

N:o 1

1958

9. vuosikerta

20. 3. 1958

S U O

Julkaisija: SUOSEURA

Toimituskunta: Pentti Kaitera (puh. joht.),
 Viljo Puustjärvi, Olavi Klemelä, Into Rauhala (päätoimittaja)

Toimitus:

Helsinki

Lönnrot.k. 11

Puh. 32 931

Tilauhinta 350.—

Kirjoituksia lainattaessa pyydetään mainitsemaan lehden nimi

Viljo Puustjärvi:

RAHKASAMMALIEN KATIONIEN OTON MEKANISMISTA

Kasvien ravinnonoton mekaniismista on viime aikoina esitetty useita eri teorioita. Yhteistä näille kaikille on se, ettei yksikään teoria ole pystynyt samanaikaisesti selvittämään kationien ja anionien ottoa. Niinpä lieneekin yleisesti hyväksytty se käsitys, että kationien ja anionien otto tapahtuu täysin toisistaan riippumatta, aivan eri mekanismeja hyväksikäyttäen. Seuraavassa rajoitutaan käsittelemään yksinomaan kasvien kationien ottoa.

Juuret ottavat nykyisen käsityksen mukaan kationinsa maahiukkasten pinnoilta hiilihapon välityksellä. Juurien oletetaan erittävän hiilidioksidia, mikä veteen liuotessaan muodostaa hiilihappoa. Hiilihappomolekyylit kulkeutuvat sitten maahiukkasten välittömään läheisyyteen, missä hiilihapon dissoioimat vetyionit vaihtuvat maahiukkasen kationeihin. Emäsbikarbonaatti palaa tämän jälkeen takaisin juuren välittömään läheisyyteen, missä se sellaisenaan, siis ioniparina esim. $K^+ + HCO_3^-$, pidättyy juureen, tai siten, että juuren erittämä vetyioni vaihtuu bikarbonaatin emäsioniin. Kahdesta viimeksi mainitusta vaihtoehdosta jälkimmäistä pidetään todennäköisempänä.

Edelläesitetystä yleisestä käsityksestä poiketen on Jenny (1939) esittänyt teorian, minkä mukaan kationivaihto tapahtuu välittömästi toistensa kanssa kosketuksissa olevien juurien ja maahiukkasten kesken, vapaiden, toisin sanoen maaliuksen elektrolyyttien osallistumatta lainkaan reaktioon.

Juurien kationien ottoa käsittelevistä monista tutkimuksista, mitkä ovat vieneet

huomattavalla tavalla kehitystä eteenpäin tällä alalla, mainittakoon vielä käsillä olevan tutkimuksen aihepiiriin läheisesti liittyvät Lundegårdh'in ja Mattson'in tutkimukset. Lundegårdh'in (1942) mukaan vallitsee nimittäin juurien ja maahiukkasten välillä sähköinen jännite-ero, mikä säätää juurien kationien ottoa. Laboratorio-olosuhteissa on hän onnistunut mittaamaankin kyseisen potentiaalilin. Mattson (1944) on taas kiinnittänyt huomiota juurien happoluonteeseen, mihin hänen mukaansa perustuu juurien kationien otto.

Kasvien ravinnonottoa selvittelevissä tutkimuksissa on määritetty juurien vaihtokapasiteetteja sekä niiden ottamia ravinnemääriä erilaisilta kasvualustoilta. Sitä vastoin ei kirjallisuudessa ole näkynyt kiinnitetyn huomiota juurien ja maahiukkasten välillä vallitsevaan emästasapainoon. Jos nimittäin oletetaan — juurien ottavan emäksiä kationivaihdon periaatteen mukaan, voidaan nimenomaan emästasapainon olettaa määrävän juurien kationien ottoa. Emästasapaino taas määräytyy paitsi otettujen emästen myös vaihtumiskykyisten vetyionien määrän mukaan. On kuitenkin myönnettävä, että käytännössä mainittujen tasapainosuhteiden tutkiminen saattaa tuottaa melkoisia vaikeuksia. Kationivaihtohan tapahtuu maahiukkasten ja juurien uloimman solukerroksen välillä. On ymmärrettävästi varsin vaikeaa, ellei suorastaan mahdotonta, eristää tuota ulointa solukerrosta, tai paremminkin sen maan kanssa kosketuksiin joutuvaa selluloosakalvoa, jonka

vahvuus Lundegårdh'in (1942) mukaan vaihtelee 0.1—3.0 μ :hyn. Tutkimus voitaisiin myös kohdistaa juuriin kokonaisuudessaan ja olettaa vain niiden uloimman seinämän osallistuvan reaktioihin, kuten esim. juurien vaihtokapasiteettejä määritettäessä on tehty. Tällöin voitaisiin ehkä päästä kvalitatiivisiin, mutta tuskin kvantitatiivisiin tuloksiin, koska tutkittujen kolloidien aktiivisuudet painoysikköä kohti laskettuina eivät olisi keskenään vertailukelpoisia.

Käsillä olevan tutkimuksen tarkoituksena on pyrkiä selvittämään kasvien maan kanssa kosketuksiin joutuvien juurien kolloidien ja maan kolloidien välisiä tasapainosuhteita ja sitä tietä luomaan valaistusta kasvien ravinnonottoon. Tutkimusmateriaaliksi on valittu rahkasammalet. Tämä senvuoksi, että niiden solut ovat erikoistuneet varsin vähän eri tehtäviin. Rahkasammalethan ottavat ravintonsa maasta vain yhden solukerroksen vahvuisilla lehdillään, joiden massa muodostaa useimmiten pääosan koko kasvin massasta. Lisäksi ne vielä omaavat poikkeuksellisen korkean vaihtokapasiteetin (Puuštjärvi 1955) ja kasvavat kasvualustalla, jonka vaihtokapasiteetti on samaa suuruusluokkaa kuin sammalengin (Puuštjärvi 1956). Täysin kvantitatiivisiin tuloksiin kationivaihdon suhteen ei luonnollisesti tätäkään tietä voida odottaa päästävän, mutta ehkä kuitenkin siinä määrin tyydyttäviin, että niiden perusteella voidaan tehdä johtopäätöksiä rahkasammalien ravinnonotosta.

