

Typpipitoisuuden vaikutus männyn neulasten fotosynteesiin ja verson itsevarjostukseen

Heikki Smolander, Pauline Oker-Blom & Seppo Kellomäki

ABSTRACT: THE EFFECT OF NITROGEN CONCENTRATION ON NEEDLE PHOTOSYNTHESIS AND WITHIN SHOOT SHADING IN SCOTS PINE

Smolander, H., Oker-Blom, P. & Kellomäki, S. 1990. Typpipitoisuuden vaikutus männyn neulasten fotosynteesiin ja verson itsevarjostukseen. Abstract: The effect of nitrogen concentration on needle photosynthesis and within-shoot shading in Scots pine. *Silva Fennica* 24(1):123–128.

Typpipitoisuuden vaikutusta neulasten fotosynteesiin tutkittiin mittaamalla hariutettujen versojen fotosynteesi isotrooppisessa säteilykentässä, jolloin neulasten keskinäinen varjostus oli vähäinen. Typpipitoisuuden nousu yhdellä prosenttiyksiköllä lisäsi neulasten fotosynteesikapasiteettia $25 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Verson itsevarjostuksen mittana käytettiin verson silhuetin pinta-alan suhdetta verson neulasten kokonaispinta-alaan. Tämä suure kuvaa verson säteilyn sitomistehokkuutta neulasten yksikköpinta-alaa kohti. Vastoin odotuksia typpipitoisuuden nousu vähensi verson itsevarjostusta. Tämä vaikutus perustui siihen, että typpipitoisuuden noustessa neulastiheys versossa pieneni ja neulaskulma kasvoi.

A close relationship between photosynthetic capacity and the nitrogen concentration of leaves is known to exist. In conifers, nitrogen also affects the pattern of mutual shading within a shoot, which is a basic unit used in studying photosynthesis of coniferous trees. These effects of needle nitrogen concentration on photosynthetic capacity and mutual shading of needles were analyzed for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) shoots taken from five young stands growing on sites of different fertility. The effect of nitrogen concentration on needle photosynthesis was studied based on measurements of the photosynthetic radiation response of shoots from which two thirds of the needles were removed in order to eliminate the effect of within-shoot shading. An increase of one percentage unit in nitrogen concentration of needles increased the photosynthetic capacity of needles by $25 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. The effect of nitrogen on within-shoot shading was quantified in terms of the silhouette area to total needle area ratio of a shoot (\overline{STAR}), which determines the relative interception rate per unit of needle area on the shoot. Although nitrogen promoted needle growth, an increase in nitrogen concentration decreased the within-shoot shading. This effect resulted from a decrease in needle density on the shoot and an increased needle angle with increasing nitrogen content.

Keywords: *Pinus sylvestris*, site factors, fertility, shoot structure, light interception efficiency, shading.

ODC 174.7+161.3+181.32+181.21

Authors' addresses: *Smolander*: The Finnish Forest Research Institute, Suonenjoki Research Station, SF-77600 Suonenjoki, Finland. *Oker-Blom*: University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170, Finland. *Kellomäki*: University of Joensuu, Department of Forestry, P.O. Box 111, SF-80101 Joensuu, Finland.

Accepted November 30, 1989

1. Johdanto

Täydessä vesipitoisuudessa olevan lehden fotosynteesikapasiteetti (ks. Chazdon ja Field 1987) näyttää kasvavan suoraviivaisesti lehden tyypipitoisuuden kasvaessa. Tämä riippuvuus on osoitettu monilla ruohovartisilla kasveilla (esim. Ishihara ym. 1979, Lugg ja Sinclair 1981) sekä lehtipuilla (Mooney ym. 1978, De Jong 1982). Kiinteä yhteys lehden fotosynteesikapasiteetin ja tyypipitoisuuden välillä perustuu siihen, että n. 75 % lehden sisältämästä typestä on kloroplasteissa (Stocking ja Ongun 1962).

