

**Pystynävertäjän (*Tomicus piniperda*) vaikutus
männyn (*Pinus sylvestris*) fotosynteesiin ja VOC-emissioihin**

Metsäeläntieteen pro gradu -tutkielma
maatalous- ja metsätieteiden maisterin
tutkintoa varten

Helsingin yliopisto,
metsätieteiden laitos
huhtikuu 2011

Anni Vanhatalo

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty		Laitos — Institution — Department	
Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Metsätieteiden laitos	
Tekijä — Författare — Author Vanhatalo, <u>Anni</u> Marketta			
Työn nimi — Arbetets titel — Title Pystynävertäjän (<i>Tomicus piniperda</i>) vaikutus männyn (<i>Pinus sylvestris</i>) fotosynteesiin ja VOC-emissioihin			
Oppiaine — Läroämne — Subject Metsäekologia, metsäeläintiede			
Työn laji — Arbetets art — Level Maisterin tutkielma	Aika — Datum — Month and year huhtikuu 2011	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 63 s.	
Tiivistelmä — Referat — Abstract			
<p>Pystynävertäjä on Suomessa yksi merkittävimpiä mäntyjen tuhohyönteisiä. Se syö männynversoja ontoiksi, minkä seurauksena nämä tippuvat maahan. Tästä aiheutuu puulle kasvutappioita ja metsänomistajalle tulonmenetyksiä. Pystynävertäjän ekologiaa on tutkittu paljon, mutta ei tiedetä, miten se vaikuttaa versojen fotosynteesiin ja haihtuvien orgaanisten yhdisteiden eli VOC-yhdisteiden emissioihin ennen versojen putoamista. Monissa muissa tutkimuksissa on havaittu herbivoreilla olevan vaikutusta isäntäkasviensa fotosynteesiin. Lisäksi herbivorian seurauksena isäntäkasvin VOC-emissiot ovat voineet muuttua laadultaan tai määrältään.</p> <p>Pystynävertäjän vaikutuksia versoihin tutkittiin kokeellisesti SMEAR II -asemalla Pirkanmaalla. Pystynävertäjän vaurioittamien ja kontrolliversojen fotosynteesiä mittattiin kahden männyn latvuksessa heinä–syyskuussa 2010. Mittaukset tehtiin kannettavalla fotosynteesimittauslaitteistolla. Samalla otettiin VOC-näytteitä neulasten emissioista adsorbenttiputkiin. Lisäksi toisesta koepuusta suljettiin pystynävertäjä- ja kontrolliverso raamikyvettiin, johon mahtui oksan kärkeä n. 20 cm. Raamikyvettiin läpi kierrätetystä ilmasta kerättiin VOC-näytteitä SPME-kuituun ja siihen sitoutuneet yhdisteet analysoitiin enantiomeereittäin.</p> <p>Pystynävertäjä- ja kontrolliversojen välillä ei ollut selvää eroa hiilen assimilaatiossa, transpiraatiossa, ilmarakokonduktanssissa, vedenkäytön tehokkuudessa tai fotokemiallisessa saannossa. Vain pahimmin vaurioituneissa versoissa vaurio vaikutti fotosynteesiin huomattavasti. Esimerkiksi fotokemiallinen saanto laski selvästi vasta, kun verso oli juuri katkeamaisillaan pystynävertäjän sisäänmenoreiän kohdalta. Neulaskyvettimittausten perusteella vaikuttaa siltä, että pystynävertäjä toisella koepuulla lisää monoterpeeniemissioita ja toisella vähentää niitä. Raamikyvettimittauksessa pystynävertäjä lisäsi (+)-enantiomeerin osuutta α- ja β-pineeni- sekä limoneeniemissioista, mutta emissioiden kokonaismäärä ei juuri eronnut kontrolliversosta.</p> <p>Pystynävertäjän vaikutukset versojen fotosynteesiin jäivät vähäisiksi, vaikka pystynävertäjä olikin tehnyt versoihin yhdestä neljään reikää ja niiden kohdalta poistanut suuren osan verson poikkileikkauspinta-alasta. Pystynävertäjän aiheuttamat kasvutappiot vaikuttavatkin olevan seurausta lähes yksinomaan versojen putoamisesta. Pystynävertäjä ei juuri vaikuttanut versosta haihtuvien yhdisteiden kokonaismäärään, mutta se muutti niiden keskinäisiä runsaussuhteita ja erityisesti enantiomeerien runsaussuhteita. Pystynävertäjien vaikutukset VOC-emissioihin näyttävät riippuvan suuresti kemotyypistä. Laajempien johtopäätösten tekeminen pystynävertäjän vaikutuksista männyn VOC-emissioihin vaatisi tutkimuksen toistamista suuremmalla koepuumäärällä.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords <i>Tomicus piniperda</i> , pystynävertäjä, <i>Pinus sylvestris</i> , mänty, VOC-yhdisteet, fotosynteesi			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Helsingin yliopisto, Viikin kampuskirjasto			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Tutkielman ohjaajina toimivat professori Kari Heliövaara ja dosentti Jaana Bäck.			

ESIPUHE

Tämän pro gradu -työn suunnittelu lähti alun perin liikkeelle ajatuksesta yhdistää metsäeläintiedettä ja SMEAR-mittausasemilla (*Station for Measuring Forest Ecosystem – Atmosphere relations*) tehtävää tutkimusta. Pian tutkittavaksi valikoitui pystynävertäjän ja männyn vuorovaikutus. Nämä lajit olivat hyvä valinta, sillä Hyytiälän SMEAR II-mittausasema sijaitsee männikössä ja siellä on luonnostaankin pystynävertäjiä. SMEAR:illa mitatessa apu oli teknisten ongelmien yllättäessä lähellä, ja metsiköstä oli saatavissa paljon taustatietoa omien mittausten tueksi. Yhtä aikaa omien mittausteni kanssa heinä–elokuussa 2010 Hyytiälässä oli käynnissä HUMPPA-COPEC-mittauskampanja, joka entisestään lisäsi käytettävissä olleen taustatiedon määrää. Tutkimuksen vaatimat mittaukset ja analyysit rahoitti Helsingin yliopiston sekä Suomen Akatemian huippuyksikkö ”Ilmakehän koostumuksen ja ilmaston muutoksen fysiikka, kemia, biologia ja meteorologia”.

Kiitän pro gradu -työni ohjaajia dosentti Jaana Bäckä ja metsäeläintieteen professori Kari Heliövaaraa saamastani hyvästä ohjauksesta tutkimuksen suunnittelusta sen valmistumiseen asti. Eero Nikinmaa oli suunnitteluvaiheessa mukana ideoimassa ja kehittämässä koeasetelmaa. Ilman Eija Juurolaa fotosynteesimittauksista WALZ GFS-3000:lla ei olisi tullut mitään. Päivi Lyytikäinen-Saarenmaa lainasi harsopussit versojen ympärille. Myös Juho Aalto, Hermann Aaltonen, Lauri Lindfors ja Pasi Kolari ovat auttaneet monessa käytännön asiassa tutkimuksen edetessä. He kaikki ansaitsevat lämpimät kiitokset. Haluan osoittaa kiitokseni mittausten aikana saamastani avusta myös SMEAR II:n ja Hyytiälän metsäaseman väelle, erityisesti Janne Levulalle, joka mahdollisti keskittymiseni graduaineisto keruuseen kesätöiden aikana. Ilmatieteen laitokselle kiitokset menevät Heidi Héllenille ja Hannele Hakolalle VOC-näytteiden analysoinnista sekä muutoinkin yhteistyöstä. Kiitokset ansaitsee myös Nouredin Yassaa, joka HUMPPA-COPEC-kampanjan osana keräsi VOC-näytteet raamikyvetistä ja analysoi ne enantiomeereittain. Lopuksi kiitokset Villelle, joka on saanut sietää täsmätietoa nävertäjistä jo vuoden verran.

Kilpisjärven biologisella asemalla huhtikuussa 2011

Anni Vanhatalo

SISÄLLYSLUETTELO

1. JOHDANTO	3
1.1. Pystynävertäjä	3
1.1.1. Pystynävertäjän biologia	3
1.1.2. Pystynävertäjä mäntyjen tuhohyönteisenä	4
1.1.3. Pystynävertäjä Suomessa	6
1.2. Herbivoria ja kasvien fotosynteesi	6
1.3. VOC-yhdisteet.....	8
1.3.1. Kasvien VOC-yhdisteet ja niiden ekologinen merkitys.....	8
1.3.2. Männyn VOC-yhdisteet	9
1.3.3. Herbivoria ja kasvien VOC-yhdisteet	10
1.4. Tutkimuksen tavoitteet.....	13
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	14
2.1. Tutkimusalue ja koepuut.....	14
2.2. Pystynävertäjät	15
2.3. Mittaukset fotosynteesimittauslaitteistolla.....	17
2.3.1. Kaasunvaihtomittaukset	17
2.3.2. Käytetty laitteisto ja mittausasetukset.....	18
2.3.3. Fotosynteesimittaukset.....	20
2.3.4. Fluoresenssimittaukset	21
2.4. VOC-näytteet neulaskyvetistä.....	22
2.4.1 VOC-näytteiden kerääminen neulaskyvetistä	22
2.4.2. VOC-näytteiden analysointi	23
2.5. VOC-näytteet raamikyvetistä.....	24
2.5.1. VOC-näytteiden kerääminen raamikyvetistä	24
2.5.2. VOC-näytteiden analysointi	26
2.6. Versojen käsittely mittausten jälkeen ja tilastolliset menetelmät.....	27
3. TULOKSET	28
3.1. Sään vaikutukset pystynävertäjiin ja mäntyihin.....	28
3.2. Fotosynteesimittaukset.....	31
3.3. VOC-yhdisteet neulaskyvetistä	36
3.4. VOC-yhdisteet raamikyvetistä	38

4. TULOSTEN TARKASTELU	41
4.1. Neulasten fotosynteesi	41
4.2. VOC-yhdisteet neulasista ja koko versosta.....	42
4.3. Kemotyyppien erot	43
4.4. Virhelähteet	44
4.5. Omia havaintoja pystynävertäjän ekologiasta.....	45
4.5.1. Versoon kaivautuminen ja sen vaikutukset	45
4.5.2. Maahan pudonneet versot.....	48
4.6. Pystynävertäjän vaikutus mäntyyn ja männikköön	49
4.7. Aiheita lisätutkimuksiin	51
5. LOPPUPÄÄTELMÄT	52
LÄHTEET	53

1. JOHDANTO

1.1. Pystynävertäjä

1.1.1. Pystynävertäjän biologia

Pystynävertäjä (*Tomicus piniperda* (L.)), Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) on hyvin yleinen kaarnakuoriainen koko Suomen männiköissä. Se parveilee keväällä lämpötilan noustua 12 °C:een ja hakeutuu tuoreeseen kuorelliseen puutavaraan, esimerkiksi puupinoihin, kantoihin, tuulenkaatoihin ja heikentyneisiin pystypuihin. Pystynävertäjien ei ole havaittu hyödyntävän feromoneja parveilussaan (esim. Byers ym. 1985, Löyttyniemi ym. 1988), vaan ne suunnistavat sopivaa lisääntymismateriaalia kohti puiden tuottamien haihtuvien orgaanisten yhdisteiden perusteella. Pystynävertäjänaras munii männyn (*Pinus sylvestris* L.) paksun kaarnan alle kaivamansa emokäytävän reunoille toisin kuin sen sisarlaji vaakanävertäjä (*Tomicus minor* Hart.), joka munii ohuen helvekaarnan alle. Toukat syövät kuoren alla nilaa ja koteloituvat toukkavaiheen päätteeksi. Ensimmäiset nuoret kuoriaiset kuoriutuvat ja lähtevät kuoren alta liikkeelle Etelä-Suomessa kesäkuun lopulla (Nuorteva 1986). Ne hakeutuvat mäntyjen latvuksiin ja kaivautuvat versojen sisään ruokailemaan. Pystynävertäjät hakeutuvat mieluummin mäntyjen ylimpiin ja ulimpiin versoihin, mutta latvuksen sisäosan versotkin kelpaavat, jos versoista on kovaa kilpailua (Långström 1980). Erityisesti pystynävertäjät hakeutuvat metsikön pisimpien mäntyjen latvuksiin (Nuorteva 1986). Yksi pystynävertäjä voi kesän aikana vaurioittaa useaa versoa. Vaihtamista versosta toiseen tapahtuu erityisesti, jos versot kuivuvat ravinnoksi kelpaamattomiksi (Sauvard 2004). Pystynävertäjät kartuttavat vararavintoaan syömällä syksyyn asti, kunnes ne lämpötilan laskiessa nollaan siirtyvät talvehtimaan. Osa keväällä lisääntyneistä aikuisista pystynävertäjistä hakeutuu uudestaan versoihin ruokailemaan. Tämä tapahtuu aiemmin kuin nuoret pystynävertäjät lähtevät syntypaikoistaan liikkeelle. Keväällä lisääntyneet pystynävertäjät vaurioittavat alkukesästä ennen kaikkea edellisvuotisia tai sitä vanhempia versoja, kun taas nuoret pystynävertäjät hakeutuvat heinäkuussa pääosin samankesäisten versojen sisään. Pystynävertäjä on tiukasti monovoltinen laji eli sillä ei ole koskaan yhtä sukupolvea enempää vuodessa (Långström 1983, Poland & Haack 2000, Sauvard 2004).

Luontaisesti pystynävertäjää tavataan laajalla alueella Euroopassa, ja sen levinneisyysalue kattaa koko Suomen. Pohjois-Amerikassa pystynävertäjä on hyvin haitallinen tulokaslaji,

joka aiheuttaa merkittävää vahinkoa erityisesti joulupuuviljelyksillä. Laji tavattiin Yhdysvalloissa ensimmäisen kerran vuonna 1992 Suurten järvien alueella, ja se on sittemmin levinnyt laajalle (esim. Haack & Poland 2001). Laji käyttää Pohjois-Amerikassa ravinnokseen paitsi Euroopasta tuotua mäntyä (*Pinus sylvestris*), myös monia amerikkalaisia mäntylajeja, joten se voi levitä vielä paljon nykyistä laajemmalle (Haack & Poland 2001, Poland ym. 2003).

1.1.2. Pystynävertäjä mäntyjen tuhohönteisenä

Pystynävertäjä aiheuttaa merkittäviä kasvatappioita, sillä ontoiksi syödyt versot katkeavat herkästi tuulessa, sateessa tai lumikuorman alla, ja siten puu menettää yhteyttävää neulasmassaa. Versot putoavat maahan neulaset vihreinä, joten puu menettää neulasten mukana runsaasti ravinteita. Kasvatappioita lisää sekin, että pystynävertäjien syönti kohdistuu erityisesti latvuksen ylimpiin ja ulimpiin versoihin, jotka kasvavat parhaissa valo-oloissa ja joiden neulaset ovat puun tehokkaimpia yhteyttäjiä. Neulasten lisäksi puu menettää myös verson kärkisilmun ja mahdolliset keskenkasvuiset kävyt. Pelkästä neulashävikistä puu elpyisi nopeammin kuin latvuksen korjaamisesta silmujen hävikin jälkeen. Pystynävertäjän aiheuttamat tuhot ovat yleensä lieviä ja vähittäisiä, joten niiden tunnistaminen on usein satunnaista ja vaikeaa. Selvimpiä ja pahimpia tuhot ovat esimerkiksi sahojen ja ratapihojen lähellä, missä pitkäkestoinen kuorellisen mäntypuutavaran varastointi luo lajille otolliset lisääntymisolot. Tällaisissa paikoissa männyt saattavat vuosia kestävänsä versohävikin takia muuttua latvoiltaan piikkimäisiksi.

Pystynävertäjä on merkittävä tuholainen, mutta silti sen tuhojen suuruutta ja vaikutuksia puiden toimintaan ei ole paljoa mitattu – varsinkaan kvantitatiivisesti. Syynä lienee suureksi osaksi se, että pystynävertäjä aiheuttaa männyille lähinnä kasvatappioita eikä niinkään tapa puita. Keväällä lisääntymispaikkoja hakiessaan se on sekundaarinen tuhohönteinen eli puun, johon se munii, täytyy olla jo valmiiksi heikentynyt. Elävä puu, jossa on alkukesästä paljon lajin syömäkuvioita, kuolee pian, mutta syynä ei ole silloin pelkästään pystynävertäjä, vaan jokin muukin heikentävä tekijä, kuten kuivuus. Laji hakeutuu ravintopsyöntiin täysin terveisiin puihin, mutta sen syönti ei yksinään riitä tappamaan puita. Pystynävertäjän aiheuttamat tuhot ovat siis usein yhden puun tasolla niin pieniä ja huomaamattomia, että niihin ei juuri kiinnitetä huomiota, vaikka ne puiden

kasvua hidastaisivatkin. Pitkään jatkuva ja runsas syönti voi muuttaa männyn latvuksen huomiota herättävän piikkimäiseksi, ja tuhot voi havaita myös maahan pudonneista, ontoiksi syödyistä, vihreäneulasista versoista. Metsänomistajalle pystynävertäjä aiheuttaa tulonmenetyksiä puiden kasvun hidastumisen takia.

Pystynävertäjän vaikutuksia isäntäpuihinsa on selvitetty yllättävän vähän ottaen huomioon lajin yleisyyden ja runsauden yleisimmällä ja taloudellisesti merkittävimmällä puulajillamme. Paljon viitattu tieto pystynävertäjän vaikutuksista on, että siitä aiheutuu merkittävää haittaa, kun nuori puu menettää 20–100 vuosikasvainta ja iäkkäämpi 50–150 vuosikasvainta (esim. Nuorteva 1981, Uotila & Kankaanhuhta 1999), mutta nämä luvut tuottanutta tutkimusta ei kuitenkaan ole yrityksistä huolimatta löytynyt. Ruotsissa on selvitetty runsaan pystynävertäjäkannan aiheuttamia tuhoja laskemalla maahan pudonneita versoja (Elfving & Långström 1984). Syksyllä raivatusta männiköstä laskettiin raivausta seuranneiden kolmen vuoden aikana pudonneen 142 000 versoa hehtaaria kohden. Yhtä puuta kohden versohävikki oli keskimäärin 150 kpl. Kesäkuussa raivatulle männikölle pudonneiden versojen määrät olivat vastaavana ajanjaksona 58 000 kpl/ha ja 59 kpl/puu. Syksyllä raivatulla alueella puiden pituuden, pohjapinta-alan ja tilavuuden kasvu oli seuraavalla kymmenvuotiskaudella vähäisempää kuin kesällä raivatulla alueella vastaavana ajanjaksona. Syksyllä kaadetut puut olivat vielä seuraavana keväänä riittävän tuoreita, jotta pystynävertäjä pystyi lisääntymään niissä. Kesäkuussa kaadetut puut sen sijaan kuivuivat kesän aikana niin paljon, etteivät ne enää seuraavana keväänä olleet lisääntymispuiksi kelpaavia.

Versohävikki näkyy tuhoa seuraavina vuosina puiden kasvussa. Nilssonin (1974) Ruotsissa tekemässä tutkimuksessa yhden vuoden pystynävertäjätuho näkyi seuraavina kymmenenä vuotena 20–45 prosentin alenemana tilavuuskasvussa. Pystynävertäjien aiheuttamaa versohävikkiä on kokeellisesti simuloitu monissa tutkimuksissa leikkaamalla versoja tai pelkkiä neulasia pois (esim. Ericsson ym. 1985, Troeng & Långström 1991). Näiden tutkimusten kritiikiksi voi kuitenkin esittää kysymyksen, vastaako versojen pois leikkaaminen todella pystynävertäjien seurauksena syntynyttä versohävikkiä. Muissa tutkimuksissa on esimerkiksi todettu, että lehtien leikkaamisella tai muulla tarkoituksella tehdyllä mekaanisella vaurioituksella ei ole samaa vaikutusta kuin hyönteisen herbivorialla (esim. Litvak & Monson 1998, Retuerto ym. 2006, Schooler ym. 2006, Quentin ym. 2010).

Pystynävertäjillä lienee vaikutusta männynversojen yhteytykseen jo ennen kasvainten putoamista, mutta vaikutuksia ei ole mitattu tai arvioitu.

1.1.3. Pystynävertäjä Suomessa

Pystynävertäjä on Suomessa yksi mäntymetsien eniten taloudellista vahinkoa aiheuttavista hyönteisistä. Pystynävertäjä on tiedetty merkittäväksi tuhohyönteiseksi jo pitkään ja esimerkiksi Saalas (1949) kuvaa pystynävertäjää ”männyn kaikkein yleisimmäksi ja tuhoisimmaksi viholliseksi hyönteisten joukossa”. Pystynävertäjän runsauden muutoksia on vaikea arvioida, sillä lajia ei ole Suomessa havainnoitu systemaattisesti. Pystynävertäjäkannat saattaisivat nyt kuitenkin olla alempia kuin muutamia vuosikymmeniä sitten, jolloin puutavaran varastointi metsissä oli yleisempää ja pitkäaikaisempaa. Saalas (1949) kuvaa vuosikymmenten takaisia pystynävertäjätuhoja näin: ”Matkustaessamme junassa meidän mäntymetsäalueillamme, esim. Helsingistä itärajalle päin, näemme selvästi, miten kurjassa tilassa ja latvuksiltaan rumannäköisiä männyn ovat miltei kaikkialla asemien läheisyydessä ja muuallakin, missä on varastoja, mutta miten ne välimailloilla taas ovat aivan virheettömiä.” Kymmenennessä valtakunnan metsien inventoinnissa (VMI10) vuosina 2004 ja 2005 todettiin hyönteistuoja yhteensä 0,4 prosentilla metsäalasta (Korhonen & Nevalainen 2007). Ytimenävertäjien eli pysty- ja vaakanävertäjän tuhoja havaittiin 0,1 prosentilla koko metsäalasta, mikä vastaa 234 neliökilometriä mäntymetsää. Muiden kaarnakuoriaisten osuus tuhoista jäi tätäkin pienemmäksi. Lienee kuitenkin oletettavissa, että tuhoista kärsineiksi määritettiin vain kaikkein selvimmin ja eniten kärsineet alueet. Lieviä tuhoja lienee paljon laajemmilla alueilla. Ruotsissa pystynävertäjän on arvioitu aiheuttaneen 1970-luvulla vuosittain useiden miljoonien kuutiometrien kasvumenetykset (Nilsson 1976). Suomessa vastaavia arvioita tuhojen suuruudesta ei liene tehty.

