

HAVUPUIDEN SIEMENEN KEHITYS JA ITÄMINEN KIRJALLISUUDEN VALOSSA

ERKKI LÄHDE ja KATRI PAHKALA

SUMMARY:

DEVELOPMENT AND GERMINATION OF THE SEEDS OF CONIFERS
ACCORDING TO LITERATURE

Saapunut toimitukselle 24. 10. 1974

Tämän kirjallisuustutkimuksen tarkoituksena on koota lähinnä Suomen olosuhteissa menestyvien havupuiden siemenen kehitystä ja itämistä sekä niihin vaikuttavia tekijöitä käsittelevien tutkimusten tuloksia. Kylvön käytön metsänviljelymenetelmänä Pohjois-Suomessa lisääntyessä tulee entistä tärkeämmäksi kehittää menetelmiä, joilla voidaan edistää siemenen itämistä. Tähänastiset tutkimukset osoittavat sen olevan täysin mahdollista, kunhan käytäntöön soveltuva, riittävän luotettava esi-idätysmenetelmä kehitetään.

1. JOHDANTO

Havupuiksi sanotaan paljassiemienisten *Coniferales*-lahkoon kuuluvien *Pinaceae*-, *Taxodiaceae*- ja *Cupressaceae*-heimon jäseniä (TUTIN ym. 1964). Vanhemmissa tutkimuksissa (WETTSTEIN 1933) on myös *Taxus* luettu havupuihin kuuluvaksi, mutta nykyään sen katsotaan kuuluvan eri luokkaan kuin havupuut erilaisen rakenteensa vuoksi (TUTIN ym. 1964).

Tunnusomaista havupuiden siemenmuodostukselle on siemenaiheiden syntyminen paljaina, ilman ympäröivää sikiäintä, käpysuomun pinnalla norkkomaisessa kukinnossa. *Juniperus*-suvulla siemenet syntyvät marjamaiseksi muuttuneen kävyn sisällä.

Itämisen aikana siemenessä tapahtuu huomattavia morfologisia ja fysiologisia muutoksia, jotka aiheuttavat viimein alkion eli embryon muuttumisen sirkkataimeksi. Itäminen käsittää solujen jakaantumista ja kasvamista

sekä embryon erikoistumista juureksi, varreksi ja lehdiksi. TORREY (1967) on jakanut itämisen selvästi erotettaviin, toisiaan seuraaviin vaiheisiin. Ensimmäisenä tapahtuva veden imeytyminen antaa alun hydraatiolle ja entsyymien aktivoitumiselle. Tämä taas johtaa solujen jakaantumiseen ja suurenemiseen ensimmäiseksi tavallisesti juuressa. Embryon murrettua siemenkuoren alkaa lajille ominaisten kasvinosien muodostuminen.

Siitä, mitä itäminen varsinaisesti tarkoittaa, on esitetty runsaasti mielenpitoita. Itämisen alkamisajankohdasta ollaan yleensä yhtä mieltä, sillä sen katsotaan lähtevän käyntiin embryon aktivoituessa, mutta sen päättymisajankohta on jo vaikeampi määrittää. Jotkut tutkijat katsovat itämisen tapahtuneen, kun jokin osa embryosta, tavallisesti sirkkajuuri, tunkeutuu siemenkuoren läpi (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Kaikki tämän jälkeen sirkkataimessa tapahtuvat muutokset ovat tavallista kasvamista. Tosiasiassa jo sirkkajuuren työntymisen siemenestä on kasvamista, koska se on tulosta solujen määrän tai koon suurenemisesta tai molemmista. Tässä tapauksessa itämistä olisivat vain ne siemenen sisäiset tapahtumat, joiden tuloksena sirkkajuuri tai jokin muu osa embryosta työntyy ulos siemenestä. Toiset tutkijat olettavat itämisen olevan kasvin kasvutapahtuman ensimmäisen vaiheen, joka alkaa embryossa olevien entsyymien aktivoitumisella ja johtaa sirkkataimen osien erikoistumiseen (CHING 1966). BROWN (1965) määrittää itämisen niiksi tapahtumiksi siemenessä, jotka johtavat itsenäisen, vararavinnosta riippumattoman kasviyksilön muodostamiseen.

Käsillä oleva kirjallisuustutkimus on tekijöiden yhteisvoimin suunnittelema. PAHKALA on suunnitelman mukaisesti kerännyt kirjallisuusviitteet ja laatinut niiden pohjalta opinäytetyön. LÄHDE on täydentänyt selvitystä ja viimeistellyt sen julkaisukuntoon. Vt. prof. ERKKI KAUKOVIRTA ja maist. UKKO RUMMUKAINEN ovat lukeneet käsikirjoituksen. Tekijät esittävät parhaat kiitoksensa edellä mainituille ja kaikille muille työn edistymiseen myönteisesti vaikuttaneille.

2. KUKKIMINEN

Havupuiden kukkasilmujen kehitykselle on ominaista jaksottaisuus. Ne kehittyvät jo kukkimista edeltävänä kesänä selvästi havaittaviksi ja ovat usein valmiita jo kasvukauden puolivälissä (SARVAS 1965) tai viimeistään sen loppupuolella elo—syyskuussa (BARNER ja CHRISTIANSEN 1960). Kukkasilmut ovat tavallisesti suurempia kuin lehtisilmut ja usein myös muodoltaan erilaisia (BARNER ja CHRISTIANSEN 1960, 1962). Kukkasilmut pitävät talven kestäväen lepokauden ja alkavat jälleen kehittyä kevättalvella.

Kotimaisista havupuista kuusi kukkii kesäkuun alussa 28. 5.—8. 6. ja mänty 10. 6.—19. 6. (SARVAS 1965). Kukkimisen jälkeen hedekukat varisevat alas, ja emikukinnot alkavat kehittyä havupuille luonteenomaisiksi kävyiksi.

Kukkimisrunsaudessa esiintyy vaihtelua vuosittain riippuen ulkoisista tekijöistä. Samoin vuosittain esiintyy vaihtelua hede- ja emikukintojen määrissä toisiinsa nähden jopa samassa oksassakin. Tämä on todettu varsinkin männyllä (HUSTICH 1948). RENVALL (1914) on esittänyt hede- ja emikukintojen runsauden riippuvan oksan iästä ja sijainnista siten, että pääversossa on enemmän emikukintoja kuin sivuversoissa ja vanhoissa oksissa enemmän hedekukintoja kuin nuorissa oksissa. SARVAS (1962, 1968) on havainnut puiden pituudella ja kasvupaikan maan laadulla olevan yhteyttä kukkimisrunsauteen siten, että suurimmat puuyksilöt tuottavat suhteellisesti eniten kukkia ja viljavilla paikoilla kasvavilla puilla kukkiminen on runsaampaa kuin karuilla paikoilla.

Havupuut ovat yksi- tai kaksikotisia ja yksineuvoisia. Useimmilla havupuulajeilla hede- ja emikukinnot ovat samassa puuyksilössä. Kaksikotisia lajeja löytyy mm. *Juniperus*-suvussa.

Kukinnot voivat olla erilailla järjestyneitä toisiinsa nähden riippuen kasvilajista. Kuusella ja jalokuusella emikukinnot ovat latvuksen yläosissa, hedekukinnot alempana. Männyllä ja lehtikuusilla kukat ovat enemmän sekaisin latvuksen eri osissa. Tosin männylläkin on havaittavissa emikukintojen keskittymistä latvaosiin (SARVAS 1962, 1964). Kuusella emikukinnot ovat ryhmittyneet kasvainten kärkiin, hedekukinnot ovat yksittäisinä norkkoina edellisen vuoden kasvainten neulasten hangoissa kasvainten tyvipuolella. Myös jalokuusilla emikukinnot ovat kasvainten kärkien lähetyvillä, hedekukinnot pääasiassa niiden alapuolella. Männyt poikkeavat muista *Pinaceae*-heimon suvuista muodostamalla kukintonsa kukkimisvuoden versoihin, kun taas muilla kukinnot kehittyvät edellisen kasvukauden versoihin. Männyillä on myös havaittavissa, että tietyt puuyksilöt tuottavat enemmän hede- tai emikukintoja tai saattavat olla pelkästään hede- tai emipuita (Sarvas 1964).

HAGEM (1917) on esittänyt, että kesän korkea lämpötila vaikuttaa edullisesti seuraavan vuoden kukkien tuotantoon havupuilla. Myös HUSTICH (1948) on tullut tulokseen, että suotuisa kesäkausi vaikuttaa edullisesti erikoistuviin kukintosilmuihin. Hän on havainnut myös, että edullisen kesän jälkeen syntyy enemmän emikukkia kuin epäedullisen kesän jälkeen.

SARVAS (1965) esittää, että lämpötilan vaikutus ilmenee eri fysiologisten tapahtumien lämpösummavaatimuksena, joka on ratkaiseva myös havupuilla. Hänen mukaansa kaikki vuotuiset tapahtumat alkavat ja loppuvat tietyllä lämpösummalla, joka saadaan siten, että kasvukauden alusta alkaen lasketaan ilman lämpötilan vuorokausi- tai tuntikeskiarvoista tietyn kynnyksiarvon ylittävät osat yhteen. Tällainen kynnysarvo voi olla esimerkiksi $+5^{\circ}\text{C}$. Käytettäessä vuorokauden keskilämpötiloja on havaittu kukinnan alkamiseen vaadittavan lämpösumman olevan kuusella 139–142 d.d., männyllä 201–232 d.d., Siperian lehtikuusella n. 39 d.d. ja pihtakuusella 166 d.d.

Kylmät kaudet saattavat aiheuttaa häiriöitä kukkimistapahtumaan. Havaintoja tästä on tehty Tanskassa lehtikuusella, jonka siitepölyn emosolussa ja siitepölyssä esiintyi huomattavaa epäsäännönmukaisuutta sen jälkeen, kun keväällä sattunut $+2 - +4^{\circ}\text{C}$:n kylmä kausi oli pysäyttänyt heteissä parhaillaan menossa olleen meioosin 5–6 päivän ajaksi. Tämä tapahtuma vaikutti siementen laatuun heikentävästi. Ilmeisesti kylmien ja lämpimien kausien vaihtelulla on vaikutusta siitepölyn toimintakykyyn (BARNER ja CHRISTIANSEN 1960).

Männyn kukkiminen on hyvin vähän riippuvainen sääsuhteista. Se tosin alkaa, kun on lämmintä ja poutaista, mutta jatkuu sitten sääsuhteista riippumatta. Sade voi pilata siitepölyä, mutta ei vaikuta itse kukkimismekanismiin. Ainoastaan tuulen yksipuolisuus on haitallista, sillä silloin pölytyvät vain tuulen puolella olevat kukat emikukinnossa (SARVAS 1962).

3. KUKKIEN RAKENNE

Havupuiden hedekukinnot ovat norkkomaisia. Kilpimäisissä heteissä on palho ja ponsi, jossa on kaksi tai useampia siitepölypesäkkeitä. Hedekukinnan runsautta voidaan mitata tarkkailemalla kukinnan jälkeen maahan putoavien hedekukintojen lukumäärää (SARVAS 1964, 1968).

Siitepölyhiukkasten tuotanto havupuilla on suuri kuten useilla muillakin tuulipölytteisillä kasveilla. Siitepölyhiukkasessa on tavallisesti kaksi ilmarakkulaa, jotka vaikuttavat jonkin verran edistävästi sen leviämismomenteihin (SARVAS 1964). DOYLE (1945) on esittänyt, että ilmarakkuloista on hyötyä silloin, kun siitepölyhiukkanen kulkeutuu pölytyspisarassa mikropylen kanavaa pitkin siemenaiheelle eli nukellukselle varsinkin, kun siemenaihe on kääntynyt kuten esimerkiksi männyllä.

Haploidiset siitepölyhiukkaset syntyvät meioosin tuloksena siitepölyhiukkasten emosoluista. Ne ovat aluksi yksisoluisia, mutta jakaantuvat pian monisoluisiksi. Hiukkasen kuoressa on useilla lajeilla havaittavissa oleva ituhuokonen, josta siiteputki työntyy ulos hiukkasen itäessä (KONAR 1962).

Emikukinnot, joista kävyt kehittyvät, ovat muodostuneet kävyn rankaan eri tavoin, tavallisesti kierteisesti asettuneista käpysuomuista ja niiden suojuumuista. Käpysuomu muodostuu suojuusmuun juureen syntyvästä kohoutumasta. Sen kehitys alkaa kukkimista edeltävänä kesänä, pysähtyy talven ajaksi ja jatkuu taas keväällä (OWENS ja SMITH 1964). Käpysuomun tyvipuolelle muodostuu kaksi tai useampia siemenaiheita.

4. SIEMEN

4.1. SIEMENAIHE

Siemenaihetta ympäröi kalvo eli integumentti, jonka sisällä on siemenaiheen sydän eli nukellus ja siemenaiheen tyvi eli chalaza. Integumentin kärjessä on aukko eli mikropyle siitepölyn vastaanottamista varten. Sen rakenne vaihtelee riippuen kasvilajista.

Joillakin lajeilla nukelluksen kärjen ja integumentin liuskojen väliin jää ontelo, nk. pölykammio, jonka koko esimerkiksi kuusella on korkeintaan viisinkertainen verrattuna siitepölyhiukkasen kokoon ja männyllä tavallisesti noin kaksi- tai kolminkertainen (SARVAS 1962, 1968).

Siemenaihe on *Pinaceae*-heimon kasveilla kääntynyt siten, että mikropyleen aukko on kohti kävyn tyveä, *Taxodiaceae*- ja *Cupressaceae*-heimon kasveilla se on kohti kävyn kärkeä (DOYLE 1945).