Havupuilla ei kuitenkaan ole pystytty osoittamaan yhtä kiinteää riippuvuutta fotosynteesin ja tyypipitoisuuden välillä kuin leveälehtisillä kasveilla (Linder ja Rook 1984). Koska havupuiden fotosynteesitutkimuksissa perusyksikkönä on käytetty yksittäisen lehden sijasta kokonaista versoa (Linder 1979, 1981), tyypipitoisuuden vaikutus fotosynteesi-

sikapasiteettiin ei ole ollut suoraan mitattavissa, sillä tyypipitoisuus vaikuttaa neulasten kasvuun ja muuttaa siten verson sisäistä valoilmastoa.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli tutkia miten tyypipitoisuus vaikuttaa yksittäisen neulasten fotosynteesikapasiteettiin ja verson neulasten keskinäiseen varjostukseen. Yksittäisen neulasten fotosynteesikapasiteetin likiarvona käytettiin hajavalossa mitattua hariutetun verson fotosynteesikapasiteettia. Neulasten keskinäisen varjostuksen mittalukuna käytettiin verson silhuetin pinta-alan ja verson kokonaisneulasalan suhdetta.

Kiitämme tutkimusmestari Pekka Voipiota fotosynteesi- ja projektiolamittauksista ja Metsäntutkimuslaitoksen keskuslaboratoriota typpianalyseistä.

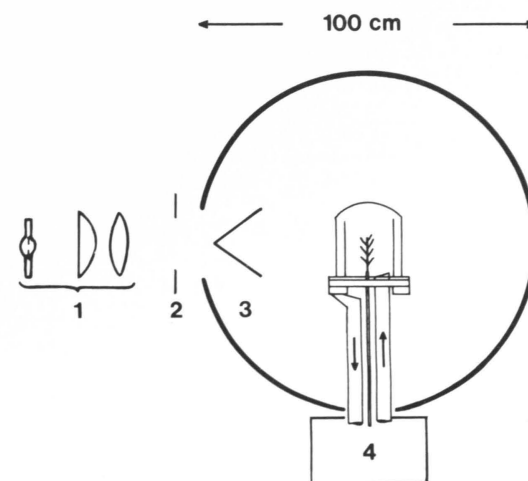
2. Aineisto ja menetelmät

Tutkimusmateriaalina käytetyt edellisenä kesänä kasvaneet männyn versot kerättiin 5.–30.6.1988 viidestä viljavuodeltaan erilaisesta männyn taimikosta. Tutkimusmetsiköt, joiden ikä oli 5–14 v., sijaitsivat Suonenjoen tutkimusaseman (62°39' N, 27°05' E) ympäristössä. Karuin kasvupaikka laitettiin välittömästi veteen. Veteenlaiton jälkeen katkaistiin pieni pala oksasta veden alla, etteivät ilmakuplat estäisi verson vedensaantia. Laboratoriossa verso asennettiin fotosynteesikammioon. Leikkauspinta käsiteltiin tässä vai-

heessa asetonilla, ettei pihkavuoto vaikeuttaisi verson vedensaantia. Verson itsevarjostuksen vähentämiseksi verso hariutettiin poistamalla noin kaksi kolmasosaa neulasista ja verson ranka maalattiin valkoiseksi vesiliukoisella konekirjoittajan korjausnesteellä (ks. Leverenz 1987). Verso oli pimeässä fotosynteesikammiossa mittaustilassa (20°C) ja 100%:n suhteellisessa kosteudessa seuraavana aamuna n. klo 8 alkaneisiin mittauksiin saakka.

Fotosynteesi mitattiin avoimella takaisin-kytketyllä IRGA-systeemillä (kaksi URAS 3G), jossa fotosynteesikammion CO₂-pitoisuus (340 ± 10 ppm) ja ilman vesihöyryn kylästyspaineen vajaus (8 ± 3 hPa) pidettiin vakioina mikrotietokoneen ja massavirtasäätimien avulla. Ilman lämpötila 20 ± 1°C.

