvöaikoja oli neljä, huhtikuun lopusta heinäkuun loppuun, neljän viikon välein. Pakkaskäsittelykoneen pienen koon vuoksi kutakin kylvöerää

edusti vain viisi tainta kussakin käsittelylämpötilassa. Näin pienestä aineistosta ei voitu laskea LT_{50} -arvoja. Kuvissa käytetään karkeaa luokitusta vahingoittumattomat, vaurioituneet tai osittain kuolleet ja kokonaan kuolleet erät. Kylvöajat kulkevat kuvassa ylhäältä alas ja ne on merkitty kuhunkin laatikkoon. Tarkastelu tehtiin erikseen versoista ja juurista. Kuvista näkyy selvä suuntaus. Verson karaistuminen on juhannuksen jälkeen kylvetyissä erissä myöhässä alkukesän kylvöeriin nähden. Juurten karaistuminen on kaikissa tapauksissa jäljessä verson karaistumisesta.

Kuvassa 4 esitetään vastaavat tulokset pohjoisnorjalaisesta Tromsan alkuperästä. Verrattuina samoihin kylvöaikoihin Kerimäen alkuperällä versot olivat paremmin karaistuneita. Ero on hyvin selvä kesä- ja heinäkuun kylvöerissä. Juurten karaistumisessa näkyi sama myöhäisyys versoon verrattuna kuin Kerimäen alkuperässä. Lievää suuntausta juurten varhaisempaan karaistumiseen Kerimäen alkuperään verrattuna ilmenee, mutta havaintojen vähäisyyden vuoksi aikaeron suuruutta ei voi määritellä.

Aikaisemmin Punkaharjulla seurattiin luonnossa kasvavien puiden pakkasenkestävyyden vuotuista kulkua. Tällöin todettiin, että puiden pakkasenkestävyydellä on turvallinen varmuusmarginaali kunkin ajankohdan minimilämpötilaan. Kolmena eri vuotena tehdyt havainnot osoittavat myös, että karaistumisen ajankohta vaihteli useita viikkoja eri vuosien välillä (Koski 1985). Tästä voidaan tehdä se päätelmä, että kasvukauden lämpöolot vaikuttavat kehityskulun nopeuteen. Varsinaiseen kasvuun ja kehitykseen tarvitaan lämpöä, mutta karaistuminen vaatii vähän nollan yläpuolella olevia lämpötiloja.

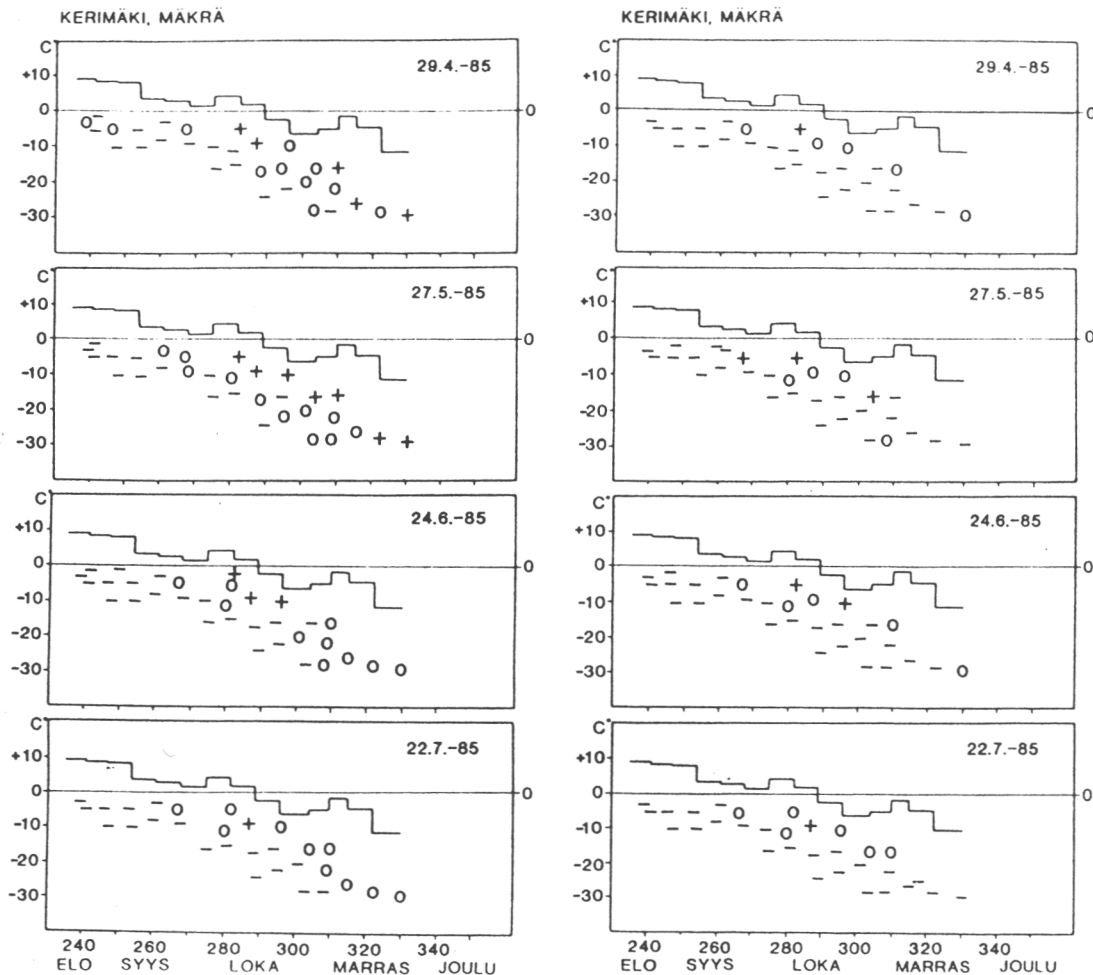
Yllä mainitut tulokset ovat eräänlaisia sivutuotteita vuosirytmitutkimuksista. Näiden tutkimusten merkittävintä tulos on se, että puilla näyttää olevan laaja joustovara luonnossa esiintyvää ilmaston vaihtelua vastaan. Todettu juurten karaistumisen myöhäisyys ei paljon haittaa, koska maan lämpötila ei yleensä laske kovin alas. Taimituotannossa ja taimien käsittelyssä saatetaan kuitenkin törmätä edellä kuvattuihin ilmiöihin.

PINUS SYLVESTRIS
PUNKAHARJU 1985
VERSO

KOE 1076/2

PINUS SYLVESTRIS
PUNKAHARJU 1985
JUURET

KOE 1076/2



Kuva 3. Verson ja juuren pakkasenkestävyys eri aikoina kylvetyillä Kerimäen alkuperää olevilla männyn taimilla. Kylvöajat merkitty kuhunkin laatikkoon. Vaaka-akselilla aika päivinä vuoden alusta. Pystyakselilla lämpötila. Merkkien +, o ja - sijainti asteikolla ilmoittaa kokeen ajankohdan ja käsittelylämpötilan.
+ = kaikki taimet kestivät käsittelyn vahingoittumatta
o = taimissa näkyviä vaurioita tai osa kuollut
- = kaikki taimet kuolivat.
Murtoviiva osoittaa kyseisen viikon minimilämpötilan ulkona.

PINUS SYLVESTRIS
PUNKAHARJU 1985
VERSO

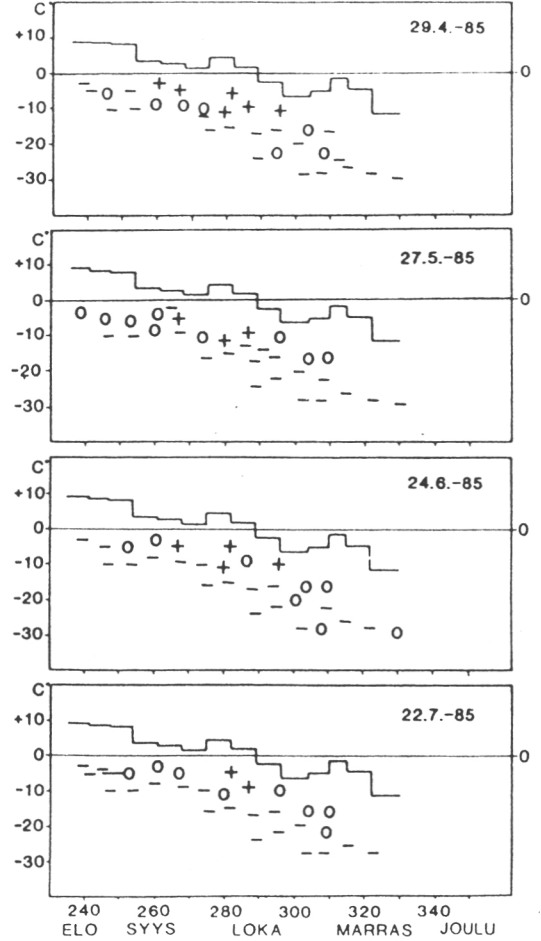
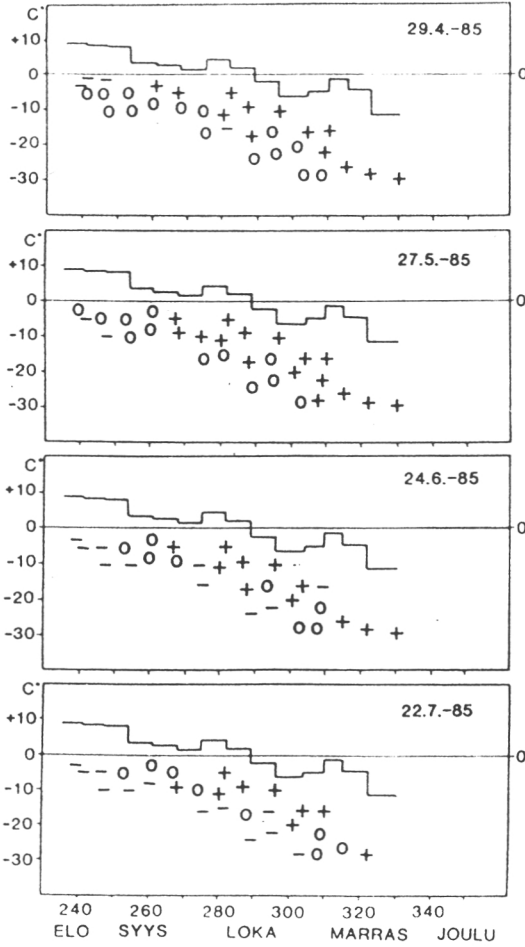
KOE 1076/2

PINUS SYLVESTRIS
PUNKAHARJU 1985
JUURET

KOE 1076/2

TROMSSA, NORJA

TROMSSA, NORJA



Kuva 4. Verson ja juuren pakkasenkestävyys eri aikoina kylvetyillä Tromsan alkuperää olevilla männyn taimilla. Merkinnot samat kuin kuvassa 3.

Liian eteläisiä alkuperiä tai loppukesän typpilannoituksia on tuskin enää varaa kokeilla kaupallisessa tuotannossa. Useamman sadon tuottaminen vuoden mittaan, kasvun keskeyttäminen keinotekoisella yönpidennyksellä, kennotaimien talvisäilytys kokonaan maanpinnalla ja ilman lumisuoja sekä taimien kylmävarastointi ovat sellaisia tekijöitä jotka yksin tai yhdistelminä voivat huonontaa taimien talvehtimista ja jatkokehitystä. Männyn taimilla todettu jälkivaikutus on tutkimuskohteena mielenkiintoinen, mutta metsänviljelyssä se voi tuottaa epämiellyttäviä seurauksia. Ajatellaan tehdyksi puolenkesän pieniä pottitaimia, jotka viedään seuraavana keväänä metsään. Jos tämä kesä on normaalia kylmempi, taimet eivät ehkä saakaan edellisen kesän vajausta takaisin, vaan jäävät aikataulustaan jälkeen eivätkä ehdi riittävästi karaistua talven tuloon mennessä. Tähänastisissa kokeissa kaikki kylvöajat ennen juhannusta ovat johtaneet riittävän aikaiseen karaistumiseen. Jos halutaan ns. rationaalisoinnin nimissä käyttää suuresti luonnollisesta poikkeavia kylvöaikoja, on varmaan aiheellista tutkimuksin selvittää miten mahdolliset häiriöt vuosirytmissä ja karaistumisessa vältetään.

Kirjallisuusviitteet

- Koski, V. ja 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 rauduskoivun taimiin. Commun. Inst. For. Fenn. 105:1-34.
- Koski, V. 1985. The timing of hardening and dehardening of forest trees. Acta Horticulturae 168:117-124.
- Koski, V. ja Sievänen, R. 1985. Timing of growth cessation in relation to the variations in the growing season. Kirjassa Tigerstedt, Puttonen ja Koski, toimittajat. Crop Physiology of Forest Trees, Yliopistopaino. Helsinki. s. 167-193.

FM Hannu Raitio
Metsäntutkimuslaitos
Parkanon tutkimusasema

PAKKASKESTÄVYYS JA RAVINTEET

Pohjoisissa oloissa kylmänkestävyys on yksi keskeisimmistä tekijöistä kasvien kasvun ja elossa säilymisen kannalta. Se on funktio kasvien kyvystä välttää solunsisäistä ja sietää solunulkoista jäämuodostusta (Weiser 1970, Brown 1978). Kasvien kylmänkestävyys vaihtelee paitsi lajikohtaisesti, myös kasvinosien, kasvien fysiologisen kunnon ja iän sekä vuodenaikojen mukaan (Ulmer 1937, Glerum 1973, Cannell & Shephard 1982, Koski 1984). Kasvutekijöistä ravinnetaloudella on puolestaan oleellinen vaikutus kasvien fysiologiseen kuntoon. Tästä huolimatta kasvien kylmänkestävyyden ja ravinnetalouden välisiin vuorosuhteisiin on kiinnitetty huomiota suhteellisen niukasti. Useimmat ravinteita ja pakkaskestävyyttä käsittelevät tutkimukset keskittyvät tarkastelemaan kasvien typpi-, fosfori- ja/tai kaliumtaloutta (Hellergren 1981, Pellett & Carter 1981). Tosin jo 1930-luvulta lähtien on myös hivenravinteilla havaittu olevan vaikutuksia kasvien pakkaskestävyyteen (Shkolnik 1984).