TYÖHYPOTEESI RAHKASAMMALIEN KATIONIEN OTOSTA

Rahkasammalet ottavat ravintonsa turpeeseen hautautuneilla osillaan, joiden anatominen rakenne on aivan sama kuin maanpinnan yläpuolella olevien yhteyttävien osienkin. Rahkasammalethan kasvavat rajattomasti yläpäästään alempien osien kuollessa ja maatuessa turpeeksi. Rahkasammalien kasvualustaansa hautautuneet osat vastaavat siis toiminnallisesti korkeampien kasvien juuria.

Tutkimuksen päämääräksi asetetun tehtävän ratkaisemiseksi olisi luonnollisesti ollut asiallisinta tutkia vain niitä sammalien ja turpeen osia, mitkä joutuvat toistensa kanssa kosketuksiin. Käytännössä

tällaisen tutkimusmateriaalin eristäminen ei olisi ollut mahdollista. Se ei myöskään olisi ollut välttämätöntä. Edellä on nimittäin jo mainittu, että turpeen kanssa kosketuksiin joutuvien sammalien osien anatominen rakenne on aivan sama kuin sen ylempienkin osien. Ei ole mitään syytä epäillä, etteivätkö sammalien kolloidisetkin ominaisuudet olisi samat sen eri osissa. Sama koskee myös turvetta. Siinä saattaa esiintyä paikallisia vaihteluja, mutta keskimäärin otettuna se on samanlaista joka paikassa. Otettaessa riittävän suuri näyte saadaan paikallisten vaihtelujen merkitys vähenemään. Sammalien ja turpeen rajapinnoilla tapahtuvat reaktiot pyrkivät taas tasapainoittumaan systeemin muissakin osissa. Systeemi kokonaisuudessaan pyrkii asettumaan tiettyyn tasapainoon. Tästä aiheutuen ei ole syytä epäillä syntyvän suurtakaan virhettä, jos rajapinnoilla olevien kalvojen asemesta tutkitaankin systeemin kumpaakin osapuolta kokonaisuudessaan, siis turvetta ja sammalta. On kuitenkin ajateltavissa, että jos sammalien yläosat ovat kovin kaukana sen turpeeseen hautautuneista osista, saattaa tasapainossa olla jännite-eroja sen ylä- ja alaosien välillä. Tähän palataan vielä myöhemmin.

Jos sammal ottaa turpeesta emäksiä kationivaihdon periaatteen mukaan, täytyy sen vaihtaa vetyioneilla emäksiä turpeesta. Korkeampien kasvien ollessa kyseessä on hiilihapon dissosioiman vetyionin oletettu toimivan tässä välittäjänä. Rahkasammaleen anatomisen rakenteen ja niiden korkean kolloidipitoisuuden huomioonottaen lienee yksinkertaisempaa olettaa sammalien kolloidisten happojen, n.s. asidoidien dissosioimien vetyionien vaihtuvan välittömästi turpeen emäskationeihin. Jenny (1939) on osoittanut, että kasvien juuret ja savihuukkaset saattavat olla siksi lähellä toisiaan, että kationivaihto juurien uloimman kalvon ja savikolloidien välillä on mahdollista. Ei ole mitään syytä epäillä, etteikö sammalien ja turvekolloidien ollessa kyseessä sama ilmiö vähintään yhtä hyvin olisi mahdollista.

Kationivaihtoa voidaan ajatella tapahtuvan ilman sanottavia energian muutoksia, jos kohta ne kuuluvatkin mainittuun ilmiöön. Korkeampien kasvien ottaessa juurillaan maasta ravinteita, katsotaan

välttämätön energia saatavan palamisilmiöstä. Tämä taas edellyttää hapen läsnäoloa. Useat sammalet kasvavat turpeessa, jossa hapen läsnäolo rajoittuu aivan ohueen pintakerrokseen (Malmström 1923). Johtojänteettöminä kasveina on sammalien vaikea saada happea oman systeeminsäkään puitteissa.

Edellä on jo mainittu turpeen asidoideista ja niiden dissosioimista vetyioneista, mitkä lienevät peräisin pääasiallisesti karboksyliryhmistä. Nämä aktiiviset vetyionit antavat sammalle tietyn sähköisen varauksen, minkä suuruus määräytyy vetyionien aktiivisuuden mukaan. Myös turpeessa on dissosioituvia vetyioneja, mitkä puolestaan antavat turpeelle tietyn varauksen. Jos nyt elektroonien paine sammaleessa ja turpeessa ei ole yhtä suuri, syntyy rajapinnalle tietty sähköinen jännite-ero, minkä suuruus määräytyy sammalen ja turpeen vetyionien aktiivisuuden mukaan. Matemaattisesti voidaan tällainen jännite-ero (E) ilmaista kaavalla

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{[H^+]_{\text{sammal}}}{[H^+]_{\text{turve}}}$$

missä $[H^+]$ tarkoittaa asianomaisia vetyionien aktiivisuuksia.

Jännite-ero sammalen ja turpeen välillä pyrkii tasautumaan. Tämä on mahdollista siten, että osa turpeen emäskationeista siirtyy sammaleeseen, edellytettynä, että

$$[H^+]_{\text{sammal}} > [H^+]_{\text{turve}}$$

koska reaktiot luonnossa pyrkivät kulkemaan sellaiseen suuntaan, mitä tietä päästään systeemin pienimpään energiasisältöön.

Jotta siis sammal pystyisi ottamaan emäskationeja turpeesta, tulisi sen vetyionien aktiivisuuden olla suuremman kuin vastaavan aktiivisuuden turpeessa. Turpeessa vetyionien aktiivisuus määräytyy vaihtokapasiteetin ja vaihtuvaan muotoon pidättyneiden emäskationien määrän mukaan. Sama koskee myös rahkasammalia. Niiden kasvupisteessä muodostuu kuitenkin jatkuvasti uusia asidoideja, joiden syntymisvaiheessaan voidaan ajatella olevan vetyioneilla kyllästettyjä. Tällöin muodostuu edelläesitetyn mukaisesti jännite-ero kasvupisteen ja sen alapuolella olevien osien välille. Jännite-ero pakoittaa näinollen emäskationeja siirtymään sammalien vanhemmista sen nuorempiin osiin.

