

RAHKASUON KASVUSTA KAASUNVAIHTOMITTAUSTEN PERUSTEELLA

GROWTH OF SPHAGNUM FUSCUM BOG ON THE BASIS OF GAS EXCHANGE MEASUREMENTS

JOHDANTO

Vuonna 1973 Suoseura järjesti esitelmätilaisuuden teeman ympärille: ”turpeen kasvu nyt ja ennen”. Tolosen (1973) mukaan tällöin piti kuitenkin keskittyä lähes pelkästään suon pitkäaikaisen kasvun tarkasteluun, koska turpeen nykyisestä kasvusta oli hyvin niukasti tutkimuksia. Tolonen toteaa Suoseurassa 25. 4. 1973 pitämässään esitelmässä: ”Turpeen nykyisen kasvun tutkiminen olisi kuitenkin tärkeää sekä biologian että käytännön kannalta . . .”.

Vetoomus turpeen tuotoksen tutkimisen tarpeellisuudesta ei ilmeisesti ole mennyt aivan kuuroille korville, sillä viime aikoina kysymystä on selvitetty sekä meillä että muualla. Asiassa voidaan edetä ainakin kahta tietä. Kehitetään ajoitusmenetelmiä, joilla turpeen ikä voidaan määrittää lähes nykypäivään asti (esim. Pakarinen & Tolonen 1977). Yhtenä lähestymistapana voidaan käyttää tuotantobiologisia menetelmiä. Turpeen muodostumisnopeuden selvittämiseksi vuotuisen nettotuotoksen lisäksi pitää tietää suon eri osista poistuvan orgaanisen aineen määrä. Suon eri osissa tapahtuvaa hajotusta on selvitetty mm. maahengitysmenetelmien tai erilaisten materiaalien hajoamistestien avulla (Stewart & Reader 1972, Rosswall ym. 1975, Svensson ym. 1975). Suon orgaanisen aineen taseeseen vaikuttavat myös vierailevat kuluttajat,

huuhtoutuminen, suopalot sekä hiilen vapautuminen ei-biologisen hajoamisen tuloksena (esim. Pakarinen 1975 a, b).

Yhden mahdollisuuden turpeen kasvun seuraamiseen tarjoavat viime aikoina huomattavasti kehittyneet kaasunvaihdon mittausten menetelmät (Bosian 1955, 1960, Lange & Schulze 1971, Šesták ym. 1971). Ainakin teoriassa tärkeimpiä turpeen muodostumisen osaprosesseja pystytään seuraamaan kaasunvaihtoa mittaamalla. Koska orgaanisen aineen hiilipitoisuus on melko vakio (arviot vaihtelevat 40—50 % kuivapainosta, esim. Kvet ym. 1971, Biscoe ym. 1975), jo CO_2 :n virtojen seuraaminen usein riittää. Vetsissä paikoissa täytyy mitata myös anaerobisessa hajoamisessa vapautuva CH_4 :n määrä, sillä se voi joskus olla jopa samaa suuruusluokkaa kuin vapautuvan CO_2 :n määrä (Svensson 1973). Kuivemmilla paikoilla (esim. *Sphagnum fuscum* kasvutot) vapautuvan metaanin määrä lienee hiilen kokonaisvaihdon rinnalla merkityksellinen (Svensson 1973, Svensson ym. 1975).

Turpeen muodostumisnopeutta tutkittaessa on eri menetelmillä erilainen, toisia menetelmiä täydentävä rooli. Ehkä selvimmän ero tulee näkyviin aikaperspektiivissä. Ns. paleoekologisin menetelmin saadaan tarkat arvot n. 100-vuotta vanhemmille kerrostumille (Pakarinen & Tolonen 1977); nuoremmat kerrostumat ovat vielä ”kesken kehityksessään”, ja niiden voidaan olettaa kehittyvän vanhempien kerrostumien kaltaisiksi elleivät olosuhteet ole muuttuneet.

Korjuuseen perustuvilla tuotosmittauksilla ei juuri päästä kasvukautta lyhyempään aikaväliin. Samanlaiset rajoitukset on hajoamistestien käytöllä. Kasvumittauksin voidaan monien lajien tuotosta seurata päi-

Kirjoittajan osoite — *Author's address*:
Joensuun Korkeakoulu, Biologian laitos, PL 111,
80101 Joensuu 10

Esitelmä Suoseurassa 11. 12. 1979
Paper presented at the meeting of the Finnish Peatland Society on 11th December, 1979.

vittäin. Samoin ns. Haberin kellolla CO₂ tuotantoa tutkittaessa yleisesti käytetty mitausjakso on yksi vuorokausi.

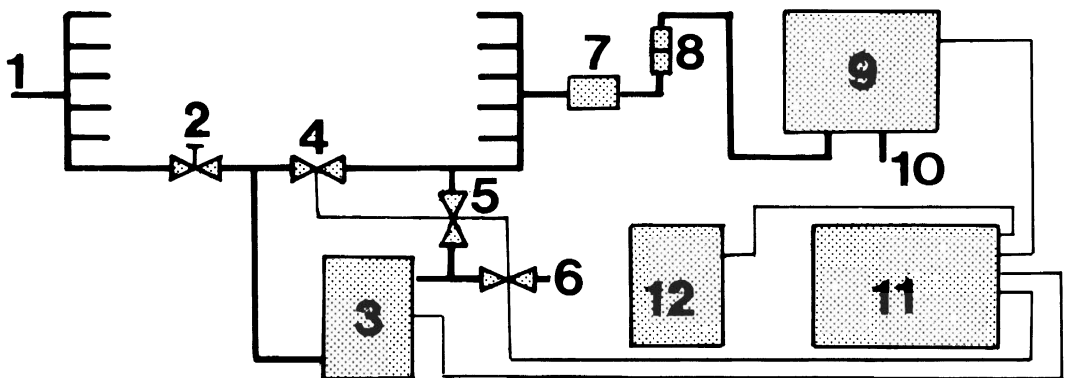
Kaasunvaihdon mittaukseen perustuvien menetelmien erikoispiirre on, että ne mitaavat ilmiön hetkellistä nopeutta. Näin on mahdollista selvittää turpeen muodostumisen eri osaprosessien riippuvuutta erilaisista ympäristötekijöistä. Näillä menetelmillä on myös mahdollista selvittää turpeen muodostumisen dynamiikkaa. Aikavälinä voi olla se, mikä kulloinkin katsotaan tarkoituksenmukaiseksi, kuten vuosi, päivä, tunti, minuutti jne.

Fotosynteesi- ja respiraatioarvojen integroiminen pitemmille aikaväleille (esim. kasvukausi) edellyttää lähes välttämättä tietokonemallien käyttöä. Vähänkään yleispätevämpi malli on myös erittäin vaativa, ja edellyttää lukuisia muuttujia. Säteily, vesitalous ja lämpötila ovat luonnollisesti mallin oleellisia muuttujia fotosynteesiä välittömästi säätelevinä tekijöinä. Kasvien eri osat pitää näidenkin tekijöiden suhteen painottaa eri tavalla. Sammalten ja jäkälän kohdalla tämä jakaminen pitää tapahtua ehkä senteittäin tai jopa milleittäin; korkeampien kasvien kohdalla jaon pitänee perustua kasvillisuuskerroksiin (Kallio & Kärenlampi 1975). Fotosynteesituotteiden kulkeutuminen ja mahdollinen varastointi pitää ottaa huomioon, kun verrataan keskenään integroitua CO₂-vaihtoa ja kasvua. Olosuhteiden historia ja erilaiset viiveet olisivat yleispätevän mallin muuttujina (Grace

& Woolhouse 1970, 1974), samoin kasvien fysiologinen tila (Hari & Leikola 1974). Eri ikäiset lehdet pitäisi mallissa simuloida erikseen (vrt. Johansson & Linder 1975). Myös lehtien kuoleminen ja herbivorien kulutus (Grace & Woolhouse 1974, Kallio & Kärenlampi 1975) sekä ilmeisesti vielä monet muut tekijät olisivat tarpeen muuttujina yleispätevässä CO₂-vaihdon integrointimallissa, joka pystyisi ennustamaan tuotosta erilaisille ekosysteemeille.