Ravinteiden vaikutuksia kasvien pakkaskestävyyteen on tutkittu pääasiassa hedelmäpuiden ja ruohovartisten kasvien osalta (Pellett & Carter 1981). Havupuiden osalta vastaavia tutkimustuloksia on varsin niukasti käytettävissä (taulukko 1).

Yleisesti tunnettuna tosiasiana pidetään, että korkea typpipitoisuus alentaa kasvien pakkaskestävyyttä. Tästä syystä ei suositella kasvukauden lopulla tehtäviä typpilannoituksia. Kirjallisuuden analysointi osoittaa, että ko. käsitys ei ole kaikissa oloissa täysin paikkansa pitävä. Sama tosiasia koskee myös kaliumia ja fosforia (Pellett & Carter 1981). Sen sijaan hivenravinteiden vaikutuksissa kasvien pakkaskestävyyteen kirjallisuudessa esitetään ainoastaan positiivisia vaikutuksia. Hivenravinteista sinkki, kupari ja boori ovat eniten tutkittuja. Positiivisia vaikutuksia on todettu myös mangaanilla, molybdeenillä ja alumiinilla (Shkolnik 1984).

Taulukko 1. Typpi-, fosfori- ja kaliumlannoituksen vaikutus havupuiden pakkaskestävyyteen, + = pakkaskestävyys kasvaa, - = pakkaskestävyys alenee, 0 = ei vaikutusta, +0 = kahden eri kokeen tulokset tai saman kokeen eri konsentraatioiden vaikutukset.

Laji	Viite	NPK	N	P	K
<i>Abies grandis</i> (D. Don ex Lamb) Lindl.	Benzian et al. 1974		0		
<i>Chamaecyparis obtusa</i> E.	Kawana et al. 1964	+			
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don	Kawana et al. 1964	+			
<i>Juniperus chinensis</i> L. 'Hetzii'	Pellett and White 1969		0		
<i>Picea</i> A. Dietr.	Aldhous 1972		+0		+
<i>Picea abies</i> (L.) Karst	Kopitke 1941				+
	O'Carrol 1973				-
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carriere	Malcolm and Freezaillah 1975			-	
	Benzian 1966		+		+
	Benzian et al. 1974		-		0
<i>Pinus</i> L.	Aldhous 1972		+0		+
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	Kopitke 1941				+
<i>Pinus strobus</i> L.	Kopitke 1941				+
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Christersson 1975				0
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	Benzian 1966		+		+
	Benzian et al. 1974		0		
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Koskela 1970		0	0	+
<i>Picea abies</i> Karst.	Koskela 1970		±	+	+
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Koskela 1970		0	+	0

Kasvien kokonaishiilihydraattipitoisuus lisääntyy pakkaskestävyyden kasvaessa (Dexter 1935, Kopitke 1941, Weiser 1970). Samanaikaisesti kasveissa tapahtuu monia muitakin biokemiallisia muutoksia, jotka eivät välttämättä ole yhteydessä pakkaskestävyyden muutosten kanssa. Tästä syystä olisi tärkeää tietää vaikutusmekanismit, jolloin voitaisiin varmistua siitä, mitkä kulloisistakin biokemiallisista muutoksista liittyvät pakkaskestävyyteen. Ravinteiden osalta tunnettuna tosiasiana on pidetty mm. sitä, että liukoisten orgaa-

nisten tyyppiyhdisteiden pitoisuus lisääntyy pakkaskestävyyden kohotessa. Tarkemmat tutkimukset ovat kuitenkin osoittaneet, että liukoisten orgaanisten tyyppiyhdisteiden akkumulaation ja pakkaskestävyyden välillä ei ole riippuvuutta (Pellett & Carter 1981).

Useat yleistetyt johtopäätökset ravinteiden vaikutuksista kasvien pakkaskestävyyteen perustuvat tuloksiin, joissa paikallisilla olosuhteilla on ollut ratkaiseva vaikutus. Lisäksi havaitut vaurioiden määrälliset ja laadulliset erot, jotka saattavatkin johtua muiden tekijöiden aiheuttamista kylmänkestävyyden eroista kuin käytetyistä ravinnekäsittelyistä, tulkitaan usein kuitenkin ravinteiden aiheuttamiksi. Näin ollen yksiselitteisiä, yleistettäviä tuloksia ravinteiden ja kasvien pakkaskestävyyden välisistä vuorosuhteista on varsin niukasti käytettävissä.

KIRJALLISUUS

- ALDHOUS, J.R. 1972. Nursery practice. Bul. For. Commn. No 43, p. 38. London.
- BENZIAN, B. 1966. Effects of nitrogen and potassium concentrations in conifer seedlings on frost damage. Extracted from Report on Rothamsted Expt. Sta., Harpenden. Herts. England, p. 58-59. (For. Abstr. 28:510).
- BENZIAN, F., BROWN, R.M. and FREEMAN, S.C.R. 1974. Effect of late season top dressing of N (and K) applied to conifer transplants in the nursery on their survival and growth on British forest sites. Forestry 47:153-184.
- BROWN, G.N. 1978. Control of cold hardiness in tree shoots. Teoksessa: Li, P.H. and Sakai, A. (Eds.). Plant cold hardiness and freezing stress. s. 297-304.
- CANNELL, M.G.R. and SHEPHARD, L. J. 1982. Seasonal changes in the frost hardiness of provenances of *Picea sitchensis* in Scotland. Forestry 55:137-153.
- CHRISTERSSON, L. 1975. Frost-hardiness development in *Pinus silvestris* L. seedlings at different levels of potassium and calcium fertilization. Can. J. For. Res. 5:738-740.
- GLERUM, C. 1973. Annual trend in frost hardiness and electrical impedance for seven coniferous species. Canad. J. Plant Sci. 53:881-889.
- HELLERGREN, J. 1981. Frost hardiness development in *Pinus silvestris* seedlings in response to fertilization. Physiol. Plant. 52:297-301.
- KAWANA, A., NAKAHARA, M., SUGIMOTO, B. and HURUHATA, H. 1964. The effect of fertilization on the growth and frost damage of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa* Endl.). J. Jap. For. Soc. 46:355-363.
- KOPITKE, J.C. 1941. The effect of potash salts upon the hardening of conifer seedlings. J. For. 39:555-558.
- KOSKELA, V. 1970. Havaintoja kuusen, männyn, rauduskoivun ja siberialaisen lehtikuusen halla- ja pakkaskuivumisvaurioista Kivisuon metsänlannoituskoealalla. Summary: On the occurrence of various frost damages on Norway spruce, Scots pine, silver birch and siberian larch in the forest fertilization experimental area at Kivisuo. Folia For. 78:1-25.

- KOSKI, V. 1984. Puiden vuosirytm ja pakkasenkestävyys. Summary: The annual rhythm and forest resistance in forest trees. Oulanka Reports 4:34-37.
- LI, P.H. and SAKAI, A. (Eds.) 1978. Plant cold hardiness and freezing stress. Mechanisms and crop implications. 416 s. New York, San Francisco, London. Academic Press.
- MALCOLM, D.C. and FREEZAILLÁH, B.C.Y. 1975. Early frost damage on Sitka spruce seedlings and the influence of phosphorus nutrition. Forestry 48:139-145.
- O'CARROL, N. 1973. Chemical weed control and its effect on the response to K fertilization. Irish For. 29:20-31.
- PELLETT, H.M. and CARTER, J.V. 1981. Effect of nutritional factors on cold hardiness of plants. Horticultural reviews 3:144-171.
- ULMER, W. 1937. Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und Fichte. Unter Berücksichtigung von osmotischen Wert, Zuckerspiegel und Wassergehalt. Jahrb. Wiss. Bot. 84:553-592.
- WEISER, C.J. 1970. Cold resistance and injury in woody plants. Science 169(3952):1269-1278.

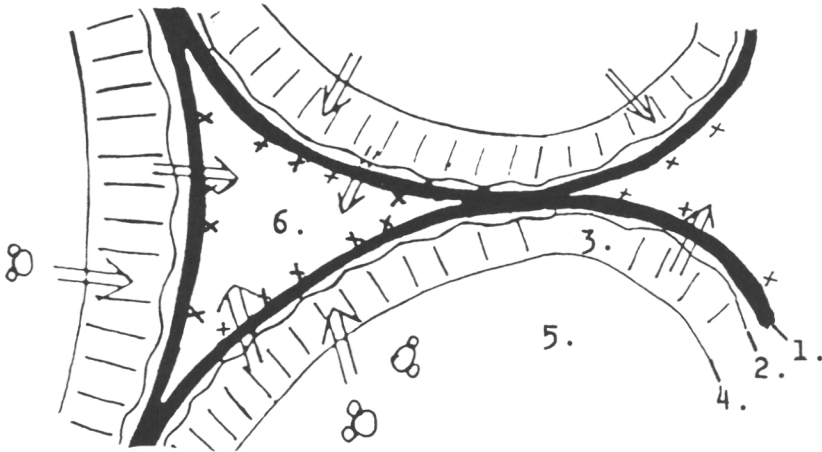
FK Tapani Repo
 Metsäntutkimuslaitos
 Suonenjoen tutkimusasema

PAKKASKESTÄVYYDEN MITTAUSMENETELMÄT

Puiden talveentumisen ja suveentumisen aikana soluissa tapahtuu fysiologisia, biofysikaalisia ja biokemiallisia muutoksia. Niiden seurauksena solukalvojen rakenne ja toiminta sekä soluissa olevan vesiliuoksen rakenne ja ominaisuudet muuttuvat siten, että ilmastoon sopeutuneet lajit kestävät jäätymisestä ja alhaisesta lämpötilasta aiheutuvat rasitukset.

Puiden karaistuessa solujen vesipitoisuus alenee, entsyymitoiminta heikkenee ja tapahtuu solukalvojen rakennemuutoksia. Vesipitoisuuden pienentyessä liuokset väkevöityvät, jolloin niiden jäätympiste alenee. Soluissa syntetisoituu jäätyminenestoaineita, jotka estävät jääkiteiden kasvua, sekä kokoa että kasvupaikkaa. Muutoksien seurauksena solun sisäpuolen jään muodostuminen estyy karaistumiskykyisillä kasvilajeilla.

Lämpötilan laskiessa muutamia asteita 0°C alapuolelle tapahtuu soluväleissä olevan vesiliuoksen alijäähtyminen ja jäätyminen (ekstrasellulaarinen jäätyminen). Karaistuneen solukon solun ulkopuolinen jäätyminen ei ole tuhoisa. Sen sijaan karaistumattoman solukon ekstrasellulaarinen jäätympiste on liki solukon vaurioitumislämpötilaa, joten syy-seuraussuhde on ilmeinen. Vesi virtaa ekstrasellulaarisen jäätyminen seurauksena solun sisäpuolelta solun ulkopuolelta jäätä kohden tasoittaen höyrynpaineiden eroa. Jäätyminenestoaineet pyrkivät estämään jääkiteiden kasvua soluväleissä ja solukalvojen oletettujen aukkojen kautta solun sisälle. Solun sisäosan vesiliuos alijäähtyy. Mikäli edellä kuvatussa tilanteessa ei saavuteta sisä- ja ulkopuolen välillä tasapainoa, tapahtuu sisäosan vesiliuoksen kiteytyminen. Se tuhoaa kalvorakenteita mekaanisen stressin, kuivuusstressin ja/tai jonkin muun tekijän esim. kiteytymisen yhteydessä syntyvän



Kuva 1. Kaavamainen kuva kasvisolukosta. Nuolet osoittavat veden virtaussuunnan soluväleissä tapahtuneen kiteytymisen seurauksena. Solunseinä (1), plasmalemma (2), soluplasma (3), tonoplasti (4), vakuoli (5) ja kiteytymisen alkamiskohta (x).

sähköimpulssin seurauksena. Kun vaurioitunut solukko sulatetaan, solukalvojen toimintakyky ei palaudu ennalleen. Kalvot menettävät puoliläpäisevyytensä, jolloin solun sisä- ja ulkopuolen välinen konsentraatioero tasoittuu.

Pakkaskestävyyden mittaamenetelmät perustuvat soluisa ja erityisesti solukalvoissa tapahtuvien rakenteellisten ja toiminnallisten sekä niiden seurausvaikutusten mittaamiseen. Menetelmät voidaan jakaa kahteen pääluokkaan.

A. Menetelmät, joissa ei käytetä simuloitua kylmästressiä.

B. Menetelmät, joihin on liitetty laboratoriossa tehtävä kylmäsimulointi.

Pakkaskestävyyden määrittäminen em. luokissa ovat pääosin erilaisia. Monissa A-luokkaan kuuluvissa tunnuksissa on havaittu vuodenaikaisvaihtelua, jonka perusteella on toisaalta selitetty karaistuneisuuden

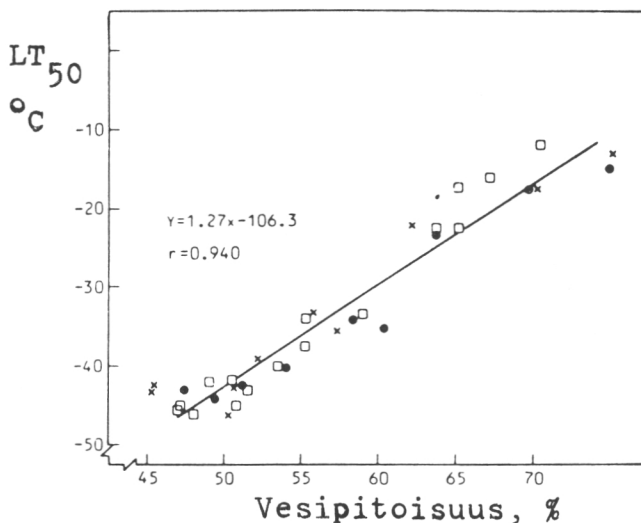
muutoksia. Syy-seuraussuhteet ovat usein jääneet epäselviksi. Siksi puiden pakkaskestävyyden määrittämiseksi on liitetty tavallisesti laboratorioissa tehtävä pakkaskestävyyden mittaustutkimus. Seuraavassa on esitetty tavallisimmin käytetyt luokkiin A ja B kuuluvat kasvien pakkaskestävyyden mittaustutkimukset.