1.2. Herbivoria ja kasvien fotosynteesi

Herbivoriolla tarkoitetaan eläinten kasvinsyöntiä ja tässä yhteydessä eläimet on rajattu selkärangattomiin. Herbivoriolla on monia vaikutuksia kasvien toimintoihin, esimerkiksi hiilen assimilaatioon ja transpiraatioon. Usein käsiteltäessä herbivorian vaikutusta kasveihin tai tarkemmin niiden kaasunvaihtoon herbivoriolla tarkoitetaan hyönteisten

tekemää defoliaatiota (esim. Nykänen & Koricheva 2004, Pincebourde ym. 2006, Tang ym. 2006). Hyönteiset syövät lehtiä eri tavoin ja siten myös vauriot ovat erilaisia: jotkin lajit leikkaavat lehtiin reikiä, toiset raastavat niiden pintaa ja kolmannet miinaavat lehtien sisällä. Kaikki hyönteisten herbivoria ei kuitenkaan kohdistu lehtiin, vaan osansa vaurioista saavat myös juuret, tuki- ja kuljetussolukot, kukat, siemenet jne. Pystynävertäjä syö männynversoja ontoiksi eli se syö männyn kuljetus- ja tukisolukoita ja niissä liikkuvia yhdisteitä. Kuitenkin se aiheuttaa epäsuorasti haittaa myös yhteyttävälle solukoille ja puiden lisääntymiselle.

Kuten edellä on todettu, herbivoriaa käytetään usein defoliaation synonyyminä. Tämän takia herbivorian vaikutuksia onkin perinteisesti mitattu syödyn lehtimäärän perusteella (esim. Lyytikäinen-Saarenmaa 1999, Zvereva ym. 2010). Tämä kuitenkin ottaa huomioon vain herbivorian suorat vaikutukset ja jättää epäsuorat kokonaan huomiotta. Epäsuorat vaikutukset voivat kuitenkin olla suoria vaikutuksia suuremmat: Zangerlin ym. (2002) tutkimuksessa epäsuoria herbivorian haittavaikutuksia havaittiin palsternakan (*Pastinaca sativa*) lehdellä alalla, joka oli kuusi kertaa tupsumetalliyökköstoukan (*Trichoplusia ni*) lehteen syömien reikien kokoinen. Herbivoria aiheutti kolme kertaa niin suuren yhteytyksen alenemisen kuin pelkästään syödyn solukon määrän perusteella olisi voinut odottaa. Herbivorian epäsuorat vaikutukset tulivat selvästi esiin myös Aldean ym. (2006) tutkimuksessa, jossa tutkittuja kasvilajeja oli useita.

Fotosynteesiaktiivisuuden kasvu on yksi yleinen kasvien tapa kompensoida herbivorian seurauksia. Aktiivisuuden kasvu selitetään usein fotosynteesituotteiden lähde-nieluteorialla: herbivoria suurentaa nielua, sillä yhteyttäviin solukoihin ei kerry tärkkelystä, jonka suuri pitoisuus alentaa fotosynteesiaktiivisuutta (Trumble 1993). Kasvit voivat kuitenkin kompensoida herbivorian haittoja muillakin tavoilla kuin jäljellejäävien solukoiden tehokkuutta nostamalla. Ne voivat esimerkiksi viivyttää vanhojen kasvosien lakastumista, allokoida fotosynteesituotteita aiemmasta poiketen tai muuttaa lehtien tai koko kasvin morfologiaa (Trumble 1993).

1.3. VOC-yhdisteet

Haihtuviin orgaanisiin yhdisteisiin eli VOC-yhdisteisiin (engl. *volatile organic compounds*) ovat ihmiset varmasti jo vuosituhansia sitten kiinnittäneet huomiota esimerkiksi ruokaa hankkiessaan, sillä tuoksut kertovat ravinnon kypsyydestä tai pilaantuneisuudesta. VOC-yhdisteitä vapautuu sekä luontaisista lähteistä, erityisesti kasvillisuudesta, että ihmistoiminnasta. VOC-yhdisteet ovat suuri joukko ilmakehän kaasumaisia orgaanisia yhdisteitä. Näihin kuuluu mm. isopreeni, terpeenejä, alkaaneja, alkeeneja, alkoholeja, estereitä, karbonyylejä ja happoja. VOC-yhdisteitä tunnetaan tuhansia erilaisia, mutta niiden konsentraatio ilmassa on hyvin pieni, tyypillisesti vain miljoonas- tai miljardisosia tilavuudesta. VOC-yhdisteille ei ole mitään yleispätevää määritelmää, vaan määritelmä riippuu sovellusalasta, joita näille hivenkaasuille on monia: ympäristöterveys, rakennusmateriaalit, sisäilma, terveydenhuolto, ilmakehätieteet jne. VOC-yhdisteet vaikuttavat alailmakehän eli troposfäärin kemiallisiin prosesseihin, sillä ne ovat herkkiä reagoimaan fotokemiallisesti ja ne osallistuvat aerosolihiukkasten muodostumiseen ja kasvuun. VOC-yhdisteet ovatkin yksi tärkeä tekijä kasvillisuuden ja ilmakehän vuorovaikutuksessa.

Terpenoidit ovat kasvien tuottamista haihtuvista yhdisteistä suurin ryhmä: niitä on tunnistettu 15 000–20 000 erilaista (Zhang & Schlyter 2004). Terpenoidit ovat veteen liukenemattomia orgaanisia hiilivetyjä, joissa on viidestä muutama sataan hiiliatomia. Terpenoideihin luetaan kuuluviksi erilaiset terpeenit, joiden lähteet ovat pääosin luontaisia (Hellén 2006). Terpeenit ovat useimmiten syklisiä, mutta suorista hiiliketjuista muodostuvia, alifaattisia hiilivetyjäkin kuuluu joukkoon. Terpeenit koostuvat isopreeniyksiköistä (C₅H₈)_n. Monoterpeeneissä yksiköitä on kaksi, seskviterpeeneissä kolme ja diterpeeneissä neljä. Mono- ja seskviterpeenit ovat yleensä haihtuvia yhdisteitä, kun taas di-, tri- ja tetraterpeenit ovat yleensä haihtumattomia (Langenheim 1994).

1.3.1. Kasvien VOC-yhdisteet ja niiden ekologinen merkitys

Kasvien tuottamat VOC-yhdisteet ovat sekundaarimetabolian tuotteita, joita tuotetaan useilla eri metaboliareiteillä. Terpeenit tuotetaan kasvisolujen sisällä pääosin plastidireittiä. Kasveista vapautuvien VOC-yhdisteiden määrä ja koostumus riippuvat sekä abioottisista

(lämpötila, säteily, kosteus ym.) että biottisista (kasvin fenologinen tila, herbivorit, patogeenit ym.) tekijöistä. Kasvien VOC-yhdisteistä pääosa vapautuu lehdistä, mutta myös esimerkiksi tuoreesta juoksevasta pihkasta tai avoimista kukista yhdisteitä vapautuu paljon. VOC-yhdisteiden tuottaminen ei ole kasveille hiiliyhteyksissä mitattuna halpaa, sillä niihin saattaa kuluu huomattava osa fotosynteesissä assimiloituneesta hiilestä. Llusia ja Peñuelas (2000) mittasivat aleppomäntyjen (*Pinus halepensis*) käyttäneen terpeeneihin kesällä keskimäärin 5,39 % yhteyttämässä sitomastaan hiilestä. Talvella terpeeneihin käytettiin keskimäärin vain 0,10 % sidotusta hiilestä (Llusia & Peñuelas 2000). Staudtin ym. (1997) tutkimat pinjamännyn (*Pinus pinea*) puolestaan käyttivät assimiloimastaan hiilestä VOC-emissioihin touko- ja lokakuussa 0,10–0,26 % ja elokuussa 2,5–7,6 %.

VOC-yhdisteillä on monia ekologisia vaikutuksia: Osa niistä suojaa kasveja liialta säteilyltä, lämmöltä tai hapettavilta yhdisteiltä. Osa taas toimii eri eliölajien välillä signaaliyhdisteinä eli semiokemikaaleina. Kasvit voivat viestiä keskenään semiokemikaalien välityksellä joko lajin sisällä tai eri lajien välillä. ”Puhuvista puista” ja muista kasveista on julkaistu viimeisten vajaan kolmen vuosikymmenen aikana runsaasti artikkeleita (esim. Baldwin ym. 2006, Heil & Karban 2009). Yhdisteet toimivat myös kasvien ja eläinten välisessä vuorovaikutuksessa esimerkiksi signaaleina kukinnan alkamisesta, hedelmien kypsymisestä tai niiden myrkyllisyydestä. Kasvit pystyvätkin VOC-yhdisteiden avulla joko houkuttelemaan hyödyllisiä eliöitä (esim. pölyttäjiä tuoksuviin kukkiin) tai pitämään haitallisia eliöitä loitolla (esim. herbivoreja pahanmakuisesta kuoresta).

1.3.2. Männyn VOC-yhdisteet

Havupuut, erityisesti Pinaceae-heimon lajit, tuottavat runsaasti terpeenejä (Juuti ym. 1990). Tämän takia Suomen metsät ovatkin suuri terpeeniemissoiden lähde. Suomen borealisista metsistä vapautuvista terpeeneistä on laskettu yli 80 % olevan monoterpeenejä ja alle 10 % isopreenia ja seskviterpeenejä (Tarvainen ym. 2007). Mänty on Suomen metsien yleisin puulaji ja se onkin maan suurin luontaisten VOC-emissoiden lähde (Lindfors & Laurila 2000). Mäntyjen VOC-emissioille on luonteenomaista suuri terpeenien, erityisesti monoterpeenien, osuus. Mono- ja seskviterpeenit ovat varastossa puuaineen ja neulasten pihkatiehyissä, mistä ne diffundoituvat ilmaan. Näiden varastojen ansiosta terpeenien

haihtumisajankohta on riippumaton niiden synteesiajankohdasta (Grote & Niinemets 2008). Monoterpeenejä syntetisoidaan pihkatiehyitä ympäröivissä epiteelisoluissa.

Eri mänty-yksilöt tuottavat erilaisia määriä VOC-yhdisteitä ja erilaisissa suhteissa. Esimerkiksi jonkin männyn emissioista pääosa saattaa olla α -pineeniä ja toisen männyn emissioita vallitsee kareeni. Tämä johtuu puiden erilaisesta perimästä. Tällaista kasvien ominaisuutta tuottaa erilaisia yhdisteitä erilaisissa suhteissa kutsutaan kasvitieteessä kemotyyppiksi. Kasvin kemotyyppiä ei voi erottaa ulkonäöstä, joten kaksi samannäköistä kasvia voi tuottaa samoissa oloissa sekundaarisia aineenvaihduntatuotteita aivan erilaisia määriä.

1.3.3. Herbivoria ja kasvien VOC-yhdisteet

Haihtuvat yhdisteet ovat kasveille yksi puolustautumiskeino muiden joukossa, sillä ne pystyvät haihtuvien yhdisteiden avulla houkuttelemaan herbivorien vihollisia, petoja tai loisia. Tästä on herbivoreille haittaa, mutta kasveille ja herbivorien loisille ja pedoille hyötyä. De Moraesin ym. (1998) tutkimuksessa selvisi, että loispistiäinen pystyy paikantamaan isäntäherbivorinsa kasvin tuottamien haihtuvien yhdisteiden avulla. Näiden yhdisteiden määrä ja koostumus riippuvat kasvia syövän herbivorin lajista, joten loinen pystyy välttämään vääränlaisia herbivoreja etsiessään isäntäeläintä munintapaikaksi. VOC-yhdisteet voivat erityisesti suurina konsentraatioina toimia myös suoraan herbivorien karkotteina tai myrkkyinä näitä vastaan. Delorme ja Lieutier (1990) totesivat tutkimuksessaan monoterpeenien olevan myrkyllisiä pystynävertäjille. Suurina konsentraatioina ne lienevät myrkyllisiä myös monille muille herbivoreille. Herbivorian vaikutukset VOC-emissioihin ilmenevät eri tavoin. Neulasten herbivoria esimerkiksi lisää niiden terpeniemissioita kahdella tavalla (Litvak ym. 1999): Aluksi emissiot ovat suuret, kun herbivorit rikkovat pihkatiehyitä, joista diffundoituu ilmaan heti runsaasti yhdisteitä. Herbivoria myös lisää monoterpeenien synteesiä, minkä vaikutus ilmenee myöhemmin.

Herbivoriasta aiheutuvan stressin on monessa tutkimuksessa todettu vaikuttavan kasvien tuottamien VOC-yhdisteiden määrään ja emissioiden koostumukseen (taulukko 1). Herbivoria voi aiheuttaa kasvissa systeemisen VOC-yhdisteiden määrän ja laadun muutoksen, jolloin herbivorian vaikutus ei rajoitu vain siihen solukkoon, jota on

Taulukko 1. Esimerkkejä tutkimuksista, joissa on selvitetty herbivorien vaikutuksia kasvien VOC-emissioihin.

Kasvi	Herbivori	Vaikutus	Viite
kuusi (<i>Picea abies</i>)	tukkimiehentäi (<i>Hylobius abietis</i>)	Viisi päivää kestänyt herbivoria lisäsi mono- ja seskviterpeniemissioita ja vaikutus oli suurempi kuin UVB-säteilyn.	Blande ym. (2009)
rauduskoivu (<i>Betula pendula</i>)	tunturimittari (<i>Epirrita autumnata</i>)	Mittarintoukka ja lehtipatogeeni aiheuttivat erilaiset emissiot vaurioittamisissaan lehdissä. Myös emissioiden systeeminen induktio levisi myös saman verson nuorempiin lehtiin.	Vuorinen ym. (2007)
rauduskoivu (<i>Betula pendula</i>)	tunturimittari (<i>Epirrita autumnata</i>)	Mittarintoukkien syömissä puissa indusoi VOC-emissioita ja fotosynteesi laski (mitattu viereisen oksan lehdistä, ei toukkien syömistä). Lintujen aiheuttama saalistuspaine oli suurempaa toukka- ja pupuissa kuin kontrollipuissa, vaikka toukat olivat pusseissa näkymättömissä.	Mäntylä ym. (2008)
hybridahaapa (<i>Populus tremula x tremuloides</i>)	tunturimittari (<i>Epirrita autumnata</i>)	Herbivoria indusoi terpeniemissioita, mutta vaikutus riippui kemotyypistä.	Blande ym. (2007)
hybridahaapa (<i>Populus tremula x tremuloides</i>)	omenanlehtikärsäkäs (<i>Phyllobius piri</i>)	Herbivoria indusoi okimeeniemissioita, mutta vaikutus riippui kemotyypistä.	Blande ym. (2007)
tervaleppä (<i>Alnus glutinosa</i>)	idänlehtikuoriainen (<i>Agelastica alni</i>)	Herbivoria muutti lepäntaimien lehtien kemiaa monin tavoin. Se mm. lisäsi etyleenin sekä mono-, seskvi- ja homoterpeenien määriä. Tutkimus tuki käsitystä resistenssin siirtymisestä puusta toiseen ("puhuvat puut").	Tscharntke ym. (2001)
päärynä (<i>Pyrus communis</i>)	<i>Psylla pyricola</i> = <i>Cacopsylla pyricola</i> -kemppi	Kemppien vaurioittamista puusta haihtui eri yhdisteitä ja eri määriä kuin kontrolleista	Scutareanu ym. (1997)
lituruoho (<i>Arabidopsis thaliana</i> var. Columbia)	<i>Tupsumetalliyökkönen</i> (<i>Trichoplusia ni</i>)	Perhostoukkien syömistä lehdistä tehtiin kaasunvaihto- ja fluoresenssimittauksia. Toukan kehitysvaiheella oli vaikutusta syntyviin vaurioihin.	Tang ym. (2006)
sinimailanen (<i>Medicago sativa</i>)	<i>Lygus hesperus</i> -lude	Vioitus lisäsi haihtuvien yhdisteiden kokonaismäärää ja indusoi joidenkin sellaisten yhdisteiden haihtumisen, joita ei vahingoittumattomasta kasvista haihtunut.	Blackmer ym. (2004)
puuvilla (<i>Glycine max</i>)	<i>Spodoptera exigua</i> -perhonen	Perhostoukat indusivat emissioita paitsi syömistään lehdistä, myös muista saman kasvin lehdistä. Systeemiset, koko kasvista haihtuvat emissiot koostuivat aineista, joita vahingoittumattomista kasveista ei haihdu.	Röse ym. (1996)

vaurioitettu, vaan muutoksia tapahtuu vahingoittumattomissakin kasvinosissa. Esimerkiksi puuvillan (*Gyssopium hirsutum*) koskemattomista ylälehdistä on mitattu samoja herbivorian indusoimia yhdisteitä kuin perhostoukkien vaurioittamista alalehdistä (Röse ym. 1996). Samassa tutkimuksessa vaurioitettujen kasvien sekä ylä- että alalehdistä mitattiin yhdisteitä, joita koskemattomat kasvit eivät merkittävästi tuota.

Suomessa tavattavien hyönteisten vaikutuksia isäntäkasviensa VOC-yhdisteiden tuotantoon on tutkittu melko vähän. Blande ym. (2009) ovat tutkineet tukkimiehentäiden (*Hylobius abietis*) vaikutuksia kuusenneulasten VOC-emissioihin. Saman lajin vaikutuksia männyntaimien kuoresta ja versosta haihtuvien yhdisteiden runsauteen ja diversiteettiin on myös tutkittu (Heijari 2011). Mumm ym. (2003) havaitsivat männyllä (E)- β -farneseenin emissioiden kasvavan pilkkumäntypistiäisen (*Diprion pini*) muninnan seurauksena ja näiden emissioiden houkuttelevan *Chrysonotomia ruforum*-munaloista. Vuorinen ym. (2007) puolestaan ovat tutkineet tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) vaikutuksia rauduskoivun (*Betula pendula*) VOC-emissioihin. Myös omenanlehtikärsäkkään (*Phyllobius piri*) ja tunturimittarin vaikutuksia hybridihaapaan (*Populus tremula* x *tremuloides*) on Suomessa selvitetty (Blande ym. 2007). Saksassa puolestaan on mitattu idänlehtikuoriaisen (*Agelastica alni*) vaikutuksia tervalepän (*Alnus glutinosa*) hiilyhdisteiden tuotantoon (Tschardt ym. 2001). Idänlehtikuoriaista tavataan myös Suomessa, mutta sen metsätaloudellinen merkitys on vähäinen, sillä se käyttää ravintonaan pääasiassa leppien (*Alnus* spp.) lehtiä.

Herbivorian ja VOC-yhdisteiden yhteyttä metsikkötasolla on tutkittu vähemmän kuin lehti- tai versotasolla. Räisänen ym. (2009) mittasivat vuonna 2003 itäsuomalaisen männikön monoterpeenien tuotantoa metsikkötasolla. Metsikössä sattui tuona vuonna olemaan ruskomäntypistiäisiä (*Neodiprion sertifer*), jotka söivät neulasia vähäisen määrän. Metsikön mitattiin tuottaneen eniten monoterpeenejä juuri sinä ajanjaksona, jolloin pistiäistoukat söivät neulasia. Pistiäisten herbivoria saattaa olla yksi syy korkeisiin monoterpeeniemissioihin, mutta emissioiden laskenta ekosysteemitasolle sisältää paljon epävarmuustekijöitä (Räisänen ym. 2009). Epävarmuustekijöitä on myös Litvakin ym. (1999) mallinnuksessa, missä simuloidun herbivorian perusteella arvioitiin douglaskuusi (*Pseudotsuga menziesii*) ja ponderosamäntymetsien (*Pinus ponderosa*) monoterpeeniemissioiden olevan defoliaation seurauksena kahdeksan päivän kuluttua 1,6–3,6-kertaa korkeampia kuin kontrollimetsissä.

Pystynävertäjien vaikutuksia isäntäpuiden VOC-yhdisteiden tuotantoon ei ole selvitetty tai ainakaan niitä koskevia tutkimuksia ei ole julkaistu. Sen sijaan toisin päin tutkimusta on tehty paljon: miten männyt vaikuttavat pystynävertäjiin eli mitkä mäntyjen tuottamista yhdisteistä houkuttelevat pystynävertäjiä (esim. Byers ym. 1985, Poland ym. 2003, Almquist ym. 2006). Kiinnostusta tähän on lisännyt halu kehittää pystynävertäjiä houkutteleva pyydys ja siten pystyä seuraamaan ja kontrolloimaan pystynävertäjäkantoja tehokkaasti (esim. Poland ym 2003).