Fotosynteesi mitattiin neulasten keskinäisen varjostuksen minimoimiseksi isotrooppisessa (= kaikkiin suuntiin samanlaisessa) säteilykentässä (kuva 1). Valonlähteenä käytettiin Ludwig Pani HMV-1200 teatterivalon-



Kuva 1. Kaavakuva Ulbrichtin palloon sijoitetusta fotosynteesikammiossa. (1) valaisin, (2) himmennin, (3) kartio, joka estää valonsäteiden osumisen suoraan versoon ja (4) lämmönvaihdin. Pallon sisäpinta ja kartio on päällystetty bariumsulfaatti-pigmentillä käyttäen kiinnittimenä polyvinyl-alkoholia (Nonaka 1974). Laitteiston suunnittelu ja toteutus T. Pohja, Juupajoki.

Fig. 1. Schematic representation of the assimilation chamber in the integrating sphere. (1) light source, (2) aperture for adjustment of the radiation flux density, (3) light dispersing cone and (4) heat exchanger. The high reflectance surfaces of the sphere and the cone were painted using BaSO₄ as a pigment and polyvinyl alcohol as a binder (Nonaka 1974). The device was designed and made by Mr. Toivo Pohja (SF-35540 Juupajoki, Finland).

heitintä (polttimo OSRAM HMI-1200). Fotosynteesi mitattiin seitsemällä eri valaistus- tasolla välillä 0–1000 μmol m⁻²s⁻¹ säätämällä valoaukon kokoa.

Mitattuun fotosynteesin valovasteeseen sovitettiin pienimmän neliösumman menetelmällä nonrectangulaarinen (ei-suorakulmaiset asymptootit omaava) hyperbeli (ks. Thornley 1976):

$$\theta P^2 - P(\alpha I + P_{\max}) + \alpha I P_{\max} - R = 0, \quad (1)$$

missä P on bruttofotosynteesinopeus (mgCO₂dm⁻²h⁻¹), I on irradianssi (μmolm⁻²s⁻¹), α on käyrän kulmakerroin kun I=0, R on hengitysnopeus (mgCO₂dm⁻²h⁻¹), parametri θ on käyrän kyllästymisnopeuden määräävä parametri ja P_{max} on käyrän raja-arvo

kun I → ∞. Fotosynteesikapasiteetin estimattina käytettiin käyrän (1) arvoa irradianssin arvolla 2000 μmolm⁻²s⁻¹.

Versojen silhuetin pinta-alan mittaamiseksi versot valokuvattiin kuudessa eri kulmassa (7.5°, 22.5°, ..., 82.5°) suhteessa projisointitasoon. Mahdollinen verson epäsymmetrisyys otettiin huomioon kiertämällä versoa kussakin inkliinaatiokulmassa 4 kertaa 60°:n askeleella. Näin saatiin 24 mustavalkokuvaa kustakin koeversosta. Valokuvat (Agfaortho 25) otettiin hämärässä huoneessa himmennettyä valopöytää vasten 200 mm:n objektiivilla kameran ollessa 5 m:n päässä versosta, jolloin kuvakulma oli n. 4°. Valokuvaamisen jälkeen versoista mitattiin neulasten pituus, ja neulaskulma 20 systemaattisesti valitusta neulasesta. Tämän jälkeen neulaset irrotettiin ja mitattiin niiden projektiopinta-ala lehtipinta-alamittarilla (LI-3100, LiCor Inc., Nebraska, USA) sekä laskettiin neulasten lukumäärä. Fotosynteesimittauksissa olleista versoista mitattiin ainoastaan neulasten projektiopinta-ala.

Välittömästi mittausten pinta-alamittausten jälkeen versojen neulaset kuivattiin (48 h 60°C). Neulasten tyypipitoisuus (% kuivapainosta) analysoitiin Metsäntutkimuslaitoksen keskuslaboratoriossa LECO CHN-600 analyysattorilla (Jarva ja Tervahauta 1987).