A. 1. Monissa biokemiallisissa tunnuksissa on havaittu vuodenaikaisvaihtelua, jonka tiedetään ja toisaalta on oletettu liittyvän karaistuneisuuden muutoksiin. Näiden soluissa syntetisoitavien aineiden vaikutukset kohdistuvat lähinnä solukalvojen veden ja jään läpäisykykyyn sekä sytoplasman veden jäätyksen estoon. Tällaisia aineita ovat mm. erilaiset sokerit (Kaurin et al. 1981, Sutinen 1985), proteiinit/entsyymit, aminohapot, urea, glykolit, tanniinit ja askorpiinihappo (mm. Weiser 1970, Sutinen 1987). Lisäksi lipidien tyydyttyneisyysaste ja proteiinien SH-ryhmät vaikuttanevat pakkasen sietokykyyn (Levitt 1980).

2. Eräillä kasvilajeilla (esim. Amelanchier alnifolia) on havaittu erityisesti suveentumisvaiheen aikana kuiva-ainepitoisuuden ja pakkaskestävyyden välillä hyvä korrelaatio ($r^2=0.9$, $p<0.05$) (Kaurin et al. 1984). Kuiva-ainepitoisuuden pienentyessä pakkaskestävyys heikkenee. Ilmiö johtunee solujen vapaan veden määrän lisääntymisestä, jolloin niiden jäätympiste kohoaa. Havupuiden silmujen, neulasten ja oksien kuiva-ainepitoisuutta ja pakkaskestävyyttä ei ole useinkaan mitattu samanaikaisesti (esim. Rosvall-Åhnebrink 1978, Hulsten 1980, paitsi Toivonen 1986)(kuva 2).

3. Osmoottisen paineen kohoaminen talveentumisen aikana ja aleneminen suveentumisen aikana (mm. Levitt & Scarth 1936a, Levitt 1980) liittyvät solukon vesipitoisuuden ja jäätyminenestoaineiden (sokerit, urea jne.) konsentraatioiden muutoksiin. Osmoottisen paineen määrittämismenetelmiä ovat (Levitt & Scarth 1936a):
 a. Kryoskooppinen menetelmä.
 b. Plasmolyttinen menetelmä.

4. Solukalvojen elektrolyyttien ja polaaristen "ei-elektrolyyttien" läpäisykyvyn lisääntymisen on havaittu korreloivan pakkaskestävyyden muutoksien kanssa (mm. Levitt & Scarth 1936b, Levitt 1980). Kalvojen läpäisykyky voidaan määrittää esimerkiksi



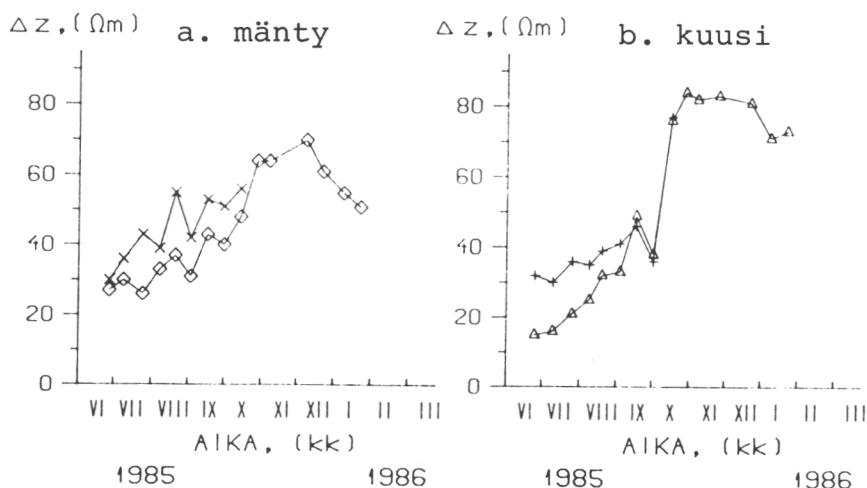
Kuva 2. Tuomipihlajan (saskatoon-berry) kukkasilmujen kosteuspitoisuuden ja pakkaskestävyyden välinen korrelaatio (Junttila et al. 1983).

plasmolyysiä seuraavan deplasmolyysin avulla.

5. Kaksivuotiaiden Douglas kuusen taimien fotosynteesi korreloi pakkaskestävyyden kanssa talveentumisen 1. vaiheen ja suveentumisvaiheen aikana (Timmis 1976). Taimien karaistuessa fotosynteesiaktiivisuus heikkenee ja suveentumisvaiheen aikana päinvastoin. Ilmiöiden syy-seuraussuhde ei ole kuitenkaan yksiselitteinen.

6. Eri kasvinosien impedanssiarvoissa on havaittu vuodenaikaisvaihtelua, joka voi johtua solunesteiden väkevyyden muutoksista ja/tai solurakenteissa (esim. solukalvot) tapahtuvista muutoksista. Mm. neulasten ja versojen impedanssi kohoaa talveentumisen aikana (mm. van den Driessche 1970, Glerum 1973 ja 1980, Pelkonen & Glerum 1985, Repo et al. 1984, kuva 3). Selvää korrelaatiota pakkaskestävyyden kanssa ei toistaiseksi ole osoitettu. Menetelmän hankaluutena on, että myös muut kuin karaistumiseen liittyvät tapahtumat voivat aiheuttaa solukon impedanssin muuttumisen.

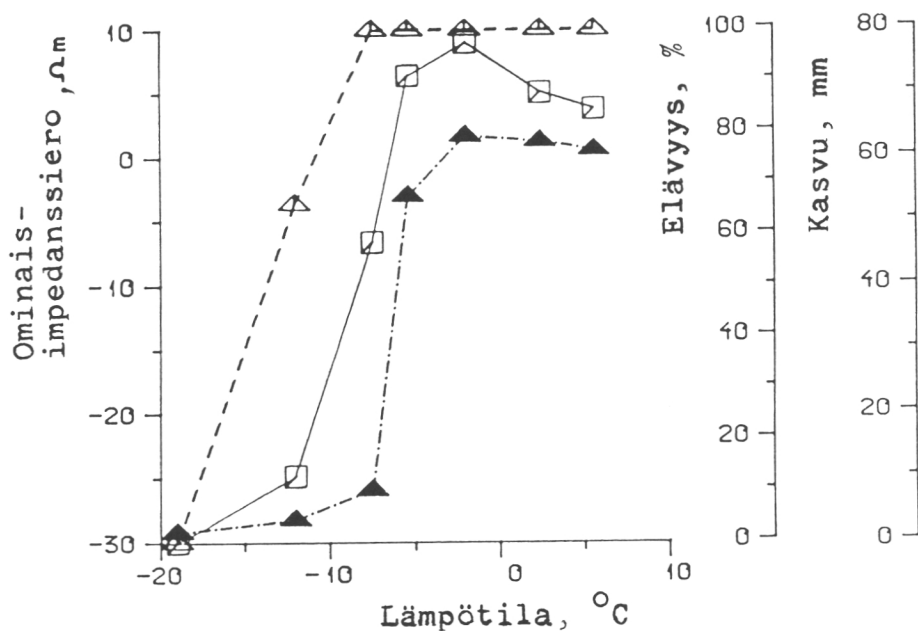
B. 1. Pakkastestin jälkeen arvioitu elävyys on vanhin ja yleisimmin käytetty pakkaskestävyyden määri-



Kuva 3. (a) Männyn (*Pinus sylvestris* L.) uuden (-◇-) ja vuoden ikäisen (-x-) kasvaimen sekä (b) kuusen (*Picea abies*) uuden (-Δ-) ja vuoden ikäisen (-+-) kasvaimen ominaisimpedanssin vuodenaikaisvaihtelu Suonenjoella ($f=1$ kHz).

tysmenetelmä (mm. Christersson 1978, Levitt 1980, Menzies et al. 1981). Se perustuu silmävaraiseen tai mikroskooppiseen vaurioinventointiin. Käytössä on erilaisia vaurioluokitustapoja, kuten 0/1, 0-3 ja 0-5, missä 0 vastaa elävää tai vaurioitumatonta kasvia tai kasvinosaa ja 1,3,5 kuollutta kasvia tai kasvinosaa. Pakkaskestävyyttä kuvataan mm. tunnuksilla LT_{10} , LT_{50} ja LT_{100} (10 %, 50 % ja 100 % taimista kuollut) (kuva 4). Menetelmän heikkoutena on silmävaraisen arvioinnin epäluotettavuus.

2. Kasvun mittaus. Pakkaskäsittelyn jälkeen suotuisiin kasvuoloihin siirretyt soluvaurioita kärsineet kasvit kasvavat heikommin kuin vaurioitumattomat (mm. Glerum 1973, Pelkonen & Glerum 1985, Repo & Pelkonen 1986) (kuva 4). Kasvit saattavat olla silminnähden vaurioitumattoman näköisiä. Toisaalta kasvun luontainen vaihtelu on yleensä huomattavaa, mikä heikentää menetelmän tarkuutta.



Kuva 4. Yksivuotiaiden männyn (*P. sylvestris*) taimien pakkaskestävyyden määrittäminen elävyyden (-△-), kasvun (-□-) ja verson ominaisimpedanssieron (-▲-) avulla suveentumisvaiheen aikana (Repo & Pelkonen 1986).

3. Impedanssi-menetelmä. Pakkasvaurioiden seurauksena solukon sähkönjohtokyky kasvaa ts. impedanssi pienenee. Ilmiö johtuu solukalvojen vaurioitumisesta, jolloin konsentraatioero solujen sisä- ja ulkopuolen välillä tasoittuu. Impedanssin mittauksissa käytetään erilaisia taajuuksia. Pakkaskestävyyttä kuvataan erilaisilla tunnuksilla esim. 1kHz/1MHz -suhde, ominaisimpedanssiero jne. (kuva 4). 1960-luvulta lähtien menetelmää on käytetty yleisesti eri kasvilajien ja kasvinosien pakkaskestävyyden määrittämiseen (mm. Wilner 1961, Glerum 1973, Greer 1983, Pelkonen & Glerum 1985, Repo & Pelkonen 1986).

4. Suhteellinen johtokyky eli RC-menetelmä (relative conductivity). Vaurioituneesta solukostasta tislattuun veteen tiukuvat elektrolyytit lisäävät liuoksen johtokykyä. RC-arvo (suhteellinen johtokyky) lasketaan yhtälön 1 avulla. Suhteellinen johtokyky pienenee pakkasen aiheuttamien soluvaurioiden seurauksena (mm. Wilner 1961, Aronsson 1975, Green & War-

rington, Feiler 1985, Berrang & Steiner 1985).

$$RC = \frac{\gamma_{\text{keitetty}}}{\gamma_{\text{jäädytetty}}} \cdot 100 \quad (1)$$

missä

γ_{keitetty} = keittämällä tuhotun solukon vesiliuoksen johtokyky
 $\gamma_{\text{jäädytetty}}$ = jäädyttämällä vaurioitettun solukon vesiliuoksen johtokyky

5. Eksotermianalyysi perustuu solukon alijäähtymis- ja jäätymisominaisuuksien mittaamiseen. Alijäähtymistä seuraavan kiteytymisen yhteydessä vapautuu lämpöenergiaa, joka kohottaa solukon lämpötilaa. Menetelmiä ovat:

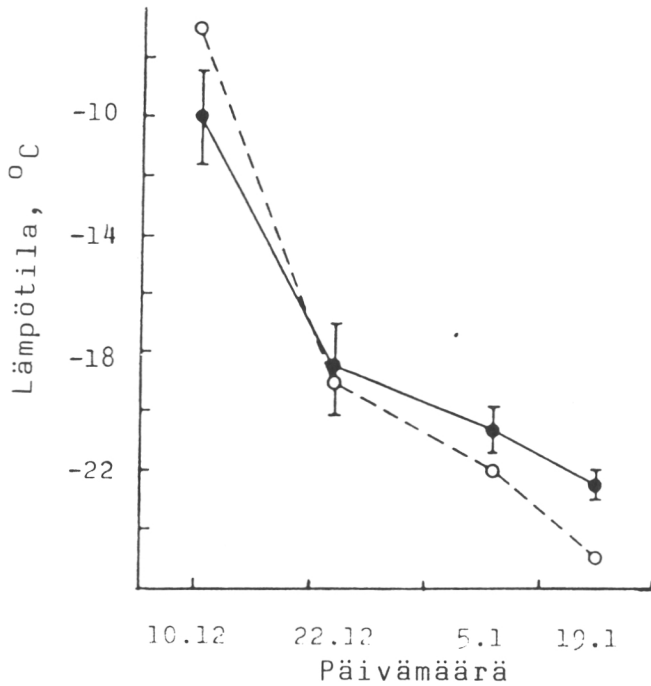
a. solukon lämpötilan mittaus esim. termoelementillä (mm. McLeester et al. 1969, Burke et al. 1976),

b. solukon ja ympäristön lämpötilaeron mittaus (DTA=differential thermal analysis) (mm. Burke et al. 1976, Quamme et al. 1982, Tinus et al. 1985) ja

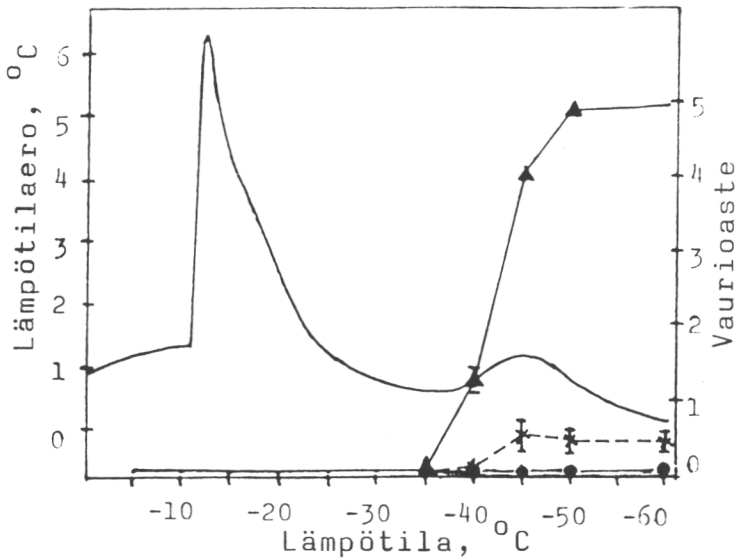
c. kalorimetri (mm. DSC=differential scanning calorimeter)(mm. Burke et al. 1976, Bakradze et al. 1984).

Solun sisäosan jäätyessä syntyvän eksotermin (LTE = low temperature exotherm) esiintyminen korreloi hyvin pakkaskestävyyden kanssa (kuva 5).