1.4. Tutkimuksen tavoitteet

Pystynävertäjästä on tehty paljon tutkimuksia, mutta silti sen suorat vaikutukset isäntäpuidensa ekofysiologiaan tunnetaan puutteellisesti. Tämän tutkimuksen tavoitteena on selvittää, miten pystynävertäjä vaikuttaa verson fotosynteesiin syödessään versoa ontoksi. Tavoitteena on myös tutkia, onko pystynävertäjällä vaikutusta versoista haihtuvien orgaanisten yhdisteiden määriin ja niiden keskinäisiin runsaussuhteisiin. Samalla verrataan mäntyjen eri kemotyyppisiä ja selvitetään, ovatko vaikutukset samat kemotyyppistä riippumatta. Hypoteesina on, että pystynävertäjä vaikuttaa männynversojen yhteytykseen ja versoista haihtuviin orgaanisiin yhdisteisiin. Lisäksi tarkastellaan pystynävertäjän ekologista roolia laajemmin puu- ja metsikkötasolla.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimusalue ja koepuut

Mittaukset tehtiin Helsingin yliopiston SMEAR II -mittausasemalla (*Station for Measuring Forest Ecosystem – Atmosphere relations*). SMEAR II -mittausasema sijaitsee eteläborealisella havumetsävyöhykkeellä Pohjois-Pirkanmaalla Hyytiälän metsäasemalla (61°51'N, 24°17'E). 181 m merenpinnan yläpuolella sijaitseva mittauspaikka on metsätyypiltään tuoretta kangasta, jossa puuston keskimääräinen vuosittainen kasvu on 8 m³ ha⁻¹ v⁻¹ (Vesala ym. 2005). Paikka sijaitsee melko tasaisessa männikössä, joka sai alkunsa kulotusta seuranneesta kylvöstä vuonna 1962 eli metsikkö oli mittaushetkellä 48-vuotias. Metsikön runkoluku on noin 1 075 puuta ha⁻¹. Runsaslumisena talvena 2009–2010 metsikössä syntyi huomattavia lumituhoja, ja kokonaisia latvuksia putosi maahan runsaasti.

Koepuiksi valittiin metsiköstä kaksi mäntyä, joiden latvukseen ylettyä hyvin mittaustornista (kuva 1). Mitattaviksi valittujen puiden VOC-emissioita oli mitattu aiemmin, joten tiedettiin puiden olevan kemotyypeiltään erilaisia. Puun numero 1 rinnankorkeusläpimitta heinäkuussa 2010 oli 16,6 cm ja pituus 17,7 m. Puulle 2 vastaavat lukemat olivat 18,4 cm ja 17,9 m. Kummassakin puussa latvusraja oli 11,6 metrin korkeudella. Puut olivat latvuksiltaan terveitä eikä niiden rungoissa näkynyt vaurioita.

Mitattaviksi valittiin kummastakin puusta kolme oksankärkeä. Vertailukelpoisuuden vuoksi vaadittiin, että mitattavat oksat ovat keskenään samasta oksakiehkurasta. Mitattaviksi kelpuutettiin oksankärjet, jotka osoittivat tornin suuntaan eli niihin ylsi asentamaan neulaskyvetin, jotka olivat kooltaan ja valoasemaltaan sopivia ja joissa ei ollut käpyjä tai kirvoja. Näiden kriteerien takia puun 1 kuudennesta oksakiehkurasta ylhäältä päin laskien valikoitui mitattaviksi kaksi oksankärkeä samasta oksasta (tästä eteenpäin näitä kutsutaan versoiksi 1 ja 2) ja lisäksi yksi toisesta oksasta (verso 3). Kyseinen oksakiehkura muodostuikin yhteensä vain näistä kahdesta oksasta. Puusta 2 valittiin mitattavat oksankärjet yhdeksänneistä oksakiehkurasta ylhäältä päin laskien. Tässäkin puussa kaksi oksankärkeä oli samasta oksasta (versot 4 ja 5) ja yksi toisesta oksasta (verso 6). Mittauskelpoisten oksien pienen määrän vuoksi ei ollut mahdollista, että mittaukset olisi tehty kaikki eri oksista.



Kuva 1. Fotosynteesimittauslaitteisto tornissa.

Vasemmalla kuvan ulkopuolella puu 1 ja oikealla puu 2.

2.2. Pystynävertäjät

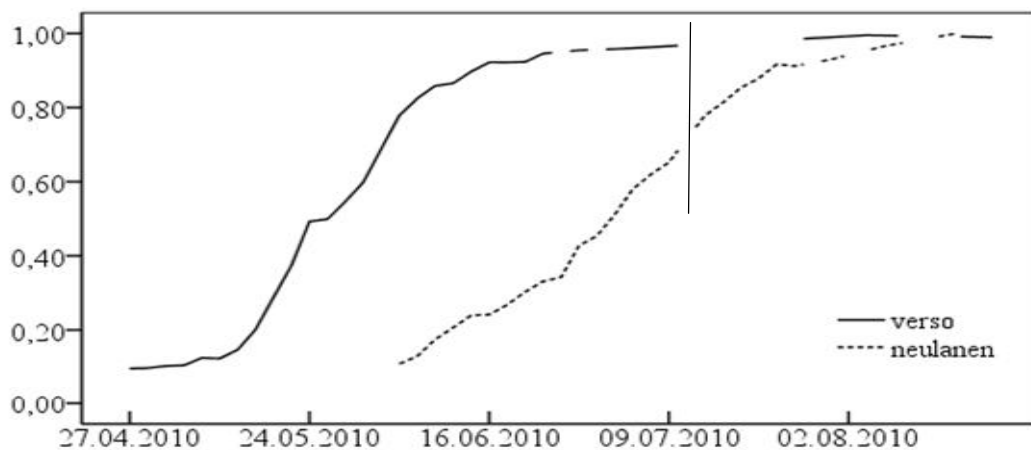
SMEAR-metsikön läheltä sahattiin 21.6.2010 kolmen edellisenä talvena lumen murtaman puun tyveltä noin metrin pituinen pölkky. Näistä jokaisen puun rungolla oli tuoreita ruskeita purukasoja merkkeinä pystynävertäjien emokäytävistä. Puukolla veistäessä kuoren alta paljastui myös isoja toukkia ja niiden käytäviä. Halkaisijaltaan noin kymmensenttiset pölkkyt laitettiin vaneriseen kasvatuslaatikkoon varjoisaan paikkaan, jotta ne eivät kuivuisi liiaksi. Kasvatuslaatikon päähän laitettiin lasiputki, johon puista kuoriutuvat uudet aikuiset aikanaan kertyisivät. Ensimmäiset aikuiset havaittiin kasvatuslaatikossa 29.6.2010. Kuitenkin vasta 16.7.2010 niitä kertyi laatikon pään lasiputkeen kerralla useampia.

Pystynävertäjien siirrot männynversoihin aloitettiin 13.7.2010. Tällöin mäntyjen versot olivat jo kasvaneet täyteen pituuteensa, mutta neulasten pituuskasvu jatkui vielä elokuun alkuun (kuva 2). Koska 13.7.2010 oli kesän kuumimpia päiviä lämpötilan käytyä yli 30 °C:ssa, pystynävertäjät siirrettiin versoihin vasta illalla klo 18. Pystynävertäjät (4 kpl)

kerättiin suoraan kasvatuslaatikosta ja siirrettiin heti versoille. Jokaisen kuuden verson ympärille oli jo aiemmin kiinnitetty harsopussi ja pajukeppi, joka esti pussin roikkumisen verson varassa. Versojen 1, 3, 4 ja 6 pussien sisälle neulasten päälle asetettiin yksi aikuinen pystynävertäjä. Versot 2 ja 5 jäivät kontrolleiksi ilman pystynävertäjiä. Tästä eteenpäin versoja ja pystynävertäjiä seurattiin lähes päivittäin. Pystynävertäjät kaivautuivat versoihin nopeasti: siirtoa seuraavana aamuna, noin 14 tuntia siirron jälkeen, versoissa 4 ja 6 näkyi vain hieman takapäätä pihkarengaan keskeltä. Myös puiden reagointi pystynävertäjiin oli nopeaa, sillä pihkarengas oli paksu jo 14 tuntia pystynävertäjien versolle siirron jälkeen.

Korkeista päivälämpötiloista huolimatta pystynävertäjät saivat suhteellisen hyvän alun ruokailulle. Kuitenkin 16.7.2010 verson 1 pystynävertäjä oli kuollut kaivertamansa kolon suulle pihkarengaan keskelle. Tähän versoon laitettiin vielä samana iltana uusi pystynävertäjä, joka kaivautuikin pian syvälle versoon. Verson 4 pystynävertäjä oli myös päässyt hyvään alkuun ruokailussa, mutta löytyi kuuden päivän kuluttua versolle siirrosta kuolleen harsopussin pohjalta tuottamansa purun seasta. Myös tähän versoon haettiin heti uusi nuori pystynävertäjä suoraan kasvatuslaatikosta.

Pystynävertäjien kuoleminen ei ollut ainoa tutkimusta haittaava seikka, sillä parin viikon kuluttua pystynävertäjien siirrosta versoille versoja alkoi katketa, kuten pystynävertäjien vaurioittamille versoille luonnossakin tapahtuu. 26.7.2010 huomattiin verson 4 katkenneen



Kuva 2. Kolmen verson ja kolmen verson neulasten suhteellinen pituuskasvu SMEAR II -asemalla kasvukaudella 2010. Kuvaan on pystyviivalla merkitty pystynävertäjien siirto koepuiden versoille.

pystynävertäjän tekemän reiän kohdalta. Tätä versoa ei enää tämän jälkeen mitattu. Samaan aikaan verso 6 oli pahasti taittunut pihkareenkaan kohdalta ja selvästi nuutunut. Kuitenkin vain verson samanvuotinen kasvain oli huonossa kunnossa, joten mittaukset tehtiin vielä verson edellisvuotisista neulasista. Sama pystynävertäjä oli vioittanut versoa sekä uusimman kasvaimen tyveltä että vuotta vanhemman kasvaimen tyveltä. Versot 4 ja 6 ovat kumpikin puussa 2, joten nyt kumpikin sen puun pystynävertäjäversoista oli vaurioitunut. Tästäkin puusta haluttiin kuitenkin kahta kertaa pidempi mittaussarja, joten 26.7.2010 puuhun 2 perustettiin kaksi uutta pystynävertäjäversoa (tästä eteenpäin versot 7 ja 8). Nämä versot olivat samasta oksakiehkurasta kuin edelleen kunnossa oleva kontrolliverso 5. Illalla näiden kahden verson päälle kiinnitettiin harsopussit ja niiden sisään siirrettiin pystynävertäjät kasvatuslaatikosta.

Pystynävertäjistä tehtiin havaintoja koko kesän ja syksyn ajan. Seurattavina olivat paitsi pystynävertäjät ja niiden vaikutukset koepuissa, myös pystynävertäjäkanta SMEAR-tutkimusmetsikössä ja lähialueiden männiköissä. Omia havaintoja ja niiden suhdetta kirjallisuuteen pystynävertäjän ekologiasta käsitellään tulosten tarkastelussa.

2.3. Mittaukset fotosynteesimittauslaitteistolla

2.3.1. Kaasunvaihtomittaukset

Fotosynteesiä ei voida suoraan mitata kasvisolujen sisältä, joten fotosynteesin suuruutta selvitetään usein epäsuorasti kaasunvaihtomittauksilla. Ne perustuvat tietoon mittauskammioon eli -kyvettiin menevän ja sieltä tulevan ilman hiilidioksidi- ja vesipitoisuuksista. Ilmatiiwiiseen kyvettiin suljettu vihreä kasvinosa sitoo yhteyttäessään hiilidioksidia ja haihduttaa ilmaan vettä. Tulo- ja lähtöilman pitoisuuksien erotuksena saadaan selville kasvin kaasunvaihto. Tämä mittaustapa ei kuitenkaan kerro pelkästään yhteytyksestä, vaan kasvisoluissa tapahtuu jatkuvasti muitakin hiilidioksidein ja veteen liittyviä prosesseja, kuten hengitystä ja fotorespiraatiota. Kaasunvaihtomittaukset tuottavatkin tietoa fotosynteesistä ja sen muutoksista, mutteivät kerro mekanismeista muutosten takana (Trumble 1993).

Fotosynteesimittauksia tehtiin pääosin kahden viikon välein alkaen heinäkuun puolivälistä. Ensimmäisellä viikolla tehtiin ensin fotosynteesi- ja fluoresenssimittaukset versoista ennen kuin niihin oli siirretty pystynävertäjät. Heti perään tuli toinen mittauskerta, johon mennessä pystynävertäjät olivat ehtineet olla versoissa vasta pari päivää, mutta kaivautuneet silti jo syvälle versoihin. Kolmannen ja neljännen kerran mittaukset tehtiin, kun pystynävertäjät olivat ehtineet olla versoissa noin kaksi viikkoa ja kuukauden. Ennen viimeistä mittauskertaa syyskuun lopulla mittauksissa ja versojen seurannassa oli pidempi tauko. Jokaisella mittauskerralla mitattiin samoja versoja ja mahdollisimman samoja neulasia, minkä takia mittaustapa ei saanut olla destruktiivinen.

2.3.2. Käytetty laitteisto ja mittausasetukset

Fotosynteesimittaukset tehtiin WALZ GFS-3000 -mallisella kannettavalla fotosynteesimittauslaitteistolla (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Saksa). Mittauskyvetinä käytettiin standardikyvetiä (kuva 3), jonka tilavuus on 40 ml ja maksimilehtiala 8 cm². Kyvetin tiivisteeseen oli tehty kahdeksan pientä vaakasuuntaista reikää, joiden kautta neulasten kärjet pujotettiin kyvetin sisään. Mitattavat neulaset valittiin mahdollisimman läheltä pystynävertäjän sisäänmenoreikää. Peräkkäisillä mittauskerroilla pyrittiin valitsemaan neulaset mahdollisimman samasta kohtaa kuin edellisellä kerralla, mutta neulasia ei merkitty mitenkään ja pientä vaihtuvuutta oli. Kullakin mittauskerralla fotosynteesimittauksen päätteeksi kyvetistä otettiin kohtisuoraan ylhäältä päin kuva, josta myöhemmin määritettiin ImageAnalyzer-ohjelman avulla kyvetin sisällä olleiden neulasten projektiopinta-ala. Mittauksen ajaksi neulasten oletuspinta-alaksi oli asetettu 1 cm², mikä olikin useimmiten hyvin lähellä todellista pinta-alaa.

Ympäristötekijät pyrittiin pitämään mahdollisimman vakiona eri mittauskertojen välillä. Kyvetiin menevän ilman hiilidioksidipitoisuutena pidettiin 380 µl l⁻¹. Ilman suhteellisena kosteuden tavoitearvona oli 60 %. Säteilyn intensiteettinä oli 1 000 µmol m⁻² s⁻¹. Lämpötilana pidettiin 25 °C. Virtaus oli 400 µmol min⁻¹. Kyvetin sisällä ilmaa kierrättävän tuulettimen nopeutena pidettiin valmistajan suosittelema keskimääräinen 5. Laitteen hiilidioksidianalysaattori kalibroitiin noin kahden päivän välein ja vesianalysaattorin kalibraatio tehtiin kerran viikossa. Virtausmittarin nollakohta asetettiin kerran päivässä. Laitteen kuivain- ja CO₂-adsorptioaineet vaihdettiin aina tarvittaessa.



Kuva 3. Neulaset pujotettiin neulaskyvettiin tiivisteeseen tehtyjen reikien läpi. Verso 3 mitattavana 22.9.2010.

Ennen ensimmäisten mittauspisteiden tallentamista laitteella tehtiin näyte- ja referenssilinjan erojen nollaus (AutoZP), jotta eri linjojen analysaattorit toimisivat keskenään samalla tavalla. Heti neulasten kyvettiin siirron jälkeen mittausasetukset laitettiin yllä kuvatun mukaisiksi. Tämän jälkeen odotettiin assimilaatio- ja transpiraatioarvojen tasoittumista ennen mittausarvojen tallennuksen aloittamista. Tähän kului yleensä puolesta puoleentoista tuntiin. Assimilaatio- ja transpiraatioarvoja tallennettiin 20 mittauksen sarjoina siten, että jokaista versoa ja mittauskertaa kohden tuli vähintään 60 mittausarvoa. Näistä 40 viimeistä käytettiin keskiarvojen ja -hajontojen laskennassa. Fotokemiallisen saannon arvoja tallennettiin yksittäin ja kaikkia tallennettuja arvoja käytettiin keskiarvojen ja -hajontojen laskennassa. Mittaukset tehtiin poutaisina päivinä klo 9–18. Aikaisia ja myöhäisiä mittauksia vältettiin, jottei vuorokaudenaika vaikuttaisi mittaustuloksiin.

2.3.3. Fotosynteesimittaukset

Hiilen assimilaatio kuvaa lehtien tehokkuutta sitoa hiilidioksidia fotosynteesissä. Kaasunvaihtomittauksissa assimilaatio lasketaan seuraavasti:

$$A = \frac{u_e * (c_e - c_o)}{LA} - E * c_o \quad (1)$$

missä A = assimilaationopeus ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), u_e = kyvetiin tulevan ilman virtaus ($\mu\text{mol s}^{-1}$), c_e = kyvetiin tulevan ilman CO_2 -pitoisuus (ppm), c_o = kyvetistä lähtevän ilman CO_2 -pitoisuus (ppm), LA = neulasala kyvetissä (cm^2) ja E = transpiraationopeus ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Transpiraatio eli haihdunta kertoo veden haihtumisesta lehdistä. Siihen vaikuttavat monet ympäristötekijät kuten ilman suhteellinen kosteus ja tuuli sekä kasvin fysiologinen tila kuten ilmarakojen aukiolo ja veden liikkuminen kasvissa juurista lehtiin. Transpiraatio lasketaan kaavalla

$$E = \frac{u_e * (w_o - w_e)}{LA * (1 - w_o)} \quad (2)$$

missä E = transpiraationopeus ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), u_e = kyvetiin tulevan ilman virtaus ($\mu\text{mol s}^{-1}$), w_o = kyvetistä lähtevän ilman H_2O -pitoisuus (ppm), w_e = kyvetiin tulevan ilman H_2O -pitoisuus (ppm) ja LA = neulasala kyvetissä (cm^2).

Vesihöyryn kyllästyspaineen vajeus (VPD) neulasen ja ilman välillä kuvaa eroa, kuinka paljon ilmassa on vesihöyryä ja kuinka paljon siinä korkeintaan voi vesihöyryä vallitsevassa lämpötilassa olla. VPD lasketaan seuraavasti:

$$VPD = \frac{(w_i - w_a)}{1 - \frac{(w_i + w_a)}{2}} \quad (3)$$

missä VPD = vesihöyryn kyllästyspaineen vajeus (Pa kPa^{-1}), w_i = ilman H_2O -pitoisuus lehden sisällä (ppm) ja w_a = ilman H_2O -pitoisuus kyvetissä (ppm).

Ilmarakokonduktanssi eli ilmarakojen johtavuus kertoo, kuinka nopea on virtaus ympäröivästä ilmasta ilmaraon kautta lehden sisälle. Siihen vaikuttaa ilmarakojen aukioloaste sekä monet ulkoiset tekijät kuten ilman lämpötila ja tuulisuus. Ilmarakokonduktanssi lasketaan transpiraation ja VPD:n suhteena:

$$G_{H_2O} = \frac{E}{VPD} \quad (4)$$

missä G_{H_2O} = ilmarakokonduktanssi ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E = transpiraationopeus ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja VPD = vesihöyryn kyllästyspaineen vajuus (Pa kPa^{-1}).

Vedenkäytön tehokkuus kertoo, paljonko kasvi menettää vettä sidottua hiiliyksikköä kohden. Yksi herbivorian seurauksista kasville voi olla vedenkäytön tehokkuuden muuttuminen. Esimerkiksi Pincebourde ym. (2006) ovat havainneet omenanpoimukalvajän (*Phyllonorycter blancardella*) toukan miinaaman omenapuun lehtisolukon vedenkäytön tehokkuuden olevan noin 200 % korkeampi kuin koskemattomien lehdensien. Vedenkäytön tehokkuus lasketaan assimilaation ja transpiraation suhteena:

$$WUE = \frac{\frac{A}{1000000} * 44,01}{\frac{E}{1000} * 18,015} \quad (5)$$

missä WUE = vedenkäytön tehokkuus $\text{g [CO}_2\text{] g [H}_2\text{O]}^{-1}$, A = assimilaationopeus ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja E = transpiraationopeus ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

2.3.4. Fluoresenssimittaukset

Kaasunvaihtomittausten yhteydessä fotosynteesimittauslaitteistolla mitattiin myös klorofyllin fluoresenssia. Se kertoo neulasten fotosynteettisestä kapasiteetista, sillä fluoresenssin suuruus riippuu mm. fotosynteesinopeudesta. Osa klorofyllin absorboimasta energiasta ei kulu yhteyttämisessä hiilidioksidin sitomiseen sokeriyhdisteiksi, vaan vapautuu lämpösäteilynä tai fluoresenssina (Porcar Castell 2008). Vaikka fluoresenssin osuus klorofyllin absorboimasta energiasta on vain parin prosentin luokkaa, se on

suhteellisen helppo mitata säteilyn tunnetun aallonpituuden ansiosta (Porcar Castell 2008). Koska fotosynteesin aktiivisuus muuttuu vuoden- ja vuorokaudenajan mukaan, myös fluoresenssi vaihtelee mittaajankohdan mukaan (Porcar Castell 2008). Fluoresenssi reagoi neulasten kärsimään stressiin, joten oli odotettavissa, että pystynävertäjät vaikuttaisivat neulasten fluoresenssiin.

Fotokemiallinen saanto (Φ_{PSII} , engl. *photochemical yield*) on yksi fluoresenssiparametri. Se kertoo klorofyllin valoreaktioiden tehokkuudesta eli kuinka tehokkaasti elektronien kuljetus klorofyllissä toimii. Fotokemiallinen saanto on yksikötön muuttuja, joka saa arvoja väliltä 0–0,84. Se lasketaan kaavalla

$$\Phi_{\text{PSII}} = \frac{Fm' - F}{Fm'} \quad (6)$$

missä F = fluoresenssi mittaushetkellä ja Fm' = valoadaptoituneen lehden fluoresenssi saturoivan valopulssin aikana.