Ennemmin tai myöhemmin tämä emäskationien kasvupisteeseen siirtyminen ilmenee jännite-erona myös sammalen ja turpeen rajapinnalla. Tämä taas saa aikaan emäksien siirtymistä turpeesta sammaleeseen. Kun kasvupisteissä muodostuu jatkuvasti uusia vetyioneilla kyllästettyjä asidoideja, saa se aikaan jatkuvan, jos kohta hitaan emäsvirtailun turpeesta sammalen kasvupisteisiin. Korkeammilla kasveilla ravinteet kulkeutuvat veden mukana johtojänteissä kasvien ylempiin osiin. Rahkasammalilla ei siis edelläesitetyn mukaisesti tarvitse olettaa tapahtuvan tällaista emästen vapaata kulkeutumista, koska niiden kulkeutumisenkin voidaan olettaa tapahtuvan kationivaihdon periaatteen mukaisesti jännite-eron suunnassa ja sen määräämällä nopeudella.

TUTKIMUSMENETELMÄT

Jotta edelläesitetyn työhypoteesin paikkansapitävyyttä käytännössä voitaisiin tutkia, olisi pystyttävä määrittämään sekä sammalen että turpeen sähköiset varaukset. Suorin tie päämäärään olisi luonnollisesti välitön jännite-eron mittaaminen. Tutkimuksessa on kuitenkin lähdetty ratkaisemaan asetettua kysymystä analyytististä tietä, koska on haluttu tutkia ilmiötä kationivaihdon kannalta katsottuna. Sammalen ja turpeen välillä vallitsevan jännite-eron pääpiirteittäiseen toteamiseen voidaan olettaa päästävän tätäkin tietä edelläesitettyä Nernst'in kaavaa hyväksikäyttäen.

Nernst'in kaavan edellyttämiä aktiivisuuksia ei analyytisesti pystytä määrittämään. Kun kyseessä ovat kuitenkin vain verraten laimeat liuokset, voidaan konsentraatioita pitää riittävän tarkkoina aktiivisuuksien likiarvoina. Turpeen ja sammalen asidoidien ollessa heikkoja happoja, on niissä aktiivisten vetyionien määrä pH:n funktio. Niinpä tutkimuksessa vetyionikonsentraatiot onkin määritetty titrauskäyristä, mitkä on saatu titraamalla asianomaiset näytteet 1-n BaCl₂-liuoksessa 0.1-n NaOH:lla.

Vertaamalla sammalen ja turpeen titrauskäyriä voidaan niistä nähdä suoraan kummankin vaihtumiskykyisten vetyionien määrä siinä turpeen pH:ssa, mikä siinä on vallinnut näytteiden ottohetkellä.

Näytteiden emäspitoisuus voidaan myös

määrittää samaa menetelmää käyttäen. Jos nimittäin poistetaan näytteistä emäkset, esim. suolahappopesulla ennen näytteen titraamista, nähdään titrauskäyrästä suurin mahdollinen vetyionikonsentraatio eli vaihtokapasiteetti tietyssä pH:ssa. Vertaamalla samassa reaktiossa vaihtokapasiteettia, eli siis suurinta mahdollista vetyionikonsentraatiota ja vastaavaa tasapainotilassa vallinnutta vetyionikonsentraatiota keskenään saadaan niiden erotuksena selville se määrä vetyioneja, mikä on vaihtunut emäskationeihin, eli siis myös emäskationien määrä. On huomattava, että täten saatuun totaliemäsmäärään, jota tutkimuksessa on merkitty S_T :llä kuuluvat vahvojen emästen ohella myös vaihtuva rauta ja aluminium, koska nekin ovat pidättyneet turpeeseen tai sammaleeseen vetyioneihin vaihtumalla.

Selvyyden vuoksi mainittakoon vielä, että tutkimuksessa suolahapolla pestyjä eli vetyioneilla kyllästettyjä näytteitä on merkitty etuliitteellä H, siis H-turve ja H-sammal. Suolahapolla käsittelemättömiä näytteitä on nimetty luonnontilaisiksi. Sammalta on merkitty kirjaimella s ja sen kasvualustana olevaa turvetta kirjaimella t. Luonnontilaisia näytteitä on merkitty alaindeksillä 1, siis s_1 ja t_1 ja H-näytteitä alaindeksillä 2, siis s_2 ja t_2 . Erityisesti kuvioissa on käytetty näitä merkintöjä.

Turvetta tai sammalta tutkimusmateriaalina käytettäessä on verraten vaikeaa ellei, suorastaan mahdotonta, saada todellisuutta vastaavaa titrauskäyrää. Tämä aiheutuu siitä, että titrauksen aikana tapahtuu häiritseviä sivureaktioita.

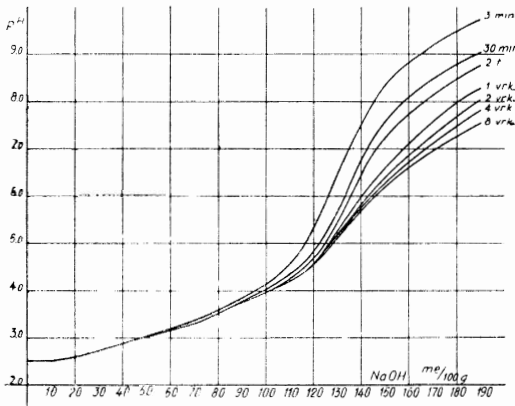
Näytteiden kuivuessa tapahtuu jo sellaisia reaktioita, jotka vaikuttavat titrauskäyrän muotoon. Tarkoituksenmukaisimmalta tuntuisi tuoreiden näytteiden titraus. Niistä on kuitenkin vaikea saada koko kasvualustaa edustavaa homogeenista osaa. Tämän vaikeuden torjumiseksi pyrittiin jo näytteitä kerätessä ottamaan niitä vain sellaisilta paikoilta, missä turve oli mahdollisimman tasalaatuista. Useita sammal-turvenäytepareja titrattiin sekä tuoreina että kuivina. Tuoreiden ja kuivien näytteiden titrauskäyrät poikkesivat hieman toisistaan. Kun sammalen ja turpeen käyrät muuttuivat kuitenkin suunnilleen samassa suhteessa, eivät niiden keski-

näiset suhteet sanottavasti muuttuneet. Tutkimuksen tarkoituksiperän kannalta katsoen voitiin titraus näinollen suorittaa käyttämällä joko tuoreita tai kuivia näytteitä. Pääosa näytteistä titrattiin tuoreina sekä tulosten tarkastamiseksi useimmiten vielä kuivinakin.