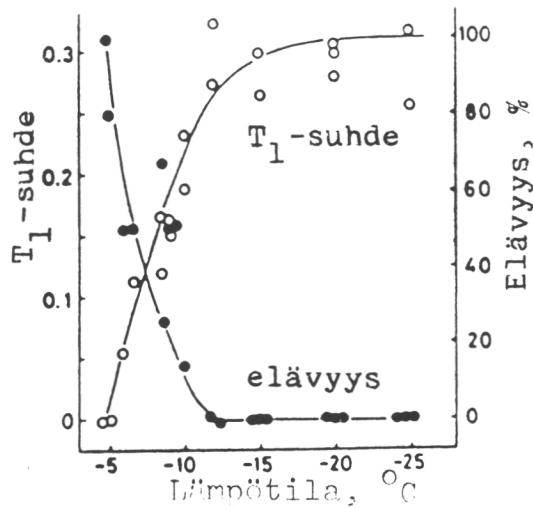
LTE esiintyminen lisää erityisesti jälsikerroksen soluvaurioita. Sen sijaan kaarna-, nila- ja kambiumsolukon näkyvät vauriot ovat vähäisempiä (kuva 6). Ensimmäinen eksotermi havaitaan n. -10°C lämpötilassa ja toinen eksotermi (LTE) n. -40°C . Kaikilla puulaejeilla LTE ei ole havaittu (mm. P.sylvestris). Siten pakkaskestävyyden määrittäminen eksotermianalyysin avulla ei aina ole mahdollista.



Kuva 5. Douglas kuusen elävyyden ja LTE:n avulla määritetty pakkaskestävyys ajan funktiona. Alhaisin lämpötila, jossa ei havaita näkyviä vaurioita (-○-) ja silmun LTE-lämpötila (-●-) ajan funktiona (Tinus et al. 1985).



Kuva 6. 'Starkrimson delicious' omenapuun (*Malus domestica* Borkh.) oksan DTA-käyrä (—). Jälsisolukon (-▲-), nilan ja kambiumin (-x-) sekä kaarnasolukon (-●-) vaurioaste lämpötilan funktiona (Quamme et al. 1982).



Kuva 7. Atsalean (*Rhododendron kiusianum*) kukkasilmujen T_1 -relaksaatioaikojen suhde (○) ja elävyys (●) käsittelylämpötilan funktiona (Kaku et al. 1985). T_1 -suhde = $(T_A - T_B) / T_A$, missä T_A ja T_B ovat T_1 -relaksaatioajat ennen pakkaskäsittelyä ja sen jälkeen.

6. Ydinmagneettinen resonanssi 1. NMR (PMR)-menetelmä (nuclear/proton magnetic resonance). Magneettikentässä olevan näytteen dipoliytimet viritteään radiotaajuisen signaalin avulla. Ytimien relaksaatioaikojen (T_1 ja T_2) perusteella voidaan näytteestä laskea mm. nestemäisen veden määrä, veden jakaantuminen eri fraktioihin ja diffuusiokertoimen muutos solun sisä- ja ulkopuolen välillä vaurioiden seurauksena (mm. Stout & Steponkus 1977, Anisimov & Ionenko, Kaku et al. 1984 ja 1985) (kuva 7).

7. TTC-menetelmä. Vaurioituneista soluista vuotavat pelkistävät aineet aiheuttavat värittömän trifenyylitetrazoliumkloridin (TTC) pelkistymisen punaiseksi. Reaktio voidaan mitata spektrofotometrisesti (mm. Nyström 1984, Sutinen 1986).

Lähdeviitteet

- Anisimov, A.V. & Ionenko, I.F. 1984. Diagnosis of the resistance of plant cells at low temperatures by the pulsed nuclear magnetic resonance method. *Biophysics* vol. 29(4): 729-733.
- Aronsson, A. 1975. Influence of photo- and thermoperiod on the initial stages of frost hardening and dehardening of phytotron-grown seedlings of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Studia Forestalia Suecica* 128: 1-20.
- Bakradze, N.G., Metreveli, I.M., Keshelashvili, L.V. & Moistsrapishvili, K.M. 1984. Thermodynamics of the processes in plant tissues on cooling. *Biophysics* vol. 29(6): 1129-1134.
- Berrang, P.C. & Steiner, K.C. 1986. Seasonal changes in the cold tolerance of pitch pine. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 408-410.
- Burke, M.J., Gusta, L.V., Quamme, H.A., Weiser, C.J. & Li, P.H. 1976. Freezing and injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 27: 507-528.
- Christersson, L. 1978. The influence of photoperiod and temperature on the development of frost hardiness in seedlings of *Pinus silvestris* and *Picea abies*. *Physiological Plantarum* 44: 288-294.
- Driessche van den, R. 1970. Measurement of frost hardiness in Douglas fir at three nurseries by the electrical method. *Forestry Chronicle* vol. 46(1): 65-66.
- Feiler, S. 1985. Einflüsse von Schwefeldioxid auf die Membranpermeabilität und Folgen für die Frostempfindlichkeit der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). *Flora* 177: 217-226.
- Glerum, C. 1973. Annual trends in frost hardiness and electrical impedance for seven coniferous species. *Canadian Journal of Plant Sciences* 53: 881-889.
- Glerum, C. 1980. Electrical impedance techniques in physiological studies. *New Zealand Journal of Fo-*

resty Science 10(1): 196-207.

- Green, L.M. & Warrington, I.J. 1978. Assessment of frost damage in radiata pine seedlings using the diffusate electroconductivity technique. New Zealand Journal of Forestry Science 8(3): 344-350.
- Greer, D.H. 1983. Electrical impedance ratio technique for rapid assessment of frost damage in Pinus radiata. New Zealand Journal of Forestry Science 13(1): 72-79.
- Hulten, H. 1980. Ts-halt ett mått på invintring. Sveriges skogshögskolans notiser 2: 1-4.
- Junttila, O., Stushnoff, C. & Gusta, L.V. 1983. Dehardening in flower buds of saskatoon-berry, Ame-lanchier alnifolia, in relation to temperature, moisture content, and spring bud development. Canadian Journal of Botany 61(1): 164-170.
- Kaku, S., Iwaya-Inoue, M. & Gusta, L.V. 1984. Relationship of nuclear magnetic resonance relaxation time to water content and cold hardiness in flower buds of evergreen azalea. Plant & Cell Physiology 25(6): 875-882.
- Kaku, S., Iwaya-Inoue, M. & Gusta, L.V. 1985. Estimation of the freezing injury in flower buds of evergreen azaleas by water proton nuclear magnetic resonance relaxation times. Plant & Cell Physiology 26(6): 1019-1025.
- Kaurin, A., Junttila, O. & Hansen, J. 1981. Seasonal changes in frost hardiness in cloudberry (Rubus chamaemorus) in relation to carbohydrate content with special reference to sucrose. Physiological Plantarum 52: 310-314.
- Kaurin, A., Stushnoff, C. & Junttila, O. 1984. Cold acclimation and dormancy of Amelanchier alnifolia. Journal of American Society of Horticultural Sciences 109(2): 160-163.
- Levitt, J. & Scarth, G.W. 1936a. Frost hardening studies with living cells. I. Osmotic and bound water changes in relation to frost resistance and the seasonal cycle. Canadian Journal of Research 14(8), sec. c.:267-284.

- Levitt, J. & Scarth, G.W. 1936b. Frost hardening studies with living cells. II. Permeability in relation to frost resistance and the seasonal cycle. *Canadian Journal of Research* vol. 14(8), sec.c.: 285-305.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. 2. painos. Academic Press, Inc. 497 s.
- McLeester, R.C., Weiser, C.J. & Hall, T.C. 1969. Multiple freezing points as a test for viability of plant stems in the determination of frost hardiness. *Plant Physiology* 44: 37-44.
- Menzies, M.I., Holden, D.G., Green, L.M. & Rook, D.A. 1981. Seasonal changes in frost tolerance of Pinus radiata seedlings raised in different nurseries. *New Zealand Journal of Forestry Science* 11(2): 100-111.
- Nyström, C. 1984. TTC-metoden ett sätt att upptäcka rotskador. *Sveriges Skogshögskolans notiser* 5: 1-4.
- Pelkonen, P. & Glerum, C. 1985. Poplar clonal variation in frost hardiness and electrical impedance during the fall. *Forest Research Report* no. 112: 1-12.
- Quamme, H.A., Chen, P.M. & Gusta, L.V. 1982. Relationship of deep supercooling and dehydration resistance to freezing injury in dormant stem tissues of Starkrimson delicious apple and Siberian C peach. *Journal of American Society of Horticultural Sciences* 107(2): 299-304.
- Repo, T., Mela, M. & Valtanen, J. 1984. Männynver-sosyövälle alttiiden ja vastustuskykyisten taimialkuperien erottaminen neulasten ominaisimpedanssin mittauksella. *Folia Forestalia* 610: 1-11.
- Repo, T. & Pelkonen, P. 1986. Temperature step response of dehardening in Pinus sylvestris seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1(2): 271-284.
- Rosvall-Åhnebrink, G. 1978. Artificiell invintring av skogsplantor i plastväxthus. *Sveriges Lantbruk-*

- suniversitet, interna raporter 14: 153-161.
- Stout, D.G. & Steponkus, P.L. 1977. Quantitative study of the importance of water permeability in plant cold hardiness. *Plant Physiology* 60: 374-378.
- Sutinen, M.L. 1985. Seasonal changes of carbohydrates in Scots pine seedlings. *Aquilo Ser. Botanica* 23: 37-44.
- Sutinen, M.L. 1986. Kennotaimien juurten pakkasvaurioista. Suonenjoen metsäntutkimusaseman tutkimuspäivän esitelmä 30.10.1986.
- Sutinen, M.L. 1987. Puiden pakkasenkestävyyden biokemiallisia perusteita. *Silva Carelica* (käsikirjoitus): 33 s.
- Timmis, R. 1976. Methods of screening tree seedlings for frost hardiness. In: Cannel, M.G.R. & Last, F.H. (ed.) *Tree physiology and yield improvment*. Academic Press, New York. p. 421-435.
- Tinus, R.W., Bourque, J.E. & Wallner, S.J. 1985. Estimation of cold hardiness of Douglas fir and Engelmann spruce seedlings by differential thermal analysis of buds. *Annales of Applied Biology* 106: 393-397.
- Toivonen, A. 1986. Männyn taimien syysväri ja kuiva-ainepitoisuus karaistumisen indikaattorina. Suonenjoen metsäntutkimusaseman tutkimuspäivän esitelmä 30.10.1986.
- Weiser, C.J. 1970. Cold resistance and injury in woody plants. *Science* 169(3952): 1269-1278.
- Wilner, J. 1961. Relationship between certain methods and procedures of testing for winter injury of outdoor exposed shoots and roots of apple trees. *Canadian Journal of Plant Science* 41: 309-315.

FK Tapani Repo
 Metsäntutkimuslaitos
 Suonenjoen tutkimusasema

PUIDEN PAKKASKESTÄVYYDEN MÄÄRITYS IMPEDANSSIMENETELMÄLLÄ

Pakkasen aiheuttamien soluvaurioiden seurauksena solukalvojen veden ja ionien läpäisykyky lisääntyy. Konsentraatioero solun sisä- ja ulkopuolen välillä taasoittuu, kun solukalvot menettävät kykynsä pitää yllä korkeaa solun sisäistä ionikonsentraatiota. Kalvojen rakenteellisten ja toiminnallisten muutoksien seurauksena vaurioituneen solukon sähkönjohtavuus on parempi ja vastaavasti impedanssi alhaisempi kuin vaurioitumattoman solukon.

Impedanssi on vaihtovirtavastus, joka muodostuu resistiivisistä ja reaktiivisista komponenteista. Kasvisoluissa resistiivisiä komponentteja ovat lähinnä solujen sisä- ja ulkopuolien elektrolyyttiliuokset. Reaktiiviset komponentit ovat luonteeltaan kapasitiivisia, joita kasvisoluissa ovat solukalvot ja rajapintojen rajakerrokset. Kapasitiivisia ja resistiivisiä komponentteja voidaan kuvata sähkötekniikasta tutuilla resistoreilla ja kapasitoreilla.

Puiden pakkaskestävyyden mittauksissa ei solukon sähkömallin komponenttien arvoja ole voitu määrittää, vaan yleensä mitataan niiden yhteisvaikutus ns. impedanssin itseisarvo määrättyllä taajuudella. Yleisimmin käytettyjä mittaustaajuuksia ovat 1 kHz ja 1 MHz. Mittaukset tehdään ennen pakkaskäsittelyä ja sen jälkeen (mm. Glerum 1973, Greer 1983, Pelkonen & Glerum 1985).

Mikäli solukkoa kuvaava sähkömalli tunnetaan, voidaan ns. kompleksinen impedanssi (yhtälö 1) laskea.

$$Z = Z_{\text{Re}} + jZ_{\text{Im}} \quad (1)$$

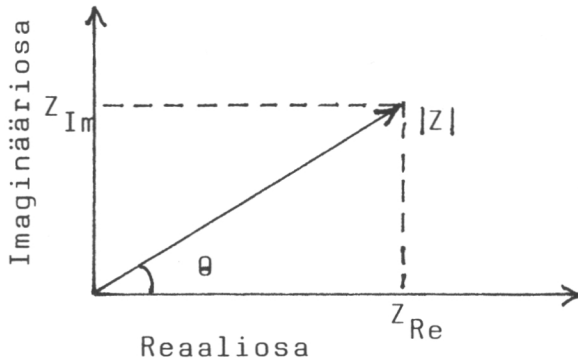
missä Z = kompleksinen impedanssi
 Z_{Re} = impedanssin reaali osa
 Z_{Im} = impedanssin imaginääriosa
 j = imaginääriyksikkö = $\sqrt{-1}$

Impedanssin itseisarvoa ($|Z|$) ja vaihekulmaa (θ) kuvaavat yhtälöt 2 ja 3 (kuva 1).

$$|Z| = \sqrt{Z_{\text{Re}}^2 + Z_{\text{Im}}^2} \quad (2)$$

$$\tan \theta = \frac{Z_{\text{Im}}}{Z_{\text{Re}}} \quad (3)$$

missä $|Z|$ = impedanssin itseisarvo
 θ = impedanssin vaihekulma



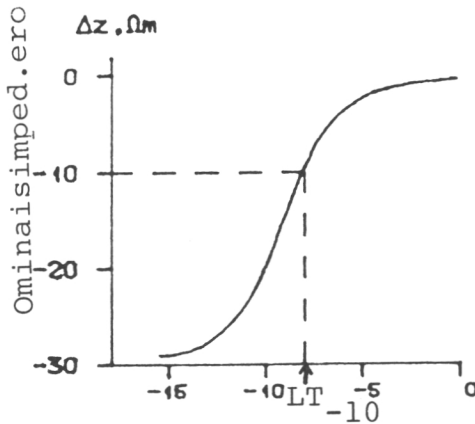
Kuva 1. Impedanssi kaavamaisesti esitettynä.