Nukelluksen keskusosassa olevasta suuritumaisesta solukosta erottuu iso, pitkulainen ja paksuseinäinen solu, joka jakaannuttuaan antaa alun isoitiöille, joista muodostuu haploidinen protalliosolukko vapaan tumanjakaantumisen kautta (SARVAS 1964, MAHESWARI ja SINGH 1967, SINGH ja JOHRI 1972). Tumien ympärille muodostuu seinämät ja osasta niistä muodostuu munapesäkkeiden eli arkkegonioiden emosoluja, jotka sijaitsevat nukelluksen mikropylen puoleisessa päässä. Pesäkkeiden emosolut jakaantuvat muodostaen ison munasolun ja pienemmän niskasolun, joka jakaantuu edelleen (SINGH ja JOHRI 1972).

Munapesäkkeitä syntyy tavallisesti useampia kuin yksi siemenaiheeseensa. Männyllä niitä on useimmiten kaksi tai kolme, samoin kuusella riippuen kuitenkin maan viljavuudesta. Hyvässä maassa kasvavilla puilla syntyy siemenaiheeseen useampia arkkegonioita kuin karumpien kasvupaikkojen puilla (SARVAS 1962, 1968).

Kun munasolu on syntynyt, nukelluksen suuritumainen keskussolukko eli tapetum surkastuu ja muodostaa paksuhkon keton nukelluksen solukoiden ja haploidisten solukoiden väliin (PETTIT 1966).

4.2. PÖLYTYS JA HEDELMÖITYS

Siemenaiheen kehitys kasvissa tai kasvipopulaatiossa on tavallisesti samanaikaista. Myös siemenaiheiden pölytys, joka useimmilla havupuilla tapahtuu keväällä, sattuu ainakin keskimäärin samaan aikaan samassa puussa tai puuryhmässä vuosittain (ROY COWDHURY 1961).

Useimmat paljassiemeniset ovat tuulipölytteisiä. Niiden siitepölyhiukkaset ja mikropyle ovat kehittyneet tuulipölytykseen sopiviksi. DOYLE (1945) on tutkinut havupuiden pölytysmekanismia ja todennut siinä eroa-

vuotta eri suvuilla. Hän on erottanut kaikkiaan kuusi pölyttymisen tyyppiä, jotka poikkeavat toisistaan mm. mikropyleen rakenteen, käpyjen asennon ja siitepölyn itämisaikan puolesta.

Pinus-Picea-tyypissä nuoret kävyt ovat pystyssä. Tällöin niiden siemenaiheiden mikropylet ovat suoraan alaspäin kohti kävyn tyveä. Luottimaisen mikropyleen kärki on jakaantunut kahteen osaan. Haarat ja mikropylekäytävä ovat tahmean kerroksen peittämät, johon siitepöly tarttuu. Siitepöly kulkeutuu mikropylekäytävän kautta nestepisarassa, nk. pölytyspisarassa, nukellukselle, jossa se itää. Siitepölyhiukkasessa olevat kaksi rakkulamaista lisäkettä auttavat sitä kulkeutumaan nestepisarassa nukellukselle, joka on mikropyleen yläpuolella.

Picea orientalis-tyypissä kävyt riippuvat kohtisuoraan alas siten, että siemenaiheet, vaikka ovatkin kääntyneet, ovat mikropyle ylöspäin. Luottimainen osa mikropylestä on leveä ja kaksiahaarainen. Siitepölyhiukkaset ja niiden rakkulalisäkkeet ovat pieniä. Siitepöly alkaa itää jo kapeassa mikropylekanavassa.

Larix-Pseudotsuga-tyypissä luottimainen osa mikropylestä on paisunut suureksi ja epäsymmetriseksi. Pölytyspisara ja siitepölyhiukkasen ituhuokonen ja ilmarakkulat puuttuvat. Hiukkaset joutuvat nukellukselle luottimaisen osan haarojen taipuessa sisään päin.

Abies-Cedrus-tyypissä kävyt ovat pystyssä. Mikropyleen luottimainen osa on pieni, eikä mikropylekanavassa ole pölytyspisaraa. Siitepölyhiukkaset tulevat nukelluksen yhteyteen siten, että nukellus kasvaa kohti mikropyleä saavuttaen lähimmät hiukkaset.

Tsuga Pattoniana-tyypillä kävyt ovat vaakasuorassa tai riippuvat vähän. Siitepölyhiukkaset, joissa on pienet ilmarakkulat, tarttuvat isoon luottiosaan, jossa ne myös itävät samalla, kun nukellus kasvaa niitä kohti työntyen mikropylekäytävään.

Eutsuga-tyyppiin kuuluvat useimmat meillä tunnetut *Tsuga*-lajit. Tällä tyyppillä siitepölyhiukkasissa ei ole ilmarakkuloita eikä mikropylessa luottimaista osaa. Myös pölytyspisara puuttuu. Siitepöly saattaa itää jo käpy-suomulla, josta niiden siiteputket suuntautuvat kohti siemenaiheen kärkeä.

Edellä esitetyt pölytystyytit koskevat *Pinaceae*-heimoa. Muilla havupuihin kuuluvilla heimoilla on yksinkertainen pölytyspisarajärjestelmä. Niiden siitepölyhiukkasessa ei ole ilmarakkuloita eikä ituhuokosta. Mikropyle on symmetrinen ilman luottimaista levennystä. Siitepöly tarttuu niillä suoraan pölytyspisaraan.

SARVAS (1962, 1968) on tutkinut kuusen ja männyn pölytysmekanismia. Hän on havainnut, että pölytyspisaran toiminta männyllä on riippumatonta siitä, onko siitepölyhiukkanen tullut sen mukana jo nukellukselle. Pölytyspisara saattaa ilmestyä mikropylekanavaan, vaikka siemenaihe on jo pölytynyt. Kuusella sama siemenaihe voi erittää nestepisaran peräkkäisinä vuo-

rokausina. Kukkimisaikaan sattuvat hallat näyttävät tuhoavan pölytys-pisarajärjestelmän. Tällöin siitepöly ei pääse nukellukselle, eikä siemenaihe hedelmöity. Pölyttymättä jääneet siemenaiheet rappeutuvat vähitellen alkaen nukelluksesta eivätkä kehity siemeneksi.

Pölytykseen jälkeen kuluu jonkin aikaa, ennen kuin siemenaihe hedelmöityy. Lehtikuusella siitepölyn on havaittu jäävän 5–6 viikon ajaksi mikropylen luottimaiselle osalle ja vasta sen jälkeen joutuvan nukellukselle, jossa se alkaa itää. Tämän siitepölyn lepovaiheen aikana arkkegoniot kehittyvät kypsiksi (BARNER ja CHRISTIANSEN 1960).

Männyllä siitepöly jää muutamaksi päiväksi nukellukselle ennen itämistään. Siiteputken kasvu nukellukseen voi kestää kuukausia, esimerkiksi *Pinus nigra*-lajilla 12 kuukautta (MAC WILLIAM ja MERGEN 1958). Siitepölyn itävyys on yleensä hyvä, männyllä n. 96 % ja kuusella 86–99 % (SARVAS 1962, 1968).

CAMEFORT (1969) on esittänyt, että siitepölyhiukkasesta erittyy entsyymejä, jotka hajoittavat solun seinää. Tällöin hiukkasesta kasvava siiteputki voi paremmin tunkeutua nukelluksen solukkojen läpi.

Lepovaiheen aikana tapahtuu siemenaiheessa rakenteellisia muutoksia. Pölytyksen jälkeen siemenaihe ja sen munasolut alkavat suurentua. Mikropylekanava sulkeutuu sen epidermiosassa olevien solujen alkaessa jakaantua ja täyttää kanavaa (LOOBY ja DOYLE 1942).

Siitepölyn itäessä sen ituhuokosesta kasvaa siite- eli ituputki kohti arkkegonioita, jotka ovat saavuttaneet hedelmöitykseen tarvittavan kypsyyssasteen. Siiteputken sisällön muodostavat kaksi spermatumaa, siiteputken tuma ja jäänteitä marrosta solusta, joka on muodostunut hedelmöittävän solun emosolussa tapahtuneessa jakaantumisessa. Suurempi spermatumista yhtyy munasolun tumaan, ja muut siiteputken sisältämät solut ja tumat degeneroivat (SCHNARF 1933, SARVAS 1962).

CAMEFORT (1969) on esittänyt tutkimustuloksia, joiden mukaan koirasgameetin yhdyttyä munasoluun muodostuu tsygootti, jonka sytoplasma on nk. neosyttoplasmata, jossa on aineksia koirasgameetin sytoplasmasta, munasolun sytoplasmasta sekä munasolun tumasta. Tämä neosytoplasma muodostaa proembryon eli alkion esiasteen sytoplasmasta. Esimerkiksi Euroopan lehtikuusella (*Larix decidua*) on havaittu embryon mitokondrioiden olevan suurelta osin peräisin munasolusta, kun taas plastidit ovat peräisin siitepölystä. Tulostensa perusteella CAMEFORT (1968, 1969) esittää perintötekijöiden siirtyvän myös siitepölyn sytoplasmassa.

Havupuilla on siemenaiheessa yleensä useita arkkegonioita, joiden munasolut voivat hedelmöityä ja muodostaa alkion. Jos useampia kuin yksi munasolu siemenaiheessaan hedelmöityy, syntyy alkoiden välillä kilpailu, koska vain yhdestä alkiosta kehittyy siemen (BARNER ja CHRISTIANSEN 1960, SARVAS 1962).

Hedelmöityksen jälkeen tsygootti jakaantuu muodostaen vapaita tumia, joiden lukumäärä kuusella ja männyllä on neljä. Syntyneet tumat ovat muodostuneet tsygootin nukleoplasmasta, jota ympäröivä tumakelmu on kadonnut mitoosin lopussa (CAMEFORT 1968).

Tumat asettuvat arkkegonion chalazan puoleiseen päähän, jossa ne jakaantuvat edelleen solujonoiksi alkaen muodostaa alkioripustimia eli suspensoreita. Tässä vaiheessa seinät ovat jo muodostuneet soluihin. Seinämättä jää vain se solujonon osa, joka on yhteydessä arkkegonioon. Tätä ensimmäistä embryonaalista vaihetta, jolloin tsygootin ensimmäiset jakaantumiset tapahtuvat ja suspensorit syntyvät, sanotaan proembryoksi (ROY COWDHURY 1962).

Alkion kehityksen jatkuessa suspensorit työntävät kärjessään alkiota kohti protalliumsolukkoa, joka toimii sen ravintosolukkona. Siihen on avautunut ontelo, jota kohti alkiio suuntautuu (ROY COWDHURY 1962, SARVAS 1968).

Yksinkertaisessa polyembryonismissa eli polytsygoottisessa polyembryonismissa on kysymys useamman kuin yhden tsygootin olemassaolosta. Tällöin on hedelmöittynyt useampia kuin yksi arkkegonio, ja useita proembryoita on saanut alkunsa samassa siemenaiheessa. Syntyneillä tsygooteilla emopuulta peräisin olevat perintötekijät ovat samanlaiset, kun taas siitepölystä peräisin olevat perintötekijät ovat useimmiten erilaiset johtuen vapaasta tuulipölytyksestä (SARVAS 1962).

Yksinkertaisen polyembryonismien ohella esiintyy nk. monotsygoottista polyembryonismia useimmilla *Pinaceae*-heimon suvuilla lukuunottamatta *Picea*-, *Larix*- ja *Pseudotsuga*-sukuja. Monotsygoottinen polyembryonismi tarkoittaa ilmiötä, jossa polytsygoottisesti muodostunut proembryo jakaantuu kasvullisesti monotsygoottisiksi proembryoiksi. *Taxodiaceae*- ja *Cupressaceae*-heimoilla esiintyy myös yleisesti monotsygoottista polyembryonismia (ROY COWDHURY 1962).

SARVAS (1962) on havainnut tutkiessaan männyn embryologiaa, että heikoissa polytsygoottisissa proembryoissa on vähemmän monotsygoottisia proembryoita kuin voimakkaissa. Syntyvässä alkioiden välisessä kilpailussa selviää voittajana geneettisesti voimakkain alkiio jatkamaan kehitystään.

Siemenaiheen keskellä oleviin protalliumsoluihin alkaa hedelmöityksen jälkeen kertyä valkuaisaineita, rasvaa ja myöhemmin myös tärkkelystä, jotka on tarkoitettu itävän siemenen vararavinnoksi (SINGH ja JOHRI 1972). Paljassiemenisillä embryo on alkiio-ontelossa haploidisen endospermin ympäröimänä. Embryota ja endospermiä eli siemenvalkuaista ympäröi siemenkuori eli testa, joka on syntynyt jakautumalla siemenaiheen integumenteista. Embryon paikka siemenessä voi vaihdella kasvilajista riippuen. Samoin vara-

ravinto voi olla eri osissa siementä. Siemenen koko ja ulkonäkö vaihtelevat kasvilajeittain erittäin paljon (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, LANG 1965). Männyllä siemenkuori on muodostunut muutamasta integumentin kerroksesta niiden paksuunnuttua. Muut integumentin solukerrokset ovat puristuneet kokoon siemenen ympärille tai hävinneet (KONAR 1962). Nukeluksesta on jäänteitä mikropylen puoleisessa päässä siemenkuoren alla (BERLYN 1972). Havupuiden endospermi ei ole homologinen koppisiemenisten endospermin kanssa, koska se syntyy havupuilla suoraan haploidisesta protalliosta. Koppisiemenisillä se on triploidinen kaksoishedelmöityksen seurauksena.

Endospermi kehittyy nopeammin kuin alkio. Tästä syystä huonosti tuleentuneessa siemenessä saattaa olla varsin täydellisesti kehittynyt endospermi, vaikka alkio on vasta kehityksensä alussa (SARVAS 1964). Endospermin kehitykselle on kuitenkin edellytyksenä, että ainakin yksi embryo on elossa. Jos viimeinenkin alkio kuolee, siitä on seurauksena endospermin nopea surkastuminen ja siihen jo varastoituneiden ravintoaineiden siirtymisen muualle (SARVAS 1962).