Titrauksen aikana tapahtuvat sivureaktiot vaikuttavat erittäin haitallisesti titrauskäyrän muotoon aiheuttaen huomattavia virhelähteitä. Mitä kauemmin titraus kestää, sitä suurempi on sivureaktioiden vaikutus. Olisi näinollen edullisinta suorittaa titraus mahdollisimman nopeana. Toisaalta on taas titraus suoritettava siksi hitaasti, että vaihtoreaktiot ennättävät tapahtua. Mahdollisimman edullisen titrausnopeuden selville saamiseksi suoritettiin useita titrauksia eri nopeuksin. Eri pulloihin punnittiin samat määrät titrattavaa ainetta ja lisättiin kohoavat määrät NaOH:a. Ensimmäinen pH-lukema otettiin 3 minuutin kuluttua emäslisäyksestä sekä sittemmin tietyin väliajoin, jolloin pulloja huiskutettiin. Kuviossa 1 on esitetty eräs tällainen käyräsarja. Kuvioista huomataan, että titrauksen hidastuessa titrauskäyrät loivenevat. Mitä korkeampi alkuperäinen pH on, sitä suurempi on myös reaktion aleneminen. Ilmiö saattaa aiheutua esim. heikkojen fenolisten hydroksyliryhmien hapettumisesta voimakkaammiksi karboksyliryhmiksi (Mattson 1942) tai myös esterien saippuoimisen tuloksena vapautuvien karboksyliryhmien aktivoitumisesta (Keller ja Deuel 1957).

Kuvioista 1 huomataan titrauskäyrien alkavan hajautua vasta n. pH 4:n yläpuolella. Tämä aiheutuu siitä, että mainitun reaktion alapuolella tapahtuu vain kationivaihtoa, mikä tapahtuu nopeasti, ja vasta pH 4:n yläpuolella sivureaktiot alkavat vaikuttaa titrauksen kulkuun. Häiritsevien sivureaktioiden vaikutuksen vähentämiseksi suoritettiin tutkimuksessa esitetyt titraukset nopeina. Lukemat otettiin 3 minuutin kuluttua emäslisäyksestä.

Kokonaisemäspitoisuuden (S_T) ohella on määritetty myös tuhkan alkaalisuus (S_a) ammoniumasetaattiin lietetyn tuhkan HCl-titraustuloksena. Se vastaa suunnilleen vaihtuvien vahvojen emäskationien yhteismäärää (Puustjärvi 1957).



Kuvio 1. Titrausnopeuden vaikutus titrauskäyrän muotoon.

TUTKIMUSTULOKSET

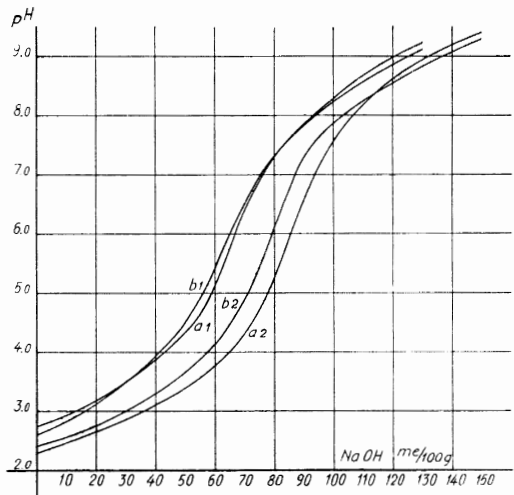
Sammalien ja niiden kasvualustojen emästasapainojen selvittämiseksi tutkittiin n. 60 sammal-turvenäyteparia. Aineisto on koottu eri puolilta maata mahdollisimman monelta eri suotyypiltä. Siinä on ollut edustettuna trofiasarja boniteetti 1—10 sekä kasvualustan kosteussarja rimpisoista kuivimpiin kohosoihin. Erityisesti pyrittiin valitsemaan sellaisia kohteita, joissa turve olisi ollut mahdollisimman maunutta ja missä se olisi muodostunut pääasiassa muiden kasvien kuin tutkitun sammallajin jäänteistä. Seuraavassa esitetään vain muutama esimerkki verraten laajasta tutkimusaineistosta. Tämä riittääkin, koska suurin osa aineistosta antoi saman tuloksen.

Kuviossa 2 on esitetty erittäin tyypillinen vetisiä suotyyppejä edustava tutkimustulos. Näytteet — *Sph. cuspidatum* ja Sch St. on otettu *Scheuzeriaa* kasvavalta lyhytkortiselta nevalta, siis oligotroofiselta, vetiseltä suotyypiltä. Tarkasteltaessa kuvion 2 käyriä huomataan niiden suuressa määrin muistuttavan 2-emäksisten heikkojen happojen titrauskäyriä. Ensimmäisen dissosioitumisvaiheen vetyionit lienevät peräisin karboksyliryhmien dissosioimista vetyioneista. Tutkimuksessa on rajoitettu kuitenkin tarkastelemaan vain ensimmäistä dissosioitumisvaihetta, koska suossa valitsemissa reaktio-oloissa vain sillä on välitön osuus sammalien kationien otossa. Kyseisten kolloidisten happojen voimakkuuden ilmaisemiseksi on tutkimusaineistosta laskettu dissosiaatiovakiot, mitkä muutamia poikkeuksia lukuunottamatta ovat olleet suuruusluokkaa $K_1 = 7 \times 10^{-4}$.

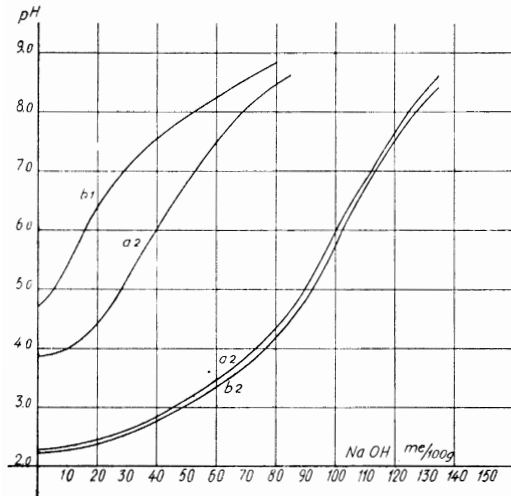
Vetyioneilla kyllästettyjen H-näytteiden (s_2 ja t_2) titrauskäyrät ilmaisevat sammalen ja turpeen kyvyn kilpailla kationeista. Kuviossa 2 nähdään, että sammal ja turve ovat tässä suhteessa suunnilleen tasaveroisia kilpailijoita, sammal tosin hieman voimakkaampi kuin turve. Tuomalla nyt emäksiä tähän kuviteltuun, vetyioneilla kyllästettyyn kasvualustaan, tulisi sammalen pidättää niitä hieman enemmän kuin turpeen sammalen suuremmasta vetyionikonsentraatiosta aiheutuen. Luonnontilaisten näytteiden titrauskäyristä nähdäänkin, että tasapainotilassa molemmat titrauskäyrät kulkevat suunnilleen yhdessä.