Impedanssiin vaikuttavia tekijöitä ovat mm. solukko-rakenne, vesipitoisuus, lämpötila, mittauselektrodien ja solukon välinen kontakti, mittausaajuus, elektrodien välimatka ja mittauskohteen poikkipinta-ala.

Suonenjoen tutkimusasemalla tehdyissä kokeissa taimien ja oksien pakkaskestävyys on määritetty kasvaimen ominaisimpedanssieron lämpötilavastekäyrän avulla (kuva 2). Impedanssi mitataan ennen pakkaskäsittelyä ja sen jälkeen ($f=1$ kHz). Saatu impedanssiarvo normeerataan kasvaimen poikkipinta-alan ja elektrodien etäisyyden suhteen (yhtälö 4). Mittauksissa käytettyjen teräs-neulaelektrodien välimatka on 15 mm.

$$\Delta z = \frac{A}{l}(|Z_j| + |Z_e|) \quad (4)$$

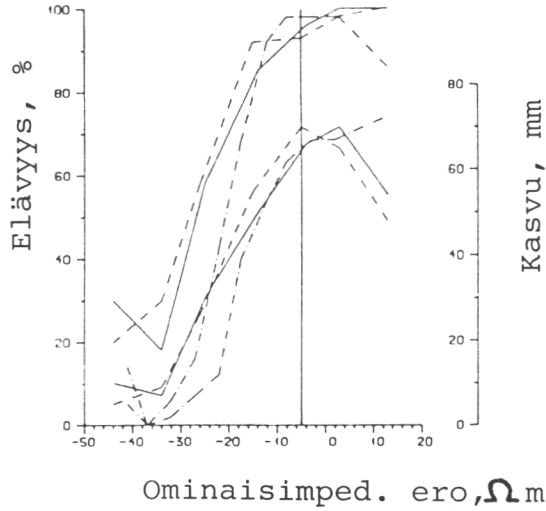
missä Δz = ominaisimpedanssiero $\Omega \text{ m}$
 A = verson poikkipinta-ala mm
 l = elektrodien välimätka mm
 $|Z_j|$ = impedanssi pakkaskäsittelyn jälkeen $\text{k}\Omega$
 $|Z_e|$ = impedanssi ennen pakkaskäsittelyä $\text{k}\Omega$



Kuva 2. Kasvaimen pakkaskestävyyden määrittäminen ominaisimpedanssieron lämpötilavastekäyrän avulla.

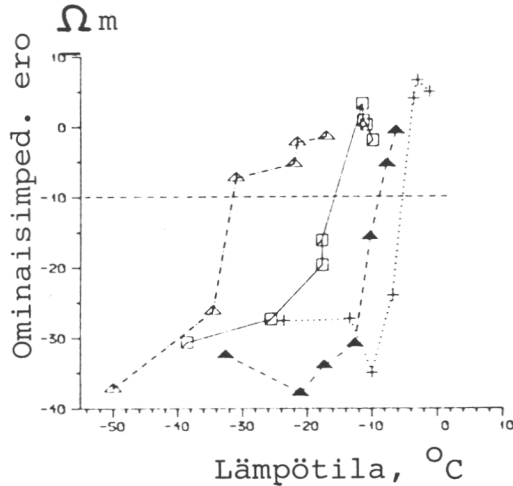
Verson soluvaurioiden lisääntyessä ominaisimpedanssiero pienenee, jolloin yksivuotiaiden suveentumisvaiheessa olevien männyn taimien kuolleisuus kasvaa ja uuden kasvaimen pituuskasvu heikkenee (kuva 3) (Repo & Pelkonen 1986).

Kontrolloiduissa kasvatusoloissa tehdyissä kokeissa havaittiin, että yksivuotiaiden talvitilaisten männyn (*Pinus sylvestris* L.) taimien suveentumisen aikavakio (so. pakkaskestävyys on heikentynyt 63 % alkua lopputilan välisestä erosta) on $+8^\circ\text{C}$ lämpötilassa n. 10 vrk (Repo & Pelkonen 1986). Pakkaskestävyyden heikentyessä ominaisimpedanssieron lämpötilavastekäyrien "kriittinen alue" siirtyi positiivisten lämpötilojen suuntaan (kuva 4). Taimilla havaittiin myös uudelleen karaistumiskykyä ennen pituuskasvun alkamista



Kuva 3. Yksivuotiaiden männyn (*Pinus sylvestris* L.) taimien elävyys (ylemmät käyrät) ja uuden verson pituuskasvu (alemmat käyrät) ominaisimpedanssieron funktiona.

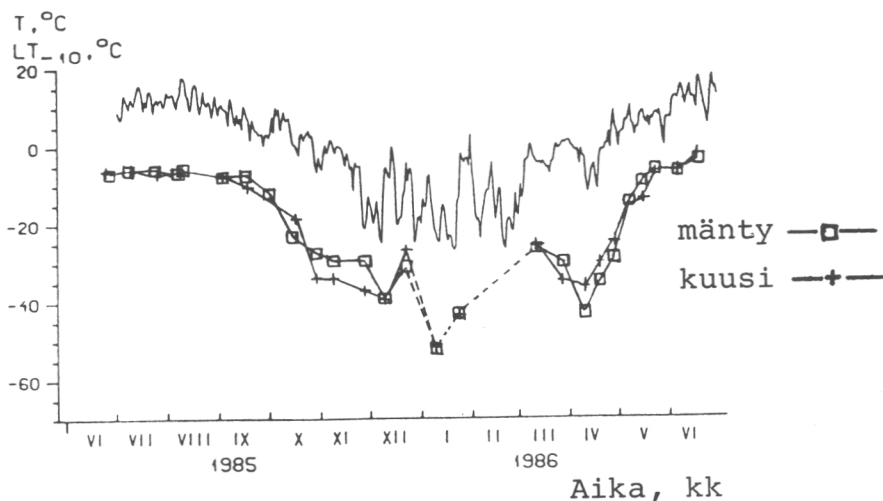
(Repo 1986, käsikirjoitus). Silmun pituuskasvu alkoi, kun edellisen vuoden kasvaimen pakkaskestävyys oli heikentynyt n. -10°C :een.



Kuva 4. Männyn verson ominaisimpedanssiero käsittelylämpötilan funktiona eri ajankohtina suveentumisen aikana. Käyrät vasemmalta oikealle: 5, 11, 25 ja 47 vrk kulunut kokeen alkamisesta.

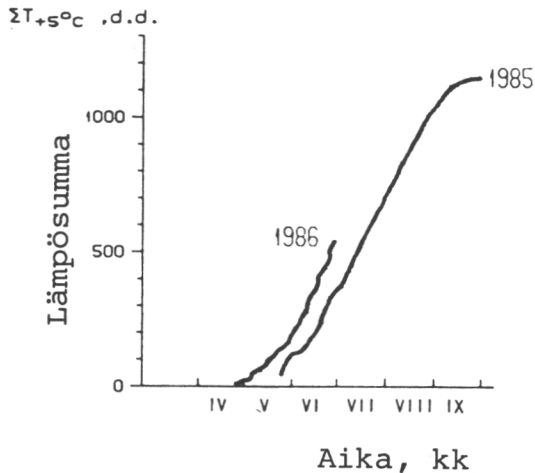
Edellä mainitulla menetelmällä seurattiin luonnon puista kerättyjen männyn (*P. sylvestris*) ja kuusen (*P. abies*) oksien pakkaskestävyyden muutoksia vuosina 1985-1986. Koe aloitettiin kesäkuussa 1985 ja lopetettiin kesäkuussa 1986. Kokeen alkuvaiheessa mitaukset tehtiin sekä uusista että vuoden ikäisistä kasvaimista. Vanhempien kasvainten mittaus lopetettiin talveentumisen alettua, koska uuden ja vanhan verson pakkaskestävyydessä ei havaittu eroja.

Molempien puulajien talveentuminen alkoi vuonna 1985 syyskuun alkupuolella minimilämpötilojen laskiessa 5°C alapuolelle (kuva 5). Talveentumisen alkamisajankohtaan mennessä kertynyt lämpösumma oli n. 1100 d.d. (kuva 6). Talveentumisnopeus oli maksimissaan syys- ja lokakuun vaihteessa - kuusella n. $0.6^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$ ja männyllä n. $0.8^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$. Talviaikainen pakkaskestävyys vaihteli -30°C ja -50°C välillä. Vaihtelu voi johtua talviaikaisessa määrityksessä esiintyvistä ongelmista sekä menetelmän virhelähteistä. Suveentuminen alkoi huhtikuun puolivälissä. Maksimaalinen suveentumisnopeus oli kuusella n. $0.7^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$ ja männyllä n. $1.2^{\circ}\text{C vrk}^{-1}$.



Kuva 5. Männyn ja kuusen oksien pakkaskestävyys sekä vuorokauden minimilämpötila Suonenjoen tutkimusasemalla vuosina 1985-86.

Männyn sivuoksien uusien kasvainten pituuskasvu alkoi noin kaksi viikkoa aikaisemmin kuin kuusen (kuva 7), jonka vuoden ikäisten kasvainten pakkaskestävyys oli heikentynyt kasvun alkamisajankohtaan mennessä n. -5°C :een. Männyn edellisen vuoden kasvainten pakkaskestävyys heikkeni uusien versojen pituuskasvuvaiheen aikana n. -10°C :sta -5°C :een (kuvat 5 ja 7).

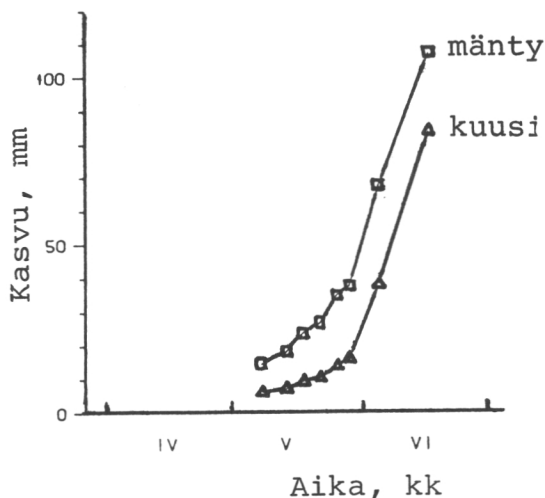


Kuva 6. Lämpösummakertymä ($T > 5^{\circ}\text{C}$) kasvukausina 1985 ja 1986 Suonenjoen tutkimusasemalla.

Pohdiskelua

Ominaisimpedanssieron lämpötilavastekäyrän avulla määritetty pakkaskestävyys vaihteli vuoden aikana kuten esim. elävyyden arviointiin perustuva pakkaskestävyys (vrt. esim. Levitt 1980, Koski 1983). Vaikka mittauksiin liittyi monia ongelmia, menetelmää voidaan pitää kehityskelpoisena.

Sekä kuusen että männyn oksien lajin sisäinen vaihtelu oli huomattava. Oksat kerättiin satunnaisesti eri-ikäisistä puista eri korkeuksilta. Vertaamalla kontrolloiduissa oloissa kasvatettujen taimien impedanssikäyriä "luonnon oksien" käyriin havaittiin, että jälkimmäisissä hajonnat olivat merkittävästi suurem-



Kuva 7. Männyn ja kuusen sivuoksien uusien kasvainten pituuskasvu keväällä 1986. Pisteet ovat 20 oksan keskiarvoja.

mat. Tämä luonnollisesti heikensi pakkaskestävyyden määrityksen luotettavuutta. Oksien tuonti sisälle ja nopea sulatus talviaikana kenties aiheutti soluvaurioita. Lisäksi talviaikana tuotti ongelmia saada aikaan laboratoriossa riittävän alhaisia lämpötiloja ($<-45^{\circ}\text{C}$).

Tämän kokeen aikana ei tehty mittauksia eri kasvinsienien pakkaskestävyydestä. Timmis'n (1976, kts. myös Berrang & Steiner 1986) mukaan douglaskuusen silmujen, neulasten ja versojen pakkaskestävyyden vuotuisessa vaihtelussa on eroja. Talviaikana neulasten sietokyky on suurin ja silmujen pienin. Toisaalta versojen suveentuminen tapahtuu nopeimmin, joten ne olisivat herkimpiä keväthalloille.

Männyn pakkaskestävyyden heikkeneminen pituuskasvujakson aikana on mäntylajeille tyypillistä (esim. Cannell & Sheppard 1982). Glerumin (1973) mukaan männyn pakkaskestävyys on heikoimmillaan neulasten pituuskasvun alkaessa. Toisaalta kuusilajeille on tyypillistä, että silmu puhkeaa vasta, kun pakkaskestävyyden miniarvo on saavutettu (mm. Cannell & Sheppard 1982). Tämän kokeen tulokset ovat yhdenmukaisia em. havaintojen kanssa.

Puiden elossa säilymisen kannalta on tärkeää sopivan

aikainen kasvuun lähtö keväällä ja toisaalta riittävän aikainen talveentuminen. On oletettavaa, että havupuihin kohdistuvat valintapaineet ajoittuvat toisaalta talveentumis- ja suveentumisvaiheisiin (pakkasen sietokyky) ja toisaalta kevättalveen (pakkaskuivumisen sietokyky). Tutkimusjakson aikana minimilämpötila- ja pakkaskestävyyskäyrä eivät leikanneet toisiaan. Näin ollen puiden voi olettaa säilyneen ilman merkittäviä vaurioita jakson aikana. Puiden monikymmenvuotisen elämän aikana näin ei varmaankaan aina ole.