4. 4. KYPSYMINEN JA VARISEMINEN

Havupuilla siemenen kehitys hedelmöityksestä sen varisemiseen kestää pitkäähkön ajan. Kuusella ja lehtikuusella se kestää vuoden, männyllä kaksi vuotta. Havupuiden siemenet kypsyvät maassamme syyskesällä ja syksyllä, mutta varisevat usein vasta talvella ja keväällä. Esimerkiksi Etelä-Suomessa männyn siemenet kypsyvät 1. 8.—15. 8. välisenä aikana (KUJALA 1927).

CHING ja CHING (1962) ovat tutkineet Douglas-kuusen (*Pseudotsuga menziesii*) siemenen kehitysvaiheissa tapahtuvia fysiologisia ja rakenteellisia muutoksia ja erottaneet niissä viisi eri vaihetta. Hedelmöityksen jälkeen seuraa siemenen suurentuminen, jolloin hengitystoiminta nuorena kävyssä on vilkasta tarjoten energiaa kasvavalle siemenelle. Siemenen koko ja paino suurenevät tänä aikana. Seuraava vaihe on siemenen täytyminen, jolloin siemenen kuivapaino nousee ja embryo kasvaa. Kypsymisvaiheen aikana kävyt saavuttavat maksimikokonsa. Niiden ja kypsyvien siementen vesisisältö pienenee. Tämän jälkeen käpy alkaa kuivua, ja embryo saavuttaa lopullisen kokonsa. Kun kävyt ovat täysin kypsiä, niiden suomet avautuvat.

Siemenen kuori muodostuu pääasiassa siemenaiheen integumentista. Siihen ottavat osaa joissakin tapauksissa myös chalazan solukerrokset. Nuoreen siemenkuoreen alkaa pian erikoistua pihkatiehyitä ja tanniinia sisältäviä soluja (SARVAS 1964, SINGH ja JOHRI 1972).

Pinaceae-heimolla yleisesti siemenissä esiintyvät lenninsiivet saavat alkunsa muutamasta käpysuomun kerroksesta läheltä siementä. Pudotes-

saan kävystä siemen joutuu epäkeskisesti kiinnittyneen lenninsiiven takia pyörivään liikkeeseen, joka hidastaa sen putoamista (SARVAS 1964). Niillä *Cupressaceae*- ja *Taxodiaceae*-heimojen jäsenillä, joille lenninsiipi kehittyy, se on surkastunut siipipalteeiksi ja syntyy integumenttikerroksesta. Siipipalle siemenessä saattaa sen putoamista hidastavaan edestakaiseen liikkeeseen (SINGH ja JOHRI 1972).

Kävyn kypsyessä sen hengitystoiminta hidastuu ja siementen paino kohoaa (CHING ja CHING 1962). Vararavinnon kemiallinen koostumus muuttuu myös siemenen kypsyessä. REDISKE (1961) on tutkinut Douglas-kuusen (*Pseudotsuga menziesii*) siementen kemiallista koostumusta. Hän on huomannut, että siemenen kypsyessä pelkistävien sokerien määrä vähenee lähes puoleen siitä, mitä se on kypsymättömissä siemenissä. Hänen mukaansa tätä biokemiallista tapahtumaa voidaan pitää eräänä hyvänä merkinä siemenen tuleentumisesta. Myös muiden sokerien osuus vähenee luonnonoloissa kypsyneessä siemenessä. Sen sijaan raakaravinnan määrän on havaittu kohoavan kypsyvässä siemenessä samalla, kun sen jodiluku laskee osoittaen rasvojen hapettumista. Tärkkelyksen, liukoisen typen ja valkuaisaineiden määrissä edellä mainittu tutkija ei havainnut suuria muutoksia, vaikka niitä esiintyikin suhteellisen runsaasti siemenissä.

KATSUTA (1961) on tutkinut männyn siementen kypsymistä biokemialliselta kannalta. Näissä tutkimuksissa on todettu, toisin kuin Douglas-kuusella tehdyissä tutkimuksissa (REDISKE 1961), kokonaistypen määrän lisääntyvän siementen kypsyessä. Tämä tapahtuma on nopeinta siementen kehityksen alkuvaiheessa. Sama suunta on havaittu myös proteiinin muodostumisessa. Sen sijaan valkuaisaineisiin sitoutumattoman typen määrä näyttää pysyvän samana. Kypsymättömien siementen itämisaktiivisuus on yhteydessä typpipitoisten yhdisteiden varastoitumiseen, ja varsinkin proteiininmuodostuksella on oletettu olevan läheinen yhteys tuleentumattomien siementen itämiskyvyn lisääntymiseen samalla, kun sen vesisisältö pienenee.

Ulkoisia merkkejä siemenen ja kävyn kypsymisestä on suojussuomujen ruskettuminen. Myös embryon koosta ja sen sijainnista alkio-ontelossa voidaan päätellä kypsyysastetta. Esimerkiksi niillä Douglas-kuusen siemenillä, joilla embryo täyttää 90 % alkio-ontelosta, on kokeissa saatu paras itävyys. Kävyillä ja siemenillä on lajille ominainen paino, jonka ne saavuttavat kypsyttyään (CHING ja CHING 1962). Embryon ja endospermin koon kehityksellä ja siemenen kypsymisellä itämiskykyiseksi katsotaan olevan voimakas yhteys (EHRENBERG ym. 1955).

Ilmaston vaikutuksesta siementen kypsymiseen on tehty eniten tutkimuksia lämpötilan osalta. SARVAS (1965) on todennut siementen tuleentumisen riippuvan lämpösummasta siten, että Etelä-Suomessa normaalisti tarvitaan 84 % koko vuoden lämpösummasta siemenen täyteen kypsymiseen. Sama on todettu myös Keski-Euroopassa suoritetuissa tutkimuksissa.

Puupopulaation vuotuinen periodi on siis normaaliolosuhteissa täsmällisesti mukautunut paikalliseen keskimääräiseen vuotuisen lämpösummaan. Tämä mukautuminen ei ole enää yhtä säännömukaista lajin arktisilla ja alppiinilla levinneisyysalueilla, sillä niillä on havaittu esiintyvän usein siementen epätasaista tuleentumista.

Lämpötilan vaikutuksen siementen tuleentumiseen on todennut myös KUJALA (1927), jonka mukaan täysin kehittyneiden siementen määrä vähennee mentäessä pohjoiseen. Hän on yhdistänyt huonot siemensadot kesälämpötilan alhaisuuteen varsinkin, jos siementen kypsytyden mittana käytetään niiden itämiskykyä. Epäedullisissa olosuhteissa kehittyvissä siemenissä esiintyy monialkioisuutta vielä siementen myöhemmässä kehitysvaiheessa. Tämä myöhäinen monialkioisuus on männyllä vielä yleisempää kuin kuusella.

ANDERSSON (1965) on esittänyt samansuuntaisia tuloksia kuin edellä mainittu tutkija korkean kesälämpötilan vaikutuksesta edullisesti siementen kypsymisvuonna. Mitä edullisemmat lämpöolot ovat kypsymisen aikoihin, sitä parempi on embryon kehitys ja sadon laatu.

Siemenmuodostus havupuilla voi estyä tai tapahtua epätäydellisesti. SARVAS (1968) on havainnut kuusella ja männyllä suurta taipumusta embryoaborttiin. Hänen havaintojensa mukaan jopa 25 % kaikista embryoista kuolee. Lähes puolet niistä kuolee ennen tsygootin ensimmäistä jakaantumista. DOGRA (1965) on tutkimuksissaan huomannut, että embryoavariot ovat varsin yleisiä paljassiemenisillä. Hän korostaa erityisesti ilmaston merkitystä tutkittaessa siementen kehityksen häiriintymistä. Hänen Pohjois-Ruotsissa tekemänsä tutkimukset osoittavat, että ilmastollinen vaurio järkyttää keskenään erilaisten, mutta toisistaan riippuvaisten solukkojen tasapainoa siemenaiheessa. Tällaisia solukoita ovat esimerkiksi embryo ja endospermi, joiden välinen tasapaino on tärkeä siementen normaalille kehitykselle ja tuleentumiselle.

Myös SARVAS (1962) on havainnut kuusella ja männyllä Pohjois-Skandinaviassa subarktisen ilmaston aiheuttamia vaurioita protalliumsoluton, embryon ja endospermin kehityksessä.

Nopeat muutokset ilmastossa aiheuttavat embryon kuoleman tai epänormaalin embryo-endospermikehityksen. Vaurioituneen endospermin eloon jääminen riippuu sen saaman shokin voimakkuudesta, embryon kehitysvaiheesta ja sen perinnöllisestä kestävydestä tällaisia vaihteluita vastaan. Epäsuotuisat ilmasto-olosuhteet vaikuttavat eniten proembryovaiheessa. Jos embryo kuolee, syntyy ns. tyhjä siemen, jossa ei ole muuta kuin siemenkuori ja mahdollisesti jäänteitä endospermistä ja embryosta (DOGRA 1965).

Epänormaali alkion kehitys on tavallista myös havupuilla, joilla on tapahtunut itsepölytytys. Koska havupuilla ei ole tehokasta itsepölytyksen estävää mekanismia, se on varsin yleistä, vaikka emikukat aukeavat vähän aikaisemmin kuin hedekukat. Itsepölytyksestä johtuva embryoabortti on

seurauksena kaksinkertaisesta annoksesta jotakin resessiivistä perintöteki-jää, joka homotsygoottisena saa aikaan kehittyvän alkion kuoleman ja tyhjän siemenen muodostumisen (KOSKI 1971). Alkioletaalijärjestelmä karsii tehokkaasti vapaapölytyksessä syntyneet itsesiitosalkiot jo niiden kehityksen alkuvaiheessa, sillä luultavasti niistä ei kehittyisi kunnollisesti itävää siementä. Kokonaan aukoton tämä järjestelmä ei kuitenkaan ole, sillä itsesiitossiementä pääsee kehittymään. Sen määrä esimerkiksi männyllä on n. 7 % (SARVAS 1962).

Tyhjiä siemeniä muodostuu myös silloin, kun siemenaihe on jäänyt pölyttymättä syystä tai toisesta. Varsinkin kuusella tämä on yleinen syy tyhjän siemenen syntymiseen. Männyllä pölyttymättä jäänyt siemenaihe luhistuu asteittain ensimmäisen kasvukauden aikana (SARVAS 1962, 1968). Männyllä on luonnollista, että kaikki käpysuomut eivät ole fertiilejä. Yleensä vain neljäsosa käpysuomuista tuottaa kehityskykyisiä siemenaiheita, ja ne sijaitsevat kävyn keskiosassa. Pääosa steriileistä suomuista on emikukinnon tyvellä ja vain muutama sen latvassa. Käpy varisee, jos 20 siemenaihetta on jäänyt pölyttymättä (SARVAS 1962). Hyönteiset saattavat vioittaa kehityksensä alussa olevia siemeniä aiheuttaen embryon vaurioitumisen (KOSKI 1971).

Osa siemenistä on ilman erityistä käsittelyä kykenemättömiä itämään. ANDERSSON (1965) on tutkinut eri puolilla Ruotsia havupuiden siemeniä ja tullut siihen tulokseen, että siemenistä, jotka eivät olleet hyönteisten vioittamia, mutta eivät kyenneet itämään, suuri osa oli kypsymättömiä. Pohjois-Ruotsissa, n. 300–500 m merenpinnan yläpuolella tällaisten siementen osuus oli 50–70 % koko tutkitusta siemensadosta. Vastaava luku Etelä-Ruotsissa oli 4–5 %.

Siemensadon määrä vaihtelee havupuilla vuosittain. Männyllä ja lehtikuusella siemenettömät vuodet ovat harvinaisia poikkeuksia. Kuusella siemenkato voi sattua peräkkäisinäkin vuosina (HEIKINHEIMO 1937). Huonoja siemenvuosia sattuu pohjoisessa suhteellisesti useammin kuin etelässä (RENVALL 1914). Siemensadon suuruuden on todettu varsinkin männyllä olevan suhteessa paikan sijaintiin. Kun Etelä-Suomessa saadaan siemeniä n. 5 000 kpl/puu vuodessa, saattaa samana vuonna Lapista saatava sato olla jopa 10 kertaa pienempi. Tavallisia ovat 2–3 kertaa pienemmät sadot pohjoisessa (HAGNER 1965).

Luonnon oloissa havupuiden siemenet varisevat, kun käpy on saavuttanut maksimikokonsa ja kuivunut tarpeeksi. Tällöin käpy- ja suojuusomut aukeavat taipumalla voimakkaasti ulospäin. Siemenet irtaantuvat ja putoavat erilaiselle etäisyydelle emopuusta riippuen tuulesta ym. olosuhteista. Joillakin lajeilla, kuten sembramännyllä (*Pinus cembra*), kävyt varisevat kypsyttyään kokonaisina maahan. Joissakin tapauksissa kävyt jäävät kokonaisina puuhun siemenineen useiksi vuosiksi. Tällaisia ovat esimerkiksi *Pinus attenuata*- ja *Pinus radiata*-lajien kävyt (SARVAS 1964).

Normaalisti kävyt ovat kypsiä viimeistään loka—marraskuussa. Pohjoisessa sattuu vuosia, jolloin käpy ei ehdi kypsyä ennen talven tuloa, jonka aikana siinä ei enää tapahdu kypsymistä (Huss 1953). Siemenet pysyvät kävyissä kevääseen saakka. Suomessa kuusi varistaa siemenensä huhti—toukokuussa, mänty ja lehtikuuset touko—kesäkuussa (HEIKINHEIMO 1937). *Abies*-lajeilla siemenet varisevat syksyllä (SARVAS 1964). Siemenet, jotka varisevat ensiksi, ovat painavimpia ja tavallisesti parhaiten itäviä. 1 000 siemenen paino alenee varisemisen jatkuessa. Viimeiseksi varisevat tyhjät siemenet (HEIKINHEIMO 1937).