Versojen silhuetin ala mitattiin negatiiveista Teknillisen Korkeakoulun sovelletun elektronikan laboratoriossa kehitetyllä laitteistolla, joka kuostui videokamerasta, 512x512 pikselin kuvamuistista, monitorista ja ABC-80-mikrotietokoneesta. Käytetyllä mittausteorialla kukin pikseli vastasi 0.32 mm² verson tasossa. Mustan ja valkoisen rajaa vastaava harmaan sävy määritettiin visuaalisesti, minkä jälkeen verson silhuetin pinta-ala saatiin laskemalla mustien pikselien lukumäärä kuvanmuistista mikrotietokoneella.

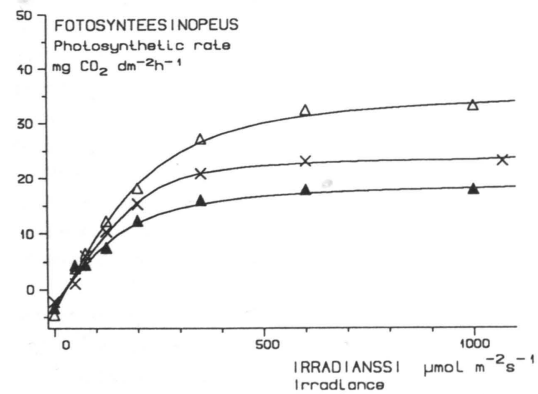
Neulasten keskinäisen varjostuksen mittalukuna käytettiin verson silhuetin alan odotusarvon ja verson neulasten kokonaisalan suhdetta (STAR), olettaen verson suunta satunnaiseksi (ks. Oker-Blom & Smolander 1988). Silhuetin alan odotusarvo (keskiarvo) laskettiin painottamalla eri inkliinaatiokulmissa mitattuja silhuetin aloja kulman kosinilla. Kokonaisneulasalan likiarvona käytettiin neulasten projektiotalan ja π:n tuloa (ks. Johnson 1984, Oker-Blom ja Smolander 1988).

3. Tulokset ja tarkastelu

Vaikka kasvupaikkojen viljavuus vaihteli CT-kankaasta OMT-kankaaseen, neulasten typpipitoisuuden vaihtelualue oli varsin suppea 0.5–1.5%. Mitatut arvot ovat alhaisia verrattuna vastaaville metsätyypeille kirjallisuudessa annettuihin arvoihin (Aaltonen 1950, Sippola ym. 1985). Alhaiset pitoisuudet selittyvät sillä, että mittaukset tehtiin nopean kasvun vaiheessa, jolloin edellisen vuoden versojen tyyppiä käytetään uuden verson kasvuun (Krueger 1967). Seuraavia tuloksia tulkittaessa on myös syytä muistaa, että typpipitoisuuden vaihtelut olivat seurausta kasvupaikkojen luontaisesta ravinnevaihtelusta eikä lannoituksella aikaansaadusta vaihtelusta.

Isotrooppisessa säteilykentässä hariuteutuista versoista mitatut fotosynteesin valovasteet (kuva 2) poikkesivat niistä joita on mitattu havupuiden versoille (Troeng ja Linder 1982, Smolander ym. 1987) ja olivat lähempänä niitä vasteita, joita on mitattu yksittäisille lehdistä (Leverenz 1987)

Typpipitoisuudella oli selvä vaikutus fotosynteesikapasiteettiin (kuva 3). Regressiosuoran selitysaste ($R^2=0.62$) oli kuitenkin varsin alhainen, sillä lehtipuilla on tyypillistä