Fotokemiallisen saannon mittausarvoja tallennettiin yksittäin fotosynteesimittauspisteiden lomassa noin kymmenen yhtä versoja ja mittauskertaa kohden. Näitä kaikkia käytettiin keskiarvojen ja -hajontojen laskennassa.

2.4. VOC-näytteet neulaskyvetistä

2.4.1 VOC-näytteiden kerääminen neulaskyvetistä

VOC-näytteiden keräys ja fotosynteesimittaukset tehtiin versoista samanaikaisesti. Ensimmäisellä fotosynteesimittauskerralla (12.–13.7.2010) VOC-näytteitä ei vielä otettu. Keräykset tapahtuivat päiväsaikaan aamuyhdeksän ja iltakuuden välillä. VOC-emissioiden tasoitumisaika neulasten kyvetiin asettamisesta VOC-näytteiden oton alkamiseen oli vähintään tunnin, jottei näytteisiin tulisi käsittelyn indusoimia emissioita.

Näytteet otettiin imemällä pumpuilla ilmaa Tenax-TA:lla ja Carbo-pack-B:llä täytettyjen adsorbenttiputkien läpi eli näytteenotto tapahtui dynaamisesta järjestelmästä. Pumppujen

virtaukset vaihtelivat mittauskertojen välillä, mutta olivat jokaisella näytteenottokerralla alle 50 ml min⁻¹. Virtaukset adsorbenttiputkien läpi tarkistettiin kerran mittauspäivää kohti. Adsorbenttiputkia säilytettiin kylmiössä ennen ja jälkeen näytteiden oton. Putkien läpi imetty ilma kulki ensin fotosynteesimittauslaitteiston läpi ja vasta sitten adsorbenttiputkiin. Laitteiston linjasto koostuu pinnoiltaan erilaisista materiaaleista eikä laitteistoa alun perin ole suunniteltu VOC-näytteenottoa silmällä pitäen. Laitteistoon tuleva ilma kulki otsoninpoisto-, aktiivihiihi- ja pölysuodattimien läpi. Ensimmäisellä näytteenottokerralla 15.–16.7.2010 otsoninpoistosuodatinta ei ollut käytettävissä.

2.4.2. VOC-näytteiden analysointi

Neulaskyvetistä kerätyt VOC-näytteet analysoitiin Ilmatieteen laitoksella kuukauden kuluessa niiden keräämisestä. Analyysin aluksi yhdisteet konsentroidiin termodesorptiolaitteella (PerkinElmer TurboMatrix 650). Tämän jälkeen näytteiden yhdisteet eroteltiin toisistaan kaasukromatografilla (PerkinElmer Clarus 600) ja niiden määrät selvitettiin massaspektrometrillä (PerkinElmer Clarus 600T). Analyysin havaintorajat esitetään taulukossa 2. Adsorbenttiputkien näytteitä ei analysoitu enantiomeereittain.

Taulukko 2. Adsorbenttiputkien analyysin havaintorajat.

Yhdiste	Havaintoraja, ng/näyteputki
monoterpeenit	
α-pineeni	0,1
kamfeeni	0,04
sabineeni	0,20
β-pineeni	0,12
3-kareeni	0,14
limoneeni	0,20
1,8-kineoli	0,28
terpinoleeni	0,10
linalooli	0,42

Näytteet kerättiin adsorbenttiputkiin yhtä aikaa sekä laitteen sisääntulevasta että ulosmenevästä ilmasta. Neulasista tulevien emissioiden suuruus aika- ja pinta-alayksikköä kohden laskettiin kaavalla

$$E = \frac{(K_2 - K_1)V}{A} \quad (7)$$

missä E = terpeniemissio neulasista ($\text{ng m}^{-2} \text{s}^{-1}$), K_2 = terpeenikonsentraatio kyvetistä lähtevässä ilmassa (ng m^{-3}), K_1 = terpeenikonsentraatio kyvetiin menevässä ilmassa (ng m^{-3}), V = virtaus kyvetin läpi ($\text{m}^3 \text{s}$) ja A = kokonaisneulasala kyvetissä (m^2).

Jotta tulokset olisivat vertailukelpoisia raamikyvetistä saatujen mittaustulosten kanssa, emissiot muutettiin vielä muotoon $\text{ng g}^{-1} \text{h}^{-1}$. Tässä hyödynnettiin raamikyvetissä olleista versoista laskettuja spesifisiä lehtialoja (g mm^{-2}).

2.5. VOC-näytteet raamikyvetistä

2.5.1. VOC-näytteiden kerääminen raamikyvetistä

Neulaskyvetillä saadaan tietoa vain neulasista haihtuvista orgaanisista yhdisteistä, mutta neulasten emissiot eivät edusta koko verson VOC-emissioita. Siksi VOC-näytteitä kerättiin myös raamikyvetistä (kuva 4), johon suljettiin noin 20 cm oksan kärkiosaa. Raamikyvetistä saaduista VOC-yhdisteistä osa on peräisin neulasista ja osa verson puuosasta. Lisäksi pystynävertäjäverson sisällä on pihkainen käytävä ja sen suulla pihkarengas. Näytteenottokerroilla tämä pihkarengas oli versoissa ehtinyt jo kovettua, joten suurin osa sen terpeeneistä lienee haihtunut heti renkaan muodostuttua.

Sylinterinmuotoinen raamikyveti koostui ruostumattomasta teräksestä valmistetusta kehikosta, teflonpintaisista päätykappaleista ja näiden päälle kiristetyistä läpinäkyvästä teflonkalvoputkesta. Oksa pujotettiin kyvetiin toisen päätykappaleen läpi ja reikä tiivistettiin muovailuvahalla. Päätykappaleessa oli myös liittimet sisään tulevalle ja ulos menevälle näyteilmalle. Raamikyvetiin tuleva ilma kulki otsoninpoisto- ja



Kuva 4. Raamikyvetillä mitattiin koko verson terpeniemissioita. Ennen mittauksen aloittamista verso pujotettiin varovasti raamin sisään ja raamin varaan kiristettiin ohut teflonkalvo. Kuvassa pystynävertäjäverso 3.

aktiivihiilisuodattimien läpi. Kyvetin sisällä oli mittauksen aikana lämpötila-anturi ja ulkopuolella PAR-anturi. Raamin päälle kiristettävä folio vaihdettiin siirrettäessä kyvetti puusta toiseen. Kyvetin tilavuus oli noin 8 litraa.

Näytteenoton raamikyvetistä ja näytteiden analysoinnin teki professori Nouredine Yassaa University of Sciences and Technology Houari Boumediene -yliopistosta Algeriasta. Näytteenotto tapahtui työntämällä DVB-PDMS-näytekuitu (divinyylibentseeni-polydimetyylisiloksaani) lasiastian ilmaan, jota imettiin raamikyvetistä. Terpeenit adsorboituivat ilmasta kuituun, joka näytteenoton jälkeen suljettiin ilmatiiviiseen koteloon analyysilaitteelle viemisen ajaksi.

Raamikyvetillä kerättiin VOC-näytteitä kummastakin koepuusta sekä pystynävertäjä- että kontrolliversosta. Teknisten ongelmien takia kunnollisia tuloksia saatiin kuitenkin vain puun 1 versoista. Raamikyvetiin suljettiin puusta 1 pystynävertäjäverso 3 sekä kontrolliverso, joka oli eri verso kuin kontrolli neulaskyvettimittauksissa. Tämän ei pitäisi vaikuttaa tuloksiin, sillä versot olivat kuitenkin samasta osasta latvusta ja samoissa säteily-ym. oloissa Pystynävertäjien aktiivisuudesta näytteenottoaikana kertoo, että versosta 3 tippui tuoretta purua raamikyvetin pohjalle koko sen ajan, minkä kyvetti oli verson

ympärillä. Versot saivat olla raamikyvetissä vuorokauden ennen näytteenoton aloittamista. Näytteitä otettiin mahdollisuuksien mukaan ympäri vuorokauden kahden tunnin välein 20 minuuttia kerrallaan. Puun 1 kontrolliversosta kerättiin näytteitä 22.–26.7.2010 ja pystynävertäjällisestä versosta 3 niitä otettiin 29.–30.7.2010. Näytteenoton alkaessa pystynävertäjä oli ehtinyt olla 16 päivää versolla 3.

2.5.2. VOC-näytteiden analysointi

Raamikyveteistä näytekuituihin kerätyt näytteet analysoitiin SPME-tekniikalla (solid-phase microextraction). Näytekuituihin adsorboituneet aineet analysoitiin kaasukromatografilla muutamien minuuttien kuluessa näytteenoton päättymisestä. Analyysissä saatiin eroteltua terpeenien eri enantiomeerit eli peilikuvaisomeerit. Nämä ovat terpeenimolekyylejä, jotka muodostuvat samasta määrästä hiili- ja vetyatomeja ja joilla on siten sama massa, mutta ne ovat rakenteiltaan toistensa peilikuvia. SPME-tekniikkaa käytettiin, koska haluttiin saada selville, vaikuttaako pystynävertäjä versosta haihtuvien orgaanisten yhdisteiden enantiomeerien runsaussuhteisiin. Neulaskyvetistä kerätyistä näytteistä enantiomeereja ei määritetty. Analyysin havaintorajat esitetään taulukossa 3.

Taulukko 3. Yhdisteiden havaintorajoja SPME-analyysissä (Yassaa ym. 2010).

Yhdiste	Pitoisuus, ppt
(1S)-(-)- α -pineeni	4
(1R)-(+)- α -pineeni	4
β -myrseeni	5
(1S.5S)-(-)-sabineeni	10
δ -3-kareeni	6
(1R)-(+)- β -pineeni	5
(1S)-(-)- β -pineeni	5
cis- β -okimeni	20
<i>p</i> -kymeeni	4
(-)-limoneeni	5
1.8-sineoli	8

2.6. Versojen käsittely mittausten jälkeen ja tilastolliset menetelmät

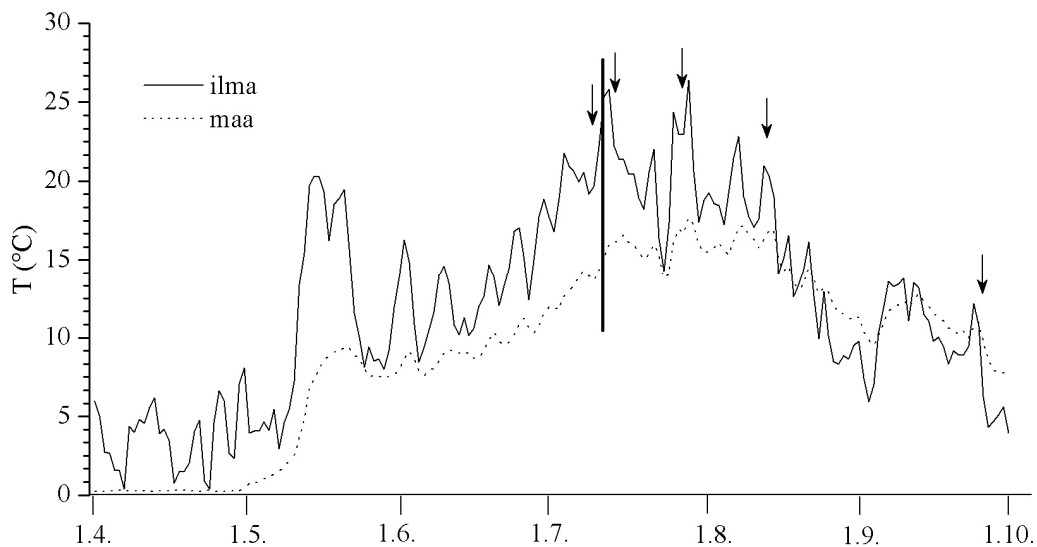
Viimeisen fotosynteesimittauskerran jälkeen pystynävertäjien vaurioittamat versot leikattiin puista talteen. Versoista määritettiin versojen neulasten ja puuosan tuore- ja kuivapainot. Lisäksi mitattiin versojen pituuksia ja paksuuksia sisäänmenoreikien kohdilta. Versoista laskettiin vauriokohtien määrä ja mitattiin pystynävertäjien tekemien käytävien pituudet. Lisäksi versot valokuvattiin. Tuotaessa versot sisälle huoneenlämpöön käsiteltäviksi pystynävertäjät lähtivät liikkeelle versoista eli ne olivat edelleenkin todistettavasti hengissä ja saattoivat syödä versoja aina niiden poisleikkaamiseen asti.

Versoja ja koepuita ei ole vertailtu keskenään tilastollisilla menetelmillä, koska aineisto on kooltaan pieni ja sen ei katsottu tuovan suurta lisäarvoa tuloksiin. Ongelmia vertailulle olisivat aiheuttaneet lisäksi vertailtavien versojen keskinäinen riippuvuus ja varaversojen ottaminen katkenneiden tilalle. Raamikyvetyin tulosten vertailua haittaa, ettei mittauksia pystytty tekemään yhtä aikaa sekä kontrolli- että pystynävertäjäversosta. Näin mittaustulokset on saatu erilaisissa ympäristöoloissa ja lisäksi versojen mittaussajat ovat eripituiset.

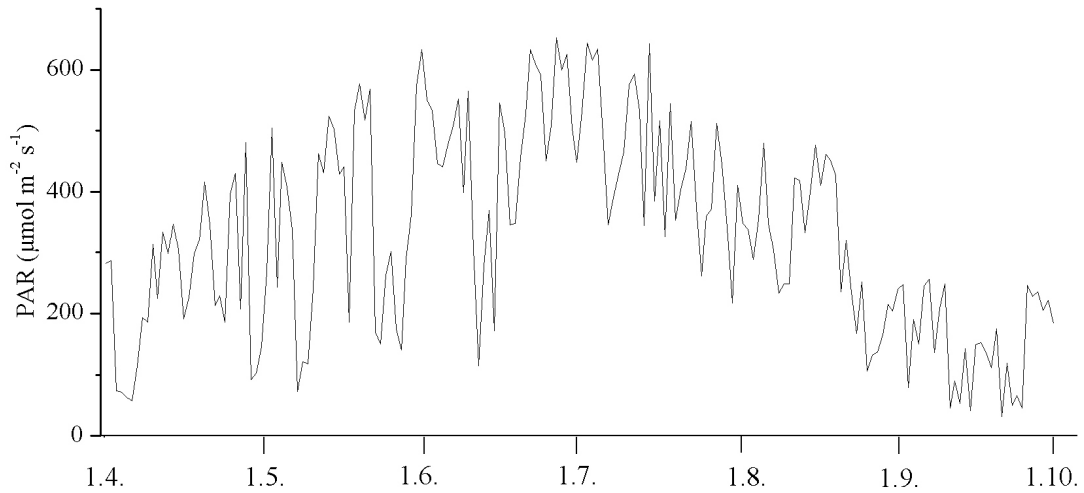
3. TULOKSET

3.1. Sään vaikutukset pystynävertäjiin ja mäntyihin

Pystynävertäjät lähtevät keväällä talvehtimispaikoistaan parveilemaan ensimmäisten kaarnakuoriaisten joukossa. Niiden parveilu alkaa, kun lämpötila ylittää 12 °C (Sauvard 2004). Toisin kuin monet muut kaarnakuoriaislajit, pystynävertäjät ovat valmiita lento-olentoon heti lämpötilan noustua lajityypillisen kynnsarvon yli ensimmäisen kerran (Sauvard 2004). SMEAR II -asemalla lämpötila nousi keväällä 2010 ensimmäisen kerran tuon rajan yli 26.4. Toukokuun puolivälissä oli hyvin lämmin ja aurinkoinen jakso (kuvat 5 ja 6), jonka aikana todennäköisesti suurin osa pystynävertäjistä parveili ja muni. Routa sulii maasta vapun tienoilla ja lämmin jakso nosti maan lämpötilaa nopeasti (kuva 5). Kesäkuussa oli viileämpää, mikä saattoi hidastaa pystynävertäjien toukkien kehitystä erityisesti varjoisimmilla paikoilla. Heinäkuu oli keskimääräistä lämpimämpi ja silloin muutamana päivänä jopa vuorokautinen lämpötilojen keskiarvo oli hellerajan yläpuolella. Elokuussa päivälämpötilat tippuivat nopeasti, mutta ensimmäiset hallat ja yöpakkaset tulivat kuitenkin vasta syyskuun lopulla. Pystynävertäjät lopettavat syömisen versoissa ja aloittavat talvehtimisen lämpötilan lähestyessä nollaa (Salonen 1973), mutta esimerkiksi maahan pudonneista versoista aktiivisia pystynävertäjiä löytyi vielä lokakuun alussakin, jolloin lämpötila oli jo useana yönä käynyt pakkasella.



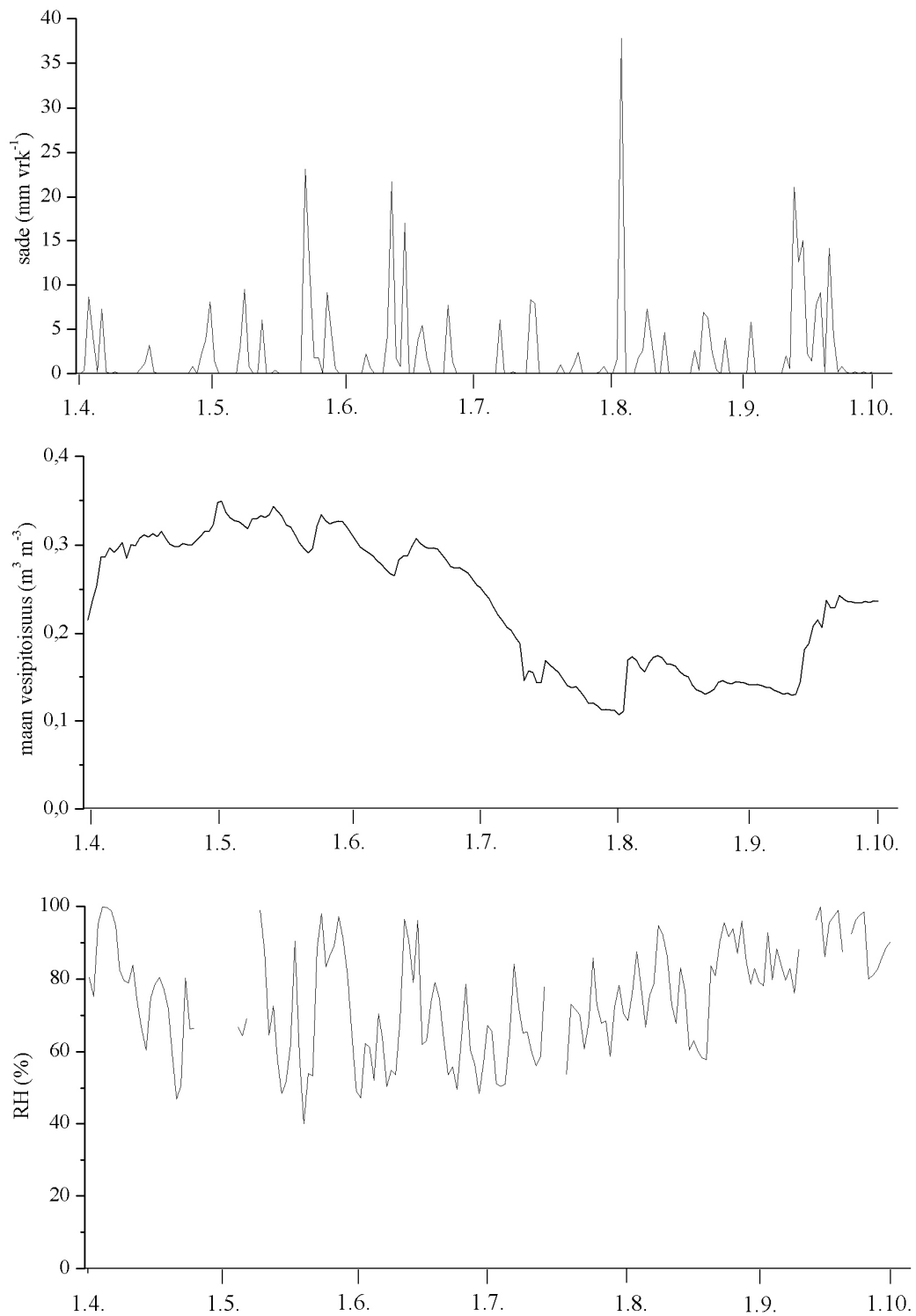
Kuva 5. Ilman ja maan A-horisontin (syvyys 0–10 cm) lämpötilojen (°C) vuorokautiset keskiarvot SMEAR II -asemalla huhti–syyskuussa 2010. Kuvaan on pystyviivalla merkitty pystynävertäjien siirto versoille ja nuolilla mittauskerrat.



Kuva 6. Fotosynteettisesti aktiivisen säteilyn (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) vuorokautiset keskiarvot SMEAR II -asemalla huhti–syyskuussa 2010.

Heinäkuun alkuun asti maassa oli runsaasti kosteutta (kuva 7), joten vedensaanti ei silloin mäntyjen kasvua tai yhteytystä haitannut. Heinäkuu oli vähäsateinen ja kuuma, joten kuun lopulla maan vesipitoisuus oli niin pieni, että se saattoi jo vaikuttaa puiden yhteyttämiseen. Tätä ei kuitenkaan havaittu fotosynteesimittauksissa (kuvat 8–11). Heinä–elokuun vaihteen runsas sade kuitenkin esti selvien kuivuusvaurioiden syntymisen, kun maan vesipitoisuus nousi yhdessä vuorokaudessa paljon. Syyskuussa sademäärät kasvoivat, ja tämä näkyi sekä maan vesipitoisuudessa että ilman suhteellisessa kosteudessa (kuva 7).