Lähdeviitteet

- Berrang, P.C. & Steiner, K.C. 1986. Seasonal changes in the cold tolerance of pitch pine. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 408-410.
- 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.
- Glerum, C. 1973. Annual trends in frost hardiness and electrical impedance for seven coniferous species. *Canadian Journal of Plant Sciences* 53: 881-889.
- Greer, D.H. 1983. Electrical impedance ratio technique for rapid assessment of frost damage in Pinus radiata. *New Zealand Journal of Forestry Science* 13(1): 72-79.
- Koski, V. 1983. The annual rhythm and frost resistance in forest trees. *Oulanka Reports* 4: 34-37.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses, vol. 1. 2. painos. Academic Press, New York.
- Pelkonen, P. & Glerum, C. 1985. Poplar clonal variation in frost hardiness and electrical impedance during the fall. *Forest Research Report no.* 112: 1-12.
- Repo, T. & Pelkonen, P. 1986. Temperature step response of dehardening in Pinus sylvestris seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1(2): 271-284.
- Timmis, R. 1976. Methods of screening tree seedlings for frost hardiness. In: Cannell, M.G.R. & Last, F.H. (ed.) *Tree Physiology and Yield Improvement*. Academic Press, New York. p. 421-435.

Metsät.yo. Annika Toivonen
Joensuun yliopisto

MÄNNYN TAIMIEN SYYSVÄRI JA KUIVA-AINEPITOISUUS KARAISTUMISEN INDIKAATTORINA

JOHDANTO

Taimitarhalla kasvatettavien 1-vuotisten männyn taimien väri muuttuu usein punertavaksi loppukesällä tai syksyllä. Punastumisvaiheessa neulasiin muodostuu antosyaaniväriaineita, joiden koostumusta tutkitaan mm. Kuopion yliopistossa. Taimien punastumista on pidetty merkinä taimien karaistumisesta ja kylmänkestävyyden lisääntymisestä (Langlet 1936, 1942, Kinnunen ym. 1974, Jonsson ym. 1981). Taimien punaista syysväriä on kuitenkin tutkittu melko vähän, eikä värinmuutoksen syitä ja merkitystä tunneta kunnolla.

Tässä tutkimuksessa pyrittiin selvittämään, indikoiko punaisuus taimien kylmänkestävyyttä ja ovatko taimierän sisällä punaiset taimet kestävämpiä kuin vihreät. Lisäksi tutkittiin värinmuutoksen ajoittumista eri alkuperää olevilla ja eri tavoin lannoitetuilla taimilla. Värinmuutoksen rinnalla seurattiin taimien kuiva-ainepitoisuutta pakkaskestävyyden arvioimiseen Ruotsissa käytetyllä menetelmällä (Hulten 1980).

MENETELMÄ

Koe tehtiin Suonenjoen tutkimustaimitarhalla kesällä ja syksyllä 1985. Kokeessa käytettiin 1-vuotisia Uusimaa-Hämeen ja Rovaniemen alkuperää olevia niukasti (4 g typpeä/m²) ja normaalisti (12 g typpeä/m²) Kekkilän liuoslannoitteilla (moniravinnelannoitteita) hoitolannoitettuja männyn ensokennotaimia. Kasvualustana oli peruskalkittu ja -lannoitettu metsätaimiturve VAPO 400. Taimista mitatut ravinnepitoisuudet

eivät alittaneet neulasten optimiravinnepitoisuuksia (Raitio ja Rikala 1981), poikkeuksena oli typpipitoisuus vähän lannoitetuilla taimilla. Pääravinnepitoisuudet olivat punaisissa taimissa kuitenkin vähän alhaisempia kuin vihreissä.

Kokeen alkaessa taimet siirrettiin muovihuoneesta ulos. Taimien värinmuutosta vihreästä punaiseksi seurattiin viikottain luokittelemalla taimet silmävaraisesti 5-asteista luokitusta käyttäen (luokka 1=täysin vihreä...luokka 5=täysin punainen). Samanaikaisesti seurattiin taimien kuiva-ainepitoisuutta. Edelleen samoista taimieristä määritettiin taimien kylmänkestävyys kerran viikossa elokuun alusta lokakuun puoliväliin Revon ja Pelkosen kehittämällä laitteistolla ja impedanssinmittausmenetelmällä (Repo 1986). Kuukauden kuluttua kylmäkestävyydestä taimien vauriot arvioitiin myös silmävaraisesti.

TULOKSET

Alkuperän vaikutus värinmuutokseen oli normaalisti lannoitetuilla taimilla selvä (kuva 1). Pohjoissuomalaiset taimet alkoivat punastua elokuun 10. päivän tienoilla ja eteläsuomalaiset noin 3 viikkoa myöhemmin. Vähän lannoitetut pohjois- ja eteläsuomalaiset taimet sensijaan alkoivat punastua samanaikaisesti, mutta pohjoissuomalaisilla muutos oli nopeampi.

Lannoitus myöhästytti eteläsuomalaisten taimien värinmuutosta lähes 3 viikkoa. Kaikilla pohjoissuomalaisilla taimilla värinmuutos alkoi samanaikaisesti, mutta eteni niukasti lannoitetuilla selvästi normaalisti lannoitettuja nopeammin.

Pohjoissuomalaisten taimien pakkaskestävyys alkoi kasvaa syyskuun alussa ja eteläsuomalaisten noin 1.5 viikkoa myöhemmin (kuva 2). Tämä sama ero säilyi koko pakkaskestävyyden kehittymisen ajan. Lannoituksella ei ollut pakkaskestävyyteen merkittävää vaikutusta.

Lähes kaikki niukasti lannoitetut taimet olivat alkaneet punastua jo ennenkuin pakkaskestävyys alkoi lisääntyä (kuva 3). Pakkaskestävyys lisääntyi nopeasti alettuaan. Normaalisti lannoitetut taimet olivat myös alkaneet punastua, tosin hitaasti, enne-

kuin niiden pakkaskestävyydessä tapahtui muutoksia. Pakkaskestävyyden alkaessa lisääntyä, nopeutui värinmuutoskin selvästi.

Vain muutamaan testikäsitteilyyn saatiin yhtä aikaa samasta alkuperä/lannoitus-yhdistelmästä sekä vihreitä että punaisia taimia. Näissä testeissä ei vihreiden ja punaisten taimien välillä ollut eroja pakkaskestävyydessä.

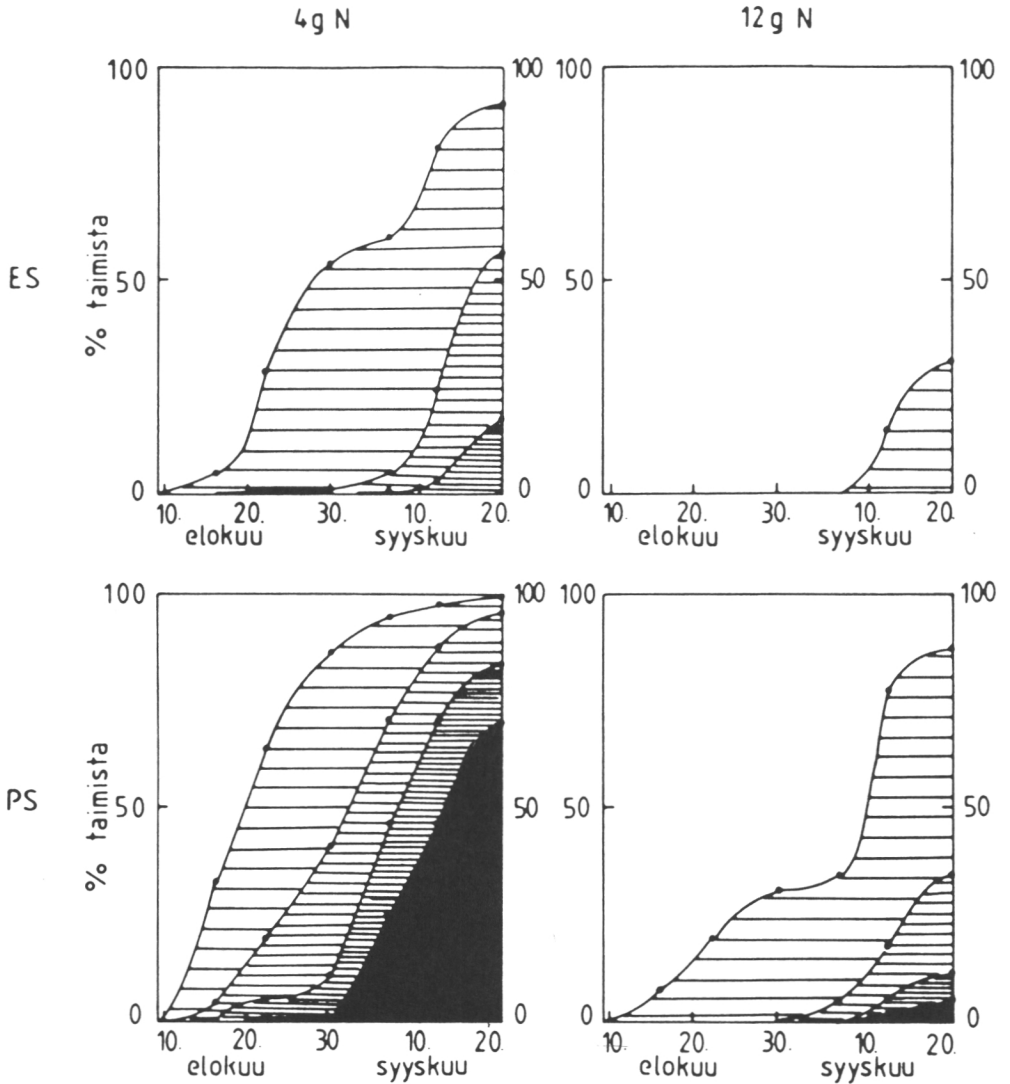
Kuiva-ainepitoisuus alkoi kaikissa taimierissä kasvaa ennen pakkaskestävyydessä tapahtuneita muutoksia (kuva 4). Niukasti lannoitetut taimet olivat melkein saavuttaneet kuiva-ainepitoisuuden maksiminsa ennenkuin niiden pakkaskestävyys alkoi kasvaa. Normaalisti lannoitettujen taimien kuiva-ainepitoisuus sensijaan kehittyi niukasti lannoitettuja hitaammin. Taimierän sisällä punaisten taimien kuiva-ainepitoisuus oli vähän korkeampi kuin vihreiden. Pakkaskestävyydessä ei vastaavaa eroa havaittu. Siis eri taimierät tai yksittäiset taimet saavuttaessaan tietyn pakkaskestävyyden poikkesivat kuiva-ainepitoisuudeltaan toisistaan.






JOHTOPÄÄTELMIÄ

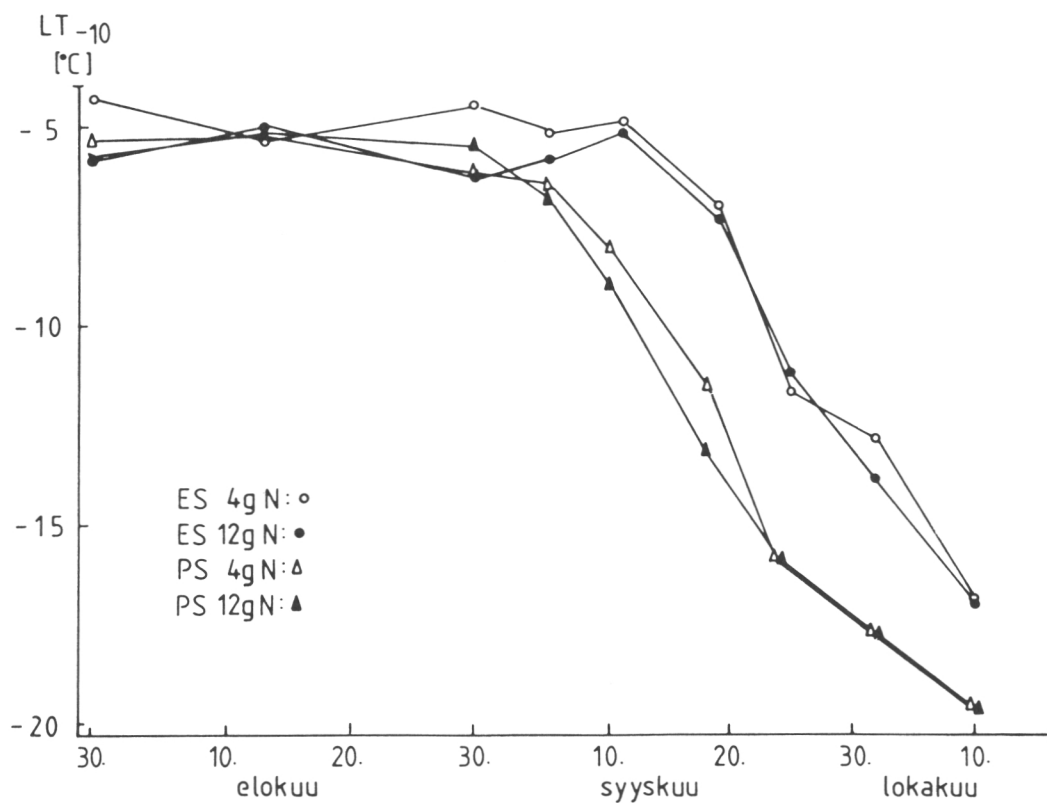
1. Pohjoissuomalaiset taimet saivat syysvärin eteläsuomalaisia aiemmin. Lannoitus etenkin eteläsuomalaisilla taimilla hidasti taimien punastumista.
2. Taimien punainen väri ei indikoinut niiden kylmänkestävyyttä yhden kasvatuserän sisällä, eikä myöskään välttämättä eri kasvatuserien välillä.
3. Taimien pakkaskestävyys kasvoi taimien värinmuutoksen kanssa osittain rinnan ja näin ajan suhteen seurattuna värin muutoksesta voisi kokenut taimenkasvattaja päätellä jotain karaistumisvaiheesta.
4. Taimien kuiva-ainepitoisuus ei yksiselitteisesti, taimien alkuperästä ja kasvatushistoriasta riippumatta, sovellu karaistumisen indikaattoriksi.