Siemenen ja emokasvin välisen yhteyden katkettua monet siemenet tarvitsevat tietyn jälkikypsymisajan. Jälkikypsymisprosessi kestää lajista riippuen muutamasta tunnista useaan vuoteen. Jälkikypsyminen saattaa joillakin lajeilla tapahtua myös tuleentumisen loppuvaiheessa siemenen ollessa vielä kiinteässä yhteydessä emokasviin. Jälkikypsymisen aikana siemenet saavuttavat täyden itämiskykynsä (EVENARI 1965). Jälkikypsymiseksi luetaan varastoinnin aikana tapahtuva itävyyden paraneminen (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Laajin merkitys jälkikypsymiskäsitteellä on silloin, kun se tarkoittaa yleensä siemenen valmistamista itämisen alkuun (BARTON 1961).

Jälkikypsymisessä vaillinaisesti kehittyneissä alkioissa tapahtuu sekä anatomisia että morfologisia muutoksia. Siemenen osien erikoistuminen saattaa vielä jatkua tai alkion koko kasvaa. Siemenissä, joissa on täydellisesti kehittynyt alkio, tapahtuu jälkikypsymisen aikana vielä kemiallisia ja fysikaalisia muutoksia vararavinnossa ja siemenkuoressa. Tällaisia ovat esim. vararavinnon koostumuksessa ja siemenkuoren läpäisevyydessä tapahtuvat muutokset. Mahdolliset itämistä estävät aineet siemenessä vähenevät ja itämistä edistävät aineet lisääntyvät (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Havupuilla kypsymisprosessin viimeiset vaiheet eivät ole riippuvaisia kävyn yhteydestä emopuuhun. Siementen itävyys voi lisääntyä huomattavasti käpyjen varastoinnin aikana. Näin on todettu tapahtuvan varsinkin kylminä kesinä kehittyneissä männyn siemenissä (ASPLUND ym. 1973, KARDELL 1973). Sen sijaan talvella kerättyjen käpyjen siemeniin sekä riittävän lämpiminä kesinä kehittyneisiin siemeniin ei käpyjen varastoinnilla ole vaikutusta (KARDELL 1973).

Mitä kylmempiin ilmasto-olosuhteisiin mennään sitä useammin sattuu vuosia, jolloin siemen ei ehdi tuleentua syksyyn mennessä. Siemenet, jotka eivät ole ehtineet tuleentua, ovat erittäin alttiita pakkasvaurioille. Jos vajaan tuleentuneet siemenet siirretään sisätiloihin ennen pakkasia, ne jatkavat kypsymistä (NORDSTRÖM 1955). Kylmien kesien jälkeen on varmintä kerätä männyn kävyt syksyllä ennen pakkasia (KARDELL 1973).

5. ITÄMINEN

5. 1. SIEMENLEPO

Useimmille havupuulajeille on ominaista siemenlepo eli dormansi, jonka aikana siemenet eivät idä tai itäminen on erittäin hidasta. Käsitteelle siemenlepo ei ole toistaiseksi esitetty yleispätevää määritelmää. Toisinaan lepotilassa oleviksi luetaan kaikki siemenet, joiden itäminen on estynyt riippumatta, mikä itämättömyyden aiheuttaa. Fysiologinen määritelmä on meristeen toimintakyvyttömyys (NIKOLAEVA 1969). Siemenlevolla saatetaan tarkoittaa myös kasvun pysähtymistä embryossa ilman, että se menettää elinvoimansa (EVENARI 1965). MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER (1963) ovat määritelleet lepotilassa oleviksi sellaiset siemenet, jotka eivät idä, vaikka ovatkin itämiskelpoisissa olosuhteissa. Ko. siementen itäminen alkaa vasta tietyn käsittelyn jälkeen.

SARVAKSEN (1973) mukaan metsäpuiden vuotuinen sykli jakaantuu kolmeen päävaiheeseen: aktiiviin periodiin, dormansi I:een ja dormansi II:een. Syklin etenemisnopeus riippuu kussakin päävaiheessa omalla spesifillä tavallaan lämpötilasta. Dormansi I, johon suuressa määrin ns. talveentuminen keskittyy, etenee vain $-3 - +10^{\circ}\text{C:n}$ välillä. Dormansi II:lla taas tarkoitetaan varsinaista talvihorrosta (SARVAS 1973). Siemenlepo on useille kasveille lajinsäilymisen kannalta välttämätön. Esimerkiksi syksyllä kypsyvät siemenet eivät idä heti pudottuaan vaan vasta keväällä, jolloin niillä on paremmat mahdollisuudet kehittyä elinkykyisiksi kasviyksilöiksi. Siemenkuoren aiheuttama lepotila saattaa estää siemenen itämistä useiden vuosien ajan ja vaikuttaa siten lajin leviämiseen (BARTON 1961). Yleensä siemenen vastustuskyky lepotilan aikana on hyvin suuri (EVENARI 1965). Jos halutaan idättää lepotilassa olevia siemeniä, ne tarvitsevat tietyn esikäsittelyn (BARTON 1961).

Myös NIKOLAEVA (1969) on erottanut toisistaan useita siemenlevon muotoja riippuen, mikä lepotilan aiheuttaa ja kuinka se on poistettavissa. Lepotila voi johtua siemenestä riippuvista ulkoisista tekijöistä, esimerkiksi siemenkuoren tai perikarpin kemiallisesta tai mekaanisesta kestävydestä, tai siemenen sisäisistä tekijöistä, alkioista tai sitä välittömästi ympäröivien solukoiden huonosta kaasujen läpäisevyydestä. Lepotila voi johtua myös em. ulkoisten ja sisäisten lepotilaa aiheuttavien tekijöiden yhteisvaikutuksesta.

Edellä mainitut lepotilan muodot ovat yhteydessä siemenen tai sitä ympäröivän hedelmän ominaisuuksiin. Niitä kutsutaan yhteisellä nimellä orgaaninen lepotila. Tämän lisäksi on olemassa siemenestä tai hedelmästä riippumattomista tekijöistä johtuva siemenlepo. Tällöin saattaa lepotilan syynä olla veden puute tai itämiselle sopimaton lämpötila tms.

Siemenissä saattaa esiintyä myös sekundääristä lepotilaa, jos itäminen tapahtuu joiltakin osin epäsuotuisissa olosuhteissa. Tällöin jo mahdollisesti

alkanut itäminen keskeytyy, mutta siemenet voivat säilyttää silti elinkykynsä kauan jopa turvonneinkin. Sekundääristä siemenlepoa voi esiintyä siemenissä, joille on ominaista yleensäkin siemenlepo, sekä sellaisissa, joissa siemenlepoa ei tavata. Valoa itääkseen tarvitsevat siemenet joutuvat sekundääriin lepotilaan, jos niitä pidetään pimeässä itämisen aikana, ja pimeässä itävät, jos niitä pidetään valossa. Samoin käy siemenille, jotka tavallisesti kypsyvät kuivassa varastossa, jos niitä varastoidaan lämpimässä ja kosteassa tilassa turvonneina tai jos kylmästratifiointiin vaativat siemenet siirretään kesken käsittelyn korkeampaan lämpötilaan.

Siementen lepotilan katkaisussa yleisemmin käytetty keino on stratifiointi, esim. siementen pitäminen kosteana alhaisessa (0— +10° C) lämpötilassa. Joillakin lajeilla lepotila voidaan katkaista korkeassa lämpötilassa, jolloin puhutaan lämpöstratifiointista. Jos lepotila on syvä ja useista eri tekijöistä johtuva, tarvitaan sekä lämpö- että kylmästratifiointi (NIKOLAEVA 1969).

Stratifiointin aikana siemenessä tapahtuvat muutokset ovat samansuuntaisia, kuin siemenen itäessä tapahtuvat muutokset. Reaktiot ovat vain huomattavasti hitaampia. Stratifiointin aikana rasvat alkavat pilkkoontua, tärkkelystä muodostuu embryoon ja sen lähetyville ja sokerien määrä siemenessä lisääntyy. Proteiinin hydrolyysia ja tyypipitoisten aineiden kulkeutumista endospermista embryoon on myös havaittavissa (NIKOLAEVA 1969).

Eräillä kemikaaleilla, kuten tiourealla, nitraateilla ja nitriiteillä on todettu olevan lepotilaa katkaiseva vaikutus. Joillakin siemenillä myös korkea CO₂ pitoisuus saattaa keskeyttää lepotilan (VILLIERS 1972). Myös valolla voidaan katkaista lepotila. Tällöin tehokas aallonpituus on 660 nm. NIKOLAEVAN (1969) mukaan vaikutus rajoittuu itämisen edistämiseen.

5. 2. MUUTOKSET SIEMENEN RAKENTEESSA

Ennen itämistä tapahtuva embryon osien erikoistuminen on erilaista riippuen kasvilajista. Tavallisesti siinä kaikilla on erotettavissa juuri- ja kärkipää. Sirkkavarren I. hypokotyylin alapää on joissakin tapauksissa erikoistunut juuren muotoon, mutta joillakin lajeilla se on vain meristeemistä massaa, joka erikoistuu vasta itämisen alkaessa. Sirkkalehtien yläpuolelle kehittyvän varrenosan, epikotyylin, erikoistumisaste saattaa vaihdella ennen itämistä meristeemistä massaa sisältävästä kohoutumasta useita kasvu-lehtien alkuja käsittäväksi muodostumaksi (CROCKER ja BARTON 1953, KONAR ja OBEROI 1969).

Ensimmäinen silminnähtävä merkki siemenen itämisestä on jonkin embryon osan, tavallisesti sirkkajuuren, työntyminen siemenkuoresta sen repeytyessä jo aikaisemmin syntyneestä heikosta kohdasta. Ne tapahtumat, jotka johtavat embryon ilmaantumiseen siemenestä, ovat kauan olleet

tutkimusten kohteina. Ilmeisesti ensimmäinen tapahtuma on alkion aktivoituminen. Sen jälkeen alkaa ilmetä muutoksia solukoiden rakenteessa.

Rakenteellisista muutoksista ensimmäinen on solujen piteneminen tai niiden jakaantuminen. *Pinus thunbergii*-lajilla ensimmäinen morfologinen muutos on solujen jakaantuminen (GOO 1952). *Pinus lambertiana*-lajilla BERLYN (1972) on havainnut solujen laajenemisen ja jakaantumisen tapahtuvan jokseenkin samoihin aikoihin. Solujen laajeneminen ja jakaantuminen ovat erilaisia tapahtumia, ja niiden oletetaan myös johtuvan erilaisista tekijöistä. HABER ja LUIPPOLD (1960) ovat osoittaneet tämän saamalla aikaan tietyissä olosuhteissa ituja, joissa ei ollut tapahtunut yhtään mitoosia, vaan sirkkajuuri oli syntynyt pelkästään solujen laajenemisen avulla. Vastaavaa ei kuitenkaan ole havaittu luonnonoloissa, missä esiintyy säännöllisesti sekä solujen laajenemista että niiden jakaantumista itämisen aikana.

Solujen jakaantumisen edellytyksenä on veden imeytyminen siemenen. *Pinus thunbergii*-lajin siemenissä solunjakautuminen alkaa, kun veden imeytyminen on saavuttanut pysyvän nopeuden (GOO 1956). Jakaantuminen alkaa koko alkiossa melkein samaan aikaan. Hiukan hitaammin se alkaa sirkkajuuren ja -varren meristeemiosassa. Mitattavissa olevaa solujen kasvua voidaan havaita jo ensimmäisenä päivänä, kun männyn siemen on siirretty kasvualustalle (GOO 1952). BERLYN (1972) on sen sijaan huomannut, että *Pinus lambertiana*-lajilla alkion kärki aktivoituu ensiksi, mistä on merkinä aleuron jyvasten häviäminen kärkiosasta ja lisääntynyt hydraatio. TEPPER (1964) on esittänyt, että aleuron jyvasten häviäminen seuraa tiettyä mallia, jonka mukaan ne ensimmäiseksi häviävät sirkkalehtien juuresta, josta jakaantuminen alkaa sokerimännällä (*Pinus lambertiana*). Tämän jälkeen ne häviävät varren keskikohoumasta ja viimeiseksi embryon sisäosista ja meristeemikerroksesta. Kun aleuron jyvät ovat hävinneet, seuraa solujen mitoosi, joka etenee alkaen alkion kärkikohouman tyveltä kohti sen huippua. Männyn alkion kärki on täysin aktivoitunut kahdeksan päivän kuluttua (BERLYN 1967). Tällöin alkiossa on useita lehden alkuja ja solukot ovat erikoistuneet melko pitkälle. Alkion kärjen kaikissa osissa tapahtuu mitooseja. Solujen jakaantuminen on nopeinta kärjen uloimmassa ympärysvyöhykkeessä, tiheintä se on kehittyvien neulasten keskiosassa (TEPPER 1962).

Solut jakaantuvat alkion ympärysvyöhykkeessä umpimähkäisesti. Meristeemiosassa poikittaiset jakaantumiset ovat tavallisimpia (BERLYN 1972). Iältään 4—10 päivän vanhoissa taimissa esiintyy vain vähän pituuskasvua. Tosin pitkittäistäkin solunjakaantumista ilmenee, mutta pääosa kasvusta keskittyy poikittaissuuntaan. Suhteellisen kasvun eroja on eri vyöhykkeissä. Tässä vaiheessa ei vielä ole huomattavissa internodien pitenemistä (TEPPER 1962). Kun alkiosta sirkkataimeksi muuttuva havupuu on saavuttanut 8—15 päivän iän, siinä tapahtuu nopeaa neulasten muodostusta ja vähäistä internodien pitenemistä. Sirkkataimen kärki on muuttunut pyöristyneeksi ja sään-

nöttömäksi muodostelmaksi, jossa mitoosi on käynnissä kärjen kaikissa osissa (BERLYN 1967).

Ravintoaineita ja vettä kuljettavat johtojänteet kehittyvät nopeasti. Jo neljän päivän ikäisessä sokerimännyn (*Pinus lambertiana*) sirkkataimessa on havaittavissa sarja poikittaisia jakaantumisia, joiden tuloksena on sirkkalehtien johtojänteiden erikoistuminen. Johtojänteissä ensimmäiseksi kehittyy profloemi, joka toimii ravintoaineiden kuljetuskanavana endospermistä embryoon. Samaan aikaan alkavat ilmestyä ensimmäiset merkit myös ksylemistä (BERLYN 1972).