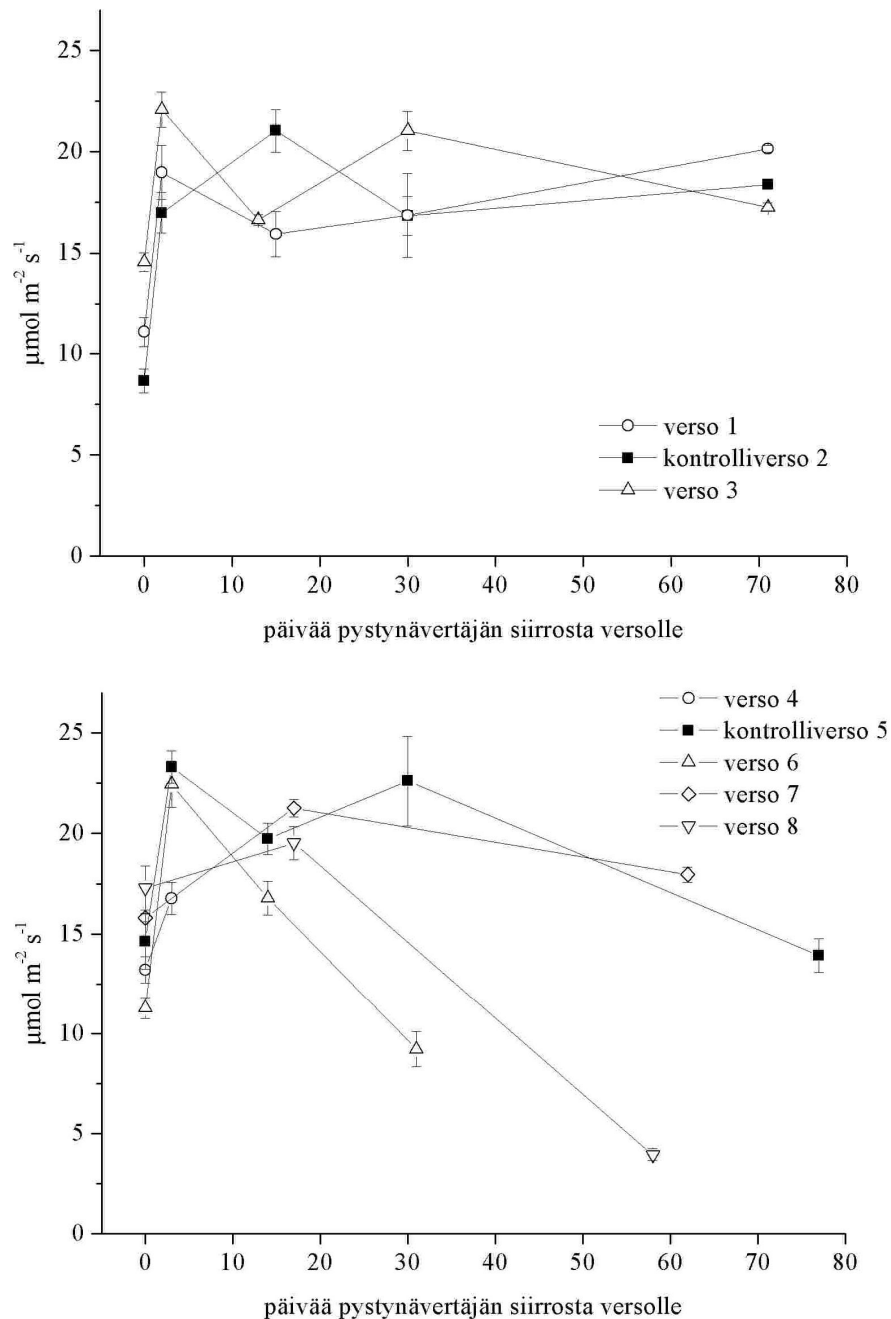
Pystynävertäjien kannalta vuosi 2010 oli normaali: säätekijät eivät suuresti suosineet tai haitanneet lajia. Kevään lämmin jakso saattoi nopeuttaa uuden sukupolven kehittymistä, mutta kesän helteet tuskin enää toivat lisähyötyä.



Kuva 7. Vuorokautiset sademäärät (mm vrk⁻¹, ylhäällä) sekä maan A-horisontin (syvyys 0–10 cm) vesipitoisuuden (m³ m⁻³, keskellä) ja ilman suhteellisen kosteuden (% , alhaalla) vuorokautiset keskiarvot SMEAR II -asemalla huhti–syyskuussa 2010.

3.2. Fotosynteesimittaukset

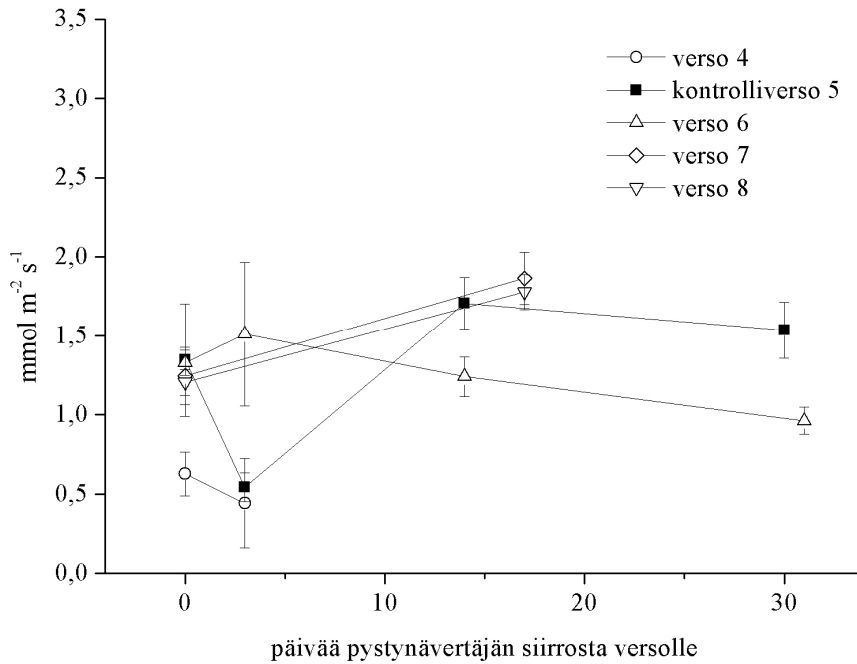
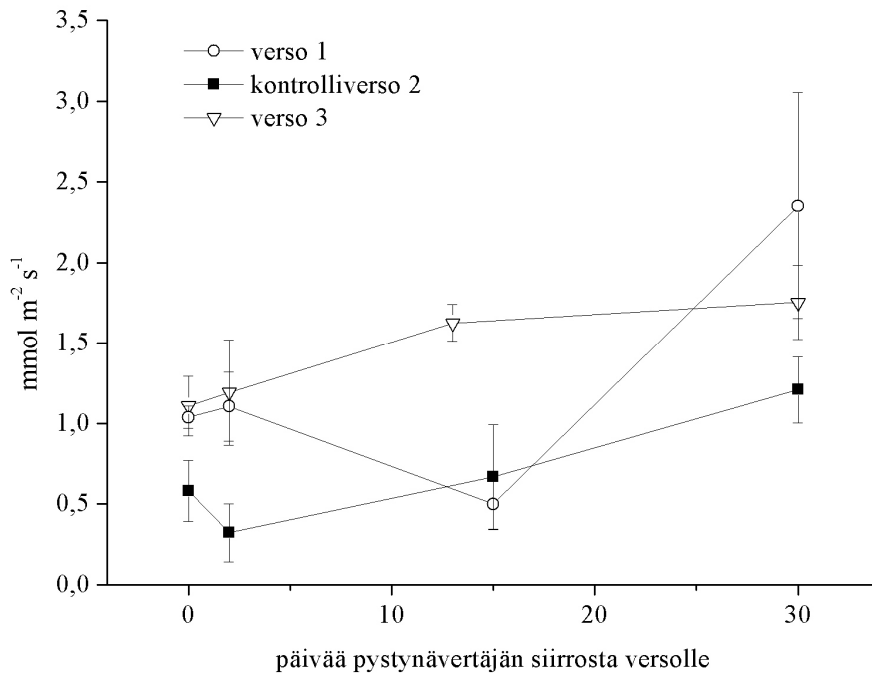
Puun 1 assimilaatio vaihteli välillä 15–22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lukuun ottamatta ensimmäistä mittauskertaa, jolloin se oli alhaisempi (kuva 8). Pystynävertäjä- ja kontrolliversojen assimilaation välillä ei vaikuta olevan suurta eroa. Puulla 2 mittaustulosten hajonta oli



Kuva 8. Puun 1 (ylhäällä) ja puun 2 (alhaalla) versojen assimilaatio ($\mu\text{mol m}^{-2}$ neulasalaa s^{-1}). Virhepalkit kuvaavat keskihajontaa keskiarvon ylä- ja alapuolella.

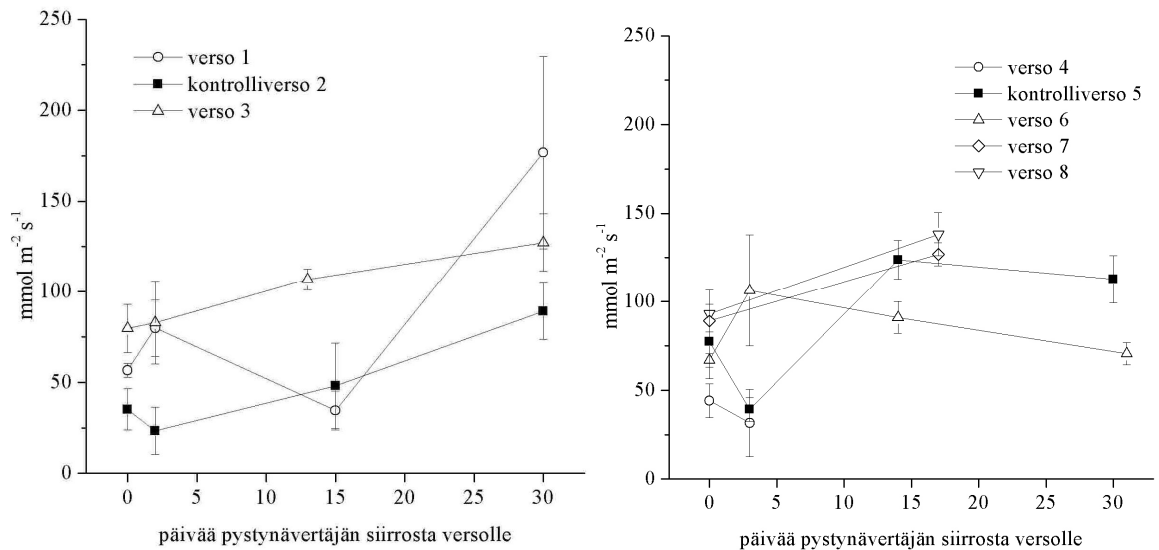
suurempaa versojen välillä kuin puulla 1. Ensimmäisissä mittauksissa kaikkien versojen assimilaatio oli melko lähellä toisiaan, mutta myöhemmin erot kasvoivat. Kontrolliverson 5 assimilaatio pysyi koko ajan melko korkeana. Puun 2 verso 6 kärsi pystynävertäjästä pahoin, ja tämä näkyy selvästi verson neulasten assimilaatiossa. Pari viikkoa pystynävertäjien siirrosta versolle assimilaatio oli vielä kohtalaista, mutta pari viikkoa tätä myöhemmin verso oli selvästi kärsinyt ja kuolemaisillaan. Sama fotosynteesitehokkuuden lasku näkyy myös verson fotokemiallisessa saannossa (kuva 12). Puun 2 versojen assimilaatiot olivat viimeisellä mittauskerralla 58–77 päivää pystynävertäjien versolle siirrosta alhaisia, mikä saattaa olla seurausta erilaisista mittausoloista kuin muilla mittauskerroilla sekä vuodenajasta. Kaiken kaikkiaan mitatut assimilaatioarvot olivat korkeita, mutta mikään ei viittaa niiden johtuvan mittausvirheistä, sillä arvot pysyivät pääosin korkealla mittauskerrasta, puusta ja versosta riippumatta. Mittausten keskihajonnat pysyivät useimmiten pieninä ja keskimäärin ne olivat assimilaatiomittauksissa $0,82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Puulla 1 kaikkien versojen transpiraatio kasvoi hieman kesän edetessä (kuva 9), mutta pystynävertäjäversoilla 1 ja 3 kasvu oli kontrolliversoa suurempaa. Havaintojen keskihajonnat vaihtelivat eri mittauskerroilla välillä $0,07\text{--}0,70 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ja olivat keskimäärin $0,23 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Puulla 2 transpiraatio pysyi melko samalla tasolla kaikilla mittauskerroilla eikä versojen välillä ollut huomattavia eroja. Puun 2 havaintojen keskihajonta oli keskimäärin $0,19 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Transpiraatio oli kaikilla mittauskerroilla tasoltaan melko alhaista eikä siinä ollut suurta vaihtelua puiden, versojen tai mittauskertojen välillä. Viimeisen mittauskerran havaintoja ei kuvassa esitetä, sillä muita mittauskertoja paljon alempi ilmankosteus kasvatti silloin neulasten transpiraatiota selvästi. Näiden mittaustulosten vertaaminen aiempien mittauskertojen tuloksiin ei ole mielekästä.

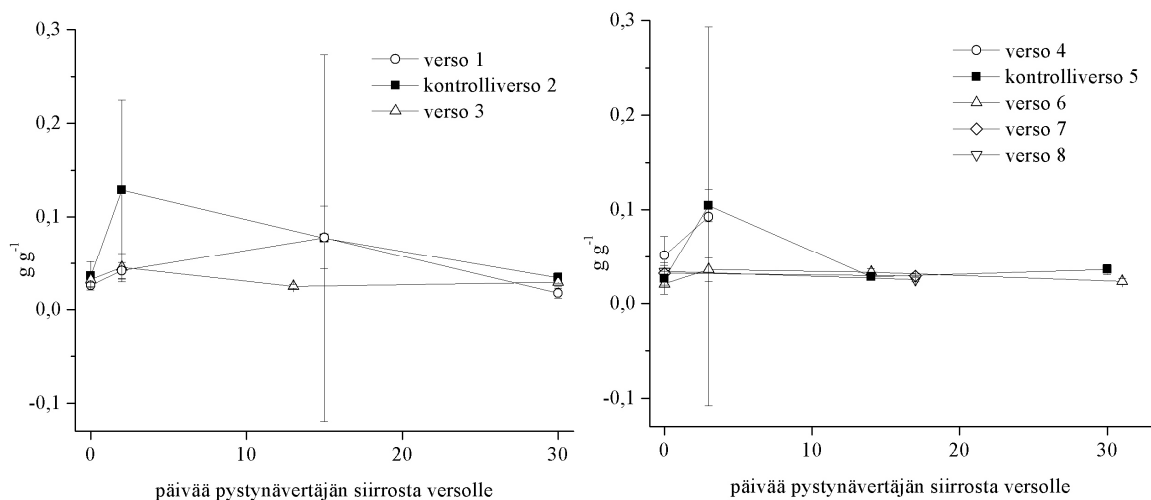


Kuva 9. Puun 1 (ylhäällä) ja puun 2 (alhaalla) versojen transpiraatio (mmol m^{-2} neulasalaa s^{-1}).

Puun 1 ilmarakokonduktanssi kasvoi syksyä kohti eikä tässä ollut versojen välillä suuria eroja (kuva 10). Kontrolliverson ilmarakokonduktanssi oli jo ensimmäisellä mittauskerralla matalin ja matalimpana se pysyi yhtä mittauskertaa lukuun ottamatta. Puulla 2 ilmarakokonduktanssissa ei ollut missään vaiheessa huomattavia eroja kontrolli- ja pystynävertäjäversojen välillä. Kummallakin puulla ilmarakokonduktanssi oli samaa suuruusluokkaa.



Kuva 10. Puun 1 (vasemmalla) ja puun 2 (oikealla) versojen ilmarakokonduktanssi ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

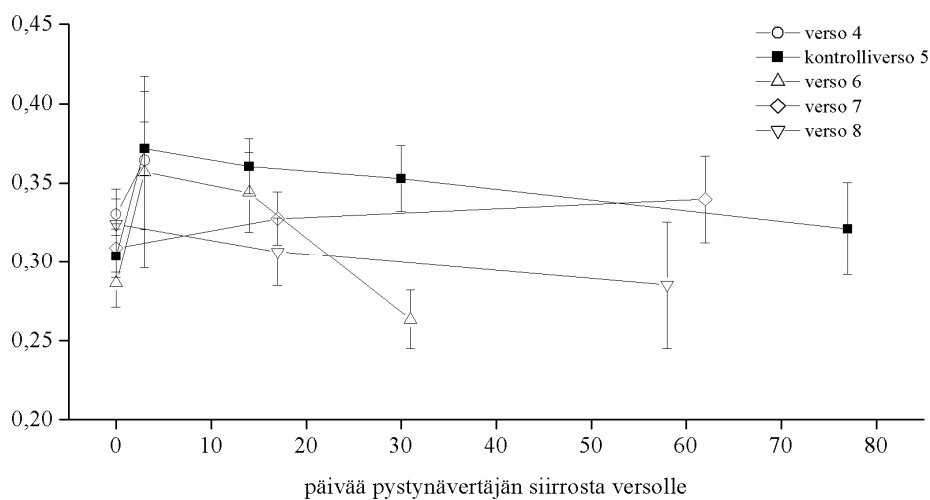
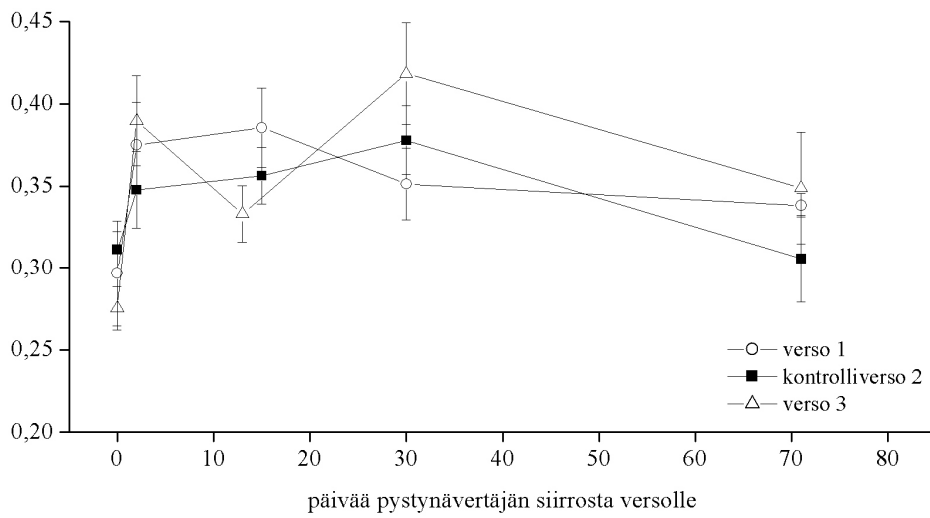


Kuva 11. Puun 1 (vasemmalla) ja puun 2 (oikealla) versojen vedenkäytön tehokkuus ($\text{g [CO}_2\text{] g [H}_2\text{O]}^{-1}$).

Puun 1 kaikkien versojen vedenkäytön tehokkuus oli hyvin tarkkaan sama ensimmäisellä mittauskerralla ennen pystynävertäjien siirtoa versoille (kuva 11). Toisella mittauskerralla kahden päivän kuluttua kontrolliverson vedenkäytön tehokkuus oli keskimäärin suurempaa kuin pystynävertäjäversoilla, mutta ero versojen välillä oli hävinnyt seuraavaan mittauskertaan mennessä. Kontrolliverson mittausten hajonta oli suurta kaksi päivää ja kaksi viikkoa pystynävertäjien siirrosta versoille, sillä transpiraatio vaihteli näillä kerroilla paljon ja oli välillä hyvin pientä (pienimmillään $0,02 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Tämä heijastuu

suoraan vedenkäytön tehokkuuteen, sillä se lasketaan assimilaation ja transpiraation suhteena. Myös puun 2 kontrolliverson vedenkäytön tehokkuus oli pystynävertäjäversoja korkeampaa kaksi päivää pystynävertäjien siirron jälkeen. Tällä mittauskerralla version 4 mittausten hajonta oli suurta. Muulloin eroja versojen välillä ei ollut.

Pystynävertäjien vaurioittamien versojen ja kontrolliversojen fotokemiallisessa saannossa ei ollut suuria eroja (kuva 12). Vain pahasti vaurioituneen version 6 fotokemiallinen saanto aleni huomattavasti mittausjakson aikana. Kummankin puun versojen fotokemiallinen saanto oli samaa suuruusluokkaa. Versojen fotokemiallisten saantojen hajonnat olivat melko pieniä ja vaihtelivat kaikilla mittauskerroilla välillä 0,01–0,06.