Titrauskäyrien perustana on laskelmissa käytetty sekä sammalen että turpeen kuiva-ainepainoja. Jos kummankin kosteusaste olisi sama ja vetyionien konsentraatit niiden aktiivisuuksien riittävän tarkkoja likiarvoja, voitaisiin Nernst'in kaavan mukaan laskea titrauskäyrien perusteella sammalen ja turpeen välillä vallitseva jännite-ero. Kuvion 2 mukaan ei tasapainotilassa ole jännite-eroa juuri lainkaan. Käytännössä merkitsee tämä sitä, että emästen kulkeutuminen turpeesta sammaleen on varsin hidasta ja näinollen myös sammalen lisäkasvu hyvin vähäistä.

Allaolevassa asetelmassa on esitetty edellisen esimerkin sammalen ja turpeen emäspitoisuudet (me/100 g) kokonaisemäspitoisuutena (ST) ja tuhkan alkaalisuutena (Sa).



Kuvio 2. Lyhytkortinen neva, *Sph. cuspidatum* (a) ja Sch St:n titrauskäyrät (1 = luonnontilainen, 2 = suolahapolla pesty H-näyte).



Kuvio 3. Lettoräme, *Sph. Warnstorfianumin* (a) ja metsäturpe (b).

	S_T	S_a
Sammal	23	23
Turpe	17	16

Asetelmasta huomataan, että molemmat emäsmuodot ovat suunnilleen yhtäsuuret. Vain turpeessa on pieni poikkeama, mikä aiheutuu vaihtuvassa muodossa olevasta raudasta ja alumiinista. Pääosassa tutkimusaineistoa on ero kuitenkin ollut hie-man suurempi, erityisesti turpeen ollessa kyseessä, lähinnä ilmeisesti mainitusta syystä aiheutuen.

Vastakohtana edelläesitetylle suotyypille — lyhytkortiselle nevalle — voidaan pitää lettorämettä, jollaiselta suotyypiltä otettujen *Sph. Warnstorfianumin* ja metsäturpeen titrauskäyrät on esitetty kuviossa 3. Sammalen ja turpeen asidoidit ovat tässä tapauksessa yhtä voimakkaita. Tasapainotilassa on sammalen vetyionikonsentraatio kuitenkin suurempi kuin turpeen. Tästä aiheutuu sammalen ja turpeen rajapinnalla vallitseva potentiaaliero, jonka suuruudeksi luonnontilaisessa reaktiossa (pH 6:ssa) saadaan:

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{40}{16} = 23 \text{ mV}$$

Saatu jännite-ero pystyy ilmeisesti pitämään yllä jo huomattavaa emästen kulkeutumista turpeesta sammaleeseen ja edistämään samalla sammalen lisäkasvua. Ymmärrettävää onkin, että lettorämeellä sammalien, kuten muidenkin kasvien kas-

vunopeus on toista luokkaa kuin lyhytkortisella nevalle.

Allaolevassa asetelmassa on edelläesitettyjen näytteiden emäspitoisuudet.

	S_T	S_a
Sammal	61	60
Turpe	87	62

Sammalessa S_T ja S_a ovat jälleen yhtä suuret, mutta turpeessa lienee jo huomattavassa määrin vaihtuvaa rautaa ja alumiiniamia.

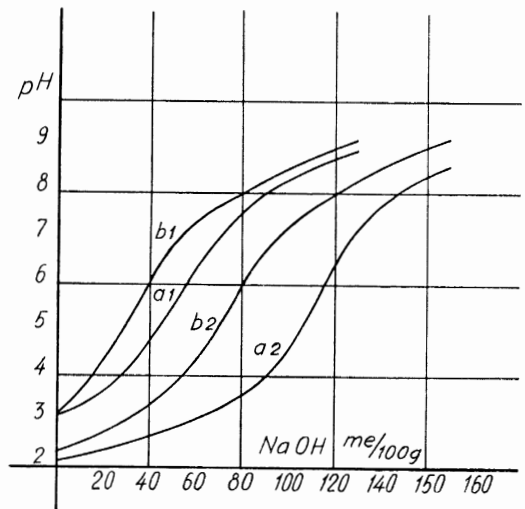
Kuviossa 4 on esitetty ruohoiselta rimpinevalta otettujen *Sph. subfulvumin* ja saraturpeen titrauskäyrät. Erikoista on täällä se, että sammalen asidoidit ovat huomattavasti voimakkaampia kuin sen kasvualustan. Johdonmukaisena seurauksena tästä olisi se, että sammalen olisi pysyttävä verraten vähäemäksisestä kasvualustasta ottamaan niitä suhteellisen paljon. Kuten allaolevasta asetelmasta huomataan, on sammal tehnytkin niin. Täten onkin ymmärrettävissä

	S_T	S_a
Sammal	62	55
Turpe	40	28

saravaltaiten turpeiden trofiaan nähden odotettua alhaisempi emäspitoisuus (Puustjärvi 1957).

Sammalen ja turpeen väliseksi jänniteeroksi saadaan ruohoisella rimpinevalle

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{42}{28} = 10 \text{ mV.}$$



Kuvio 4. Ruohoinen rimpineva, *Sph. subfulvum* (a) ja saraturpe (b).

mikä on siis huomattavasti alhaisempi kuin lettorämeellä, mutta kuitenkin toista luokkaa kuin lyhytkortisella nevalla, missä se oli miltei nollassa.