Sirkkavarressa johtojänteet erikoistuvat samaan aikaan kuin sirkkalehdissä. Ne ovat neljän päivän ikäisessä taimessa anatomisesti samalla tavoin rakentuneet kuin sirkkalehdissäkin. Sirkkavarressa erikoistuminen on selvimmin havaittavissa sen puolivälin alapuolella. Erikoistuminen vähenee alkion ylä- ja alapäätä kohti (BERLYN 1972).

Pinaceae-heimon kasveilla esiintyy polyembryonismia säännöllisesti siemenen kehityksen alkuvaiheessa. Kuitenkin kypsien polyembryonisten siementen määrä on suhteellisen pieni. BERLYN (1962) on havainnut *Pinus lambertiana*- ja *Pinus cembra*-lajeilla sen olevan n. kolmasosan koko siemensadosta. BUCHHOLZ (1946) esittää sen useilla mäntylajeilla olevan vain n. 2 % siemensadosta.

Havupuilla tavattavan polyembryonismien yleisyydestä huolimatta kaksoistaimien syntyminen on erittäin harvinaista, esim. *Pinus banksiana*-lajilla kaksoistaimien määrä on n. 0,07 % kaikista taimista (JOHNSTONE 1940, CAYFORD ja WALDRONE 1965). Tähän on mahdollisesti syynä suurimman alkion dominanssi sen itäessä muita nopeammin ja tuhotessa muut alkiot, jotka eivät ole aktivoituneet kyllin nopeasti. Ainoastaan sellaiset alkiot kehittyvät taimiksi, joilla on hyvin kehittyneet sirkkalehdet (BERLYN 1972).

Havupuilla siemenkuori on muodostunut kolmesta kerroksesta. Uloimpana on parenkyymisolukkoja sisältävä sarcotesta, keskimmäisenä on sklerenkyymisolukkoja sisältävä sklerotesta ja sisimpänä ohutseinäinen endotesta. Siemenkuoressa on pihkatiehyitä (SINGH ja JOHRI 1972).

Siemenkuori toimii siemenen kehittyessä suojana mekaanisia vaurioita, kasvitauteja ja tuholaisia vastaan. Myöhemmin, siemenen itäessä, siitä saattaa tulla joissakin tapauksissa itämistä ehkäisevä tekijä. Siemenkuori voi estää itämisen jopa 40 % joillakin lajeilla (SKENE 1947). Tällöin sen vaikutus perustuu siemenkuoren mekaaniseen kestävyteen sen estäessä embryon ja endospermin paisumisen. Siemenkuori voi olla myös läpäisemättömän estäen veden imeytymistä ja kaasunvaihtoa (ASAKAWA 1956, MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Douglaskuusella (*Pseudotsuga menziesii*) tehdyissä tutkimuksissa on havaittu siemenen tuorepainon kasvavan nopeasti veden imeytymisen myö-

tä. Sirkkataimessa tapahtuu n. 35-kertainen tuorepainon lisäys kuivaan siemeneseen verrattuna kahden ensimmäisen itämisviikon aikana.

Embryon kuivapainon noustessa endospermin kuivapaino vähenee n. 66 % (CHING 1966). Embryon kuivapainon lisääntymisessä on havaittu jyrkkä nousu 3–5 päivää sirkkajuuren ilmestymisen jälkeen (GOO ja NEGISI 1952). Koko siemenen kuivapainossa on havaittavissa lievää alenemista siihen asti, kunnes taimen juuri pystyy ottamaan maasta kivennäisaineita ja lehdet yhteyttämään, jolloin kuivapaino alkaa nousta uusien aineiden muodostuessa (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

5. 3. AINEENVAIHDUNTA

Kuivissa, lepotilassa olevissa siemenissä kaasunvaihto on vähäistä ja sitä on vaikea mitata, koska siemenkuorella ja siemenessä on erilaisia mikroorganismeja, joiden aineenvaihdunnan tuotteet aiheuttavat virhettä hengityksen mittauksiin (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Siementen alkaessa itää suotuisissa olosuhteissa niiden hengitykselle on luonteenomaista monimutkaiset hapenoton ja hiilidioksidin tuoton muutokset. Itämisen alussa kaasunvaihto lisääntyy huomattavasti sekä hapen että hiilidioksidin osalta. Tämä kaasunvaihdon intensiivisyys on läheisesti yhteydessä itämisen alussa tapahtuvaan nopeaan veden imeytymiseen ja entsyymien aktivoitumiseen, mikä taas aiheuttaa uusien, hengitykseen käytettävien aineiden pilkkoutumista ja mobilisoitumista. Ensimmäisen nopean hengitysvaiheen jälkeen kaasunvaihto pysyy jonkin aikaa vakiona, minkä jälkeen se alkaa jälleen nousta (YEMM 1965).

Itämisen aikana tuotetun hiilidioksidin määrän suhde kulutetun hapen määrään eli RQ (respiratory quotient) vaihtelee itämisen vaiheesta ja hengitykseen käytettävästä materiaalista riippuen. Joidenkin kasvilajien siemenissä RQ-arvo saattaa siemenen itämisen alussa olla 2–3. Näin korkeasta RQ-arvosta voidaan päätellä hapenoton olleen hyvin vähäistä hiilidioksidin tuottoon verrattuna. Tällainen ilmiö on tavallista tiivissolukkoisissa, lujakuorisissa siemenissä, joissa aluksi tapahtuu fermentaatiota. RQ-arvo on riippuvainen hapettuvasta aineesta siten, että vähän tai ei yhtään tyypeä sisältävät aineet kuten hiilihydraatit ja rasvat hapettuvat täydellisimmin antaen RQ-arvoksi n. 1. Fermentaation tapahtuessa RQ-arvo ei enää luonnehdi yhtä tarkasti hapettuvaa ainetta, sillä silloin voi syntyä korkea RQ-arvo, vaikka hapettuvat aineet olisivat hiilihydraatteja (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, YEMM 1965).

Siementen hapenkulutuksen on todettu olevan läheisesti yhteydessä siementen elinvoimaisuuteen. Niinpä sitä on käytettykin siementen itämis-kyvyn arvioimiseen, koska on todettu hapenkulutuksen olevan suorassa

suhteessa siemenessä tapahtuvien elintoimintojen vilkkauteen (WOODSTOCK ja GRABE 1967). Kun siementaimi tulee vihreäksi, kaasujen vaihto käsittää yhteyttämisen ja hengityksen.

Biokemiallisesti hengitys on energiaa tuottava prosessi, jossa tietyt orgaaniset aineet kuten sokerit, tärkkelys, rasvahapot ja triglyseridit hajoavat hapettumalla. Muuttuessaan yksinkertaisempiin muotoihin nämä aineet vapauttavat biologista energiaa, jota tarvitaan itävissä siemenissä rakentamaan aineenvaihduntaan. Kaikissa niissä tapauksissa, joissa orgaaninen aine hapettuu hengityksen aikana, ensimmäinen vaihe on vedyn poistaminen molekyylistä. Vedyn tai elektronin siirto tapahtuu dehydrogenaasientsyymien avulla Krebsin kierrossa tai glyoksyylihappokierron kautta. Lopullinen vedyn vastaanottaja on happi. Tällöin syntyy vettä hengityksen toisena lopputuotteena. Toinen lopputuote, hiilidioksidi, syntyy aineiden hajotessa yksinkertaisemmiksi yhdisteiksi (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, YEMM 1965).

Siemenen sisältämä vararavinto koostuu pääosiltaan tavallisimmin hiilihydraateista tai rasvasta. Proteiinia on vaihtelevia määriä vararavintona sekä rasvaa että hiilihydraatteja sisältävissä siemenissä. Sitä muodostuu myös erilaisissa entsyymireaktioissa (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Itämisen aikana vararavinto pilkkoutuu helpommin kulkeutuvaan muotoon ja siirtyy kehittyviin kasvinosiin uusien solujen rakennusaineeksi. Vararavinnon pilkkojina ovat erilaiset entsyymit, joiden aktiivisuus lisääntyy nopeasti itämisen aikana (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Vararavinnon pilkkoutuminen varastosolukoissa ja tuotteiden keräytyminen kasvaviin solukoihin ovat riippuvaisia siemenen sisältämästä vesimäärästä. Vesisisällön kasvaessa siemenessä sen metabolinen aktiivisuus kasvaa (KATSUTA 1961).

Siemenen itäessä tapahtuvia muutoksia on tutkittu runsaasti koppisiemenisillä, mutta paljassiemenisistä vastaavia tutkimuksia on tehty varsin vähän. Niistä käy kuitenkin ilmi, että aineenvaihdunnassa itämisen aikana tapahtuvat muutokset ovat koppisiemenisillä ja paljassiemenisillä samanlaisia. Varastosolukkojen erilainen kromosomimäärä ei näytä vaikuttavan entsyymien syntetisointiin, joita tarvitaan vararavinnon pilkkomiseen ja käyttöön itämisen aikana. Havupuilla tavattava haploidinen vararavintolukko saattaa tosin tarjota vähemmän mahdollisuuksia samanaikaisesti tapahtuviin häiriöihin hajottavassa ja rakentavassa aineenvaihdunnassa (CHING 1966).

Useilla havupuilla leptilassa olevan siemenen sisältö koostuu suurimmaksi osaksi rasvasta ja valkuaisaineista sekä pienistä määristä sokereita ja muita aineita (GOO ja NEGISI 1952). Esimerkiksi Douglaskuusen (*Pseudotsuga menziesii*) siemenissä on 37–38 % rasvaa (CHING 1963) ja *Pinus thunbergii*-lajin siemenissä n. 60 % (GOO ja NEGISI 1952). Havupuun siemenissä oleva

rasva hydrolysoituu itämisen aikana lipaasientsyymien avulla glyseroliksi ja rasvahapoiksi. Lipaasi aktivoituu endospermässä itämisen aikana (HATANO ja ASAKAWA 1964). Rasvahapot ja glyseroli eivät varastoidu, vaan hajoavat edelleen yksinkertaisemmiksi yhdisteiksi (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Suurin osa rasvasta käytetään hengityksessä energian lähteenä, mutta sitä saatetaan käyttää myös tärkkelyksen ym. aineiden syntetisointiin (GOO ja NEGISI 1952). Tällöin endospermin triglyseridit muuttuvat sokeriksi glyoksyylihappokierron kautta ja kulkeutuvat sirkkataimeen edelleen käytettäväksi (CHING 1966). Koska rasvaa ei keräänny siemenen mihinkään osaan sen itäessä ja sitä käytetään hengityksessä ja rakennusaineina, on luonnollista, että sen kokonaismäärä siemenessä pienenee. Douglaskuusella sen on havaittu vähenevän kolmanteen osaan siitä, mitä se on itämisen alussa (CHING 1963).

Typipitoisten aineiden kokonaismäärän pieneminen itävissä havupuun siemenissä on vähäistä. Ko. yhdisteet siirtyvät vain endospermistä embryoon. Tämä siirtyminen alkaa jo parin päivän päästä siitä, kun siemen on pantu itämisalustalle. Varsinaisen proteiinin kokonaismäärän vaihtelua endospermässä ja embryossa ei voida havaita ennen juuren ilmaantumista siemenkuoren sisältä (GOO 1956).

Kypsässä männyn siemenessä oleva proteiini on gluteliinia, albumiinia, globuliinia ja prolamiinia. Gluteliinia, joka muodostaa endospermin pääproteiinin, on siemenissä eniten. Prolamiinia siemenissä on hyvin vähän. Embryossa pääosan proteiinista muodostaa albumiini. Endospermin alkali-liukoinen gluteliini hajoaa nopeasti itämisen alussa. Suolaliukoisten albumiinin ja globuliinin pilkkoutuminen on hidasta koko itämistapahtuman ajan. Albumiinin aminohappojen suhde toisiinsa on samanlainen sekä siemenessä että sirkkataimessa. Sen sijaan gluteliinin ja globuliinin aminohappokoostumus on erilainen siemenessä ja sirkkataimessa. Kukin näistä proteiineista muuttuu itsenäisesti itämisen aikana (KATSUTA 1959, 1961).

Itämisen alussa endospermässä esiintyy runsaasti vapaita aminohappoja, jotka ilmeisesti ovat muodostuneet proteiinien hajotessa. Nämä aminohapot häviävät endospermistä muutamassa päivässä.

Typipitoisten aineiden lisääntyminen sirkkataimessa vastaa niiden vähentymistä endospermistä. Tästä voidaan päätellä, että pääosa tyypeistä kulkeutuu endospermistä kehittyvään taimeen ilman, että sitä käytetään hengityksessä energian lähteenä. Sirkkataimessa sinne pieninä molekyyleinä siirtyneet yhdisteet muuttuvat sopivaan muotoon uutta proteiinisynteesiä varten. Kun endospermi on kulutettu loppuun eikä siemenen ulkopuolelta tule uutta tyypeä, niin kokonaistypen määrä vähenee siemenessä ja sirkkataimessa jonkin verran (KATSUTA 1961).

Öljyä ja rasvoja sisältävissä siemenissä on hiilihydraattien määrä melko alhainen, esimerkiksi *Pinus thunbergii*-lajilla n. 1.2 % (GOO ja NEGISI 1952)

ja *Pseudotsuga menziesii*-lajilla n. 5.1 % (CHING 1963) kuiva-aineesta. Monosakkaridien määrä nousee itämisen aikana. Oligosakkaridien määrä vähenee itämisen alussa, mutta alkaa sitten nousta melko jyrkästi. Polysakkaridit lisääntyvät hiukan itämisen aikana (GOO ja NEGISI 1952, CHING 1963). Vararavintorasvat muutetaan glyoksyylihappokierron kautta hiilihydraateiksi ja kuljetetaan kasvavaan sirkkataimeen edelleen käytettäväksi (CHING 1966). Hiilihydraattien kerääntyminen sirkkataimeen tapahtuu ensin hitaasti, mutta sirkkajuuren ilmaantumisen jälkeen nopeammin. Itämisen alkuaikoina hiilihydraattien kokonaismäärä lisääntyy sekä embryossa että endospermässä, josta se myöhemmin vähenee. Näiden toisiaan seuraavien muutosten on havaittu olevan samanlaisia sekä koppisiemenisillä että paljassiemenisillä (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, CHING 1966).