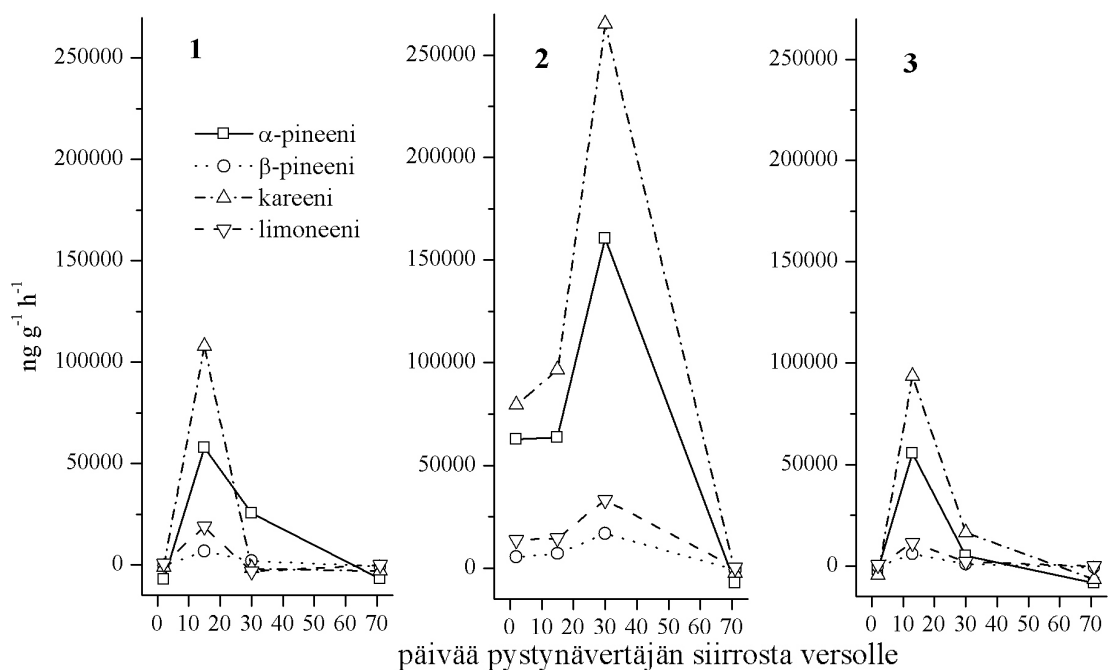


Kuva 12. Puun 1 (ylhäällä) ja puun 2 (alhaalla) versojen fotokemiallinen saanto Φ_{PSII} .

3.3. VOC-yhdisteet neulaskyvetistä

Neulaskyvetistä adsorbenttiputkiin kerätyistä näytteistä analysoitiin kaikkiaan 23 eri yhdistettä. Kuitenkin näistä useimpia oli näytteissä vain hyvin pieniä määriä, jotka usein jäivät analyysin havaintorajojen (taulukko 2) alle. Kokeilussa monoterpeenien on havaittu liikkuvan hyvin suodattimien, mittauslaitteiston ja kyvetin läpi eikä niitä jää linjastoon merkittävästi kiinni. Sen sijaan seskviterpeenien näytteenottoon laitteisto ei sovellu, sillä ne jäävät linjastoon kiinni ja kulkeutuvat heikosti adsorbenttiputkiin asti (Hermann Aaltonen ym., julkaisematon aineisto). Tarkempaan tarkasteluun otettiin vain näytteissä runsaimmin havaitut monoterpeenit α -pineeni, β -pineeni, 3-kareeni sekä limoneeni.

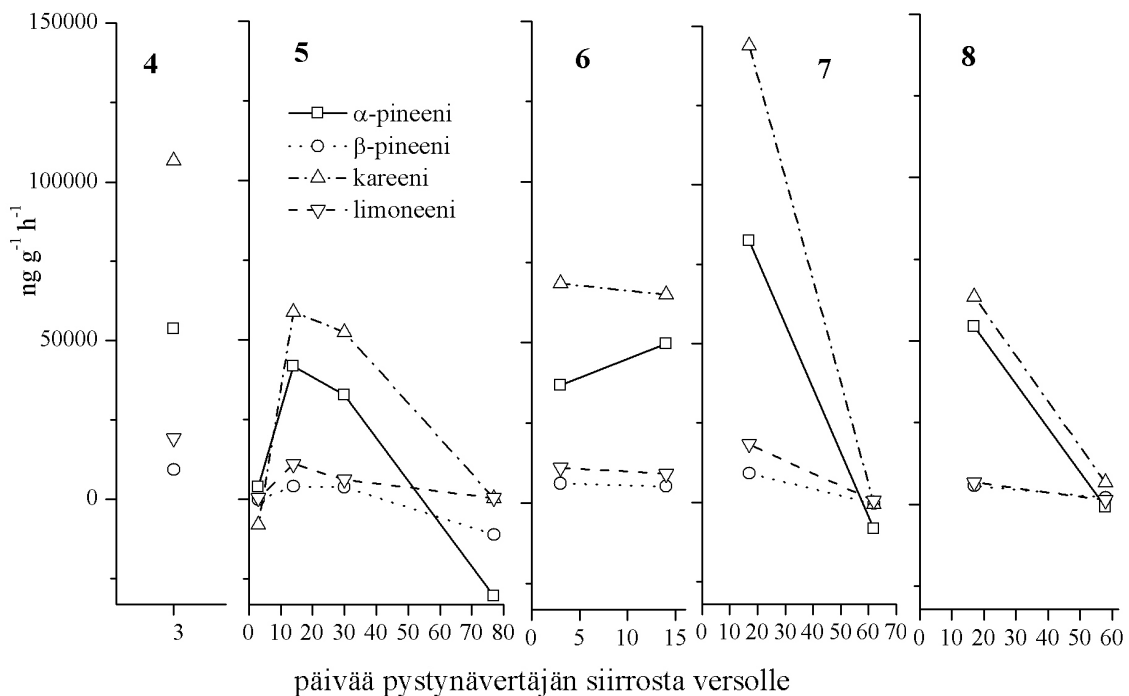
Puun 1 pystynävertäjäversoissa 1 ja 3 emissiot olivat suurimmillaan 15 päivää pystynävertäjien versoille siirron jälkeen (kuva 13). Tällöin erityisesti α -pineeni- ja kareeniemissiot olivat suuret. Tämän jälkeen emissiot laskivat suunnilleen samalle tasolle, missä ne olivat kaksi päivää pystynävertäjien siirrosta versoille. Myös kontrolliverson 2 emissiot olivat yhdellä mittauskerralla muita selvästi korkeammalla, mutta ajankohta ei ollut sama kuin pystynävertäjäversoilla. Syytä kontrolliverson korkeisiin arvoihin ei ole



Kuva 13. Puun 1 versojen 1–3 emissiot (ng g^{-1} neulasten kuiva-ainetta h^{-1}) neulasista pystynävertäjien versoille siirtämisen jälkeen.

tiedossa. Pystynävertäjäversojen kokonaisemissiot olivat suurimmillaankin vain melko samalla tasolla kuin kontrolliverson emissiot koko mittausaikana. Vaikuttaa siltä, että puulla 1 pystynävertäjä vähentää monoterpeniemissioita, sillä pystynävertäjäversojen emissiot olivat kontrolliversojen emissioita pienemmät kahdella mittauskerralla ja kahdella mittauskerralla ne olivat kaikilla versoilla suunnilleen samat.

Puun 2 kontrolliverson emissiot olivat hyvin matalat ensimmäisellä mittauskerralla, kasvoivat toiseen mittauskertaan ja kääntyivät sitten laskuun (kuva 14). Viimeisellä mittauskerralla mittausarvot olivat useimpien yhdisteiden osalta negatiivisia. Samalla mittauskerralla syyskuun lopulla myös pystynävertäjäversojen 7 ja 8 emissiot olivat hyvin matalia. Versosta 4 mittauksia ehdittiin tehdä vain kerran ennen verson katkeamista. Tällöin pystynävertäjien oltua kolme päivää versolla emissiot versosta 4 olivat suuremmat kuin kontrolliversosta 5. Versosta 6 mittauksia tehtiin kolme ja neljätoista päivää pystynävertäjän versolle siirtämisen jälkeen. Näillä kerroilla emissioissa ei ollut suuria eroja, ja ne olivat melko samalla tasolla kuin versosta 4. Versojen 7 ja 8 emissiot 17 päivää pystynävertäjien siirron jälkeen poikkeavat suuruudeltaan toisistaan, mutta yhdisteiden

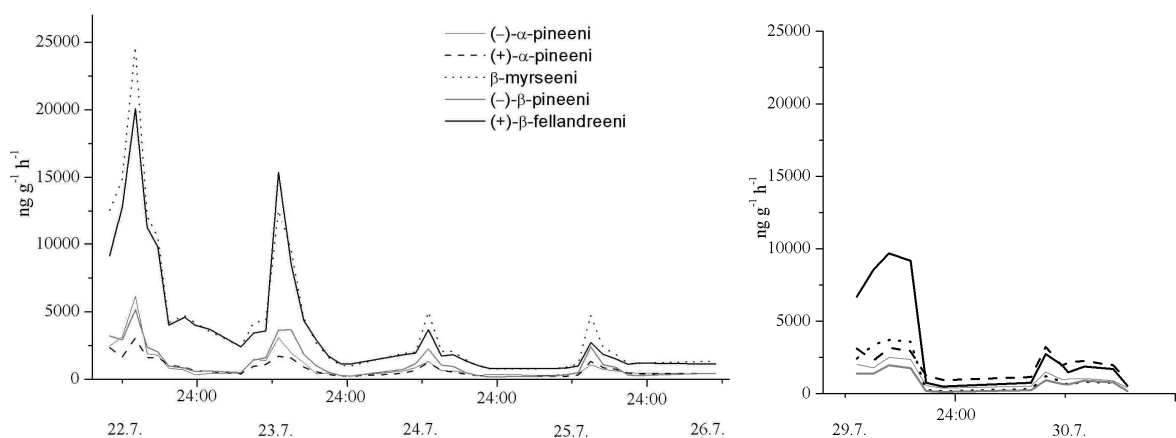


Kuva 14. Puun 2 versojen 4–8 emissiot (ng g^{-1} neulasten kuiva-ainetta h^{-1}) pystynävertäjien versoille siirtämisen jälkeen.

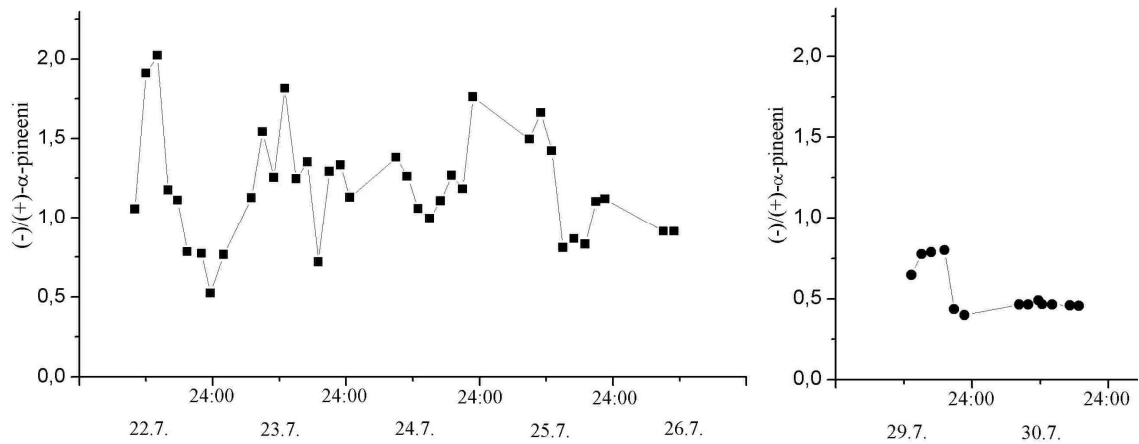
runsausjärjestys on sama. Puulla 2 pystynävertäjä vaikuttaa lisäävän monoterpeniemissioita: jokaisella mittauskerralla kontrolliverson monoterpeniemissiot olivat pienemmät kuin pystynävertäjäversojen emissiot.

3.4. VOC-yhdisteet raamikyvetistä

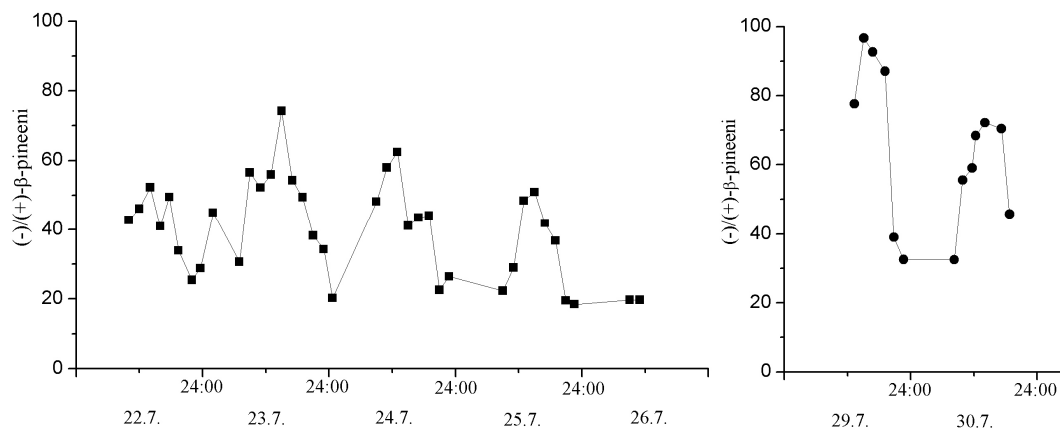
Raamikyvetistä kerätyistä näytteistä havaittiin analyysissä yhteensä 13 eri yhdisteiden enantiomeeriä. Näistä viisi runsainta olivat β -myrseeni, (+)- β -fellandreeni, (-)- β -pineeni, (-)- α -pineeni sekä (+)- α -pineeni (kuva 15). Kareenia ei raamikyvetin näytteistä havaittu lainkaan, vaikka sitä neulaskyvetistä kerätyissä näytteissä oli runsaasti. Kontrolliversosta näytteitä kerättiin viitenä päivänä ja pystynävertäjäversosta vain kahtena. Kontrolliverson emissiot olivat korkeat kahtena ensimmäisenä päivänä verrattuna viimeisiin päiviin. Myös pystynävertäjäverson emissiot olivat korkeammat ensimmäisenä kuin toisena mittauspäivänä. Emissioissa oli havaittavissa selvä vuorokaudenaikainen vaihtelu: suurimmillaan emissiot olivat iltapäivällä ja yöksi ne laskivat jyrkästi. Kokonaisemissioiden määrässä ei pystynävertäjä- ja kontrolliverson välillä ollut juurikaan eroa: kontrolliverson emissiot olivat keskimäärin $13\,289\text{ ng g}^{-1}(\text{neulasten kuiva-ainetta})\text{ h}^{-1}$ ja pystynävertäjäverson $11\,816\text{ ng g}^{-1}\text{ h}^{-1}$.



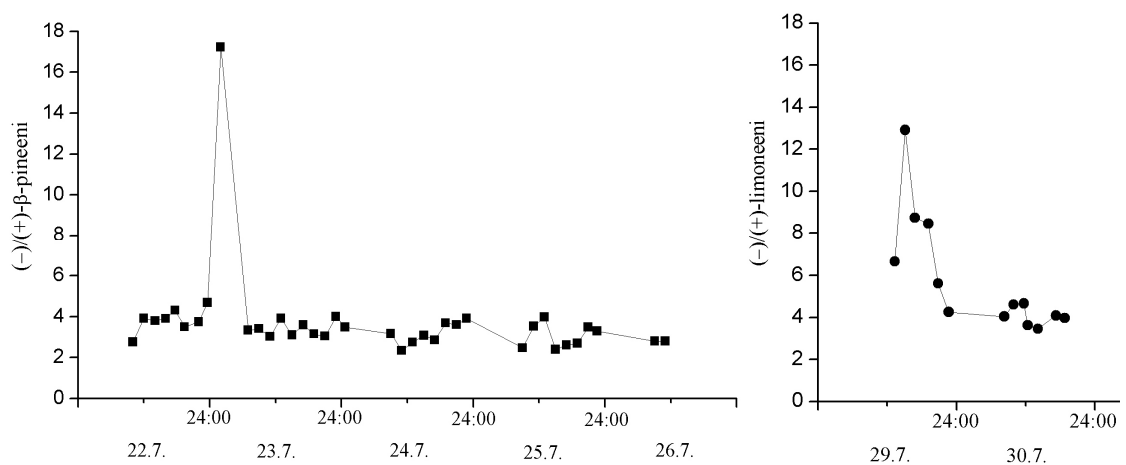
Kuva 15. Viiden runsaimman terpeenin emissiot (ng g^{-1} neulasten kuiva-ainetta h^{-1}) puun 1 kontrolliversosta (vasemmalla) sekä pystynävertäjäversosta 3 (oikealla). Pystynävertäjä oli emissiomittausten alkaessa ehtinyt olla versolla 16 päivää.



Kuva 16. (-)-α-pineenin ja (+)-α-pineenin emissioiden suhde puun 1 kontrolliversosta (vasemmalla) sekä pystynävertäjäversosta 3 (oikealla).



Kuva 17. (-)-β-pineenin ja (+)-β-pineenin emissioiden suhde puun 1 kontrolliversosta (vasemmalla) sekä pystynävertäjäversosta 3 (oikealla).



Kuva 18. (-)-limoneenin ja (+)-limoneenin emissioiden suhde puun 1 kontrolliversosta (vasemmalla) sekä pystynävertäjäversosta 3 (oikealla).

Vaikka emissioiden kokonaismäärä ei muuttunut pystynävertäjien syönnin seurauksena, pystynävertäjä vaikutti versosta haihtuvien yhdisteiden enantiomeerisuhteisiin. Pystynävertäjän vaurioittamasta versosta haihtui enemmän (+)- α -pineeniä suhteessa (-)- α -pineeniin verrattuna kontrolliversoon (kuva 16). Keskimäärin (-)/(+)- α -pineenisuhde oli kontrolliversolla 1,19 ja pystynävertäjäversolla 0,55. Kontrolliversolla (-)/(+)- α -pineenisuhde oli pienimmillään alkuillasta. Pystynävertäjäversosta mittauksia tehtiin paljon vähemmän kuin kontrolliversosta ja pystynävertäjäversolla suhteen vaihtelu oli pienempää. Myös (-)- β - ja (+)- β -pineenin suhde oli erilainen pystynävertäjä- ja kontrolliversolla (kuva 17). Keskimäärin (-)/(+)- β -pineenisuhde oli kontrolliversolla 40,1 ja pystynävertäjäversolla 63,8. β -pineeninkin enantiomeerisuhteet vaihtelivat vuorokaudenajan mukaan, ja yöllä (+)-enantiomeerin osuus oli suurimmillaan. (-)/(+)-limoneenisuhde oli kontrolliversolla keskimäärin 3,71 ja pystynävertäjäversolla 5,78 (kuva 18). Limoneenin emissioissa ei ole havaittavissa selvää vuorokautista vaihtelua.

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Neulasten fotosynteesi

Pystynävertäjä voi vaikuttaa neulasten yhteytykseen kuivattamalla versoja ja siten estämällä veden ja ravinteiden liikkumisen neulasiin. Tällöin se vaikuttaa suoraan yhteytystuotteiden lähteeseen. Yhteytystuotteiden nieluun pystynävertäjä saattaa vaikuttaa toisaalta kuluttamalla niitä itse ravinnokseen ja toisaalta epäsuorasti estämällä niiden kuljetuksen nilassa. Mänty vaikuttaa kuitenkin pystyvän hyvin tasapainottamaan lähteen ja nielun suuruuden pystynävertäjän vioituksen aikanakin, sillä pystynävertäjien vaikutukset versojen assimilaatioon ja transpiraatioon jäivät vähäisiksi. Näin siitä huolimatta, että jokaisessa versossa oli pystynävertäjien käytäviä 1–4 kpl. Verso ilmeisesti pystyy yhteyttämään melko normaaliin tapaan, vaikka verson ydin olisi syöty ja verson kyljessä olisi reikä. Merkittäviä ongelmia neulasten vedensaannille ja yhteytystuotteiden poiskuljetukselle neulasista syntyy näiden tulosten perusteella vasta, kun verso on taittumassa tai katkeamassa kokonaan. Näin tapahtui selvimmin verson 6 kohdalla. Kontrolliversojen vedenkäytön tehokkuus oli muutaman kerran paljon pystynävertäjäversoja korkeampaa, mutta suuren hajonnan takia vahvoja johtopäätöksiä ei asiasta voi tehdä. Ilmarakokonduktanssin osaltakaan selvää eroa pystynävertäjä- ja kontrolliversojen välille ei löytynyt.

Puun 2 kontrolliverson fotokemiallinen saanto oli useimmiten korkeampi kuin pystynävertäjäversoilla, mutta erot olivat pienet. Puulla 1 fotokemiallisessa saannossa ei ollut eroja versojen välillä. Fotokemiallisen saannon kasvu kontrollimittauskerrasta kahdesta kolmeen päivää myöhäisempään mittaukseen verrattuna voi selittyä neulasten keskenkasvuisuudella. Puun 2 verson 6 tulokset kuvaavat pahasti vaurioituneen verson fotokemiallista saantoa: aluksi saanto on samalla tasolla kuin muissakin versoissa, mutta kyseisen verson viimeisellä mittauskerralla saanto oli selvästi alentunut eli neulasten yhteytystehokkuus oli laskenut. Tämä näkyi paljain silminkin, sillä verso oli selvästi nuutunut ja kuolemassa. Seuraavaan mittauskertaan mennessä tämä verso oli jo katkennut.