Eteläsuomalaista korpityyppiä, mustikkakorpea, edustaa kuvio 5. Turpeen asidoidit ovat täällä poikkeuksellisen voimakkaita ($K_1 = 2.2 \times 10^{-3}$), mikä aiheutuu ilmeisesti runsaasti puunjänteitä sisältävän turpeen korkeasta ligniinipitoisuudesta. Poikkeuksellisen voimakkaita ovat myöskin sammalen, *Sph. Girgensohniin*, asidoidit ($K_1 = 2.0 \times 10^{-3}$).

Sammalen ja turpeen väliseksi jänniteeroksi saadaan täällä

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{55}{40} = 8 \text{ mV}$$

ja emäspitoisuuksiksi

	S_T	S_a
Sammal	50	51
Turpe	69	45

Sph. subfulvum on 10 mV:n jänniteerolla pystynyt ottamaan kasvualustastaan suhteellisesti paljon enemmän emäksiä kuin *Sph. Girgensohni* 8 mV:llaan. Tämä aiheutuu, kuten edellä on jo huomautettu, sammalen ja sen kasvualustan asidoidien erilaisesta voimakkuudesta. Toisena osatekijänä on ilmeisesti myös se, että määrässä turpeessa kationit pystyvät helpommin liikkumaan ja näinollen ovat helpommin käytettävissä kuin kuivahkossa turpeessa.

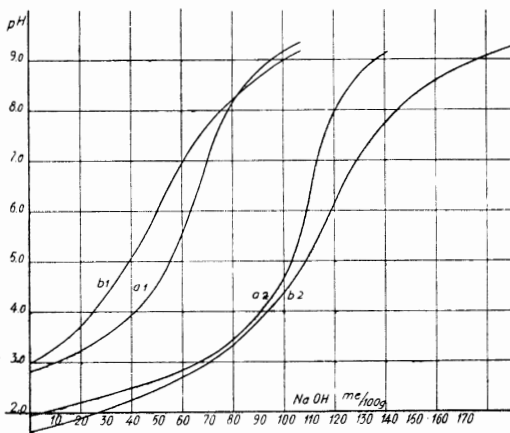
Tutkimuksen eräänä lähtökohtana oli kysymys: mistä johtuu se, että eri sammal-

lajit viihtyvät erilaisilla kasvualustoilla. Oletettiin, että kasvualusta määräytyy ensi sijassa sammalen asidoidien voimakkuuden mukaan. Niinpä esim. oletettiin, että *Sph. Warnstorffianum* viihtyy vain lievästi happamalla kasvualustalla senvuoksi, että sen asidoidit ovat heikompia kuin esim. happamaa kasvualustaa suosivan *Sph. fuscumin* asidoidit. Sillä mitä voimakkaampia sammalen asidoidit ovat, sitä happamammasta kasvualustasta sen teoreettisesti katsoen tulisi pystyä ottamaan tarvitsemansa emäkset. Tutkimustulokset osoittivat kuitenkin kaikkien *Sphagnum*-lajien asidoidien olevan suunnilleen yhtä voimakkaita.

Toisena syynä eri *Sphagnum*-lajien erilaisiin kasvupaikkavaatimuksiin voidaan olettaa olevan niiden erilainen emäspitoisuuden. Esim. erään aineiston mukaan (Puustjärvi 1955) *Warnstorffianum* vaihtuvien emästen määrä oli kaksinkertainen *fuscumiin* verrattuna. *Fuscum* pystyy näinollen saamaan tarvitsemansa emäkset happamammasta, vähäemäksisestä kasvualustasta. Kasvualustan emäspitoisuuden ja samalla sen pH:n kohotessa suurenee myös sammalen ja turpeen välinen jännite-ero, mikä pakoittaa yhä uusia emäksiä siirtymään turpeesta sammaleen. Tämä johtaa ennenpitkää *fuscumin* luonnottoman korkeaan emäspitoisuuteen. Kasvutekijäin optimilain mukaan on emäsoptimi tällöin jo sivuutettu ja alkavat emäkset vaikuttaa jo haitallisesti *fuscumin* kasvuun.

Sph. fuscum suosii kuivia ja happamia kasvualustoja, mutta saattaa kasvaa joskus lievästikin happamalla alustalla, kunhan se vain on riittävän kuiva. Mättäillä ja muilla lievemmillä kohoamilla se kasvaa usein hyvälläkin suotyypillä, mutta tällöin sen kasvualusta on muuta ympäristöä happamampaa.

Tutkimusaineistoa koottaessa etsittiin erityisesti sellaisia paikkoja, missä *fuscum* olisi kasvanut mahdollisimman runsasemäksisellä alustalla, jotta olisi voitu nähdä, kuinka kasvualustan korkea emäspitoisuus vaikuttaa *fuscumin* omaan emäspitoisuuteen. Löydettiinkin paikka, missä se kasvoi erittäin emäspitoisella alustalla yhdessä *Warnstorffianum* kanssa. Tältä paikalta otettujen *fuscumin*, *Warnstorffianum* ja niiden allaolevan turpeen titrauskäyrät on esitetty kuviossa 6 ja analyysitulokset allaolevassa asetelmassa.



Kuvio 5. Mustikkakorpi, *Sph. Girgensohni* (a) ja metsäraikasraturve (b).

	S _T	S _a	pH _{H₂O}	Tuhka %	E _{pH₇}
<i>Sph. fuscum</i>	73	63.5	5.40	4.3	63 mV
” <i>Warnstorffianum</i>	102	78.0	6.20	4.9	48 ”
turve	170	143.0	6.97	10.6	

Turpeen huomataan olevan todella emäspitoista, vastaanahan tuhkan alkaalisuus kalsiumiksi laskettuna 2.86 % puhdasta kalsiumia, mikä on 27 % turpeen koko tuhkamäärästä. *Fuscumin* emäspitoisuus on epänormaalin korkea, mutta kuitenkin selvästi pienempi kuin *Warnstorffianumin*. Jännite-ero *fuscumin* ja turpeen välillä (63 mV) on tutkimusaineiston korkein. Näyttää siis siltä, että *fuscum* pystyy korkeasta jännite-erosta huolimatta jossain määrin (*Warnstorffianumiin* verrattuna) säätämään emäskationien ottoa. *Fuscumin* kasvaminen näin emäspitoisella alustalla lienee kuitenkin luonnonoikku. Normaalioloissa olisi sen pitänyt jo mennehtyä näin korkeaan kalkkipitoisuuteen. Tiedetäänhän esim., että kalkin levittämisen *fuscumia* kasvavalle rahkasuolle tap-

paa melko pian *fuscumin*, ja tilalle leviävät kalkkipitoiset lettosammalet (Maisteri Metsänheimon julkaisemattomat koetulokset Teuravuomalta).