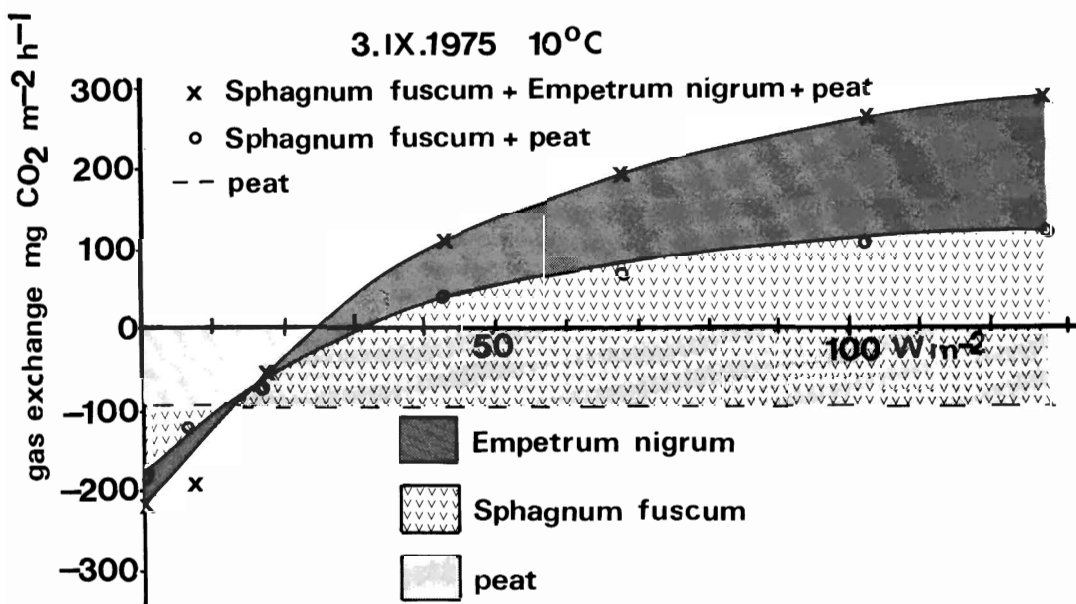
Vaikka yleinen malli on erittäin vaativa, tiettyyn paikkaan ja aikaan sovelletut CO₂-vaihdon integrointimenetelmät ovat antaneet kohtuullisia tuloksia vain muutaman muuttujan avulla (esim. Botkin ym. 1970, Kallio & Kärenlampi 1975, Kjølvik ym. 1975, Tieszen 1975). Tällaiset mallit ovat luonteeltaan toisenlaisia kuin edellä kerrotut yleiset mallit. Niiden ennustavuus on luonnollisesti aika heikko. Niitä voidaan kuitenkin käyttää hetkellisten mittausten todentamiseen sekä tuotoksen vuorokautisen ja kasvukautisen dynamiikan selvittämiseen (Biscoe ym. 1975), mihin korjuumenetelmin ei juuri päästä.

Tässä esitettävässä työssä on käytetty turpeen tuotannon ja siihen vaikuttavien tekijöiden mittaamiseen viimeksi kuvattua menetelmää. Laboratoriossa mitattujen kaasunvaihtoarvojen ja maastossa mitattujen ympäristötekijöiden pohjalta on simuloitu Kaurastensuon *Empetrum nigrum-Sphagnum fuscum* yhteisölle orgaanisen aineen kasvukautinen budjetti.



Kuva 1. Kaasunvaihtomittauslaitteiston periaatekaavio. 1 ilman sisäänvalo, 2 neulaventtiili, 3 kaasunvaihtokammio, 4–6 magneettiventtiili, 7 kaasunlauhdutin, 8 virtausmittari, 9 URAS, 10 ilman ulostulo, 11 ohjelmointiyksikkö, 12 piirturi. Ohut viiva = sähköjohto, paksu viiva = ilmaputki. Kuudesta kanavasta vain yksi piirretty (Silvola & Heikkinen 1979).

Fig. 1. The principle of the gas exchange measurement system. Symbols: 1 air inlet, 2 needle valve, 3 gas exchange chamber, 4–6 magnetic valves, 7 gas condenser, 8 flow meter, 9 IRGA, 10 air outlet, 11 programming unit, 12 recorder. The thin line = electric wire, the thick line = the air tube. Only one of the six channels has been drawn (Silvola & Heikkinen 1979).



Kuva 2. Esimerkki eri komponenttien kaasunvaihdon erottamisperiaatteesta. Kuvassa esitetään saman näytteen kolme peräkkäistä mittaussajoa. Eri ajokertojen erotuksesta saadaan kulloinkin poistetun komponentin netto CO_2 -vaihto. Tässä samoin kuin kahdessa seuraavassakin kuvassa positiivinen arvo merkitsee, että mittausskohteeseen sitoutuu hiilidioksidia. (Silvola & Heikkinen 1979).

Fig. 2. An example of the principle of how to separate the different components of the total gas exchange. The difference between two successive measurements give the net CO_2 exchange for the component removed. In this and the following two figures a positive value indicates carbon fixation (Silvola & Heikkinen 1979).

2. MENETELMÄT

Tutkimuskohteena oli Lammin (EH) Kaurastensuolla rahkarämeellä muutaman aarin suuruinen alue, jossa mätäspinoilla ovat vallitsevina *Empetrum nigrum*-*Sphagnum fuscum* ja *Calluna vulgaris*-*Sphagnum fuscum* yhteisöt. Tutkimuspai-kan rahkaturvekerros on noin 2–3 m pak-suinen ja rahkoittuminen on alkanut n. 4000 vuotta sitten (Niiranen 1973).

Mätäspinoilta otettiin terässylinterillä näytteet, joiden halkaisija oli 15 cm ja korkeus n. 17 cm. Näyte pantiin mitoiltaan samankokoiseen muovipurkkiin ja kuljetetiin välittömästi laboratorioon. Sammalen pintaa myöten leikattiin pois muut putkilo-kasvit paitsi *Empetrum nigrum*. Koska näytteet oli valittu subjektiivisesti, niissä oli yleensä vain vähän poistettavaa.