4.2. VOC-yhdisteet neulasista ja koko versosta

Pystynävertäjän vaikutus männynverson VOC-emissioihin näyttää näiden tulosten valossa keskittyvän pääasiassa verson puuosaan. Tähän suurin syy lienee, että pystynävertäjä vaikuttaa eniten verson puuosaan eikä juuri lainkaan suoraan neulasiin. Näiden mittausten perusteella pystynävertäjän suurin vaikutus puiden kasvuun näyttää olevan ontoiksi syötyjen versojen putoaminen ja siitä seuraava biomassahävikki. Pystynävertäjän suorat vaikutukset puiden fotosynteesiin ja VOC-yhdisteiden tuotannon suuruuteen näyttävät jäävän melko pieniksi. Kuitenkin pystynävertäjä vaikuttaa merkittävästi puusta haihtuvien orgaanisten yhdisteiden laatuun, sillä enantiomeerisuhteiden havaittiin muuttuvan pystynävertäjän syönnin seurauksena. Pystynävertäjä lisäsi (+)-enantiomeerin osuutta verson α - ja β -pineeni- sekä limoneeniemissioista. Vaikka pystynävertäjä ei siis juurikaan vaikuttaisi versosta haihtuvien yhdisteiden kokonaismäärään, se voi muuttaa niiden keskinäisiä runsaussuhteita ja erityisesti enantiomeerien runsaussuhteita.

Raamikyvetin osalta tulokset esitetään kyvetissä olleiden neulasten kuivamassaa kohden. Tulokset olisi voitu esittää myös neulasten kokonaispinta-alaa kohden. Silti oletuksena olisi, että emissiot ovat peräisin vain neulasista eivätkä lainkaan verson puuosasta, joka myös oli kyvetin sisällä. Tässä tutkimuksessa ei selvitetty, kuinka suuri osa verson emissioista tulee neulasista ja kuinka suuri osa puuosasta. Tämä olisi kuitenkin jatkossa oleellinen asia selvittää erityisesti, jos neulasista ja verson puuosasta haihtuu eri yhdisteitä ja huomattavan erilaisia määriä. Nyt saaduissa tuloksissa kannattaakin kiinnittää huomiota enemmän yhdisteiden keskinäisiin runsaussuhteisiin kuin emissioiden runsauteen.

Myrseeniä ja fellandreenia ei neulaskyvetistä kerätyistä näytteistä havaittu lainkaan. Kuitenkin näitä yhdisteitä oli puun 1 kontrolliverson emissioista raamikyvettimittauksessa lähes kaksi kolmannesta (65 %). Syy myrseenin puuttumiseen neulaskyvetin näytteistä voi olla, että niiden analyysissä käytetyn kolonnin takia kromatogrammiin tulee myrseenipiikki päällekkäin β -pineeniäkin kanssa. Analyysissä ei siis pystytty erottamaan myrseeniä ja β -pineeniä. β -pineeniksi tulkitut yhdisteet eivät kuitenkaan yleensä olleet runsaimpia monoterpeeneitä neulaskyvetistä mitatuissa emissioissa. Tämä ei selitä fellandreenin runsautta raamikyvetin näytteissä ja sen puuttumista neulaskyvetin näytteistä. Toinen mahdollisuus on, että SPME-kuituun kerätyt yhdisteet ovat reagoineet keskenään ja muuttuneet ennen analyysia (Hannele Hakola, suullinen tiedonanto). Tämä voi tapahtua

kuidussa tai ennen yhdisteiden tarttumista siihen. Kolmas mahdollisuus on, että neulasista ei myrseeniä ja fellandreenia haihtunut lainkaan, vaan kaikki raamikyvetillä mitatut emissiot olivat peräisin verson puuosasta.

Neulaskyvetissä oli nyt vain neulasten kärkiosia. Tulokset saattaisivat olla erilaisia, jos kyvetissä olisi ollut kokonaisia neulasia, sillä Litvak ja Monson (1998) mittasivat ponderosamännyn (*Pinus ponderosa*) neulasten tyviosista suurempia monoterpeenipitoisuuksia kuin kärkiosista. Samansuuntaisen gradientin neulasten monoterpeenipitoisuuksissa ovat havainneet Loreto ym. (2000) pinjamännällä (*Pinus pinea*). Neulasten monoterpeenipitoisuus on kuitenkin eri asia kuin monoterpeeniemissiot neulasista.

Neulaskyvetissä mittausolot pysyivät lähes samoina eri mittauskerroilla, joten mittausolojen ei pitäisi aiheuttaa vaihtelua emissioihin. Puu on kuitenkin kokonaisuus, ja mitattuihin emissioihin vaikuttavat paitsi neulasten olot kyvetissä, myös koko puun tila. Neulaskyvetistä mitatut terpeeniemissiot olivat alhaisimmat viimeisellä mittauskerralla syyskuussa. Tämä johtunee vuodenajasta, sillä männyn emissioiden on havaittu olevan syyskuussa paljon pienempiä kuin kesällä (esim. Hakola ym. 2006; Juho Aalto ym., julkaisematon aineisto). Negatiiviset emissiot ovat seurausta siitä, että kyvetiin tulevassa ilmassa oli enemmän terpeenejä kuin sieltä lähtevässä. Tähän on voinut vaikuttaa yhdisteiden kiinnittyminen näytelinjaston pintaan.

4.3. Kemotyyppien erot

Fotosynteesimittauksissa ei havaittu eroja kemotyyppien välillä. Sen sijaan terpeeniemissioiden ja pystynävertäjien tekemien vaurioiden yhteyden havaittiin olevan erilainen eri kemotyypeillä. Neulaskyvetistä kerättyjen VOC-yhdisteiden analysointi viittaa siihen, että puulla 1 pystynävertäjä vähentää monoterpeeniemissioita ja puulla 2 vaikutus on päinvastainen. Raamikyvettimittauksissa puun 1 pystynävertäjäversosta haihtui keskimäärin 12 % vähemmän monoterpeenejä kuin kontrolliversosta. Emissioita analysoitiin enantiomeereittäin nyt vain puusta 1, joten jollakin toisella kemotyypillä pystynävertäjän vaikutukset enantiomeereihin saattaisivat olla erilaisia. Siksi onkin valitettavaa, ettei puusta 2 saatu kunnollisia tuloksia emissioista enantiomeereittäin.

Raamikyvettimittausten perusteella puu 1 on kemotyyppiltään myrseenin ja fellandreenin emittoija, sillä nämä yhdisteet muodostavat yli puolet emissioista.

4.4. Virhelähteet

Tuuli häirtasi välillä huomattavasti kaasunvaihtomittauksia. Tuuli vaikutti mittauksiin kahdella tavalla: Jos kyvetin tiivisteiden ja neulasten väliin oli jäänyt pienikin rako, tuulenpuuskat aiheuttivat paine-eroja ja epävakauttivat assimilaation mittausrvoja. Tätä voitiin estää tarvittaessa entistä tiiviimmällä kyvetin sulkemisella ja tuulensuojien asettamisella kyvetin ympärille. Tuuli myös heilutti puuta ja koko mittaustornia, mikä saattoi saada mitattavat neulaset irtoamaan versosta tai kyvetistä. Irtoamista esti oksan ja koko puun hyvä sitominen kiinni mittaustorniin, jolloin oksa ja kyveti eivät päässeet paljon liikkumaan toistensa suhteen. Jos neulasia irtosi versosta mittauksen aikana, mittaus aloitettiin alusta uusilla neulasilla. Tuuli ei ollut ainoa mittausta rajoittava säättekijä, vaan mittaus vaati myös poutasäätä laitteiden herkkyden takia.

Heinäkuussa ja elokuussa suurimpana osana mittauspäivistä oli hellettä. Tämä saattoi aiheuttaa virhettä mittaustuloksiin: Fotosynteesimittauslaitteisto oli toimintakykynsä rajoilla, kun ulkolämpötila oli lähes kymmenen astetta neulaskyvetin mittaustulolämpötilaa korkeampi. Korkea lämpötila myös vaikeutti laitteiston kalibrointia, mutta kalibroinnit saatiin kuitenkin aina onnistuneesti tehtyä ennen mittauksen aloittamista. Korkea lämpötila heikensi laitteiston kuivainaineiden toimintaa, mutta kyvetin ilman suhteellinen kosteus pysyi silti melko tarkkaan tavoitelukemassa kuten myös kyvetin lämpötila. Syyskuussa viimeisinä mittauspäivinä lämpötila oli vain niukasti yli 10 °C. Tämän takia lämpötilaero kyvetin ja ulkoilman välillä kasvoi suureksi ja mittauslinjastoon alkoi tiivistyä vettä. Tämän takia viimeisellä mittauskerralla suhteellista kosteutta kyvetissä ei voitu pitää 60 prosentissa, vaan se oli tästä vain noin puolet. Alhainen ilmankosteus näkyi transpiraatioarvoissa viimeisellä mittauskerralla, ja tämän takia nämä mittaukset hylättiin. Helle saattoi vaikuttaa mittaustuloksiin myös puiden fysiologian kautta: Kun 32 °C:ssa olleet neulaset laitettiin neulaskyvetiin 25 °C:een, niiden ilmaraot saattoivat aueta ja niiden transpiraatio saattoi nousta aiemmasta. Transpiraation tasoittumiseen oli kuitenkin aikaa vähintään puoli tuntia ennen mittausrvojen tallentamisen aloittamista.

Lämpötila voi olla yksi virhetekijä myös raamikyvettimittauksissa. Vaikka raamikyvettin sisällä kierrätettiin jatkuvasti ilmaa, päivällä kyvetin sisälämpötila oli huomattavasti ulkolämpötilaa korkeampi. Suomen luonnossa männynoksa vain hyvin harvoin joutuu yli 35 °C lämpötilaan. Korkea lämpötila saattoi vaikuttaa versosta haihtuvien yhdisteiden määriin, keskinäisiin runsaussuhteisiin ja vuorokautisen vaihtelun suuruuteen.

Neulas- ja raamikyveteistä saadut tulokset terpeeniemissioista ovat huomattavan erilaisia. Syytä lienee monia. Erilainen näytteenottotapa – neulaskyveteistä adsorbettiputkiin tai raamikyveteistä SPME-kuituun – selittänee osan eroista. Toinen syy voi olla yhdisteiden reagointi keskenään näytteenoton ja analyysin välillä. Kolmas syy voi olla versoihin koskemisesta indusoituneet emissiot. Tiedetään, että kasvien käsittely kuten verson asettaminen mittauskyvetiin aiheuttaa muutoksia VOC-emissioissa, vaikkei käsittelystä näkyviä vaurioita kasveihin jäisikään (esim. Juuti ym. 1990, Arey ym. 1991, König ym. 1995, Hakola ym. 2001). Jollei käsittelyn vaikutuksia pidetä mielessä mittausta tai näytteenottoa tehtäessä ja tuloksia tulkittaessa, voidaan helposti päätyä väärin johtopäätöksiin. Jotta neulasten ja koko verson käsittelyllä ei olisi ollut vaikutuksia saatuihin mittaus tuloksiin, kyvetiin asettamisen ja näytteenoton alun välillä pidettiin taukoa. Neulaskyveteillä mitattaessa emissioiden tasoittumisaikana pidettiin vähintään tunti ja usein enemmänkin. Silti ei voida sulkea pois mahdollisuutta, että neulasten asettaminen kyvetiin vaikuttaa saatuihin tuloksiin. Hakolan ym. (2001) tutkimuksessa hieskoivun lehtien VOC-emissiot palasivat noin tunnissa käsittelyä edeltäneelle tasolle. Raamikyvettin osalta tasoittumisaika oli vuorokauden, sillä verson pujottaminen kyvetiin vaati runsaasti versoon koskemista. Ei kuitenkaan ole varmaa, riittivätkö nämäkään tasoittumisaikat, sillä raamikyveteissä olleiden versojen emissiot pienenevät mittausjakson kuluessa. Mittausjakson olisi pitänyt olla nykyistäkin pidempi, jotta voitaisiin olla varmoja emissioiden vakiintumisesta jollekin tasolle.

4.5. Omia havaintoja pystynävertäjän ekologiasta

4.5.1. Versoon kaivautuminen ja sen vaikutukset

Pystynävertäjien kaivautuminen versoon oli nopeaa: jo puolen vuorokauden kuluttua versolle siirrosta ne olivat kaivautuneet versoon. Vauhti kuitenkin hidastui nopeasti, sillä puissa 1 ja 2 pisin käytävä oli lokakuun alussa vain 15 mm. Långströmin (1983)

tutkimuksessa käytävien pituudet vaihtelivat muutamasta millimetristä yli 50 millimetriin. Pystynävertäjät poistivat käytävästä purua kaivamisen edetessä, ja tuore puru olikin hyvä merkki pystynävertäjän aktiivisuudesta. Esimerkiksi raamikyvettin pohjalle kertyi uutta purua koko sen ajan, minkä kyvetti oli verson ympärillä. Purunpoisto edistää ilman vaihtumista verson sisällä ja pienentää pihkasta haihtuvien, pystynävertäjille myrkyllisten VOC-yhdisteiden konsentraatioita versojen sisällä. Pieni osa pystynävertäjän käytävästä poistamastaan purusta jäi kiinni pihkarenkaaseen.

Pystynävertäjien käytävät suuntautuivat aina kohti verson kärkeä ja pystynävertäjät olivat käytävissään aina pää kohti verson kärkeä. Myös Långströmin (1983) tutkimuksessa tuhansista pystynävertäjien käytävistä kaikki suuntautuivat kohti verson kärkeä. Långström kuitenkin huomauttaa, että ylitiheissä populaatioissa esimerkiksi laboratoriokokeissa on havaittu muutamia runkoa kohti suuntautuneita käytäviä. Pystynävertäjät kaivautuivat kaikkiin versoihin 1–8 verson sivulta: pihkarengas ei ollut kertaakaan verson ylä- tai alapuolella. Pihkarengas syntyi ja kovettui nopeasti sisäänmenoreiän ympärille: kertaakaan pystynävertäjää ei näkynyt pyristelemässä tuoreessa pihkassa. Tosin ensimmäinen versolle 1 heinäkuun puolivälissä viety pystynävertäjä kuoli reikänsä pian (kuva 19). Noin puolet sen peitinsiivistä oli näkyvissä pihkarenkaan keskeltä, ja pihka lieneekin sen pääasiallinen kuolinsyy. Mänty siis pystyy pihkavuodolla ainakin jossakin määrin estämään pystynävertäjien toimintaa. Pihkarenkaat eivät vaikuttaneet olevan merkittävästi erikokoisia eri versoissa ja puissa.



Kuva 19. Verson 1 ensimmäinen pystynävertäjä kuoli pian versolle siirtämisen jälkeen.

Pystynävertäjän sisäänmenoreikiä oli koepuissa 1 ja 2 versoissa, joiden läpimitat mahdollisimman läheltä reikää vaihtelivat välillä 2,1–4,8 mm. Långströmin (1980) tutkimuksessa vastaavat läpimitat vaihtelivat välillä 2–6 mm, ja keskiarvo oli 4,5 mm. Muualta on löytynyt verso, jossa reikä oli 10 mm paksuisessa kohdassa ja joka vaikutti tukevuutensa sekä suoruuksensa perusteella latvaversolta. Pystynävertäjät kaivautuivat koepuissa yleensä samana kesänä kasvaneeseen verson osaan ja harvemmin edellisessä kasvaneeseen, vaikka harsopussin sisällä molempia oli. Edellisessä verson osassa sisäänmenoreikä oli useimmiten aivan lähellä silmua, josta uusin verso oli lähtenyt kasvamaan. Tällä kohtaa sijaitsevien reikien kohdalta verso myös vaikutti katkeavan herkimmin. Samana kesänä kasvaneessa versossa reiät saattoivat olla melkein missä kohtaa tahansa, mutta kuitenkin painottuen lähelle kärkisilmua. Jos sisäänmenoreikä oli hyvin lähellä kärkisilmua, pystynävertäjän käytävä usein ulottui silmun sisään. Ontoksi syöty silmu kuoli syksyyn mennessä. Vaikka sisäänmenoreikä olisi ollut muutaman senttimetrin päässä kärkisilmusta, reiän ja silmun väliin jäävät neulaset usein kellastuivat. Kellastumista ei tapahtunut nopeasti, mutta lokakuun alussa leikattaessa kaikki versot pois puista tarkempaan tarkasteluun suurimmassa osassa oli kellertäviä neulasia (kuva 20).



Kuva 20. Sisäänmenoreikien lähimmät neulaset kärsivät pystynävertäjistä eniten. Verso 3 lokakuussa.

4.5.2. Maahan pudonneet versot

Pystynävertäjien seurauksena maahan pudonneita tuoreita versoja alkoi löytyä lähistön männiköistä heinäkuun lopulla, samoihin aikoihin kuin verso 4 katkesi nävertäjän voitettua sitä pahasti. Useimmat maahan pudonneet versot olivat terveen vihreitä ja hyväkuntoisen näköisiä. Joukossa oli myös versoja, joissa oli keskenkasvuisia käpyjä, joten pystynävertäjät pienentävät metsikön mäntyjen käpysatoa ja vaikutus näkyy jopa useita vuosia. Monessa tarkempaan tarkasteluun otetussa pudonneessa versossa oli elävä pystynävertäjä sisällä. Näyttääkin siltä, että pystynävertäjä voi hyvin jatkaa ruokailuaan maahan pudonneessa versossa, kunhan verso ei pääse kuivumaan liikaa. Myös Saalas (1949) on havainnut pystynävertäjien jatkavan syömistään pudonneissa versoissa. Useimmissa versoissa oli vain yksi käytävä, jonka kohdalta ja useimmiten juuri reiän kohdalta verso oli katkennut. Joissakin versoissa oli kuitenkin kaksikin käytävää: toisen kohdalta verso oli katkennut ja toinen lähempänä kärkisilmua oli ehjä. Joissakin isoissa maahan pudonneissa versoissa on ollut viisikin käytävää tai sellaisen alkua.

Syyskuun puolivälissä laskettiin maahan pudonneita versoja SMEAR-metsikössä, jossa myös koepuut 1 ja 2 kasvavat. Tutkittavana oli metsiköstä noin hehtaarin kokoinen alue. Heittelemällä puolen neliömetrin koealakehikkoa sata kertaa satunnaisesti kohti saatiin pudonneiden versojen määräksi 8 600 kpl/ha. Keskimääräinen puuta kohti pudonneiden versojen määrä saadaan jakamalla tämä luku metsikön hehtaarikohtaisella runkoluvulla (1 075 puuta/ha). Keskimäärin yhdestä puusta oli tällöin tippunut kahdeksan versoa. Tämä ei kuitenkaan kerro koko totuutta nävertäjien vaurioittamien versojen määrästä, sillä mittaustornia ympäröivissä puissa näkyi samaan aikaan selvästi nävertäjien vaurioittamia versoja. Ne olivat taittuneet alaspäin ja usein hieman kellastuneet, mutteivät olleet vielä pudonneet. Pudonneiden versojen määrä varmasti lisääntyi syksyn ja talven kuluessa, mutta versoja ei laskettu myöhemmin uudelleen. Lisäksi osa pystynävertäjien vaurioittamista versoista lienee selvinnyt ilman suurempia vaurioita ja jatkaa kasvuaan tulevana vuosina. Erityisesti paksut ja hyväkuntoiset versot, kuten puussa 1, selvinnevät pystynävertäjien vaurioista katkeamatta, kun taas puun 2 versot olivat ohuempia ja katkesivat herkästi. Paksuversoilla männyllä näyttääkin valintaetu puolellaan, jos pystynävertäjiä on runsaasti. Samalla tavalla valintaetu voisi seurata myös VOC-yhdisteiden kautta: jos mänty tuottaa paljon pystynävertäjiä haittaavia yhdisteitä, se todennäköisesti selviää vähemmillä versomenetyksillä kuin vähemmän kemialliseen puolustukseen allokoiva lajitoverinsa.

4.6. Pystynävertäjän vaikutus mäntyyn ja männikköön

Pystynävertäjä vaikuttaa isäntäpuunsa toimintaan sekä suoraan että epäsuoraan ja sekä pitkällä että lyhyellä aikavälillä. Versojen putoaminen vaikuttaa puun kasvuun ja lisääntymiseen vuosien ajan. Versojen putoamisen seurauksena puun lehtialaindeksi (LAI) alenee. Tästä voi seurata puuhun jääneiden versojen entistä suurempi yhteytys, kun niiden säteilyolot paranevat joksikin aikaa. Tämä saattaa kompensoida versojen tippumisesta seurannutta haittaa. Pudonneiden versojen mukana puu voi menettää myös suuren määrän pääasiassa kehityksen alkuvaiheessa olevia käpyjä. Pystynävertäjä siis vaikuttaa myös metsikkötasolla tuotokseen ja uusien taimien syntyyn.

Versojen herkkyys katketa vaikuttaa riippuvan vahvasti versojen paksuudesta: paksuversoisesta puusta 1 ei katkennut yhtään versoa, kun taas puun 2 pystynävertäjällisistä versoista kaikki joko katkesivat tai ainakin olivat lähellä katketa. Paksuversoisuus vaikuttaakin olevan männylle valintaetu pystynävertäjiä vastaan. Verson katkeaminen näyttää olevan vain seuraus verson ontoksi syönnistä, sillä verson katkeamisesta ja kuolemista ei näytä olevan pystynävertäjälle juurikaan haittaa, koska se voi jatkaa ruokailuaan myös maahan pudonneissa versossa. Putoavan verson mukana se pääsee maahan, mistä periaatteessa voisi olla vähän hyötyä, koska silloin matka versosta talvehtimispaikkaan männyn tyvelle on lyhyempi. Levinneisyysalueensa eteläosissa, esimerkiksi Etelä-Euroopassa, pystynävertäjät talvehtivat tyvikaarnan sijasta versojen sisällä, joko elävissä versoissa ylhäällä latvuksessa tai maahan pudonneissa versoissa (Salonen 1973, Poland ym. 2003).

Männynversot ovat hieman keskenkasvuisia (kuva 2), kun nuoret pystynävertäjät pääasiassa heinäkuussa aloittavat kaivautumisen niiden sisälle. Versot saattaisivat periaatteessa pystyä jatkamaan kasvuaan normaalia pidempään pystynävertäjien seurauksena tai ne saattaisivat esimerkiksi kasvaa tavallista paksummiksi kompensoidakseen pystynävertäjien syöntiä verson ytimessä. Tästä ei kuitenkaan ole mitään näyttöä.