Havupuiden siemenissä sokereista on määritetty glukoosi, fruktoosi, sakkaroosi, raffinoosi ja stakyoosi. Itävissä siemenissä raffinoosi ja stakyoosi häviävät täysin, kun taas sakkaroosi lisääntyy itämisen edistyessä (HASEGAWA ym. 1951). Tärkkelystä on havaittu *Pinus koraiensis*-lajin siemenissä jo lepoaiheessa (ASAKAWA 1955), mutta *Pinus densiflora*- ja *Pinus thunbergii*-lajeilla sitä on havaittu vasta itämisen alkuvaiheessa. Embryossa sen määrän on huomattu hiukan lisääntyvän. Endospermistä tärkkelys häviää myöhemmin kokonaan (CHING 1966). Douglaskuusen siemenissä tärkkelystä on havaittu ainoastaan embryon eri osissa. Endospermässä sitä ei esiinny itämisen missään vaiheessa (CHING 1963).

Fosfaateilla on tärkeä osa erilaisissa siemenissä tapahtuvissa reaktioissa. Niitä tarvitaan nukleiinihappojen muodostuksessa, mikä taas on läheisesti yhteydessä proteiinisynteesiin ja kasvisolun perinnölliseen rakenteeseen. Fosfolipideillä on itävissä siemenissä yhtä tärkeä tehtävä kuin muuallakin kasvissa. Ne vaikuttavat solukalvon fysikaalisiin ominaisuuksiin mm. sen läpäisevyyteen. Sokeriin sitoutunut fosforihappo yhdessä typpiämäksen kanssa muodostaa nukleotidejä, jotka ovat läheisesti yhteydessä energian tuotantoprosessiin itämisen aikana soluissa.

Fosfori on siemenissä enimmäkseen orgaanisessa muodossa. Epäorgaanisia ortofosfaatteja tavataan myös hiukan siemenissä (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Nukleiinihapot koostuvat nukleotideistä, joiden osia ovat tietyt monosakkaridit, orgaaniset typpiämäiset ja fosforihappo. Nukleiinihapoista vain pieni osa on vapaana. Tavallisesti ne ovat sitoutuneet valkuaisaineisiin nukleoproteiineiksi. Kasvisolut sisältävät deoksiribonukleiinihappoa eli DNA:a ja ribonukleiinihappoa eli RNA:a (WHITE ym. 1964).

Lepotilassa olevassa punamännyn (*Pinus resinosa*) embryossa DNA-määrä on korkea ja RNA-osuus pieni. Endospermässä nämä suhteet ovat päinvastoin (SASAKI ja BROWN 1969). Siemenen itäessä sen nukleiinihappofraktioiden suhteet muuttuvat merkittävästi embryossa ja endospermässä.

Yleensä nukleiinihapot lisääntyvät embryossa itämisen aikana. Nukleiinihappometabolia vaihtelee embryossa ja endospermässä lajeista riippuen (LOENING 1968). RNA- ja -DNA-määrän on todettu useiden tutkimusten mukaan kohoavan embryossa itämisen aikana (LOENING 1968, VOLD ja SYPHERD 1968, SASAKI ja BROWN 1969). Uusia nukleiinihappoja siis täytyy syntetisoida kehittyvissä solukoissa (CHING 1972).

5. 4. ULKOISET TEKIJÄT

Ilmassa olevista kaasuista hapella ja hiilidioksidilla on suurin vaikutus itäviin siemeniin. Myös vedyllä saattaa olla itämiseen tiettyjä vaikutuksia (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Useimmat siemenet pystyvät itämään, vaikka happea olisi ympäristössä vähemmän kuin ilmassa yleensä. Jotkut siemenet pystyvät itämään lähes hapettomassakin tilassa. Itäminen anaerobisissa olosuhteissa ei kuitenkaan edisty alkua pitemmälle, koska tarvitaan tietty happimäärä klorofyllin muodostukseen ja kasvin myöhempään kehitykseen.

Happimäärän lisäämisellä voidaan vaikuttaa edistävästi joidenkin siemenien itämiseen. Ko. siemenillä itämisen esteenä saattaa olla siemenkuoren huono kaasujen läpäisykyky. Happimäärän alentamisella saattaa myös joskus olla itävyyttä edistävä vaikutus (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, LANG 1965).

Hapen merkitys on tärkeä hengitysprosessissa siementen itäessä. Hapen otto seuraa veden absorptiota. Sen päämerkitys on elektronin akseptorina hengitysketjussa. Se saattaa aiheuttaa myös itämistä estävien aineiden inaktivoitumista siemenkuoressa (HATANO ja ASAKAWA 1964).

Hiilidioksidin vaikutus itämiseen on tavallisesti päinvastainen kuin hapen. Siemenet eivät idä, jos ympäristön hiilidioksidipitoisuus on hyvin korkea (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). CO₂:n itämistä estävä vaikutus ilmenee selvemmin alhaisessa lämpötilassa ja hapen määrän ollessa pieni (LANG 1965). Hiilidioksidilla on joskus myös itämistä edistäviä vaikutuksia, jotka perustuvat sen kykyyn murtaa siemenen lepotila (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, LANG 1965).

Kuivan siemenen muuttuminen aktiiviseksi, toimivaksi solukokonaisuudeksi kestää optimiolosuhteissa muutamasta minuutista useaan tuntiin (CHING 1972). Aktiivisuuden alkamiseen katsotaan olevan syynä siemenen joutuminen yhteyteen veden kanssa, joka saa aikaan siemenen turpoamisen ja solujen jakaantumisen alkamisen, kun lämpötila on optimissa ja happea on riittävästi saatavilla (GOO 1956, CHING 1972). Solun jakaantuminen alkaa, kun siemenen on absorboitunut tietty vesimäärä, joka esimerkiksi *Pinus thunbergii*-lajilla on 26 % (GOO ja NEGISI 1952) ja *Pinus lambertiana*-lajilla

23 % (STANLEY 1958). Kaikki siemenet eivät kuitenkaan vaadi samaa vesimäärää itääkseen eivätkä niiden absorboimat vesimäärät ole samat (CROCKER ja BARTON 1953). Myös siemenen eri osiin imeytyvät vesimäärät ovat erilaiset. Esimerkiksi viljakasvien jyvän embryo absorboi kaksi kertaa niin paljon vettä kuin endospermi (BUCHINGER 1932).

Veden imeytyminen siemeneen on fysikaalinen prosessi, joka riippuu siemenessä olevien kolloidien rakenteesta (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Kolloidit ovat geelimuodossa, joka on hydrofiilinen ja jonka pintaosien rakenteen sähköpotentiaali ja vesimolekyylien dipoliluonne ovat tärkeänä osana aiheuttamassa kolloidien paisumista (JIRGENSONS 1958).

Veden imeytymisessä on erotettavissa erilaisia vaiheita. Alussa siemenen joutuessa veden kanssa kosketuksiin tapahtuu nopea imeytyminen. Myöhemmin imeytyminen hidastuu ja joillakin lajeilla se voi lakata kokonaan vähäksi aikaa (GOO 1956). Toisen vaiheen aikana, jolloin veden imeytyminen on hitaampaa, aktivoituvat siemenen kypsyessä muodostuneet ja veden poistuessa inaktivoituneet siemenen osat (TORREY 1967).

Imeytymisen kaksi ensimmäistä vaihetta ovat samanlaisia sekä itämiskykyisillä että kuolleilla ja vahingoittuneilla siemenillä, mutta kolmas vaihe, veden imeytymisen uudelleen nopeutuminen, on ominaista vain itämiskykyisillä siemenillä. Tällöin hengitystoiminta vilkastuu huomattavasti ja sirkkajuuri ilmestyy kuoreen syntyneestä halkeamasta (GOO 1956).

Havupuun siemenillä on veden todettu absorboituvan siemeneen siihen asti, kun yksikin osa siemenkuoresta on yhteydessä veteen. Veden imeytymisnopeus on suhteessa siemenkuoren veteen yhteydessä olevan pinta-alan laajuuden kanssa. Vesi voi siis tulla siemenen sisään mistä tahansa sen pinnan läpi (GOO 1956). Siemenen on todettu voivan itää myös korkeassa ilmakehässä, vaikka nestemäistä vettä ei olisi saatavilla (TORREY 1967).

Kaikki fysiologiset prosessit, joissa entsyymeillä on ratkaiseva osa, tapahtuvat tiettyjen lämpötilarajojen sisällä. Reaktio kiihtyy, kun lämpötilaa kohotetaan tiettyyn rajaan saakka, jonka jälkeen lämpötilan korotus saa aikaan reaktion hidastumista. Reaktionopeus saavuttaa nollan lämpötilamaksimissa (KOLLER 1972). Edellä esitetty pitää paikkansa myös itämisen suhteen. Itäminen nopeutuu ja itämisprosentti kasvaa lämpötilan kohotessa, kunnes saavutetaan optimi n. $+15^{\circ}\text{C}$ — $+30^{\circ}\text{C}$:ssa, Jos tämän jälkeen lämpötilaa kohotetaan, niin itävyys alkaa laskea, mikä tapahtuu nopeammin kuin itävyyden kohoaminen lämpötilan noustessa (LANG 1965).

Itävyyden nopea aleneminen lämpötilan kohotessa yli optimin johtuu entsyymien lämpödenaturoitumisesta, mikä nopeutuu, mitä lähempänä lämpötila on proteiinin denaturoitumislämpötilaa (KOLLER 1972).

Itämiselle optimaalinen lämpötila ei aina ole edullinen sirkkataimien kehitykselle. Esimerkiksi *Pinus strobus*-lajin itämiselle optimaalinen lämpötila

on $+31^{\circ}\text{C}$, mutta sirkkataimet kehittyvät parhaiten paljon alhaisemmassa lämpötilassa (ADAMS 1934). Monilla sellaisilla kasveilla, joilla on epätavallisen alhainen itämislämpötilaoptimi, sirkkataimien kehitykselle optimaalinen lämpötila on korkeampi (LANG 1965).

Jotkut kasvit itävät parhaiten, kun lämpötila vaihtelee esim. $+15$ ja $+20^{\circ}\text{C}$:n tai $+20$ — $+30^{\circ}\text{C}$:n välillä. Tällaisia ovat mm. monet havupuulajit (ANON 1966). Lämpötilan vaihtelut saattavat lisätä itämisnopeutta, mutta erityisen voimakkaasti ne vaikuttavat itävyyteen. Vaihtolämmön tehokkuuden syy on epäselvä. Joissakin tapauksissa se saattaa perustua lämpötilan muutoksen lepotilaa keskeyttävään vaikutukseen. Lämpötilan muutokset vaikuttavat erityisesti valossa itäviin siemeniin, jolloin huomataan lämpötilalla ja valolla olevan kumulatiivinen vaikutus tai vaihtolämpötilalla voidaan vahvistaa valon vaikutusta, vaikka se ei itsessään saisi aikaan itävyyden kohoamista (LANG 1965).

Kasveissa erotetaan neljä ryhmää sen mukaan, kuinka valo vaikuttaa niiden itämiseen. Jotkut kasvit itävät vain pimeässä, toiset taas jatkuvassa valossa. Joidenkin kasvilajien siemenet tarvitsevat vain lyhyen valoärsytyksen itääkseen. Lisäksi on suuri määrä kasveja, jotka itävät yhtä hyvin valossa ja pimeässä (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Siementen valoherkkyys johtuu paitsi perintötekijöistä myös ulkoisista tai siemenen sisäisistä tekijöistä. Tietty valoherkkyysvaihe voi siis korreloida tietyn fysiologisen tilan kanssa (TOOLE ym. 1961, 1962). Siementen valoherkkyys lisääntyy veden imeytymisen myötä. Maksimivaloherkkyys saavutetaan, ennenkuin siemenet ovat täysin turvonneet (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963). Valoherkkyden vaikuttaa tavallisesti myös stratifiointi tai ennen itämistä tehty kylmäkäsitely. Stratifiointi- tai kylmäkäsitelyajan pidentyessä siementen kyky itää pimeässä lisääntyy ja herkkyys pitkäaaltoiselle punaiselle valolle suurenee (HATANO ja ASAKAWA 1964).

Valon vaikutus itämiseen johtuu monissa siemenissä tavatusta käänteisestä, palautuvasta valoreaktiosta. Tällöin siemenessä olevan fytochromipigmenttinä oleva entsyymi muuttuu aktiiviseen tai inaktiiviseen muotoon riippuen sen saaman säteilyn aallonpituudesta. Fytochromin aktiivinen muoto, jonka absorptiomaksimi on 730 nm, muuttuu inaktiiviseksi saadessaan pitkäaaltoista punaista säteilyä. Se inaktivoituu hitaasti myös pimeässä. Fytochromi muuttuu aktiiviseksi saadessaan punaista säteilyä, jonka aallonpituus on 660 nm (TOOLE 1961, RUGE 1966).

Palautuva fytochromireaktio on tavattu useilla havupuilla, esim. kolmella *Abies*-lajilla (NAGAO ja ASAKAWA 1963), *Picea glehnii*- ja *Pinus thunbergii*-lajeilla (ASAKAWA ja INOKUMA 1961), *Pinus strobus*-, *Pinus taeda*- ja *Pinus virginiana*-lajeilla (TOOLE 1961) sekä *Pinus silvestris*-lajilla (NYMAN 1963).