Näytteiden CO_2 -vaihto mitattiin infrapuna-kaasuanalysaattorilla (IRGA) (URAS 2, Hartmann & Braun) ja tämän yhteyteen rakennetulla 6-kanavaisella avoimella lait-teistolla (Kuva 1.) (avoimesta sekä muista mittausslaitteistoista (esim. Šesták ym. 1971). Leikkaamalla komponentti kerrallaan pois

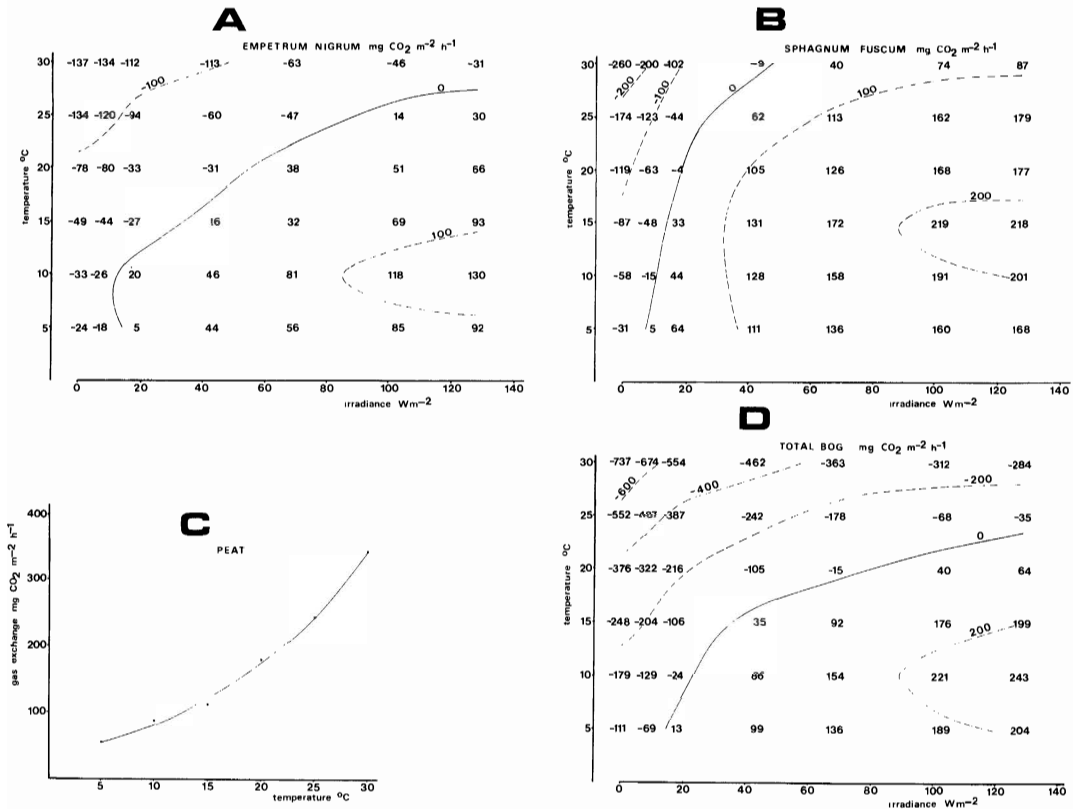
näytteen CO_2 -vaihto jaettiin kolmeen osaan *Empetrum nigrum*in ja *Sphagnum fuscum*in netto CO_2 -vaihtoon sekä turpeessa tapahtu-vaan kokonaisrespiraatioon. Kasvukautena 1975 mittauskertoja oli yhteensä 7, ja kulla-kin kerralla mitattiin tavallisesti 12 näy-tettä.

Laskettaessa eri komponenteilla (*Empet-rum nigrum*, *Sphagnum fuscum*, turve) hetkellistä ja kumulatiivista CO_2 -vaihtoa, käytettiin yksinkertaista interpolointimallia (vrt. Hari 1968, Hari & Luukkanen 1973). Pohjana laskemiselle olivat laboratorioissa mitatut CO_2 -vaihtonopeudet ja maastomit-tauksista saadut lämpötila- ja säteilyarvot.

Kun jonkin vuorokauden CO_2 -vaihtoar-voja laskettiin, interpoloitiin ensin tälle vuorokaudelle apumatriisi lähimmistä mi-tatuista matriiseista. Sitten laskettiin vuoro-kauden joka tunnille CO_2 -vaihto interpoloim-alla tässä apumatriisissa kahteen suuntaan (lämpötila ja säteily).

Aineiston tämänlaatuaisella käsittelyllä oli seuraavia päämääriä:

- pyritään selvittämään kyseisen yhteisön kasvukautinen CO_2 -vaihtodynamiikka.
- kasvukauden integroitua lopputuloksia



Kuva 3. A ja B: netto CO₂vaihdon riippuvuus säteilystä ja lämpötilasta. C: Turpeen respiraation riippuvuus lämpötilasta. D: koko yhteisön kaasunvaihdon riippuvuus säteilystä ja lämpötilasta yhteisön ollessa tasalämpöinen. Matriisien arvot ja respiraatiokuvan pisteet ovat keskiarvoja koko mittauskauden tuloksista. (Silvola & Heikkinen 1979).

Fig. 3. A. and B. The dependence of the net CO₂ exchange on irradiation and temperature. C. The temperature dependence of the respiration in peat. D. The dependence of the CO₂ exchange of the whole community on irradiation and temperature, assuming the same temperature for both air and peat. All figures are mean values for the whole growing season (Silvola & Heikkinen 1979).

verrataan käytettävissä oleviin tuotos- ja akkumulaatioarvoihin.

— lopputulosten vertailulla voidaan todentaa hetkellisten mittauksien ja simuloinnilla saadun dynamiikan paikkansapitävyyttä.

Menetelmän ovat tarkemmin kuvanneet Silvola & Heikkinen (1979) ja Silvola & Hanski (1979).

3. TULOKSET JA TULOSTEN TARKASTELU

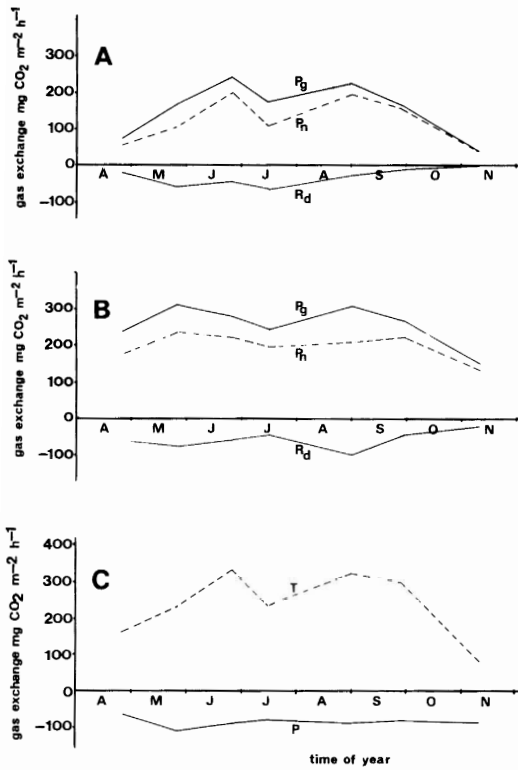
3.1. CO₂-vaihtomittaukset

Joka näytteestä suoritettiin peräkkäin kolme erillistä mittausajoa. Ensimmäisellä kerralla saatiin netto CO₂-vaihto koko yhteisölle, sitten turpeelle ja *Sphagnum*-kerrokselle ja lopuksi turpeelle. Kuvassa 2 on esitetty erään mittauskerran yhden läm-

pötilan (yksi näyte) tuloskäyrät. Eri ajokertojen erotuksesta saadaan kuvan esittämällä tavalla eri komponenttien netto CO₂-vaihto.

Suon eri komponenttien CO₂-vaihdon keskiarvot on esitetty kuvassa 3. Mitatulla lämpötila-alueella turpeen kokonaisrespiraatio on 50–350 mg CO₂ m⁻² t⁻¹; respiraatio kiihtyy eksponentiaalisesti lämpötilan noustessa. *Empetrum nigrum*in netto CO₂-vaihto on 128 W m⁻²:n säteilyssä ja optimilämpötilassa (n. 10°C) 130 mg CO₂ m⁻² t⁻¹. *Sphagnum fuscum*in vastaava arvo on 218 mg CO₂ m⁻² t⁻¹, ja optimilämpö on n. 15°C.