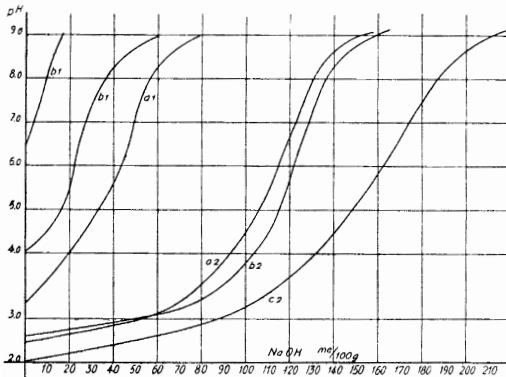
Työhypoteesin yhteydessä on oletettu emästen voivan kulkeutua rahkasamalla kationivaihdon periaatteen mukaan sammalen maanalaisista osista sen kasvupisteisiin saakka. Ilmiön tutkimiseksi otettiin *Sph. fuscum*-näytteet erään hyvin löyhän, n. 40 cm korkean mättään päältä sekä sen juurelta kuten myöskin allaolevasta turpeesta. Mätäs oli pelkästään *fuscumin* muodostama ja siksi löyhä, että emästen oli täytyntä kulkeutua turpeesta itse sammalissa mättään ylempiin osiin. Allaolevassa asetelmassa on esitetty kyseisten näytteiden analyysitiedot.

	S _T	S _a	pH _{H₂O}	pH _{BaCl₂}	E
<i>Sph. fuscum</i> mättään päältä	27	28	4.0	2.8	58 mV
” ” ” juurelta	37	36	4.3	3.0	40 ”
turve ” ” alta	38	30	5.1	4.0	

Asetelmasta huomataan, että sammalen kauempana kasvualustasta olevien osien emäspitoisuus on selvästi pienempi kuin lähempänä kasvualustaa olevien. Tämä sopii hyvin siihen tehtyyn olettamukseen, että emäkset saattavat kulkeutua kationivaihdon periaatteen mukaan jännite-eron suunnassa.

TULOSTEN TARKASTELUA

Edellä esitettyjen titrauskäyrien antama tulos sopii hyvin tehtyyn työhypoteesiin. Emäkset ovat jakautuneet turpeen ja sammalen kesken suunnilleen siten, kuin niiden kationivaihtoperiaatteen mukaan olisi tullut jakautuakin. Vetsissä suotyypeissä, joissa kationit veden ansiosista pystyvät helposti liikkumaan, turpeen ja sammalen luonnontilaisten näytteiden titrauskäyrät ovat miltei yhtyneet. Paitsi oligotroofisia soita (kuvio 5), on tämä koskenut yleensä — jos kohta poikkeuksiakin on esiintynyt — eutroofisia vesiperäisiä soita, kuten esim. *Warnstorffianum*-lettoja, joilta otettuja näytteitä tutkimusaineistossa on ollut useita, vaikkei niistä yksityiskohtaista esimerkkiä olekaan esitetty. Kationien tasapainoittumista turpeen ja sammalen kesken edistää kationien liikkuvuuden ohella vielä se, että sammalet tällaisilla suotyypeillä ovat usein huomattavalta osalta vedessä. Tällöin pystyvät sammalet kaikilla vedessä



Kuvio 6. Lettokorpi, *Sph. fuscum* (a), *Sph. Warnstorffianum* (b) ja metsäturve (c).

olevilla osillaan adsorboimaan kationeja suovedestä kuten turvekin. Täten ei sammalen ja turpeen välille pääse muodostumaan suurtakaan jännite-eroa.

Tutkimusaineiston perusteella on näytännyt siltä, että sammalen ja turpeen välinen jännite-ero on kohonnut sekä kasvualustan kuivuessa että sen trofian kohotessa. Kuivuminen luonnollisesti hidastaa kationien kulkeutumista, joten jännite-ero ei pääse tasautumaan niin nopeasti kuin kasvualustalla. Trofian kohotessa kuivahkolla kasvualustalla lisäkasvu ilmeisesti muodostaa siksi nopeasti uusia asidoideja, että tämä puolestaan kykenee kohottamaan sammalen ja turpeen välistä jännite-eroa.

Edellä on jo todettu, että eroitus S_T —

Sa on turpeessa suurempi kuin sammalissa. Ilmiön suunta on ollut sama koko tutkimusaineistossa. Eroituksen on edellä oletettu aiheutuvan vaihtuvasta raudasta ja aluminiumista, joita siis tämän mukaan turpeessa on enemmän kuin sammalissa. Tutkimuksissa on määritetty myös vaihtuva kalsium, magnesium ja kalium ja todettu, että sammalen ja turpeen vaihtuvan kalsium määrät suhtautuvat toisiinsa suunnilleen samoin kuin niiden tuhkan alkaalisuudet. Vaihtuvan magnesiumin määrät ovat olleet kummassakin suunnilleen yhtä suuret. Vaihtuvan kaliumin määrä sammalissa on sitävastoin yleensä ollut n. 5—20 kertaa suurempi kuin turpeessa. Ilmiön suunta näyttää siis olevan sellainen, että turve ja sammal pidättävät suunnilleen yhtä tehokkaasti 2-arvoisia kationeja. Sammal sitävastoin pidättää tehokkaammin 1-arvoisia ja turve taas tehokkaammin 3-arvoisia kationeja.

Edelläesitetyn ilmiön voitaisiin olettaa aiheutuvan valinta-adsorbtiosta. Sen toteamiseksi laboratorioissa suoritettiin muutamia kokeita kuivatuilla, hienoksi jauhe- tuilla sammal- ja turvenäytteillä. Tällöin todettiin, ettei ainakaan 1- ja 2-arvoisten ionien ollessa kyseessä ollut todettavissa luonnon olosuhteita vastaavaa valinta-adsorbtiota. Etsittäessä syytä luonnon olosuhteissa ilmenevään valinta-adsorbtiioon, kiinnittyi huomio ensi sijassa siihen, että luonnossa sammalet adsorboivat vain turpeen kanssa kosketuksissa olevilla osillaan. Pidättyneet kationit joutuvat sitten kulkeutumaan kolloidissa sammalsysteemissä kasvin ylempiin osiin. Tällöin on

hyvin mahdollista, että 1-arvoiset ionit pienine vesivaippoineen pystyvät liikkumaan kyseisessä systeemissä helpommin kuin 3-arvoiset rauta ja aluminium. Täten sammalen sisäinen kolloidinen systeemi saattaa suosia 1-arvoisten kationien rikastumista siihen.