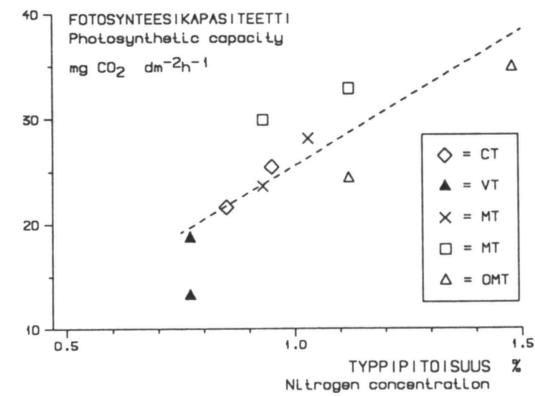
Kuva 2. Kolmen typpipitoisuudeltaan (% kuivapainosta) erilaisen verson fotosynteesin valovasteet: 1.5% (Δ), 0.9% (\times) ja 0.8% (\blacktriangle).

Fig. 2. The photosynthetic radiation response of three shoots of different nitrogen status: Nitrogen concentration of needles (per cent of dry weight) 1.5% (Δ), 0.9% (\times) ja 0.8% (\blacktriangle).

yli 90 %:n selitysasteet (esim. Mooney ym. 1978). Osaksi alhainen selitysaste lienee seurausta typpipitoisuuden suppeasta vaihteluvälillä, sillä fotosynteesimittauksissa olleissa versoissa neulasten typpipitoisuus vaihteli välillä 0.8–1.5 %, kun se Mooney ym. (1978) aineistossa vaihteli välillä 0.7–4.3 %.

Verson säteilynsitomistehokkuuden STARin ja neulasten typpipitoisuuden välillä oli positiivinen korrelaatio (kuva 4), eli verson itsevarjostus pieni typpipitoisuuden kasvaessa. Tämä perustui siihen, että verson neulastiheys pieni ja neulaskulma kasvoi typpipitoisuuden noustessa (kuvat 5 ja 6). Näiden tekijöiden STARia kasvattava vaikutus oli siis merkittävämpi kuin lisääntyneen neulaspuisuuden (kuva 7) STARia pienentävä vaikutus.

Neulasten typpipitoisuus näytti lisäävän yksittäisen verson fotosynteesiä kahta kautta; lisäämällä yksittäisen neulasen fotosynteesikapasiteettia ja vähentämällä verson itsevarjostusta. Vaikka havupuiden neulasten fotosynteesikapasiteetin lisääntyminen typpipitoisuuden noustessa on yhteensopiva lehtipuilla saatujen tulosten kanssa, olisi aiheellista tutkia miten neulasten ikä yms. tekijät vaikuttavat tähän riippuvuuteen. Myös neulasten typpipitoisuus

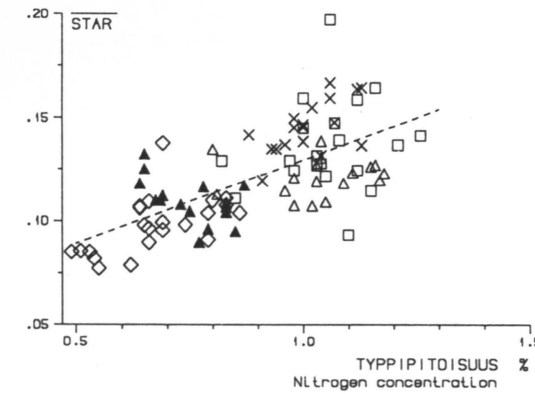


Kuva 3. Fotosynteesikapasiteetin ja neulasten typpipitoisuuden välinen regressio: $y = 25.3x + 0.1$; $R^2 = 0.62$.

Fig. 3. Photosynthetic capacity as a function of nitrogen concentration of needles (as per cent of dry weight). $y = 25.3x + 0.1$; $R^2 = 0.62$. Symbols refer to different site types (Cajander 1949).

den ja verson säteilynsitomistehokkuutta kuvaavan STARin välinen riippuvuus kaipaa perusteellisempaa tutkimusta edustavammalla aineistolla.