Sekä *Empetrum nigrum*in että *Sphagnum fuscum*in kasvukautinen CO₂-vaihtokyky on kaksihuippuinen (kuva 4). *Sphagnum fuscum*in kevätmaksimi näyttää olevan ennen *Empetrum nigrum*in maksimia. Turpeen organismien respiraatiovalmius vaihte-



Kuva 4. Kaasunvaihtokyvyn kasvukautinen vaihtelu 10°C:n lämpötilassa ja 128 W m⁻²:n säteilyssä. A. *Empetrum nigrum*, B. *Sphagnum fuscum*, P_g brutto-fotosynteesi, P_n nettofotosynteesi, R_d pimeärespiraatio C. P Turpeen respiraatio, T koko yhteisön netto CO₂-vaihto. (Silvola & Heikkinen 1979).

Fig. 4. A. and B. The seasonal variation in the gas exchange capacity at a temperature of 10°C and irradiance of 128 W m⁻². A. *Empetrum nigrum* B. *Sphagnum fuscum*. P_g gross photosynthesis, P_n net photosynthesis, R_d dark respiration. C. P respiration in peat, T the net CO₂ exchange of the whole community (Silvola & Heikkinen 1979).

lee vähemmän kuin mitattujen kasvien CO₂-vaihtovalmius. Suhteellisesti kaikkein suurin vaihtelu on kasvien pimeärespiraatioissa. On ilmeistä, että käytetyllä menetelmällä ei täysin saada näkyviin vuodenaikaista vaihtelua CO₂-vaihtokyvvyssä.

*Sphagnum fuscum*in ja *Empetrum nigrum*in mitatut netto CO₂-vaihdot eivät ole aivan sama asia kuin kyseisten lajien nettofotosynteesi. *Sphagnum fuscum*in kohdalla mittauskohteena oli se sammalkerros, jossa on elävää sammalaa. Seassa on luonnollisesti myös mikrobeja, eläimiä ja juuria, joiden respiraatio sisältyy mitattuun sammalkerroksen netto CO₂-vaihtoon. Myös *Empetrum nigrum*in maanpäällisissä osissa on kuolleita lehtiä, joissa mikrobien ha-

joitustoiminta on jo alkanut. Näiden respiraatioiden suhteellinen osuus on sitä suurempi, mitä korkeampi on lämpötila. Kuvassa 3 esittää 0-käyrä (yhtenäinen viiva) netto CO₂-vaihdon valokompensaatiopisteen riippuvuutta lämpötilasta. *Empetrum nigrum*illa valokompensaatiopiste on korkeampi ja se kasvaa lämpötilan noustessa jyrkemmin kuin *Sphagnum fuscum*illa.

Tässä työssä käytettiin CO₂-vaihdon pohjana pinta-alaa, koska päämääränä oli turpeen muodostamiseen johtavan CO₂-vaihtodynamiikan selvittäminen. Näytteistä suoritettiin myös biomassamääritykset, jotta vertailut toisenlaisella pohjalla tehtyihin tutkimuksiin olisivat mahdollisia. Mitattujen näytteiden *Empetrum nigrum*in maanpäällinen biomassa oli 142±6,2 g m⁻². Tästä oli 66±3,3 g m⁻² vihreitä lehtiä lopun ollessa vartta ja kuolleita lehtiä. Yhteyttävän *Sphagnum*-biomassan määrittäminen on hyvin hankalaa, eikä sitä tässä työssä edes yritetty. Osa elävästä sammalesta voi tiiviissä matossa olla osittain tai jopa täysin pimeässä. Mittauskohteena ollut 2–3 cm:n *Sphagnum fuscum*-kerros vastasi 2–3 vuoden kasvainta. Sammalpeite oli yleensä aina täysin tiivis ja yhdellä cm²:llä kasvoi 5–6 yksilöä (50000–60000 yks. m²:llä).

Mitatut *Sphagnum fuscum*in fotosynteesitulokset ovat hyvin paljon vertailuaineiston kaltaiset. Sama optimilämpötila, +15°C on todettu eteläsuomalaisella *Pleurozium schreber*illä (Kallio & Kärenlampi 1975). Rudolph (1968) on todennut *Sphagnum magellanicum*in fotosynteesin optimilämpötilaksi +18°C (Keski-Euroopassa). Alaskassa on mitattu *Sphagnum*in (sp.) päivittäiseksi netto CO₂-vaihdoksi 1420–5017 mg m⁻² (Oechel & Collins 1973). *Pleurozium schreber*in netto CO₂-vaihto optimilämpötilassa on Etelä-Suomessa noin 450 ja Kevolla noin 150 mg CO₂ m⁻² t⁻¹ (Kallio & Kärenlampi 1975). *Rhacomitrium*-lajien netto CO₂-vaihto on eri puolilla maapalloa optimilämpötilassa 58–202 mg CO₂ m⁻² t⁻¹ (Kallio & Heinonen 1975). Tässä työssä saatiin elävän *Sphagnum fuscum*-kerroksen netto CO₂-vaihdoksi optimiolioissa 200–250 mg CO₂ m⁻² t⁻¹ (kuvat 3 ja 4).

*Empetrum nigrum*in maanpäällisten osien netto CO₂-vaihdoksi optimiolioissa saatiin keskimäärin 100–150 mg CO₂ m⁻² t⁻¹ (kuva 4). Kuivapainoa kohti laskettuna CO₂-vaihto oli 10°C:n lämpötilassa ja 128 Wm⁻²:n säteilyssä kasvukauden aikana 0.9–2.3 mg CO₂ g⁻¹ (vihreitä lehtiä, kuivap.) t⁻¹. Skre (1975) on mitannut tundralla kasvavan *Empetrum hermaphroditum*in maksimi net-

Taulukko 1. Rosswall ym.:n (1975) *Empetrum hermaphroditum*in tyypillisiksi kasvukautisiksi maksiminettofotosynteesinopeuksiksi ilmoittamat arvot sekä tässä työssä *Empetrum nigrum*ille optimiolioissa (10°C, 128 W m⁻²) mitatut tulokset. Yksikköinä on käytetty mg CO₂ g⁻¹ (vihreitä lehtiä, kuivap.) t⁻¹.

Table 1. Maximum net photosynthetic rate of *Empetrum hermaphroditum* during growing season measured by Rosswall et al. (1975) and figures of *Empetrum nigrum* measured in this study in optimum conditions (10°C, 128 W m⁻²). Units are mg CO₂ g⁻¹ (green leaves, dw) h⁻¹.

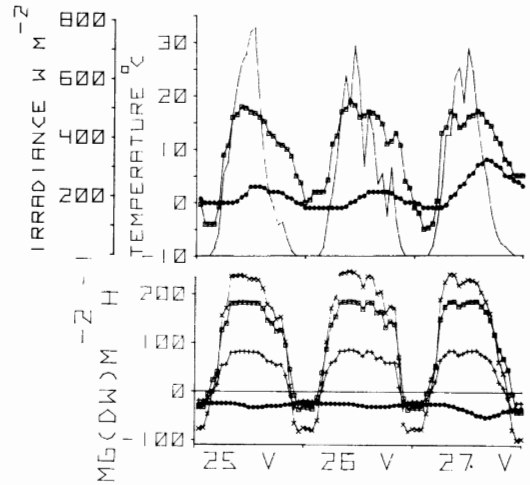
	touko May	kesä June	heinä July	elo Aug.	syys Sept.	loka Oct.	marras Nov.
Rosswall ym. (1975) vanhat lehdet Rosswall et al. (1975) old leaves	0.3	1.5	1.1	1.2	0.9		
uudet lehdet new leaves	—	—	—	2.0	1.0		
Tämä työ Present work kaikki lehdet all leaves	1.4	1.2	2.3	1.4	1.7	2.1	0.9

tofotosynteesiksi 2.5 mg (CO₂ g⁻¹ (dw)t⁻¹. Kuten taulukosta 1 voidaan huomata, Rosswall ym. (1975) ovat saaneet *Empetrum hermaphroditum*ille suunnilleen samanlaiset tulokset kuin tässä työssä on saatu *Empetrum nigrum*ille. Kummankin lajin fotosynteesikyvyssä on havaittavissa lievä kaksihuippuisuus.