KIRJALLISUUTTA

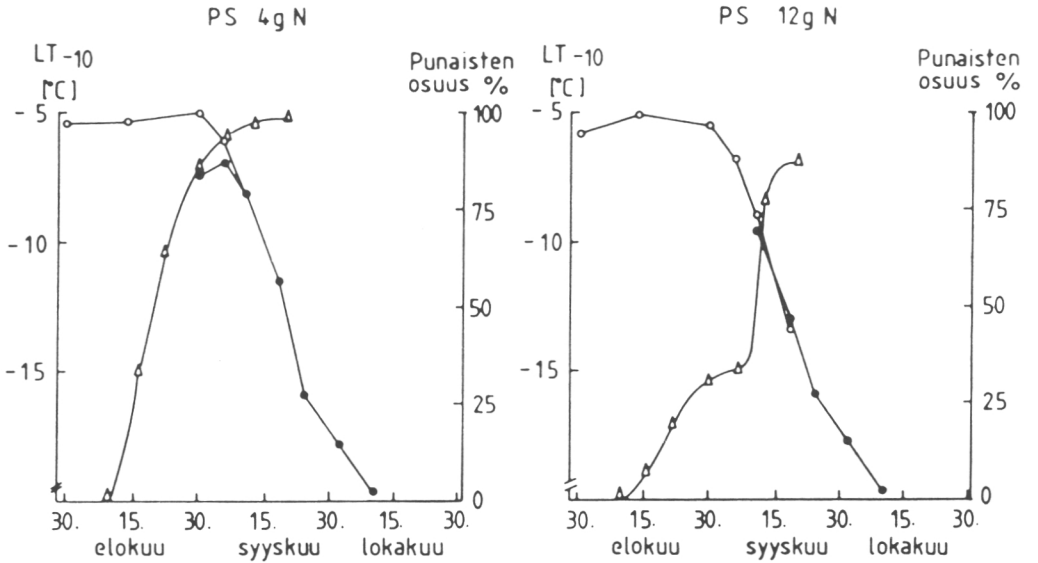
- Hulten, H. 1980. Ts-halt ett mått på invintring. *Plantnytt* 2. 4 s.
- Jonsson, A., Eriksson, G., Dormling, I. & Ifver, J. 1981. Studies on Frost Hardiness of *Pinus contorta* Dougl. Seedlings Grown in Climate Chambers. Sammanfattning: Studier över frosthårdighet hos fröplantor av *Pinus contorta* Dougl. odlade i klimatkammare. *Studia Forestalia Suecica* 157. 47 s.
- Kinnunen, K., Lind, J. & Lähde, E. 1974. Eri ajan-kohtina istutettujen männyn kennotaimien alkukehityksen Pohjois-Suomessa. Abstract: Initial development of Scots pine paper pot seedlings planted on different dates in northern Finland. *Folia For.* 212. 26 s.
- Langlet, O. 1936. Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimatet. Ett bidrag till kännedomen om tallens ekotyper. Zusammenfassung: Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. Beiträge zur Kenntnis der Ökotypen von *Pinus silvestris* L. *Medd. Statens Skogsförst. Anst.* 29:219-470.
- Langlet, O. 1942. Några iakttagelser över vinterfärgningen hos tall, *Pinus silvestris* L. Zusammenfassung: Einige Beobachtungen über die Winterfärbung bei der gemeinen Kiefer, *Pinus silvestris* L. *Svensk Bot. Tidskr.* 36(2-3):231-241.
- Raitio, H. & Rikala, R. 1981. Näkökohtia taimien ravinnetaloudesta ja lannoituksesta taimitarhalla. Metsäntutkimuslaitos. Suonenjoen tutkimusaseman tiedonantoja 15. 28 s.
- Repo, T. 1986. Puiden pakkasenkestävyyden määrittäminen impedanssimenetelmällä. 2 s. Esitelmä metsäpuiden kylmänkestävyyttä käsittelevillä tutkimuspäivillä Suonenjoen metsäntutkimusasemalla 30.10.1986.



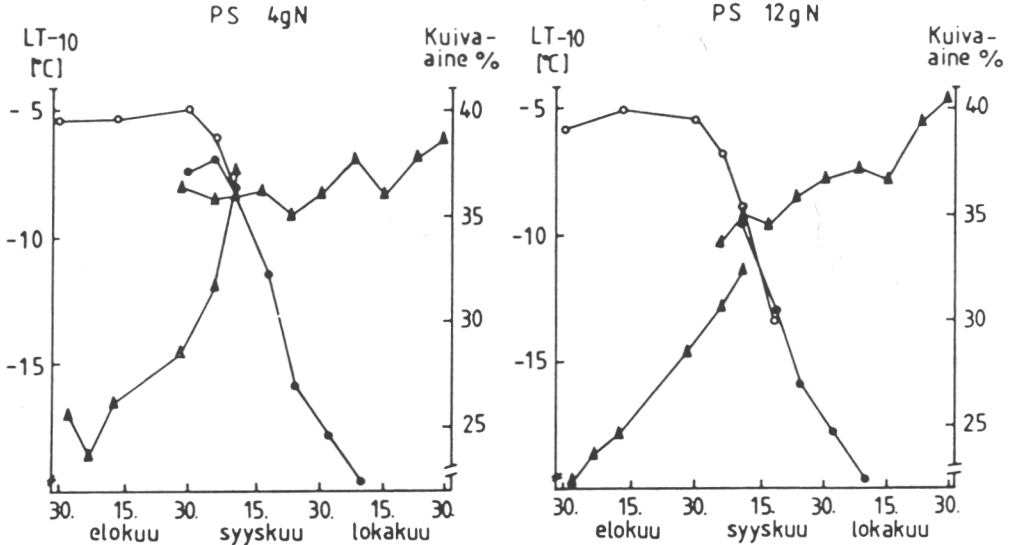
Kuva 1. Värin kehitys eteläsuomalaisilla (ES) ja pohjoissuomalaisilla (PS) niukasti (4g N) ja normaalisti (12g N) lannoitetuilla taimilla. Väriluokat:  = luokka 1, vihreä;  = luokka 2, pääosin vihreä;  = luokka 3, 50% vihreää ja punaista;  = luokka 4, pääosin punainen;  = luokka 5, punainen.



Kuva 2. Pakkaskestävyyden kehitys eteläsuomalaisilla (ES) ja pohjoissuomalaisilla (PS) niukasti (4g N) ja normaalisti (12g N) lannoitetuilla taimilla.



Kuva 3. Pakkaskestävyyden ja värin kehitys pohjoissuomalaisilla (PS) niukasti (4g N) ja normaalisti (12g N) lannoitetuilla taimilla. ○ = pakkaskestävyys vihreillä taimilla; ● = pakkaskestävyys punaisilla taimilla; △ = punaisten (luokat 2-5) taimien osuus.



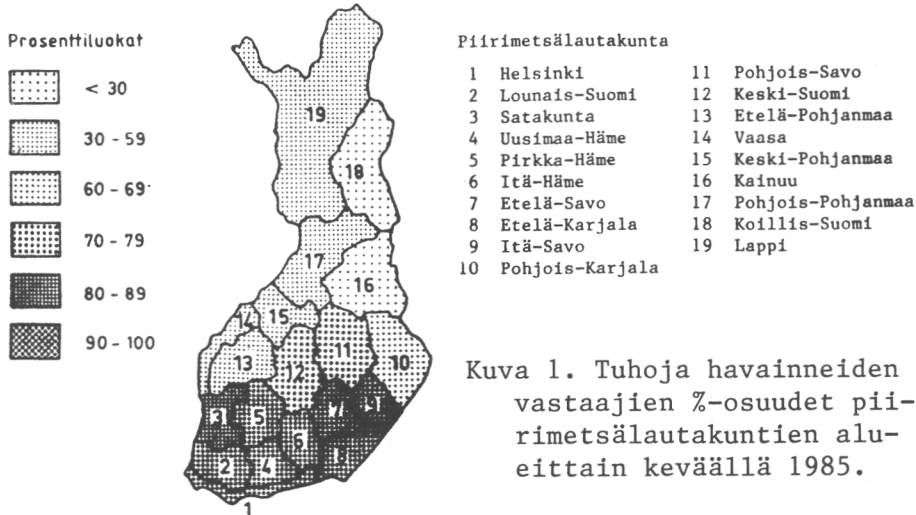
Kuva 4. Pakkaskestävyyden ja kuiva-ainepitoisuuden kehitys pohjoissuomalaisilla (PS) niukasti (4g N) ja normaalisti (12g N) lannoitetuilla taimilla. ○ = pakkaskestävyys vihreillä taimilla; ● = pakkaskestävyys punaisilla taimilla; △ = kuiva-ainepitoisuus vihreillä taimilla; ▲ = kuiva-ainepitoisuus punaisilla taimilla.

FT Eero Kubin
Metsäntutkimuslaitos
Muhoksen tutkimusasema

KÄYTÄNNÖN METSÄAMMATTIMIESTEN NÄKEMYKSIÄ PUIDEN TERVEYDENTILASTA PAKKASTALVEN 1984-85 JÄLKEEN

Kevättalvella 1985 kiinnitettiin yleistä huomiota puiden neulasten kellastumiseen ja rusketumiseen. Eniten asia oli esillä Etelä-Suomessa. Koska takana oli huomattavasti keskimääräisestä poikkeava pakkastalvi, syntyi tarvetta selvittää ilmiön yleisyyttä ja siten saada otetta myös mahdollisia jatkotutkimuksia varten.

Vaurioiden yleisyyttä kartoitettiin käytännön metsäammattimiehille suunnatun kyselytutkimuksen avulla. Vaikka kysely toteutettiin vastaajien kannalta työntäyteisenä kevätkautena ja vielä kiireellisellä aikataululla, vastauksia palautettiin niin runsaasti, että niiden perusteella kyettiin laatimaan alueellinen katsaus puustovaurioiden ilmenemisestä (Kubin ja Raitio 1985). Vaurioiden havaitseminen painottui varsin selkeästi Etelä- ja Kaakkois-Suomeen. Tältä alueelta vastauksissa tuhoja ilmoitettiin havaitun 90 - 100 %:sesti (kuva 1).



Kuva 1. Tuhoja havainneiden vastaajien %-osuudet piirimetsälautakuntien alueittain keväällä 1985.

Kun vastaajilta kysyttiin arvioita vaurion aiheuttajista, yhdeksästä mahdollisesta vaihtoehdosta mennyt

pakkastalvi sai eniten huomiota osakseen ja sitä pidettiin eniten myös pahimpana tuhonaiheuttajana. Lisäksi muut ilmastolliset seikat, kuten edellisen kesän halla ja lämmin, kostea syksy, olivat keskeisesti esillä. Ilman saasteita pidettiin neljänneksi pahimpana. Tuhonaiheuttajan syyn nimeämisessä oli selviä alueellisia eroja ja esim. pakkasten katsottiin voimakkaimmin vaikuttaneen Etelä- ja Kaakkois-Suomessa sekä myös Pohjois-Karjalan ja Pohjois-Savon piirimetsälautakuntien alueilla.

Tarkasteltaessa tulosten luotettavuutta, on syytä korostaen mainita, että kyseessä on vastaajien arvio siitä, havaitsivatko he alueellaan vaurioituneita metsiköitä ja mikä oli mahdollinen tuhonaiheuttaja. Epäilemättä voidaan kuitenkin kutakin metsäammattimiestä pitää toimialueensa metsien yleisen tilan parhaana tuntijana ja tältä osin arvioita hyvin luotettavina. Toisaalta on syytä myös todeta, että yksittäisen tuhoaiheuttajan määrittäminen ei ole aina helppoa asiantuntijoillekaan.

Kyselyn toteutus keväällä 1985 piti sisällään suunnitelman sen toistamiseksi vuoden kuluttua. Näin myös meneteltiin ja uusi kysely tehtiin toukokuussa 1986. Myös tämä kysely tuotti hyvän tuloksen ja palautettuja lomakkeita kertyi 280 kpl.

Tämän uusintakyselyn tulokset tullaan kokonaisuutena esittämään lähiaikoina, joten näiden yksityiskohtaista tarkastelua en tässä yhteydessä tee. Tämän tutkimuspäivän teemaan liittyen on näistä kuitenkin syytä ennakkotiedonantona mainita, että vastaajien eri tuhonaiheuttaja-arviosta koko maan aineistossa kaikki metsikkötyypit ja kehitysluokat huomioon ottaen (n = 856) vain 3 % jäi talven -86 pakkasten osalle. Niiden vastausten osuus, joissa ilmoitettiin havaitun vaurioituneita metsiköitä, vaihteli nyt piirimetsälautakuntien alueitten 20 %:sta (Koillis-Suomi) 85 %:iin (Uusimaa-Häme).

Kirjallisuutta:

Kubin, E. & Raitio, H. 1985. Puustovauriot keväällä 1985 Suomessa. Metsäammattimiehille osoitetun kyselyn tulokset. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 198:1-30.

FK Marja-Liisa Sutinen
Metsäntutkimuslaitos
Rovaniemen tutkimusasema

KENNOTAIMIEN JUURTEN PAKKASVAURIOISTA

Metsän uudistaminen istuttamalla on monivaiheinen tapahtumasarja. Vakiintuneen taimikon syntyminen riippuu useasta eri tekijästä. Yksi näistä tekijöistä on istutukseen käytettävien taimien laatu.

Taimien elossaolo ja kasvu istutuksen jälkeen riippuvat ennen kaikkea juurten elinvoimaisuudesta. Tässä tutkimuksessa on testattu ns. TTC-menetelmän käyttökelpoisuutta pakkasvaurioiden mittaamiseen.

TTC-menetelmä perustuu entsyymiaktiivisuuden mittaamiseen. Tutkittavia juuria inkuboidaan TTC:a (trifenyltetrazoliumkloridia) sisältävässä liuoksessa. Juurten soluissa olevien pelkistävien entsyymien toiminnan tuloksena TTC muuttuu formazaniksi, jolloin liuos muuttuu punaiseksi. Mitä enemmän aktiivisia entsyymejä sisältävää solukkoa juurissa on sitä voimakkaampi on värin muodostuminen. Värin voimakkuutta kuvaa ns. absorbanssiarvo.

Tutkimuksessa määritettiin juurten kuivapainon ja absorbanssiarvon välinen riippuvuus elävälle ja kuolleelle juurimateriaalille. Elävän materiaalin riippuvuus absorbanssista poikkesi selvästi kuolleen materiaalin riippuvuudesta. Regressioyhtälöiden avulla laadittiin yhtälö, jonka avulla voidaan laskea elävän juurisolukon prosenttinen osuus koko juurisolukosta.

TTC-menetelmää sovellettiin tutkittaessa männyn kennotaimien juurten mahdollisia pakkasvaurioita. Koetaimet siirrettiin myöhäissyksyllä ennen lumen tuloa katoksen alle. Vertailutaimina käytettiin normaalin lumipeitteen saaneita kennotaimia.