Pystynävertäjän suorat vaikutukset verson toimintaan lienevät suurimmillaan ensimmäisten päivien kuluessa pystynävertäjän versoon kaivautumisesta. Viikkojen kuluessa männyn puolustusreaktiot vähenevät ja esimerkiksi tuoreen pihkan määrä syömäkäytävän suulla

pienenee. Näin ollen voisi olettaa, että pystynävertäjän vaikutukset verson toimintaan olisivat neulaskyvettimittauksissa näkyneet selvimmin kaksi päivää ja kaksi viikkoa pystynävertäjien versolle laitosta. Raamikyvettimittauksen alkaessa versosta 3 pystynävertäjä oli ehtinyt olla siinä 16 päivää. Jos mittaukset olisi tehty aiemmin, emissiot olisivat voineet olla tuoreen pihkan takia suuremmat tai enantiomeeriosuudet olisivat voineet olla erilaiset. Muissa herbivorihyönteisten vaikutuksia kasvien VOC-emissioihin selvittäneissä tutkimuksissa tutkittava ajanjakso on yleensä ollut lyhyt, päivien tai parin viikon luokkaa. Lisäksi hyönteiset on voitu ottaa pois kasvilta ennen näytteenoton aloittamista tai kesken niiden ruokailun. Tämän takia on vaikeaa sanoa, kuinka pitkiä aikoja hyönteiset luonnonoloissa vaikuttavat kasvien VOC-emissioihin. Tässä tutkimuksessa pystynävertäjät saivat olla versoilla melko tarkkaan saman ajan kuin ne olisivat luonnonoloissakin versoilla olleet. Erona kuitenkin oli, etteivät ne päässeet vaihtamaan versosta toiseen, vaan korkeintaan eri kohtaan samaa versoa.

Pystynävertäjät vaikuttivat männystä haihtuvien terpeenien enantiomeerisuhteisiin. Metsikkötasolla tämä voi näkyä enantiomeerien konsentraatioiden muutoksena ilmassa erityisesti, jos pystynävertäjiä on runsaasti. Toki muutkin herbivorit voivat vaikuttaa kasveista haihtuviin yhdisteisiin. Williams ym. (2007) havaitsivat mittauksissaan SMEAR II -asemalla Hyytiälässä huhtikuussa 2005 ilmassa olevan enemmän (+)- α -pineeniä kuin (-)- α -pineeniä. Trooppisen sademetsän yllä Etelä-Amerikassa enantiomeerien suhde oli päinvastainen (Williams ym. 2007). Vastaavia mittauksia ei tietävästi ole tehty muita, joten ei tiedetä, onko boreaalisisä metsissä enantiomeerien suhde aina sama kuin näissä mittauksissa havaittu vai vaihtelee se esimerkiksi vuodenaikojen tai puulajisuhteiden mukaan. Wei Song ja Jonathan Williams huomasivat kesällä 2010 HUMPPA-COPEC-mittauskampanjan yhteydessä, että latvuksen yläpuolisessa ilmassa (+)-enantiomeerin osuus α -pineenistä kasvoi, kun tuuli noin seitsemän kilometrin päässä sijaitsevalta sahalta päin (Song & Yassaa, julkaisematon aineisto). Lisäksi (+)-enantiomeerin osuus α -pineenistä kasvoi lämpötilan laskiessa. Sama oli havaittavissa myös versojen α -pineeniemissioissa raamikyvettimittauksissa: (+)-enantiomeerin osuus oli suurempi yöllä viileässä. Tämä osuuden kasvu voi johtua myös säteilyn pienuudesta yöllä. Enantiomeerien runsaussuhteiden muutokset ilmassa saattavat siis kertoa paljon ympäristön tilan muutoksista. Kovin monessa tutkimuksessa ei kuitenkaan ole vielä analysoitu VOC-yhdisteitä enantiomeereittain.

4.7. Aiheita lisätutkimuksiin

Selvä lisätutkimuksen aihe olisi verrata tässä tutkimuksessa käytössä olleita VOC-näytteenotto- ja analyysimenetelmiä keskenään. Tämä voitaisiin tehdä esimerkiksi sulkemalla männynoksa raamikyvettiin ja ottamalla kyvetissä kiertävästä ilmasta näytteitä yhtä aikaa sekä adsorbenttiputkiin että SPME-kuituun. Lisätutkimusta vaatisi myös kysymys, kuinka suuri osa raamikyvetestä mitatuista emissioista on peräisin neulasista ja kuinka suuri osa verson puuosasta. Tässä tutkimuksessa tulokset on raamikyvetin osalta esitetty vain neulasten kuivamassaa kohden, eikä raamikyvetin sisällä ollutta verson puuosaa ole otettu huomioon. Puuosa kuitenkin vaikuttanee emissioihin eikä puuosan ja neulasten suhde ole aina sama raamikyvetin sisällä.

Nyt mitattavina oli resurssien rajallisuuden takia vain kaksi mäntyä. Saadut mittaustulokset viittaavat siihen, pystynävertäjän vaikutukset voivat olla eri puuyksilöillä hyvinkin erilaiset. Vahvempien johtopäätösten tekeminen edellyttäisi useamman männyn ja pystynävertäjien vuorovaikutusten selvittämistä. Myös muiden männyn herbivorihyönteisten vaikutusten selvittäminen olisi mielenkiintoista ja mahdollistaisi eri lajien vaikutusten vertailun.

Nyt maahan pudonneita versoja ja puista leikattuja koeversoja tarkasteltiin vain silmämääräisesti ja mittaamalla niistä muutamia tunnuslukuja. Versoja voisi kuitenkin ottaa tarkempaan tarkasteluun ja tutkia yksityiskohtaisemmin, mitä pystynävertäjät versosta syövät. Tämä voisi selittää, kuinka pystynävertäjien välittömät vaikutukset versossa jäävät melko vähäisiksi, vaikka ne syövät suuren osan verson poikkileikkauspinta-alasta. Pystynävertäjä useimmiten selviää hyvin männyn puolustukseen tuottamasta pihkasta, jota kertyy erityisesti käytävän suulle. Tätä selviytymistä voisi seurata tarkasti ensimmäisten tuntien kuluessa pystynävertäjän laitosta versolle.

5. LOPPUPÄÄTELMÄT

Pystynävertäjän vaikutukset versojen yhteytykseen ovat näiden mittausten perusteella pienet. Yhteytys alenee huomattavasti vasta verson ollessa katkeamaisillaan, joten kasvutappioita puulle tulee pääasiassa vasta versojen katkeamisen seurauksena. Vaikuttaa siltä, että verson ytimellä ei ole suurta merkitystä neulasten vedensaannille tai fotosynteesituotteiden kuljetukselle pois naulasista, vaan koskematon verson pintakerros nila mukaan luettuna riittää pitämään verson hyvässä kunnossa.

Pystynävertäjien vaikutukset VOC-emissioihin näyttävät riippuvan suuresti männyn kemotyypistä. Laajempien johtopäätösten tekeminen pystynävertäjän vaikutuksista männyn VOC-emissioihin vaatisi tutkimuksen toistamista suuremmalla koepuumäärällä. Nyt saadut tulokset ovat kuitenkin suuntaa-antavia, ja niistä voi päätellä ainakin, etteivät kaikki männyt reagoi pystynävertäjiin samalla tavoin. Julkaisuja kaarnakuoriaisten vaikutuksista puiden VOC-emissioihin ei tietokannoista löydy, joten tämä oli ilmeisesti ensimmäinen kerta, kun niiden jonkin kaarnakuoriaislajin vaikutuksia emissioihin mitattiin.

Pystynävertäjää on tutkittu paljon, mutta kaikkia sen tuhojen suuruuteen vaikuttavia tekijöitä ei kuitenkaan tunneta. Mielenkiintoista olisi esimerkiksi selvittää, millainen yhteys versojen paksuudella ja pystynävertäjän syönnistä seuranneella versohävikillä on. Tällaisen tutkimuksen tuloksia voisi myös soveltaa käytännön metsätalouteen pyrittäessä välttämään pystynävertäjän aiheuttamia tuhoja männiköissä. Kiinnostavaa olisi myös tutkia, millaisia muutoksia pystynävertäjä aiheuttaa männynverson fysiologiaan syödessään versoa ontoksi.

LÄHTEET

Aldea, M., Hamilton, J.G., Resti, J.P., Zangerl, A.R., Berenbaum, M.R., Frank, T.D. & DeLucia, E.H. 2006. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. *Oecologia* 149: 221–232.

Almquist, A.-C., Fäldt, J., Yart, A., Chevet, Y, Sauvard, D., Lieutier, F. & Borg-Karlson, A.-K. 2006. Host selection in *Tomicus piniperda* L.: Composition of monoterpene hydrocarbons in relation to attack frequency in the shoot feeding phase. *Zeitschrift für Naturforschung* 61: 439–444.

Arey, J., Winer, A.M., Atkinson, R., Aschmann, S.M., Long, W.D. & Morrison, C.L. 1991. The emission of (Z)-3-hexen-1-ol, (Z)-3-hexenylacetate and other oxygenated hydrocarbons from agricultural plant species. *Atmospheric Environment* 25A: 1063–1075

Baldwin, I.T., Halitschke, R., Paschold, A., von Dahl, C.C. & Preston, C.A. 2006. Volatile signaling in plant-plant interactions: "Talking trees" in the genomics era. *Science* 311: 812–815.

Blackmer, J.L., Rodriguez-Saona, C., Byers, J.A., Shope, K.L. & Smith, J.P. 2004. Behavioral response of *Lygus hesperus* to conspecifics and headspace volatiles of alfalfa in a Y-tube olfactometer. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1547–1564.

Blande, J.D., Tiiva, P., Oksanen, E. & Holopainen, J.K. 2007. Emission of herbivore-induced volatile terpenoids from two hybrid aspen (*Populus tremula* x *tremuloides*) clones under ambient and elevated ozone concentrations in the field. *Global Change Biology* 13: 2538–2550.

Blande, J.D., Turunen, K. & Holopainen, J.K. 2009. Pine weevil feeding on Norway spruce has a stronger impact on needle VOC emissions than enhanced ultraviolet-B radiation. *Environmental Pollution* 157: 174–180.

- Byers, J.A., Lanne, B.S., Löfqvist, J., Schlyter, F. & Bergström, G. 1985. Olfactory recognition of host-tree susceptibility by pine shoot beetles. *Naturwissenschaften* 72: 324–326.
- De Moraes, C.M., Lewis, W.J., Paré, P.W., Alborn, H.T. & Tumlinson, J.H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570–573.
- Delorme, L. & Lieutier, F. 1990. Monoterpene composition of the preformed and induced resins of Scots pine, and their effect on bark beetles and associated fungi. *European Journal of Forest Pathology* 20(5): 304–316.
- Elfving, B. & Långström, B. 1984. Kronskadegörelse och tillväxtreaktion i ett mägborreskadat bestånd. *Sveriges Skogsvårdsförbunds Tidskrift* 1/1984: 49–56.
- Ericsson, A., Hellqvist, C., Långström, B., Larsson, S. & Tenow, O. 1985. Effects on growth of simulated and induced shoot pruning by *Tomicus piniperda* as related to carbohydrate and nitrogen dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology* 22(1): 105–124.
- Grote, R. & Niinemets, Ü. 2008. Modeling volatile isoprenoid emissions - A story with split ends. *Plant Biology* 10: 8–28.
- Haack, R.A. & Poland, T.M. 2001. Evolving management strategies for a recently discovered exotic forest pest: the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera). *Biological Invasions* 3: 307–322.
- Hakola, H., Laurila, T., Lindfors, V., Hellén, H., Gaman, A., & Rinne, J. 2001. Variation of VOC emission rates of birch species during the growing season. *Boreal Environment Research* 6: 237–249.
- Hakola, H., Tarvainen, V., Bäck, J., Ranta, H., Bonn, B., Rinne, J. & Kulmala, M. 2006. Seasonal variation of mono- and sesquiterpene emission rates of Scots pine. *Biogeosciences* 3: 93–101.

- Heijari, J., Blande, J.D. & Holopainen, J.K. 2011. Feeding of large pine weevil on Scots pine stem triggers localised bark and systemic shoot emission of volatile organic compounds. *Environmental and Experimental Botany* 71(3): 390–398.
- Heil, M. & Karban, R. 2009. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution* 25(3): 137–144.
- Hellén, H. 2006. Sources and concentrations of volatile organic compounds in urban air. Finnish Meteorological Institute, Contributions 56: 1–64.
- Juuti, S., Arey, J. & Atkinson, R. 1990. Monoterpene emission rate measurements from a Monterrey pine. *Journal of Geophysical Research* 95: 7515–7519.
- Kirkendall, L.R., Faccoli, M. & Ye, H. 2008. Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli sp. n. (Curculionidae, Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. *Zootaxa* 1819: 25–39.
- Korhonen, K.T. & Nevalainen, S. 2007. Forest damage observed in the 10th National Forest Inventory of Finland during 2004–2005. Julkaisussa: Merilä, P., Kilponen, T. & Derome, J. (toim.). Forest condition monitoring in Finland – National report 2002–2005. *Metlan työraportteja* 45: 1–166.
- König, G., Brunda, M., Puxbaum, H., Hewitt, C.N., Duckham, S.C. & Rudolph, J. 1995. Relative contribution of oxygenated hydrocarbons to the total biogenic VOC emissions of selected mid-European agricultural and natural plant species. *Atmospheric Environment* 29: 861–874.
- Langenheim, J.H. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223–1280.
- Lindfors, V. & Laurila, T. 2000. Biogenic volatile organic compound (VOC) emissions from forests in Finland. *Boreal Environmental Research* 5: 95–113.

- Litvak, M.E. & Monson, R.K. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene production in conifer needles in relation to insect herbivory. *Oecologia* 114: 531–540.
- Litvak, M.E., Madronich, S. & Monson, R.K. 1999. Herbivore-induced monoterpene emissions from coniferous forests: potential impact on local tropospheric chemistry. *Ecological Applications* 9(4): 1147–1159.
- Llusà, J. & Peñuelas, J. 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven Mediterranean woody species in field conditions. *American Journal of Botany* 87(1): 133–140.
- Loreto, F., Nascetti, P., Graverini, A. & Mannozi, M. 2000. Emission and content of monoterpenes in intact and wounded needles of the Mediterranean Pine, *Pinus pinea*. *Functional Ecology* 14: 589–595.
- Lyytikäinen-Saarenmaa, P. 1999. The responses of Scots pine, *Pinus sylvestris*, to natural and artificial defoliation stress. *Ecological Applications* 9(2): 469–474.
- Långström, B. 1980. Distribution of pine shoot beetle attacks within the crown of Scots pine. *Studia Forestalia Suecica* 154: 1–25.
- Långström, B. 1983. Life cycles and shoot-feeding of the pine shoot beetles. *Studia Forestalia Suecica* 163: 1–29.
- Löyttyniemi, K., Heliövaara, K. & Repo, S. 1988. No evidence of a population pheromone in *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae): a field experiment. *Annales Entomologici Fennici* 54(3): 93–95.
- Mumm, R., Schrank, K., Wegener, R., Schulz, S. & Hilker, M. 2003. Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. *Journal of Chemical Ecology* 29: 1235–1252.

- Mäntylä, E., Alessio, G.A., Blande, J.D., Heijari, J., Holopainen, J.K., Laaksonen, T., Piirtola, P. & Klemola, T. 2008. From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory. *PLoS ONE* 3(7): e2832.
- Nilsson, S. 1974. Increment losses caused by *Blastophagus piniperda* on scots pine. Royal College of Forestry, Department of Operational Efficiency, Research notes 78: 1–64.
- Nilsson, S. 1976. Rationalization of forest operations gives rise to insect attack and increment losses. *Ambio* 5: 17–22.
- Nuorteva, M. 1981. Ytimennävertäjät mäntyjen tuholaisina. Helsingin yliopisto. Maatalous- ja metsäeläintieteen laitos. Julkaisuja 2: 1–23.
- Nykänen, H. & Koricheva, J. 2004. Damage-induced changes in woody plants and their effects on insect herbivore performance, a meta-analysis. *Oikos* 104: 247–268.
- Pincebourde, S., Frak, E., Sinoquet, H., Regnard, J.L. & Casas, J. 2006. Herbivory mitigation through increased water use efficiency in a leaf-mining moth–apple tree relationship. *Plant, Cell and Environment* 29: 2238–2247.
- Poland, T.M. & Haack, R.A. 2000. *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae): Is shoot-feeding required for reproductive maturation? *The Great Lakes Entomologist* 33(1): 9–15.
- Poland, T., de Groot, P., Burke, S., Wakarchuk, D., Haack, R., Nott, R. & Scarr, T. 2003. Development of an improved attractive lure for the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Agricultural and Forest Entomology* 5: 293–300.
- Porcar Castell, J.A. 2008. Studying the diurnal and seasonal acclimation of photosystem II using chlorophyll-a fluorescence. *Dissertationes Forestales* 69: 1–47 + 4 liitettä.
- Retuerto, R., Fernandez-Lema, B. & Obeso, J.R. 2006. Changes in photochemical efficiency in response to herbivory and experimental defoliation in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *International Journal of Plant Sciences* 167(2): 279–289.

- Räisänen, T., Ryypö, A. & Kellomäki, S. 2009. Monoterpene emission of a boreal Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 808–819.
- Röse, U.S.R., Manukian, A., Heath, R.R. & Tumlinson, J.H. 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves – A systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiology* 111: 487–495.
- Saalas, U. 1949. Suomen metsähyönteiset sekä muut metsälle vahingolliset ja hyödylliset eläimet. WSOY, Helsinki. 720 s.
- Salonen, K. 1973. On the life cycle, especially on the reproduction biology of *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytidae). *Acta Forestalia Fennica* 127: 1–72.
- Sauvard, D. 2004. General biology of bark beetles. Julkaisussa: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., & Evans, H.F. (toim.). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. s. 63–88.
- Schooler, S., Baron, Z. & Julien, M. 2006. Effects of simulated and actual herbivory on alligator weed, *Alternanthera philoxeroides*, growth and reproduction. *Biological Control* 36(1): 74–79.
- Scutareanu, P., Drukker, B., Bruin, J., Posthumus, M.A. & Sabelis, M.W. 1997. Volatiles from *Psylla*-infested pear trees and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2241–2260.
- Staudt, M., Bertin, N., Hansen, U., Seufert, G., Cicciooli, P., Foster, P., Frenzel, B. & Fugit, J.-L. 1997. Seasonal and diurnal patterns of monoterpene emission from *Pinus pinea* (L.) under field conditions. *Atmospheric Environment* 31: 145–156.
- Tang, J.Y., Zielinski, R.E., Zangeri, A.R., Crofts, A.R., Berenbaum, M.R. & DeLucia, E.H. 2006. The differential effects of herbivory by first and fourth instars of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* 57(3): 527–536.

- Tarvainen, V., Hakola, H., Rinne, J., Hellén, H., ja Haapanala, S. 2007. Towards a comprehensive emission inventory of terpenoids from boreal ecosystems. *Tellus* 59B: 526–534.
- Troeng, E. & Långström, B. 1991. Gas exchange in young Scots pine following pruning of current shoots. *Annales of Forest Science* 48: 359–366.
- Trumble, J.T., Kolodnyhirsch, D.M. & Ting, I.P. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology* 38: 93–119.
- Tscharntke, T., Thiessen, S., Dolch, R. & Boland, W. 2001. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology* 29: 1025–1047.
- Uotila, A. & Kankaanhuhta, V. 1999. Metsätuhojen tunnistus ja torjunta. Metsälehti Kustannus, Helsinki. 215 s.
- Vesala, T., Suni, T., Rannik, Ü., Keronen, P., Markkanen, P., Sevanto, S., Grönholm, T., Smolander, S., Kulmala, M., Ilvesniemi, H., Ojansuu, R., Uotila, A., Levula, J., Mäkelä, A., Pumpanen, J., Kolari, P., Kulmala, L., Altimir, N., Berninger, F., Nikinmaa, E. & Hari, P. 2005. Effect of thinning on surface fluxes in a boreal forest. *Global Biochemical Cycles* 19(2): 1–11.
- Quentin, A.G., Pinkard, E.A., Beadle, C.L., Wardlaw, T.J., O’Grady, A.P., Paterson, S. & Mohammed, C.L. 2010. Do artificial and natural defoliation have similar effects on physiology of *Eucalyptus globus* Labill. seedlings? *Annales Forest Science* 67: 203.
- Vuorinen, T., Nerg, A.-M., Syrjälä, L., Peltonen, P. & Holopainen, J.K. 2007. Epirrita autumnata induced VOC emission of silver birch differ from emission induced by leaf fungal pathogen. *Arthropod-Plant Interactions* 1: 159–165.
- Yassaa, N., Custer, T., Song, W., Pech, F., Kesselmeier, J. & Williams, J. 2010. Quantitative and enantioselective analysis of monoterpenes from plant chambers and in ambient air using SPME. *Atmospheric Measurement Techniques* 3: 1615–1627.

Zangerl, A.R., Hamilton, J.G., Miller, T.J., Crofts, A.R., Oxborough, K., Berenbaum, M.R. & DeLucia, E.H. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *PNAS* 99(2): 1088–1091.

Zhang, Q.-H. & Schlyter, F. 2004. Olfactory recognition and behavioral avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6: 1–19.

Zvereva, E.L., Lanta, V. & Kozlov, M.V. 2010. Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants: a meta-analysis of experimental studies. *Oecologia* 163: 949–960.