Tässä työssä turpeen respiraatioksi mainittu käsite on samanlainen "black box" kuin maahengitys. Se koostuu useista osista, ja sen jakaminen ainakin mikrobi-respiraatioon, eläinten respiraatioon ja juuriston respiraatioon olisi aiheellista, mutta menetelmällisesti hankala. Varsinkin juuriston mukanaolo turpeen respiraatioissa on ekologisesti luonnon. Koko yhteisölle hiilibudjettia laskettaessa tämä ei tosin ole virhelähteenä.

3.2. Tuotoksen ja respiraation simulointi

Kasvukauden joka tunnille laskettiin netto CO₂-vaihto CO₂-vaihtomittausten, lämpötilojen ja säteilyn pohjalta. Kun CO₂-vaihtoarvojen pohjalta laskettiin tuotosta ja orgaanisen aineen hajoamista, otettiin lähtökohdaksi 50 %:n hiilipitoisuus kuivapainosta (vrt. johdanto). Kuvissa 5, 6 ja 7 on esitetty esimerkkipäivät keväältä, kesältä ja syksyltä. Kaikki päivät ovat vertailukelpoisuuden vuoksi täysin tai melkein pilvettömiä. Keväällä valoisa aika on pitkä, lämpötila päivällä on lähellä fotosynteesin optimia (10–20°C) ja yöt ovat kylmiä. Turpeen lämpötila on koko vuorokauden ajan alhainen. 13–15 tunnin ajan vuorokaudesta *Sphagnum fuscum*in nettotuotos on 150–200 ja *Empetrum nigrum*in 50–100 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Alhaisesta lämpötilasta johtuen yöllinen respiraatio on vähäinen. Kummallakin lajilla yöaikainen or-

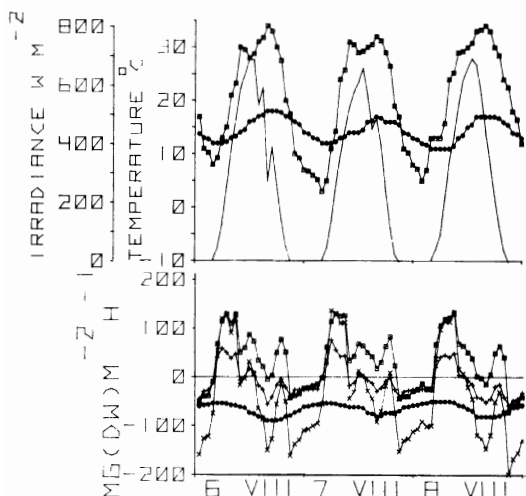


Kuva 5. Esimerkkipäivät keväältä. Tarkempi selitys kuvassa 7.

Fig. 5. Example days in spring. More detailed explanation in Fig. 7.

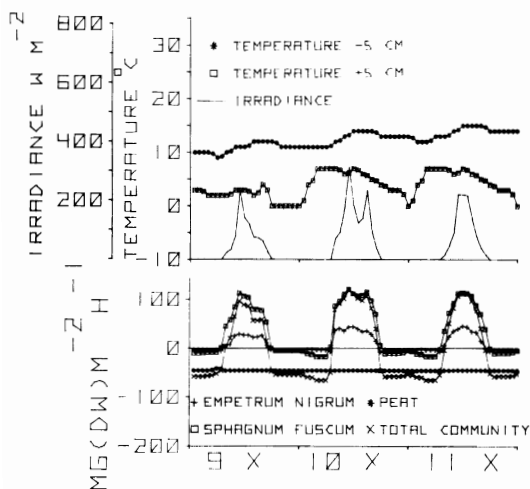
gaanisen aineen menetys on n. 30 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Turpeen hajoaminen on samaa suuruusluokkaa ympäri vuorokauden. Koko yhteisön netoksi muodostuu päiväaikana (n. 10 tuntia) 200–250 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Yöaikana (5–6 tuntia) orgaanisen aineen menetys on 50–100 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹.

Elokuun esimerkkipäivinä (kuva 6) säteilyolot ovat käytännöllisesti katsoen samat kuin keväällä (kuva 5). Kirkkaan ja kuumien päivien tuotos on kaksihuippuinen (esim. 8.VIII). Aamupäivällä ennen lämpötilan nousua maksimiinsa on suurempi huippu. Iltapäivällä tuotokseen tulee lasku ja illalla lämpötilan laskettua valoa riittää vielä toiseen, pieneen huippuun. Koko yhteisön netto on n. 5 tunnin ajan 100–150



Kuva 6. Esimerkkipäivät kesäkesältä. Tarkempi selitys kuvassa 7.

Fig. 6. Example days in summer. More detailed explanation in Fig. 7.



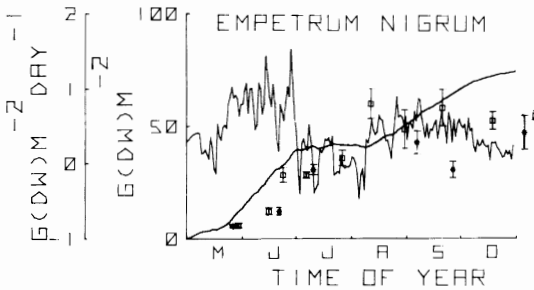
Kuva 7. Esimerkkipäivät syksyltä. *Sphagnum fuscum*-*Empetrum nigrum* yhteisön sekä sen eri komponenttien CO₂-vaihdoista laskettu tuotos ja hajotus kolmen päivän aikana. Lisäksi kuvaan on merkitty ilman ja turpeen pintaosan (−5 cm) lämpötilat sekä säteily (tunnin säteilysummasta laskettu). Positiivinen arvo merkitsee orgaanisen aineen lisäystä, negatiivinen menetystä. Laskuissa on käytetty 50 %:n hiilipitoisuutta kuivapainosta.

Fig. 7. Example days in autumn. The production and the decomposition of the three components (*Sphagnum*, *Empetrum*, peat) and of the whole system during three days calculated on the basis of CO₂-exchange measurements. Above-ground (+5 cm) and underground (−5 cm) temperature and also irradiance are shown. A positive value means an increase of organic matter. Calculations have been made on the assumption that the carbon content of the material in question is 50 % of the dry matter.

mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Suunnilleen yhtä kauan orgaanisen aineen menetys on samaa suuruusluokkaa. Muun ajan vuorokaudesta yhteisön netto vaihtelee nollan kummallakin puolella.