Useimmissa fytochromitutkimuksissa on käytetty turvonneita, kosteita siemeniä. NYMAN (1963) on todennut ko. valoreaktion myös kuivista männyn siemenistä.

Valon itämistä stimuloiva vaikutus perustuu luultavasti sen alkion potentiaalista kasvua lisäävään vaikutukseen. On mahdollista, että embyron kasvaminen on sen sisältämän aktiivisen fytokromimäärän funktio. Sellaiset siemenet, jotka itävät ilman valoa, sisältävät tarvitsemansa määrän aktiivista fytokromia (KOLLER 1972).

Valon itämistä edistävä vaikutus on yleisempää pienikokoisilla siemenillä, joilla on suhteellisen niukasti vararavintoa. Suurisiemeniset voivat itää usein yhtä hyvin valossa ja pimeässä (KOLLER 1972).

5. 5. KEMIKAALIEN VAIKUTUS

Eräät aineet vaikuttavat useilla siemenlajeilla itämistä ehkäisevästi. Erityisesti niitä on siemeniä ympäröivässä hedelmässä tai marjassa, mutta niitä voi olla myös siemenissä itsessään, niiden endospermissä, kuoressa tai embryossa (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, WAREING 1965). Laajasti käsitettynä itämistä estäviä ovat kaikki sellaiset aineet, jotka estävät normaalia metaboliaa. Tällaisia ovat esim. kaikki elolliselle ainekselle myrkylliset yhdisteet suurina väkevyyksinä. Myös nesteen korkea osmoottinen paine saattaa estää itämistä, samoin auksiinit väkevinä konsentraatioina (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963).

Siemenessä tai sitä ympäröivässä materiaalissa ovat itämistä ehkäisevinä aineina usein syanidit, orgaaniset hapot ja fenoliyhdisteet kuten esim. kumariini. Myös K- ja C-vitamiini saattavat estää joissakin tapauksissa itämistä (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, ROHMEDER 1972). Itämistä estävien aineiden teho on erilainen saman kasvilajin eri yksilöidenkin välillä. Niiden vaikutus riippuu hedelmien tai siementen vesisisällöstä, kypsyyssasteesta, varastointiajasta yms.

Havupuista männyn ja kuusen siemenissä on suhteellisen vähän itämistä estäviä aineita. Ne ovat poistettavissa siemenistä yleensä vesihuuhtelulla. Syksyllä varisevilla jalokuusen siemenillä itämistä estävänä aineena on terpentini, jota on runsaasti siemenkuoressa. Terpentini estää siementen itämisen syksyllä heti varisemisen jälkeen, vaikka muut edellytykset itämiselle olisivatkin olemassa. Terpentini haihtuu varastoitaessa siemeniä talven yli (ROHMEDER 1972).

Sangen yleinen kasvukunnassa tavattava itämistä ehkäisevä aine on kumariini, joka on rakenteeltaan aromaattinen, tyydyttämätön laktoni. Kumariini vaikuttaa suoraan siementen hengitysmetaboliaan estäen fosforylaatiota ja epäsuorasti saamalla aikaan muutoksia fosforin käyttökelpoisuudessa. Se saattaa estää joidenkin entsyymien ja joidenkin muiden itämistä säätelevien aineiden muodostusta ja toisten hajoamista (MAYER ja POLJAKOFF-

MAYBER 1963). Estäessään itämisen eräät aineet aiheuttavat siemenille lepotilan, joka voidaan poistaa tietyllä käsittelyllä tai varastoinnilla.

Jo usean vuosikymmenen ajan on pyritty keinollisesti lisäämään siementen itävyyttä. Varsinkin kemikaalien käyttöä tässä tarkoituksessa on tutkittu runsaasti. Yleensä itäminen voidaan saada alkuun kemiallisesti vain sellaisissa siemenissä, jotka eivät ole syvässä lepotilassa. Tällöin voidaan käyttää m.m. kaliumnitraattia, tioureaa ja muita typpiyhdisteitä sekä etyleenijohdannaisia (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, NIKOLAEVA 1969). Näistä vanhimpia, positiivisesta vaikutuksestaan tunnettuja, on kaliumnittraatti, jota on käytetty yleisesti pelto- ja puutarhakasvien siementen käsittelyssä.

Varsin tehokkaaksi se on osoittautunut metsäpuilla tehdyissä kokeissa. KNO_3 (0,5 %:n liuos) voi lisätä heikosti kehittyneiden männynsiementen itävyyttä huomattavasti (BERGMAN 1960).

Kuusen siemeniin KNO_3 :lla ei ole vastaavaa vaikutusta. Kaliumnitraatilla on todettu olevan valoa korvaava vaikutus (BERGMAN 1960, HATANO ja ASAKAWA 1964). Kirjallisuudessa on tietoa, että KNO_3 :lla voidaan tietyssä määrin korvata myös kylmäkäsittelyä (JOHNSON 1946).

Myös sirkkataimen myöhempään kehitykseen KNO_3 :lla on todettu olevan vaikutusta (ELLS 1963, SUHONEN 1973). Muita kaliumsuolaliuoksia on myös kokeiltu, mutta esim. K_2CO_3 :lla on todettu olevan pienempi vaikutus kuin kaliumnitraatilla (SUHONEN 1973).

Kaliumnitraatin teho perustuu sekä kaliumin että nitraatin kasvissa aikaansaamiin vaikutuksiin. Kalium on kasveille välttämätön aktivoitsaan lukuisia entsyymejä. Kasvi- ja eläinkunnasta tunnetaan 46 entsyymiä, joissa tarvitaan täyden aktiivisuuden saavuttamiseksi yksiarvoinen kationi, joka useimmiten on kalium. Erityisen tärkeä kalium on aminohappojen yhdistyessä valkuaisaineiksi. Ilmeisesti se on välttämätön myös glykolyysissä ja hapettavassa fosforylaatiossa (EVANS ja SORGER 1966). Kalium vaikuttaa myös kasvissa plasmokolloidien kolloidikemialliseen rakenteeseen ja sitä kautta epäsuorasti yleensä aineenvaihduntaan (EPSTEIN 1972).

Kaliumnitraatin valoa korvaava vaikutus liitetään joissakin tutkimuksissa nitraattiin (EVENARI 1965). Samoin selitetään, että kaliumnitraatin kypsymättömissä siemenissä aikaansaama itävyyden lisääntyminen olisi nitraatin osuutta (BERGMAN 1960, STOKES 1965).

On myös esitetty oletuksia, että erilaisten epäorgaanisten suolojen päävaikutus itämiseen perustuisi vain niiden ylläpitämään, itämiselle edulliseen osmoottiseen paineeseen liuoksessa. Osmoottinen paine puolestaan säätelee veden imeytymistä siemenen (ELLS 1963). Myös japanilainen YAMAGUCHI (1942) perustaa käsityksensä erilaisten suolojen vaikutuksesta itämiseen niiden veden absorptiossa aiheuttamiin muutoksiin. Hän olettaa,

että veden imeytymiseen vaikuttivat suolojen konsentraation lisäksi niiden laatu ja kationien valenssi sekä liuoksen pH-arvo.

Etyleeni on normaali kasviaineenvaihdunnan tuote, jota syntyy kasvin solukoissa erittäin pieniä määriä. Sen tuotanto on yleensä suurempi solukoissa, jotka sisältävät runsaasti auksiinia (BURG 1968). Sitä on tavattu hedelmissä, siemenissä, kukissa sekä juurissa ja muissa vegetatiivisissa kasvin osissa sekä muutamissa mikrosienissä mm. *Penicillium*- ja *Fusarium*-suvuissa (BURG 1962). Etyleeniä syntyy kasvissa valossa. Fytokromin on todettu voivan säädellä etyleenin tuotantoa kasvin soluissa (ABELES ym. 1967, GALSTON ja DAVIES 1970).

Etyleenin tiedetään lisäävän useiden siementen itävyyttä. Tämä on todettu mm. salaattilla (ABELES ja LONSKI 1968), maapähkinällä (TOOLE ym. 1964) ja joillakin tammi- ja vaahteralajeilla (DEUBER 1931). Kahdessa viimeisimmässä tutkimuksessa etyleenin vaikutuksen on katsottu perustuvan sen lepotilaa poistavaan ominaisuuteen.

Mielenkiintoinen on myös etyleenin kypsyttävä vaikutus sekä hedelmiin (PRATT ja GOESCHL 1969) että siemeniin (BURG 1962, TOOLE ym. 1964). TOOLEN ym. (1964) tutkimuksen mukaan etyleeni edistää täysin kypsien ja lähes kypsien siementen itämistä, mutta sen lisäksi se edistää myös lepotilassa olevien kypsymättömien alkioiden jälkikypsymistä saaden ne itämään hyvin.

Etyleenin vaikutus itävässä siemenessä saattaa perustua sen osuuteen kasvien hormoonimekanismeissa, jolla alkion solukot kontrolloivat ravinnon siirtymistä ympäröivissä solukoissa. Etyleenillä ei ole todistettu olevan vaikutusta entsyymien aktivoitumiseen (JONES 1968).

Etyleenin vaikutusta selvittelevissä kokeissa on käytetty etyleenikaasun (C_2H_4) ohella myös 2-kloorietaanifosforihappoa, jonka kaupallisia nimityksiä ovat esim. »Amchem 66 — 329», »Ethrel» ja »CEP» (PRATT ja GOESCHL 1969). Varhaisimmat etyleenikokeet ovat perustuneet etylenklorhydriinin käyttöön, joka kuitenkin ei täysin vastaa etyleenin vaikutuksia kasvissa (DEUBER 1931, CROCKER ja BARTON 1953), 2-kloorietaanifosforihapon vaikutus perustuu sen kykyyn vapauttaa etyleeni kasvisoluissa vallitsevassa pH:ssa, joka on yleensä yli 4.1 (ANON 1969).

Nykyään on kasveista todettu jo 29 kemiallisesti erilaista gibberelliinihappoa, jotka on numeroitu GA_1 , GA_2 , GA_3 jne. Pääasialliset erot gibberelliinien välillä ovat hiiliatomien lukumäärässä, joita voi olla 19 tai 20, tai OH-ryhmien lukumäärässä. GA_3 , GA_4 , GA_7 ja GA_{14} vaikuttavat ehkä monipuolisimmin kasviin. Varsinkin GA_3 :n ($C_{19}H_{22}O_6$) vaikutusta on tutkittu suhteellisen paljon (LANG 1970).

Gibberelliinin itämistä edistävä vaikutus on havaittu useilla pelto- ja puutarhakasveilla (MAYER ja POLJAKOFF-MAYBER 1963, JONES 1973) sekä puuvartisilla kasveilla (NEKRASOVA 1960, HATANO ja ASAKAWA 1964, THORNHILL 1968). Havupuiden siemeniin gibberelliinillä on ollut sekä itämistä

edistävä että joissakin tapauksissa myös itämistä estävä vaikutus. Se on edistänyt itämistä *Pinus densiflora*- (GOO ja TUTIHASI 1958), *Pseudotsuga menziesii*- (RICHARDSON 1958), *Pinus silvestris*- ja *Picea pungens*-lajilla (GROVER 1962). Se on estänyt itämistä *Pinus strobus*-lajilla (JENKINS 1961).

Gibberelliinillä on ilmeinen kyky aktivoida erilaisia entsyymejä. Se vaikuttaa myös niiden lisääntymiseen kasvissa saaden aikaan itämisen nopeutumisen ja suuremman itävyysprosentin. Se saattaa stimuloida myös sirkkataimien kasvua, koska sen vaikutus entsyymeihin ei rajoitu pelkästään itämisvaiheeseen (RICHARDSON 1958, THORNHILL 1968, NIKOLAEVA 1969).

NIKOLAEVA (1969) on tutkinut erityisesti gibberelliinin vaikutusta lepotilassa oleviin siemeniin. Gibberelliinin vaikutus riippuu siementen itämisbiologiasta ja varsinkin niiden lepotilan laadusta. Se poistaa lievän lepotilan, joka usein on yhteydessä siemenkuoren ominaisuuksiin ja voidaan poistaa myös muulla keinoin esim. kuivavarastoinnilla, valo- tai kylmäkäsitteilyllä. Gibberelliini lisää embryon kasvua sen kehityksen alkuvaiheessa myös syvässä lepotilassa olevissa siemenissä. Lajeilla, joiden siemenlepo on syvä ja alkioit mahdollisesti vaillinaisesti kehittyneitä, siemenlevon katkaisemiseen tarvitaan yleensä sekä lämpö- että kylmästratifiointi. Gibberelliinillä voidaan korvata osittain tai kokonaan lämpöstratifiointi, mutta ei kylmästratifiointia. Se ei siis keskeytä siemenen lepotilaa kylmästratifiointin aikana, jolloin kasvamista ei siemenessä tapahdu. NIKOLAEVAN (1969) johtopäätös onkin, että gibberelliinin kaltaisten aineiden lisääntyminen itämisen lopussa ei ehkä olekaan syy lepotilan päättymiseen, kuten joissakin tutkimuksissa on esitetty, vaan sen vaikutus siemenen perustuu pelkästään sen kasvua lisäävään vaikutukseen.

PRB-8 eli 2(β -kloori — β syanoetyyli) — 6-klooritolueeni on varsin uusi kasvunsäädä. Se saa kasvissa aikaan samantapaisia reaktioita kuin auksiini. Se tulee kasviin helposti joko juurten tai verson kautta tai siemenkuoren läpi. Sen kulkeutuminen kasvissa tapahtuu molempiin suuntiin. PRB-8 lisää juurten kasvua ja edistää siten kasvin ravinnon ja veden ottoa (BUSSCHOTS 1973).

PRB-8:n aktiivinen osa on kloori ja nitriliryhmä ($-C \equiv N$). Jos em. molekyylin rakenneosat korvattaisiin karboksyyliiryhmällä ($-COOH$) niin yhdisteellä ei olisi samaa vaikutusta (VENDRIG 1971).