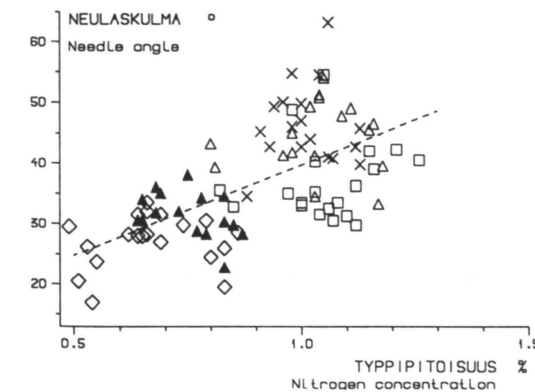
Tämän tutkimuksen tulos ei ole yleistettävissä latvuksen tai metsikön fotosynteesissä tapahtuvien muutosten arviointiin, sillä versojen



Kuva 4. Verson säteilyn sitomistehokkuutta kuvaavan STAR-arvon ja neulasten typpipitoisuuden välinen regressio: $y = 0.081x + 0.005$; $R^2 = 0.44$. Symbolit kuten kuvassa 3.

Fig. 4. The STAR-values (Oker-Blom and Smolander 1988) of shoots, as a function of needle nitrogen concentration. $y = 0.081x + 0.005$; $R^2 = 0.44$. Symbols as in Fig. 3.

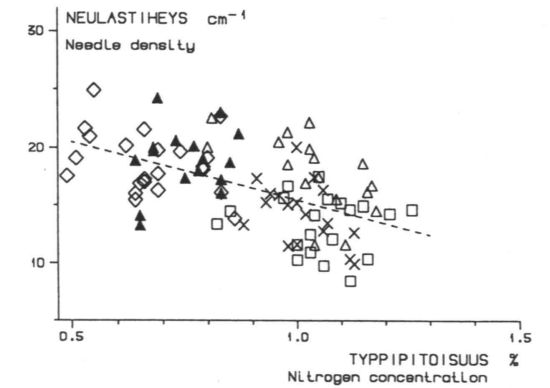
gressio: $y = 0.081x + 0.005$; $R^2 = 0.44$. Symbolit



Kuva 6. Neulaskulman ja neulasten typpipitoisuuden välinen regressio: $y = 29.8x + 9.9$; $R^2 = 0.38$. Symbolit kuten kuvassa 3.

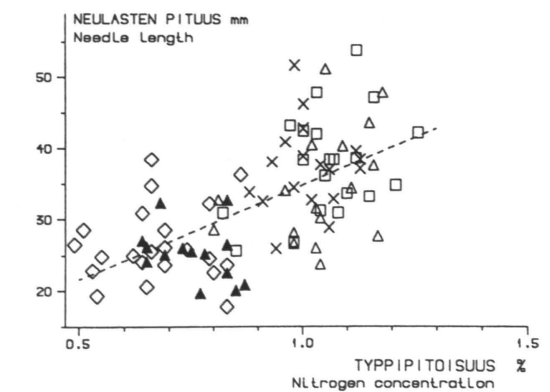
Fig. 6. Needle angle as a function of needle nitrogen concentration. $y = 29.8x + 9.9$; $R^2 = 0.38$. Symbols as in Fig. 3.

säteilynsitomiskyvyn paraneminen merkitsee vääjäämättömästi versojen välisen varjostuksen lisääntymistä. Tämän vuoksi neulasten typpipitoisuuden vaikutuksen arviointi metsikön fotosynteesiin edellyttää latvuston rakenteessa tapahtuvien muutosten tuntemista.



Kuva 5. Neulasten tiheyden ja neulasten typpipitoisuuden välinen regressio: $y = -10.0x + 25.6$; $R^2 = 0.28$. Symbolit kuten kuvassa 3.

Fig. 5. Needle density on the shoot axis as a function of needle nitrogen concentration. $y = -10.0x + 25.6$; $R^2 = 0.28$. Symbols as in Fig. 3.



Kuva 7. Neulasten pituuden ja neulasten typpipitoisuuden välinen regressio: $y = 26.5x + 8.4$; $R^2 = 0.37$. Symbolit kuten kuvassa 3.