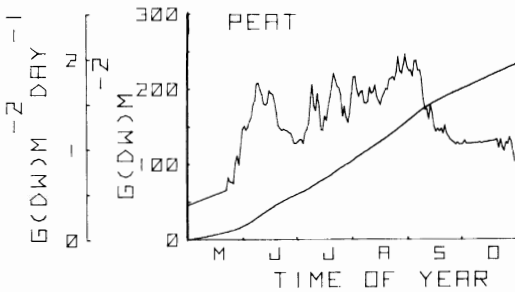
Syksyllä luonteenomaista on valon vähäisyys ja turpeen lämpötilan säilyminen suhteellisen korkeana. Koska lisäksi kasvien fotosynteesikyky on alempi kuin kesällä (kuva 4), päivittäiset tuotosarvot ovat pieniä, *Sphagnum fuscum*in 50–100 ja *Empetrum nigrum*in 30–50 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Koko yhteisön netto on päivällä n. 8 tunnin ajan n. 200 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹. Yöllä orgaanisen aineen häviö yhteisöstä on n. 60 mg (kuivap.) m⁻² t⁻¹ n. 12 tunnin ajan.

Kuvassa 8 on esitetty *Empetrum nigrum*in päivittäinen ja kumulatiivinen tuotos 1. 5.—31. 10. Samaan kuvaan on merkitty CO₂-vaihtomittauksessa olleiden sekä Sirkka Heikkisen (julkaisematon) samana kesänä samalta paikalta korjaamien *Empetrum nigrum*in v. 1975 vuosikasvainten kuivapainot. Korjuunäytteiden hajonta on luonnollisesti aika suuri. Uusiin vuosikasvaimiin tullut tuotos näyttäisi keskimäärin olevan n. 50 g (kuivap.) m⁻² ja tämä taso saavutettaisiin elokuussa. CO₂-vaihdon perusteella laskettu tuotos on kaksihuippuinen. Kesäkesällä on toista kuukautta kestävä jakso, jolloin tuotos on hyvin pieni tai joinakin vuorokausina jopa negatiivinen. Tämä johtuu mahdollisesti kuivuuden aiheuttamasta fotosynteesikyvyn alenemisesta (kuva 4) ja korkean lämpötilan aiheuttamasta voimakkaasta respiraatiosta. Alkukesällä CO₂-vaihdoista laskettu tuotos näyttäisi olevan suurempi kuin uusiin vuosikasvaimiin käytetty tuotos. Kesäkesällä tilanne näyttäisi olevan päinvastoin eli kasvi käyttäisi kasvuun varastojaan. Syksyllä fotosynteesituotteet menisivät kaikki muualle kuin uusiin vuosikasvaimiin. On kuitenkin todettava, että tämän työn aineisto ei ole kovin hyvä tämäläisten vertailujen tekemiseen. Pinta-alaa kohti mitatut tuotosarvot edellyttäisivät suurempaa näytemäärää sekä korjuumenetelmää että CO₂-vaihtomittauksia käytettäessä. Lisäksi mittausmenetelmässä ja simuloinnissa on virhelähteitä, joiden vuoksi kasvukauden aikaiset vaihtelut eivät varmaankaan tule täysin luonnonmukaisina esiin. Tosin virheet eivät voine olla kovin merkittäviä, sillä simuloinnalla saatu kasvukautinen tuotos (lokakuun loppuun mennessä 74 g (kuivap.) m⁻²) lienee hyvin lähellä oikeaa. *Empetrum*



Kuva 8. CO₂-vaihdosta laskettu *Empetrum nigrum*in päivittäinen ja kumulatiivinen tuotos 6 kuukauden aikana. Lisäksi on merkitty samalta paikalta otettujen näytteiden *Empetrum nigrum*in v. 1975 vuosikasvain-ten kuivapainot (keskiarvo ± keskiarvon keskivirhe). * CO₂-vaihtomittauksissa olleet näytteet, □ S. Heikki-sen (julkaisematon) mittaamat näytteet.

Fig. 8. The daily and cumulative production of *Empetrum nigrum* during six months on the basis of CO₂-measurements. The dry weights (mean ± S. E.) of new shoots of *Empetrum nigrum* samples are also shown. * Samples, which have been in CO₂ measurements, □ samples measured by S. Heikkinen (unpubl.).

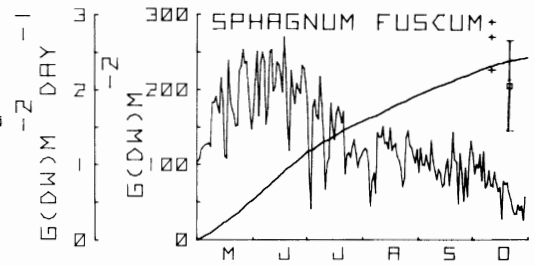


Kuva 10. CO₂-vaihtomittauksista laskettu turpeen päivittäinen ja kumulatiivinen hajoaminen 1. 5.—31. 10. 1975.

Fig. 10. The daily and cumulative decomposition of peat May 1 to Oct. 31, 1975 on the basis of CO₂-measurements.

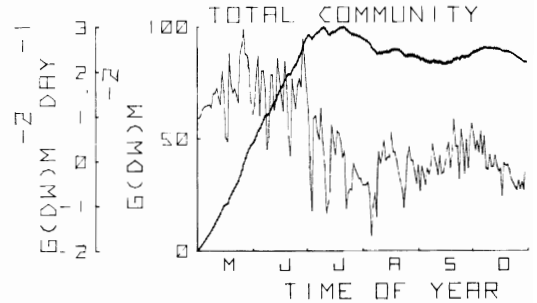
*nigrum*in maanalaisesta tuotoksesta ei ole tietoa, mutta jos oletetaan sen olevan sama 40 % kokonaistuotoksesta, mikä on todettu suolla kasvavalla *Calluna vulgaris* (Forrest & Smith 1975), päädyttäisiin 45 g:n tuotokseen uusissa vuosikasvaimissa, mikä on sama kuin CO₂-vaihtomittauksissa olleiden *Empetrum*ien uusien vuosikasvain-ten keskiarvo syksyn näytteissä.

*Sphagnum fuscum*in simuloimalla saadut päivittäiset ja kumulatiiviset tuotokset on esitetty kuvassa 9. Samaan kuvaan on merkitty Pakarisen (1978) sekä Tolosen "Tur-



Kuva 9. *Sphagnum fuscum*in CO₂-vaihdosta laskettu päivittäinen ja kumulatiivinen tuotos kuuden kuukauden aikana. Lisäksi merkitty samalta paikalta lokakuussa 1976 mitatut *Sphagnum fuscum*in tuotokset + Tolosen Turvegeologian kurssin (julkaisematon) mittaukset, □ (keskiarvo ja 95 %:n luotettavuusrajat) Pakarisen (1978) mittaukset.

Fig. 9. The daily and cumulative production of *Sphagnum fuscum* during six months on the basis of CO₂-measurements. The annual production values of *Sphagnum fuscum* in the same place measured in October 1976 by Tolonen (+, unpubl.) and by Pakarinen (1978, □ mean and 95 % confidence limits) are also shown.



Kuva 11. Eri komponenttien CO₂-vaihdosta laskettu koko yhteisön päivittäinen ja kumulatiivinen orgaanisen aineen netto 1. 5.—31. 10. 1975. Positiivinen arvo merkitsee orgaanisen aineen lisääystä.