TTC-mittaukset suoritettiin kerran viikossa. Jouluun puolivälin jälkeen elävien juurten prosenttisissa osuuksissa todettiin merkitsevät erot koetaimien ja vertailutaimien välillä. Taimien istutuskelpoisuus arvioitiin siirtämällä niistä osa kasvuolosuhteisiin (päivä: 16 tuntia, + 18 C, yö: 8 tuntia, + 10 C) ja suorittamalla 2 viikon kulutua siirrosta kuntoluokitus ja TTC-mittaus.

Kuntoluokituksen perusteella koetaimista (lumipeitteön) 67 % oli viljelykelpoisia ja vertailutaimista (lumipeite) 87 %. Kuntoluokituksen perusteella saatu ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä. TTC-mittauksissa todettiin koetaimien ja vertailutaimien elävien juurten määrässä olevan tilastollisesti erittäin merkitsevät erot.

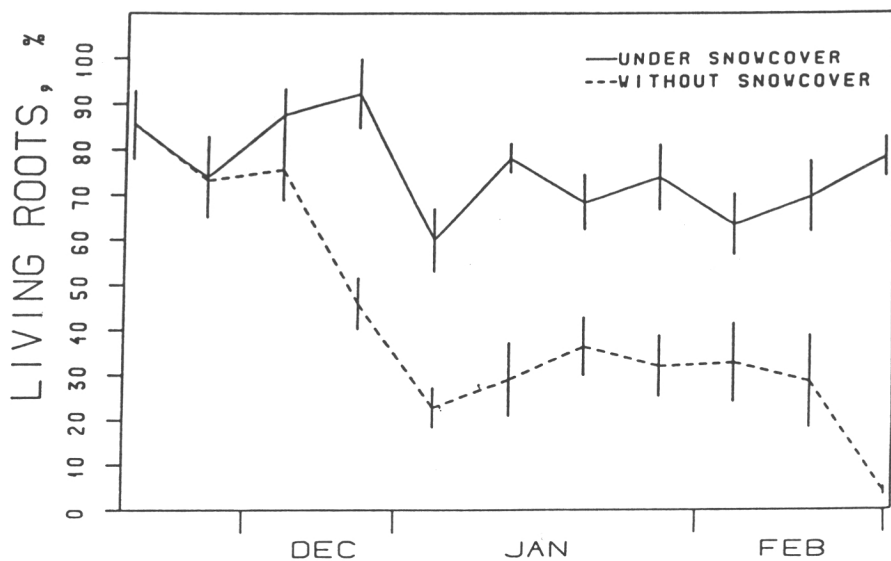
Taulukko 1. Lumipeitteen ja katoksen alla varastoitujen männyn kennotaimien kunto tammikuussa 1986. Taimia kasvatettiin kaksi viikkoa kasvatuskaapissa ja tämän jälkeen taimet luokiteltiin arvioimalla versojen kunto silmämääräisesti. Taimista mitattiin myös TTC-menetelmällä elävien juurten prosenttinen osuus.

	Istutus- kelpoisten taimien määrä %	Elävien juurten määrä %
Lumipeitteen alla varastoidut taimet	87	72
Katoksen alla varastoidut taimet	76	19
Tilastollinen testisuure	$\chi^2 = 2.03$	$t = 49,69$
Todennäköisyys	$p = 0.3381$	$p = 0.0005^{***}$

KIRJALLISUUS

- Duda, U. & Kacperska, A. 1983. Frost Tolerance Estimation in Callus Derived From Poplar and Winter Rape Plants Using Three Different Methods. *Z. Pflanzphysiol.* Bd. 111:69-73.
- Havis, J.R., Titzgerald, R.D. & Maynard, D.N. 1972. Cold hardiness response of *Ilex crenata* Thurb. w. Hetzi roots to nitrogen source and potassium. *Hortscience* 7:195-196.
- Hellergren, J. 1983. Cold acclimation of suspension cultures of *Pinus sylvestris* in response to light and Temperature treatments. *Plant Physiol.* 72:992-995.
- Jacques, W.A. & Schwass. R.H. 1956. Root development in some common New Zealand pasture plants. VII. Seasonal root replacement in perennial ryegrass (*Lolium perenne*), Italian ryegrass (*L. Multiflorum*), and tab fescue (*Festuca arundinacea*). *N.Z.J. Sci. and Tech.* 37:569-583.
- Joslin, J.D. & Henderson, G.S. 1984. The Determination of Percentages of Living Tissue in Woody Fine Root Samples Using Triphenyltetrazolium Chloride. *Forest Sci.* 30:965-970.
- Knieval, D.P. 1973. Procedure for estimating ratio of living to dead root dry matter in root care samples. *Crof Sci.* 13:124-126.
- Lindström, A. 1986. Outdoor Winter Storage of Container Stock on Raised Pallets-Effects on Root Zone Temperatures and Seedling Growth. *Scand. J. For. Res.* 1:37-47.
- Nyström, C. 1984. TTC-metoden, ett sätt att upptäcka rotskador. *Plantnytt* no. 5.
- Parker, J. 1953. Some applications and limitations of tetrazolium chloride. *Science* 118:77-79.

- Ritchie, G.A. 1984. Assessing seedling quality. In: Forest nursery manual: production of bare-root seedlings. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands. pp. 243-259.
- Räsänen, P.K. 1980. Modeling processes of planting stock production and establishment: framework of the model and its use in practice. N.Z.J. Forest Sci. 10:12-20.
- Shuel, R.W. 1948. Seed germinability test with 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride. Sci. Agric. 28:34-38.
- Smit-Spinks, B., Swanson, B.T. & Markhart, A.H. 1985. The effect of photoperiod and thermoperiod on cold acclimation and growth of *Pinus sylvestris*. Can. J. For. Res. 15:453-460.
- Steponkus, P.L. & Lanphear, F.O. 1967. Refinement of the triphenyltetrazolium chloride method of determining of cold injury. Plant Physiol. 42:1423-1426.
- Sutinen, M-L. 1985. Seasonal changes of carbohydrates in Scots pine seedlings. Aquilo Ser. Bot., painossa.



Kuva 1. Elävien juurten prosenttinen osuus männyn kennotaimien juurissa ulkona tapahtuvan varastoinnin aikana. Osa taimista varastoitiin katoksen alla, ilman lumipeitettä ja osa lumipeitteen alla.

- N:o 1 Matti Leikola ja Jyrki Raulo. Tutkimuksia taimityyppiluokituksen laatimista var-
ten II. 1972.
- N:o 2 Matti Leikola. Silmujen ja neulasten poiston vaikutus männyn ja kuusen pituus-
kasvuun. 1972.
- N:o 3 Kim von Weissenberg. Kokemuksia Murray männyn viljelystä Suomessa. 1972.
- N:o 4 Terttu Koponen. Peltomyyräpopulaation rakenteesta. 1972.
- N:o 5 Pentti Nisula. Erilaisten rullataimien menestymisestä viljelyaloilla. 1972.
- N:o 6 Veikko Koski ja Jyrki Raulo. Ennakkotuloksia rauduskoivun jälkeläiskokeesta.
1972.
- N:o 7 Matti Leikola. Havaintoja taimipakkauksissa esiintyvistä lämpötiloista välivaras-
toinnin aikana. 1973.
- N:o 8 Matti Leikola ja Jyrki Raulo. Pellolle istutettujen männyn ja kuusen ja rauduksen
taimien alkukehityksestä. 1973.
- N:o 9 Etelä-Suomen metsänviljelytutkijoiden neuvottelupäivillä pidetyt alustukset.
1973.
- N:o 10 Jyrki Raulo. Rauduskoivun taimilajien 1 A + 1 A tuottaminen. 1974.
- N:o 11 Matti Leikola ja Olavi Huuri. Ennakkotuloksia Etelä-Suomen runkotutkimukses-
ta vv. 1970—1973. 1974.
- N:o 12 Tutkimuspäivän alustukset v. 1974. 1974.
- N:o 13 Martti Ruottinen. Suonenjoen ja Pieksämäen taimitarhojen taimitoimitukset vuo-
sina 1971 ja 1972. 1975.
- N:o 14 Jyrki Raulo. Lannoitetun täytemaan käytöstä rauduskoivun viljelystä. 1975.
- N:o 15 Matti Leikola. Näkökohtia lyhytkiertoviljelmiä ja -kokeita perustettaessa. 1976.
- N:o 16 Risto Rikala. Jauhetun kuorihumuksen käyttökelpoisuus lumen sulattamiseen
taimitarhalla. 1976.
- N:o 17 Matti Leikola ja Pekka Suolahti. Ennakkotuloksia männyn taimien välivarastointi-
kokeesta. 1976.
- N:o 18 Matti Leikola ja Jyrki Raulo. Heinimisajankohdan vaikutus pellolle istutettujen
männyn ja kuusen taimien alkukehitykseen. 1976.
- N:o 19 Matti Leikola ja Pekka Rossi. Paju- ja poppelipistokkaiden menestyminen Suo-
nenjoen taimitarhalla kesällä 1976. 1977.
- N:o 20 Matti Leikola. Muovihylsytaimien menestyminen Suonenjoella vv. 1971—1976.
1977.
- N:o 21 Pertti Harstela. Taimitarhatyöntekijöiden mielipiteitä työmenetelmistä ja työjär-
jestelyistä. 1977.
- N:o 22 Carl Johan Westman ja Päivi Hänninen. Kemiallinen maa-analyysi paljasjuuris-
ten taimien tuotannossa - ennakkotiedonanto. 1977.
- N:o 23 Pertti Harstela ja Leo Tervo. Kuusen taimien juurten leikkaus noston yhteydessä.
1977.
- N:o 24 Risto Rikala. Maanparannus, lannoitus ja kastelu keskustaimitarhoilla. 1978.
- N:o 25 Jari Parviainen ja Kyösti Kontinen. Männyn avomaataimien koulinta-ajankohta-
koe. 1978.
- N:o 26 Pekka Rossi. Paju- ja poppelipistokkaiden juurtuminen. Tuloksia vuoden 1976
juurruttamiskokeista. 1979.
- N:o 27 Pekka Rossi. Paju- ja poppelipistokkaiden juurruttaminen taimitarhalla. Kirjalli-
suuteen ja havaintoihin perustuvat ohjeet. 1979.
- N:o 28 Ukko Rummukainen ja Pekka Voipio. Eräiden herbisidien käytöstä havupuiden
kylväloilla. 1979.
- N:o 29 Leo Tervo. Havaintoja verhopuuston kasauksesta. 1979.
- N:o 30 Päivi Hänninen. Hidasliukoisten lannoitteiden käyttömahdollisuuksia koulittujen
taimien kasvatuksessa. 1979.

- N:o 31 Risto Rikala. Paljasjuuristen taimien kuljetus ja käsittely ennen istutusta. Tiedusteluun pohjautuva selvitys. 1979.
- N:o 32 Jyrki Raulo ja Leo Tervo. Rauduskoivun taimilajin 1 (Lk+A) tuottaminen Etelä-Suomessa. 1980.
- N:o 33 Jari Parviainen (toim.). Metsäpuiden taimien kasvatusta ja istutusta koskevia viimeaikaisia tutkimuksia. 1980.
- N:o 34 Päivi Hänninen. Männyn koulintataimien kasvuerot ja niihin vaikuttaneet tekijät Suonenjoen taimitarhalla. 1980.
- N:o 35 Taimitarhan sienitautipäivä 14.8. 1980.
- N:o 36 Havaintoja Keski-Eurooppaan tehdyltä opintomatkalta 14.6.-1.7.1980. Jari Parviainen ja Leo Tervo. Metsäpuiden taimien tuottaminen. Pekka Rossi. Lyhytkiertoviljelyn puulajien lisääminen ja viljely. 1980.
"Metsänviljelyn koeaseman tiedonantoja" -sarja ilmestyy vuoden 1981 alusta "Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja" -sarjassa.
- N:o 15 Hannu Raitio ja Risto Rikala. Näkökohtia taimien ravinnetaloudesta ja lannoituksesta taimitarhalla. 1981.
- N:o 26 Pertti Harstela ja Leo Tervo. Ennakkotuloksia pistokkaiden istutuksesta auraavilla istutuskoneilla ja käsin. 1981.
- N:o 34 Taimitarha-aineiston geneettiset ominaisuudet. Tutkimuspäivän 1981 esitelmät. 1981.
- N:o 49 Pertti Harstela ja Leo Tervo. Paljasjuuristen taimien tuotannon teknologia. 1982.
- N:o 62 Marja-Liisa Juntunen. Tuhkan levityksen terveydellisten haittojen arviointi. 1982.
- N:o 76 Pekka Rossi. Hirvien aiheuttamat satomenetykset pajuviljelmillä. 1982.
- N:o 104 Risto Rikala ja Kimmo Vähänurmi. Kasvatusalustan vaikutus yksivuotiaiden männyn kennotaimien kehittymiseen. 1983.
- N:o 117 Ukko Rummukainen ja Pekka Voipio. Tuloksia rikkakasvien kemiallisesta torjunnasta rauduskoivun koulinta-alalla turvemaalla. 1983.
- N:o 118 Juha Lappi ja Heikki Smolander. AKTA-aineistojen kuvallisen ja tilastollisen analyysin ohjelma. 1983.
- N:o 142 Antti Maukonen. Kulotusteknologian kehittäminen. 1984.
- N:o 164 Leo Tervo. Uudelleenkierrätysperiaatteella toimiva kasvinsuojeluruisku taimitarhalla. 1984.
- N:o 181 Harvennuspuun korjuu ja metsikön tuleva tuotto. Vuoden 1984 tutkimuspäivän esitelmät. 1985.
- N:o 189 Marja-Liisa Juntunen. Työnjohto metsäyhtiöissä. Tapaustutkimus puunhankintaorganisaatioiden piirien toimihenkilöiden työjärjestelyistä. 1985.
- N:o 212 Leo Tervo. Vastukset kevyitä juontolaitteita käytettäessä. Friction in the use of light skidding equipment. 1986.
- N:o 221 Risto Rikala. Lannoituksen vaikutus männyn paakkutaimien kehittymiseen. 1986.
- N:o 241 Versosyöpä taimitarhalla ja taimitarhapäivän 1985 posterit. 1986.
- N:o 244 Antti Maukonen. Ylispuuhakkuun taimikoille aiheuttamat vauriot. 1987.

Metsäntutkimuslaitos
Suonenjoen tutkimusasema
77600 SUONENJOKI
Puh. 979-11741