Sammalen ja turpeen välillä vallitseva laskettu jännite-ero merkitsee luonnollisesti keskimääräistä jännite-eroa, koska se on määritetty kokonaisnäytteistä eikä vain turpeen ja sammalen välillä olevista rajakalvoista. On syytä olettaa, että jännite-ero kasvualustaan verrattuna suurenee rajapinnoilta kasvupisteeseen siirryttäessä. Useat analyysit — joista yksi on edellä esitetty — ovat tukeneet tätä oletusta.

Rahkasammalilta puuttuvan varren johtojänteen korvaa ydinkudos, jonka oletetaan toimivan ravinnon kuljettajana. Varsia ei tutkimuksessa ole lähemmin analysoitu, mutta kuitenkin sen verran, että on voitu päätellä niiden kolloidisen rakenteen olevan suunnilleen samanlaisen kuin sammalen muidenkin osien. Näinollen on vaikea kuvitella, että kationit voisivat vapaasti kulkeutua veden mukana kolloidisen, aktiivisia vetyioneja sisältävän ydinkudoksen läpi. Yksinkertaisempaa olisi olettaa, että kationit siirtyvät kasvualustasta kasvupisteitä kohti sähköisen jännite-eron pakoittamina, hitaana, mutta jatkuvana virtana sammalen lisäkasvun mukana. Tämän mukaan olisi siis kationien kulkeutuminen riippumaton sammalissa tapahtuvasta veden virtailusta. Tiedämmehan esim., että meillä on kohosoiat, joissa saattaa olla jopa n. 10 metrinkin vahvuinen miltei maatumaton *Sph. fuscum* muodostama turvekerros (Tohtori Okon antama suullinen tieto), missä vesi ei pysty kulkeutumaan, vaan ottavat suon pinnalla kasvavat sammalet tarvitsemansa kosteuden ilmäkehästä. Tästä huolimatta pystyvät ne edelläesitetyn teorian mukaan saamaan kationeja suon syvemmistä osista kationien kulkeutuessa jännite-eron pakoittamina heikosti maatumassa turpeessa paikallaan pysyvässä vedessä.

Edelläesitetty jännite-erot on laskettu käyttämällä perustana kuiva-ainepainoja. Luonnossa sammalen ja sen kasvualustan vesipitoisuudet eivät ole yhtä suuria. Vesipitoisuuksien muuttuminen vaikuttaa

myös jännite-eroon. Niinkään emme tunne misellaariliuoksien tilavuuksia emmekä ionien aktiivisuuksia. Jännite-ero on laskettu titrauskäyristä siinä reaktiossa, mikä on mitattu laboratoriossa tuoreiden näytteiden vesiliitteestä. Tämä pH saattaa hieman poiketa luonnon olosuhteissa vallinneesta reaktiosta. Kaikki nämä tekijät vaikuttavat jännite-eroon. Laskettuja jännite eroja voidaan näinollen pitää vain todellisten karkeina likiarvoina.

YHTEENVETO

Tutkimuksessa on käsitelty rahkasammalien kationien oton mekanismia ja ke-

hitetty sitä koskeva teoria, mikä lyhyesti esitettynä on seuraava. Rahkasammalien kasvupisteissä muodostuu jatkuvasti vetyioneilla kyllästettyjä kolloidisia happoja, n.s. asidoideja. Nämä saavat aikaan sähköisen jännite-eron sammalen ja sen kasvualustan välille. Kasvualustaan verrattuna jännite-ero kasvaa sammalen ja turpeen rajapinnoilta lähtien kasvupisteisiin saakka. Tämä jännite-ero pakoittaa emäskationeja siirtymään turpeesta sammaleeseen jännite-eron suunnassa ja sen määräämällä nopeudella. Tutkimuksessa on määritetty analyyttisesti Nernst'in kaavaa hyväksikäyttäen.

KIRJALLISUUSLUETTELO

- JENNY, H. & OVERSTREET, R. 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* 47, 257—272.
- KELLER, P. & DEUEL, H. 1957. Kationenaustauschkapazität und Pektin gehalt von Pflanzenwurzeln. *Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde*, 79, 119—131.
- LUNDEGARDH, H. 1942. Electrochemical relations between the root system and the soil. *Soil Sci.* 54, 177—189.
- MALMSTRÖM, C. 1932. Degerö Stormyr. *Meddelanden från Statens Skogsförsökansstalt* 20, 1—206.
- MATTSON, S. & KARLSSON, N. 1944. The pedography of hydrologic soil series: VI. The composition and base status of the vegetation in relation the soil. *Annals Agr. Coll. Sweden*, 12, 186—202.
- MATTSON, S. & KOUTLER-ANDERSON, E. 1942. The acid-base condition in vegetation, litter and humus: V. Products of partial oxidation and ammonia fixation. *Annales Agr. College of Sweden* 10, 284—332.
- PUUSTJARVI, V. 1955. On the colloidal nature of peat-forming mosses. *Arch Soc. «Vanamo»*, 9: suppl. 257—272.
- « 1956. On the cation exchange capacity of peats and on the factors of influence upon its formation. *Acta Agriculturae Scandinavica* VI:4, 410—449.
- « 1957. On the status of peat soils. *Acta Agriculturae Scandinavica* VII:2, 190—223.

ON THE MECHANISM OF THE UPTAKE OF CATIONS BY SPHAGNA

The investigation deals with the cation uptake of Sphagna, presenting a theory developed for its mechanism, which can be summarized briefly as follows. In the points of growth of Sphagna, colloidal acids saturated with hydrogen ions, so-called acidoids, are continuously formed. They produce an electric voltage difference between the moss and its substratum. The voltage difference

in respect to the substratum increases from the boundary surfaces between moss and peat up to the points of growth. This voltage forces base cations to travel from the peat into the moss in the direction of the voltage difference and at a velocity governed by its magnitude. In the investigation this voltage difference has been determined analytically with the aid of Nernst's formula.