Fig. 11. The daily and cumulative net result of the whole *Empetrum nigrum*-*Sphagnum fuscum* community May 1 to Oct. 31, 1975 calculated on the basis of CO₂-exchange of different components.

vegeologian kurssin" (julkaisematon) samalta suolta lokakuussa 1976 määrittämät *Sphagnum fuscum*in tuotosarvot. Tuotos on alkukesällä n. 2 g (kuivap.) m⁻² vrk⁻¹, keskikesällä n. 1 g m⁻² vrk⁻¹ ja syksyllä n. 0.5 g m⁻² vrk⁻¹. Toukokuun alusta lokakuun loppuun laskettu tuotos, 243 g (kuivap.) m⁻² on käytännöllisesti katsoen sama minkä Tolonen ja Pakarinen ovat saaneet korjuumenetelmällä vuoden 1976 tuotokseksi. Kaurastensuolle saadut tuotosarvot sopivat hyvin yhteen muualta mitattujen *Sphagnum*ien tuotosarvojen kanssa. Pakari-

sen (1978) aineistossa Kaurastensuon *Sphagnum fuscum*in tuotos edustaa suunnilleen keskiarvoa. Eri *Sphagnum*-lajien tuotokseksi Pedersen (1975) ilmoittaa 70—500, Clymo (1970) 300—400 ja Ilomets (1975) 210—330 g m⁻² vuosi⁻¹.

Turpeen päivittäinen ja kumulatiivinen hajoaminen on esitetty kuvassa 10. Keväällä hajoamisnopeus on n. 0.5 g (kuivap.) m⁻² vrk⁻¹, kesällä 1—2 ja syksyllä n. 1 g m⁻¹ vrk⁻¹. 1. 5.—31. 10. välisenä aikana turvetta tämän mukaan hajoaisi 233 g (kuivap.) m⁻². Todennäköisesti tämä mitta- ja laskentamenetelmä aliarvioi turpeen hajoamisen. Ehkä n. 10 % hajoitustoinnasta tapahtuu mittauskohteena olleen 17 cm:n alapuolella (vrt. Pakarinen & Tolonen 1977). Myöhemmin maastossa suoritettut mittaukset viittaavat myös siihen, että simuloinnissa käytettävä lämpötila pitäisi ottaa lähempää pintaa kuin 5 cm:n syvyydeltä. Turpeen vuotuista akkumulaatiota laskettaessa pitäisi tässä laskettuun 6 kuukauden respiraatioon lisätä vielä talvinen respiraatio.

Koko yhteisön orgaanisen aineen netto on keväällä ja alkukesällä 1—3 g (kuivap.) m⁻² vrk⁻¹ (kuva 11). Keskipäivällä tuotos ja hajoitus suunnilleen kompensoivat toisensa. Syys-lokakuussa on pieni huippu, jolloin netto vaihtelee 0—1 g (kuivap.) m⁻² vrk⁻¹. Toukokuun alusta lokakuun loppuun yhteisön netto on 84 g (kuivap.) m⁻². Niirasen (1973) ja Tolosen (1977) mukaan Kaurastensuon rahkaturpeen kasvu viimeksi kulu- neen 1000 vuoden aikana on ollut n. 40 g (kuivap.) m⁻² v⁻¹, mikä vastaa n. 0.8 mm:n vuotuista kasvua. Suomen keidassoiden keskimääräiseksi kasvuksi ilmoitetaan 0.7—1.0 mm v⁻¹ (Tolonen 1973, Aaby & Tauber 1975). 6 kk:n simuloinnin ja suon vuotuisen kasvun erotuksesta ilmeisesti n. puolet selittää 17 cm:n alapuolella tapahtuva hajotus

(10 % hajotuksesta on 23 g) (vrt. Pakarinen & Tolonen 1977, kuva 4). Toisen puolen erotuksesta n. 20 g m⁻² voisi selittää esim. talvinen respiraatio. Toisaalta tämän työn eri vaiheissa on sen verran virhelähteitä (virhelähteistä kts. Silvola & Heikkinen 1979, Silvola & Hanski 1979), että 20 g:n virhe lienee mahdollinen myös tuotosarvoissa.

TIIVISTELMÄ

Eteläsuomalaisen keidassuon *Empetrum nigrum-Sphagnum fuscum* yhteisön CO₂-vaihtoa mitattiin yhden kasvukauden ajan laboratorioissa eri valaistus- ja lämpötilaolosuhteissa. CO₂-vaihto jaettiin kolmeen osaan, *Empetrum nigrum*in ja *Sphagnum fuscum*in netto CO₂-vaihtoon sekä turpees- sa tapahtuvaan kokonaisrespiraatioon. Mitatuissa olosuhteissa netto CO₂-vaihdon maksimi oli *Empetrum*illa noin 200 ja *Sphagnum*illa noin 250 mg CO₂ m⁻² t⁻¹. Turpeen respiraatio kasvoi lämpötilan noustessa eksponentiaalisesti 50:stä 350:een mg CO₂ m⁻² t⁻¹ (5—30°C).

Laboratoriomittausten pohjalta luonnossa vallinneita lämpö- ja säteilöyoloja hyväksikäyttäen simuloitiin yhteisölle orgaanisen aineen budjetti. Kuuden kuukauden (1. 5.—31. 10.) tuotokseksi saatiin *Empetrum*mille 74 ja *Sphagnum*mille 243 sekä hajonneen turpeen määräksi 233 g (kuivap.) m⁻². Koko yhteisön netoksi saatiin 84 g kuiva-ainetta neliometriä kohti. Kyseisen suon keskimääräinen akkumulaatio on n. 40 g m⁻² v⁻¹. Erotuksen katsotaan ensisijaisesti johtuvan talvisesta respiraatiosta sekä 17 cm:n alapuolella tapahtuvasta turpeen hajoamisesta, mitkä eivät olleet mukana simuloinnissa.

KIRJALLISUUS

Aaby, B. & Tauber, H. (1975). Rates of peat formation in relation to degree of humification and local environment, as shown by studies of a raised bog in Denmark. *Boreas* 4, 1—17.

Biscoe, P. V., Scott, R. K. & Monteith, J. L. (1975). Barley and its environment. III. Carbon budget of the stand. *J. appl. Ecol.* 12, 269—293.

Bosian, G. (1955). Über die Vollautomatisierung der CO₂-assimilationsbestimmung zur Methodik des Küvettenklimas. *Planta* 45, 470—492.

Bosian, G. (1960). Zum Küvettenklimaproblem: Beweisführung für die Nichtexistenz 2-gipfeliger

Assimilationskurven bei Verwendung von klimatisierten Küvetten. *Flora* 149, 167—188.

Botkin, D. B., Woodwell, G. M. & Tempel, N. (1970). Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake. *Ecology* 51, 1057—60.

Clymo, R. S. (1970). The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *J. Ecol.* 58, 13—49.

Forrest, G. I. & Smith, R. A. H. (1975). The productivity of a range of blanket bog vegetation types in the Northern Pennines. *J. Ecol.* 63, 173—202.