Fig. 7. Needle length as a function of needle nitrogen concentration. $y = 26.5x + 8.4$; $R^2 = 0.37$. Symbols as in Fig. 3.

Kirjallisuus

- Aaltonen, V.T. 1950. Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. Selostus: Lehtianalyysi metsämaan hyvyysluokituksen perusteena. *Commun Inst. For. Fenn.* 37(8): 40 s.
- DeJong, T. M. 1982. Leaf nitrogen content and CO₂ assimilation capacity in peach. *J. Amer. Hort. Sci.* 107(6): 955–959.
- Cajander, A. K. 1949. Forest types and their significance. *Acta For. Fenn.* 56: 71 s.
- Chazdon, R. L. & Field, C. B. 1987. Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest Piper species. *Oecologia* 73: 222–230.
- Ishihara, K., Kuroda, E., Ishii, R. & Ogura, T. 1979. Relationship between nitrogen content in leaf blades and photosynthetic rate in rice plants measured with an infrared gas analyzer and an oxygen electrode. *Japan. J. Crop Sci.* 48: 551–556.
- Jarva, M. & Tervahauta, A. 1987. Chemical analysis methods used in the ILME. Poster. Symposium of the Finnish Research Project on Acidification (HAPRO). Ympäristöministeriön julkaisusarja A 64. s. 74.
- Johnson, J. D. 1984. A rapid technique for estimating total surface area of pine needles. *Forest Sci.* 30: 913–921.
- Krueger, K. W. 1967. Nitrogen, phosphorous and carbohydrate in expanding year-old Douglas fir shoots. *Forest Sci.* 13: 352–356.
- Leverenz, J. W. 1987. Chlorophyll content and light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiol. Plantarum* 71: 20–29.
- Linder, S. 1979. Photosynthesis and respiration in conifers: a classified reference list 1891–1977. *Stud. For. Suec.* 149: 1–32.
- 1981. Photosynthesis and respiration in conifers: Supplement 1, *Stud. For. Suec.* 161: 1–32.
- & Rook, D. A. 1984. Effects of mineral nutrition on carbon dioxide exchange and partitioning of carbon in trees. Teoksessa: Bowen & Nambiar (toim.). *Nutrition of Plantation Forests*. Academic Press. London. s. 211–236.
- Lugg, D. G. & Sinclair, T. R. 1981. Seasonal changes in photosynthesis of field grown soybean leaflets. 2. Relation to nitrogen content. *Photosynthetica* 15: 138–144.
- Mooney, H. A., Ferrar, P. J. & Slatyer, R. O. 1978. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of Eucalyptus. *Oecologia* 36: 103–111.
- Nonaka, M. 1974. Improved paint coating for photometric integrators. *Lighting Research and Technology* 6(1): 30–31.
- Oker-Blom, P. & Smolander, H. 1988. The ratio of shoot silhouette area to total needle area in Scots pine. *Forest Sci.* 34: 894–906.
- Sippola, J., Erviö, R. & Tares, T. 1985. Maa- ja neulasanalyysit havupuiden kasvun kuvaajina. Summary: Soil and needle analyses as indicators of tree growth. *Suo* 36(3): 69–73.
- Smolander, H., Oker-Blom, P., Ross, J., Kellomäki, S. & Lahti, T. 1987. Photosynthesis of a Scots pine shoot: test of a shoot photosynthesis model in a direct radiation field. *Agric. For. Meteorol.* 39: 67–80.
- Stocking, C. R. & Ongun, A. 1962. The intracellular distribution of some metallic elements in leaves. *Am. J. Bot.* 49: 284–289.
- Thornley, J. H. M. 1976. *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press.
- Troeng, E. & Linder, S. 1982. Gas exchange in a 20-year-old stand of Scots pine. II. Variation in net photosynthesis and transpiration within and between trees. *Physiol. Plant.* 54: 15–23.

Total of 21 references