Grace, J. & Woolhouse, H. W. (1970). A physiological and mathematical study of the growth and

- productivity of a *Calluna Sphagnum* community, I. Net photosynthesis of *Calluna vulgaris* L. Hull. *J. appl. Ecol.* 7, 363—381.
- Grace, J. & Woolhouse, H. W. (1974). A physiological and mathematical study of growth and productivity of a *Calluna-Sphagnum* community. IV. A model of growing *Calluna*. *J. appl. Ecol.* 11, 281—295.
- Hari, P. (1968). A growth model for a biological population applied to a stand of pine. *Commun. Inst. For. Fenn.* 66, 1—16.
- Hari, P. & Leikola, M. (1974). Further development of the dynamic growth model of plant height growth. *Flora* 163, 357—370.
- Hari, P. & Luukkanen, O. (1973). Effect of water stress, temperature, and light on photosynthesis in alder seedlings. *Physiol. Plant.* 29, 45—53.
- Iilomets, M. A. (1975). Productivity of *Sphagnum* carpet in different geographic sites. Abstracts, XII Int. Bot. Congress. p. 149. Leningrad.
- Johansson, L.—G. & Linder, S. (1975). The seasonal pattern of photosynthesis of some vascular plants on a subarctic mire. Fennoscandian tundra ecosystems. Part 1, plants and microorganisms. *Ecological studies* 16 (Ed. by F. E. Wielgolaski), pp. 194—200. Springer-Verlag, Germany.
- Kallio, P. & Heinonen, S. (1975). CO₂ exchange and growth of *Rhacomitrium lanuginosum* and *Dicranum elongatum*. Fennoscandian tundra ecosystems Part 1, plants and microorganisms. *Ecological studies* 16 (Ed. by F. E. Wielgolaski), pp. 138—148. Springer-Verlag, Germany.
- Kallio, P. & Kärenlampi, L. (1975). Photosynthesis in mosses and lichens. Photosynthesis and productivity in different environments, International Biological Programme 3 (Ed. by J. P. Cooper), pp. 393—423. Cambridge University Press, Great Britain.
- Kjelvik, S., Wielgolaski, F. E. & Jahren, A. (1975). Photosynthesis and respiration of plants studied by field technique at Hardangervidda, Norway. Fennoscandian tundra ecosystems. Part 1, plants and microorganisms. *Ecological studies* 16 (Ed. by F. E. Wielgolaski), pp. 184—193. Springer-Verlag, Germany.
- Květ, J., Ondok, J. P., Nečas, J. & Jarvis, P. G. (1971). Methods of growth analysis. Plant photosynthetic production. Manual of methods (Ed. by Z. Šesták, J. Čatský & P. G. Jarvis), pp. 343—391. Dr. W. Junk N. V. Publishers, Hague.
- Lange, O. L. & Schulze, E.—D. (1971). A Measurement of CO₂ gasexchange and transpiration in the beech (*Fagus silvatica* L.). Integrated experimental ecology. *Ecological studies* 2 (Ed. by H. Ellenberg), pp. 16—28. Springer-Verlag, Germany.
- Niiranen, A. (1973). Paleobotaanisia tutkimuksia Lammin (EH) Kaurastensuosta. Käsikirjoitus, Helsingin Yliopiston Kasvitieteen laitos.
- Oechel, W. C. & Collins, N. J. (1973). Seasonal patterns of CO₂ exchange in bryophytes at Barrow, Alaska. Primary production and production processes, tundra biome. Proceedings of the conference, Dublin, Ireland (Ed. by L. C. Bliss & F. E. Wielgolaski), pp. 197—203. Edmonton.
- Pakarinen, P. (1975a). Turpeen kerrostumisen osuuden hiilen kierrossa. *Luonnon tutkija* 79, 138—144.
- Pakarinen, P. (1975b). Bogs as peat-producing ecosystems. *International Peat Society* 7, 51—54.
- Pakarinen, P. (1978). Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in southern Finnish raised bogs. *Ann. Bot. Fennici* 15, 15—26.
- Pakarinen, P. & Tolonen, K. (1977). Pintaturpeen kasvunopeudesta ja ajoittamisesta. *Suo* 28, 19—24.
- Pedersen, A. (1975). Growth measurements of five *Sphagnum* species in South Norway, Norw. *J. Bot.* 22, 277—284.
- Rosswall, T., Flower-Ellis, J. G. K., Johansson, L. G., Jonsson, S., Ryden, B. E. & Sonesson, M. (1975). Stordalen (Abisko), Sweden. Structure and function of tundra ecosystems. *Ecological Bulletins* 20 (Ed. by T. Rosswall & O. W. Heal), pp. 265—294. Liber Tryck, Stockholm.
- Rudolph, H. (1968). Gaswechselfmessungen an *Sphagnum magellanicum*. Ein Beitrag zur Membranochromie der *Sphagnum* (III). *Planta* 79, 35—43.
- Šesták, Z., Čatský, J. & Jarvis, P. G. (Ed.) (1971). Plant photosynthetic production. Manual of methods. Dr. W. Junk N. V. Publishers, Hague.
- Silvola, J. & Hanski, I. (1979). Carbon accumulation in a raised bog. Simulation on the basis of laboratory measurements of CO₂ exchange. *Oecologia (Berl.)* 37, 285—295.
- Silvola, J. & Heikkinen, S. (1979). CO₂ exchange in the *Empetrum nigrum-Sphagnum fuscum* community. *Oecologia (Berl.)* 37, 273—283.
- Skre, O. (1975). CO₂ exchange in Norwegian tundra plants studied by infrared gas analyzer technique. Fennoscandian tundra ecosystems. Part 1, plants and microorganisms. *Ecological studies* 16 (Ed. by F. E. Wielgolaski), pp. 168—183. Springer-Verlag, Germany.
- Stewart, J. M. & Reader, R. (1972). Some considerations of production: accumulation dynamics in organic terrain. Virgin peatlands. The proceedings of the 4th international peat congress. Vol. 1, pp. 247—258. VTT offsetpaino, Helsinki.
- Svensson, B. H. (1973). Production of methane and carbon dioxide from a subarctic mire. International Biological Programme, Swedish Tundra Biome Project, Technical Report 16 (Ed. by J. G. K. Flower-Ellis), pp. 123—143. Lund.

- Svensson, B. H., Veum, A. K. & Kjellvik, S. (1975). Carbon losses from tundra soils. Fennoscandian tundra ecosystems. Part 1, plants and microorganisms. Ecological studies 16 (Ed. by F. E. Wielgolaski), pp. 279—286. Springer-Verlag, Germany.
- Tieszen, L. L. (1975). CO₂ exchange in the Alaskan arctic tundra: Seasonal changes in the rate of photosynthesis of four species. *Photosynthetica* 9, 376—390.
- Tolonen, K. (1973). Soiden kasvunopeuden ja kasvutavan vaihteluista jääkauden jälkeisenä aikana. *Suo* 24, 83—88.
- Tolonen, K. (1977). Turvekertymistä ja turpeen tilavuuspainoista kolmessa etelä-suomalaisessa keidassuossa. *Suo* 28, 1—8.

SUMMARY:

GROWTH OF SPHAGNUM FUSCUM BOG ON THE BASIS OF GAS EXCHANGE MEASUREMENTS

The CO₂-exchange of the *Sphagnum fuscum* — *Empetrum nigrum* community of a South Finnish raised bog was studied in the laboratory at different combinations of irradiance and temperature conditions during one growing season. The CO₂-exchange of the community was divided into three components, namely those due to *Empetrum nigrum*, *Sphagnum fuscum* and peat, respectively. In the conditions used the maximum net CO₂ exchange of *Empetrum nigrum* was c. 200 and that of *Sphagnum fuscum* c. 250 mg CO₂ m⁻¹ h⁻¹. The total respiration in peat increased exponentially from 50 to 350 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ with increasing temperature from 5 to 30°C.

On the basis of the laboratory measurements and of the data on actual field temperatures and irradiation the budget of organic matter for the community was simulated. The net production of 74 for *Empetrum* and 243 g (dw) m⁻² for *Sphagnum* was predicted for six months period (May 1—Oct 31). The amount of peat decomposed was 233 g (dw) m⁻². The net result for the whole community was 84 g (dw) m⁻². The average peat accumulation of the bog in question is c. 40 g (dw) m⁻² yr⁻¹. The difference depends most probably on the respiration in winter and on the decomposition of peat deeper than 17 cm, which were not included in simulation.