Auksiinin kaltaisesta vaikutusmekanismista päätellen PRB saattaa kuulua primäärisiin kasvunsääteluihin, joita ovat auksiinin lisäksi mm. gibberelliinit.

Cycocel (CCC) eli (2-kloorietyyli) trimetyyliammoniumkloridi kuuluu sekundäärisiin kasvunsääteluihin, jotka vaikuttavat primääristen kasvunsäätelijöiden biosynteesiin ja toimintaan. Sekundääristen kasvunsäätelijöiden vaikutus kasvin metaboliaan on epäsuora ja heikompi kuin primääristen kasvunsäätelijöiden vaikutus. Niiden käyttöväkevydetkin ovat suuremmat (BRUINSMA 1966).

CCC on tunnettu kasvua hillitsevänä aineena. Sen vaikutuksen on katsottu perustuvan sen gibberelliinisynteesiä estävään vaikutukseen. Sen sijaan se ei ilmeisesti estä gibberelliinin vaikutusta kasviin (KENDE ym. 1963, KHAN ja TOLBERT 1966 b).

Kasvua hidastavat aineet eivät ilmeisesti vaikuta millään lailla itämisen alkamisprosessiin (CATHEY 1964). CCC-käsittelyllä ei ole ollut yleensä sanottavaa vaikutusta siementen itävyyteen. Muutamilla kasveilla kuten porkkanalla ja kaalikasveilla se on vaikuttanut voimakkaasti itämistä ehkäisevästi (KNYPL ja SLUPEKT 1968). CCC:llä käsitellyistä siemenistä on kehittynyt useissa tapauksissa surkastuneita ja matalakasvuisia sirkkataimia (LOWE ja CARTER 1971). CCC:n kasvua hillitsevä vaikutus on voitu kumota kaliumsuolakäsittelyllä (KNYPL ja CHYLINSKA 1972). Kasvunsäätöiden on sanottu lisäävän kasvien resistenssiä kemiallisia ja fysikaalisia muutoksia vastaan (CATHEY 1964). CCC:n on todettu tietyissä olosuhteissa kumoavan itämistä ehkäisevän kumariinin vaikutuksen (KHAN ja TOLBERT 1966 a). Tällöin sen voisi olettaa myös edistävän itämistä.

Vesiliotusta on käytetty pitkään havupuiden siementen esikäsittelemään. Jo FABRICIUS (1926) käytti tätä keinoa parantaakseen kuusen ja männyn siementen itävyyttä. Neuvostoliittolaiset tutkijat ovat myös todenneet vesiliotuksen edistävän muutamien havupuulajien itämistä. Siementen liotusajat vaihtelivat kasvilajeittain: männyllä 8–10 t, kuusella 16–20 t ja lehtikuusella 48 t (Lvov 1964). Koska turvotettujen, kosteiden siementen kylväminen on käytännön olosuhteissa hankalaa, on kokeiltu siementen kuivattamista vesiliotuksen jälkeen. Kuivatus ja sen jälkeen tapahtunut varastointi ei ole alentanut siementen itävyyttä edellyttäen, että ne eivät ole kehittyneet vielä aukeamisasteelle (JAKOVLEV 1971, LÄHDE 1974).

6. YHTEENVETO

Havupuut eroavat siemenmuodostukseltaan koppisiemenistä mm. vaatumavaiheessa, joka viimeainituilta puuttuu. Sen sijaan niillä tsygootin jakautumista seuraa heti solun seinien muodostus. Havupuilla on myös niille ominainen proembryon muodostus, samoin niillä on erilainen endospermin synty. Havupuilla endospermi saa alkunsa haploidisesta protalliumsolukosta, koppisiemenisillä se muodostuu triploidisista soluista.

Havupuilla näyttää puuttuvan koppisiemenisillä esiintyvä itse- ja sukulaispölytyksen estävä järjestelmä. Ainoa tähän viittaava on puun hede- ja emikukkien hiukan eri aikaan tapahtuva avautuminen ja joillakin lajeilla myös kukkien sijainti. Havupuilla on sen sijaan havaittu varsin yleinen embryoabortti, joka eliminoi tehokkaasti itse- ja sukulaishedelmöityksestä syntyneet tsygootit antaen tietä vierashedelmöityksestä syntyneille alkioille.

Luonnon oloissa siemenmuodostus on eri vaiheissaan suuresti riippuvainen ulkoisista olosuhteista. Suomessa tällä on suuri merkitys, sillä maamme ulottuu Etelä-Suomen hyväkasvuisista havu- ja sekametsistä aina Lapin tunturialueille, havumetsävyöhykkeen rajoille saakka, jossa kunnollista siementä saadaan erittäin harvoin. Koska havupuiden siemenmuodostus kestää 2–3 vuotta, tarvitaan useita edullisia vuosia peräkkäin sen onnistumiseksi. Lisäksi kasvukausi maamme pohjoisosissa on niin lyhyt, että siemenet eivät aina ehdi tuleentua ennen talven tuloa eivätkä näin ollen ole täysin kelvollisia tuottamaan luonnon oloissa toimeentulevia taimia. Ihminen on pystynyt auttamaan luontoa tässä asiassa mm. keräämällä runsaasti siementä hyvinä siemenvuosina turvaten siten metsän uudistamisen myös pohjoisilla alueilla.

Siemenen itäminen on se vaihe kehityskierrossa, joka alkaa hedelmäitetystä munasolusta ja päättyy täysin kehittyneeseen, lisääntymiskykyiseen kasviyksilöön. Itäminen ja sen aikana tapahtuva kasvinosien erikoistuminen ovat käänteentekeviä tapahtumia kasvin elämässä. Siemenen kehittymiseen kypsäksi on kulunut kuukausia, joskus jopa vuosia. Itämistapahtuma sen sijaan on lyhyt kestäen usein vain muutaman päivän. Tänä aikana siemenessä tapahtuu lukuisia suuria, samanaikaisia ja peräkkäisiä muutoksia, jotka saavat aikaan siemenen kemiallisen koostumuksen ja ulkonäön muuttumisen.

Siemenen itäminen, kuten kasvin koko kehityskierro, on geneettisesti ohjelmoitu ja ympäristötekijäin säätelemä. Itämisen aikana tulevat ilmi perinnöllisten tekijäin aiheuttamat vauriot, jotka saattavat estää kasvia kehittymästä elinkykyiseksi. Siemen on itämisen aikana herkkä vaurioitumaan, koska sillä ei enää ole kuiville siemenille ominaista vastustuskykyä. Ympäristöolosuhteiden ankaruus ja niiden äkillinen vaihtelu saattavat aiheuttaa vakavia häiriöitä monimutkaisen itämistapahtuman mekanismiin ja saada aikaan syntyneen taimen kuoleman.

7. KIRJALLISUUSLUETTELO

- ABELES, F., HOLM, R. & GAHAGAN, H. 1967. Phytocontrol of ethylene production. *Pl. Physiol.* 42, 1: 9.
- ABELES, F. & LONSKI, J. 1968. Stimulation of lettuce seed germination by ethylene. *Pl. Physiol.* 44,2: 277–280.
- ADAMS, W. R. 1934. The influence of soil temperature on the germination and development of white pine seedlings. *Bull. Vermont Agric. Exp. Stat.* 379.
- ANDERSSON, E. 1965. Cone and seed studies in Norway spruce. *Stud. For. Suec.* 23: 3–214.
- ANON, 1966. International rules for seed testing. *Proc. Int. Seed Test. Ass.* 31,4: 522–690.
- ANON, 1969. Ethrel. Amchem technical service data sheet April 1969, 63 s.
- ASAKAWA, S. 1955. Hastening the germination of *Pinus koraiensis* seeds. *J. Jap. For. Soc.* 37, 4: 127–132.

- ASAKAWA, S. 1956. On the water absorption by *Pinus koraiensis* seeds. J. Jap. For. Soc. 38: 125–129 (Ref. Hatano, K. & Asakawa, S. 1964).
- » — & INOKUMA, T. 1961. Light sensitivity in the germination of *Pinus thunbergii* and *Picea glehnii* seeds. J. Jap. For. Soc. 43: 331–335 (Ref. Hatano, K. & Asakawa, S. 1964).
- ASPLUND, K., LÄHDE, E. & NUMMINEN, E. 1973. Vajaasti kypsyyneen männyn siemenen kehitys käpyjen varastoinnin aikana. Summary: On the development of incompletely ripened seeds of Scots pine in cones under storage. Folia For. 185.
- BARNER, H. & CHRISTIANSEN, H. 1960. The formation of pollen, the pollination mechanism and determination of most favourable time for controlled pollination in *Larix*. Silvae Genet. 9: 1–11.
- » — 1962. The formation of pollen, the pollination mechanism and determination of most favourable time for controlled pollination in *Pseudotsuga menziesii*. Silvae Genet. 11: 89–102.
- BARTON, L. 1961. Experimental seed physiology at Boyce Thompson Institute for plant research Inc., Yonkers, N. Y., USA 1924–1961. Proc. Int. Seed Test. Assoc. 26, 4: 561–596.
- BERGMAN, F. 1960. Försök att öka gröningsenergin och grobarheten hos skogsfrö. Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift 58, 1: 15–36.
- BERLYN, G. 1962. Developmental patterns in pine polyembryony. Amer. J. Bot. 49: 327–333.
- » — 1967. The structure of germination in *Pinus lambertiana*. Yale Univ. Sch. Forest., Bull. 71 (Ref. Berlyn, G. 1972).
- » — 1972. Seed germination and morphogenesis. Seed Biology I: 223–312 (ed. T. T. Kozłowski), New York.
- BROWN, R. 1965. Physiology of seed germination. Encycl. Plant Physiol. 15, 2: 894–908.
- BRUINSMA, J. 1966. Plant growth regulators: Toys and tools. Meded. Rijksfac. Land Wetensch. Gent. 31: 343–369.
- BUCHHOLZ, J. 1946. Volumetric studies of seeds, endosperms and embryos in *Pinus ponderosa* during embryonic differentiation. Bot. Gaz. 108, 2: 232–244.
- BUCHINGER, A. 1932. Welchen Anteil haben Embryo und Endosperm an der Saugkraft der Getreidefrüchte? Proc. Int. Seed Test. Assoc. 4: 46–64.
- BURG, S. 1962. The physiology of ethylene formation. Ann. Rev. Plant Physiol. 13: 265–302.
- » — 1968. Ethylene, plant senescence and abscission. Pl. Physiol. 43, 9: 1503–1511.
- BUSSCHOTS, A. 1973. Possibilities of Orthonil on ornamental plants. Acta Horticulturae 31: 89–94.
- CAMEFORT, H. 1968. Cytologie de la fécondation et de la proembryogénèse chez quelques gymnospermes. Bull. Soc. Bot. Fr. 115: 137–160.
- » — 1969. Development du microgametophyte chez le *Pinus sylvestris* entre la méiose et la fécondation. Rev. Cytol. Biol. Veg. 32: 121–128.
- CATHEY, H. M. 1964. Physiology of growth retarding chemicals. Ann. Rev. Pl. Physiol. 15: 271–302.
- CAYFORD, J. & WALDRON, R. 1965. Multiple Jack pine seedlings. Can. J. Bot. 43: 481–482.
- CHING, T. 1963. Change of chemical reserves in germinating Douglas fir seed. For. Sci. 9: 226–231.
- » — 1966. Compositional changes of Douglas fir seeds during germination. Pl. Physiol. 41, 8: 1313–1319.
- » — 1972. Metabolism of germinating seeds. Seed Biology II: 103–218 (Ed. T. T. Kozłowski), New York.
- » — & CHING, T. 1962. Physical and physiological changes in maturing Douglas fir cones and seed. For. Sci. 8: 21–31.

- CROCKER, W. & BARTON, L. 1953. Physiology of seeds. 267 s. Waltham.
- DEUBER, S. B. 1931. Chemical treatments to shorten the rest period of tree seeds. Science 73: 320–321.
- DOGRA, P. 1967. Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in *Pinaceae*. Stud. For. Suec. 45: 1–97.
- DOYLE, J. 1945. Development lines in pollination mechanism in the coniferales. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 24: 43–62.
- EHRENBERG, C., GUSTAFSSON, Å., PLYM FORSHELL, C. & SIMAK, M. 1955. Seed quality and the principles of forest genetics. Hereditas 41: 291–366.
- ELLS, J. E. 1963. The influence of treating tomato seed with nutrient solutions on emergence rate and seedling growth. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 83: 684–687.
- EPSTEIN, E. 1972. Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. 412 p. New York.
- EVANS, H. & SORGER, G. 1966. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. Ann. Rev. Pl. Physiol. 17: 47–76.
- EVENARI, M. 1965. Physiology of seed dormancy, afterripening and germination. Proc. Int. Seed Test. Ass. 30, 1: 49–71.
- FABRICIUS, L. 1926. Ein Versuch mit Samenstimulation. Forstw. Centr. bl. 48: 113–119.
- GALSTON, A. & DAVIES, P. 1970. Control mechanisms in plant development. 184 s. New Jersey.
- GOO, M. 1952. When cell division begins in germinating seeds of *Pinus thunbergii*. J. Jap. For. Soc. 34: 3 (Ref. Mayer, A. & Poljakoff-Mayber, A. 1963).
- » — 1956. A physiological study of germination of coniferous seed by the application of water absorption curve. Bull. Tokyo Univ. Forests 51: 159–236.
- » — & NEGISI, K. 1952. Changes of reserve foods in seeds of Kuromatu (*Pinus thunbergii*) during the course of germination. Bull. Tokyo Univ. Forests 43: 83–89.
- » — & TUTIHASI, H. 1958. Hastening the germination of *Pinus densiflora* seeds by gibberellin. J. Jap. For. Soc. 40: 509–511.
- GROVER, R. 1962. Effect of gibberellin acid on seed germination of elm, Scotch pine, Colorado and white spruce. For Sci 8: 187–190.
- HABER, A. & LUIPPOLD, H. 1960. Separation of mechanisms initiating cell division and cell expansion in lettuce seed germination. Pl. Physiol. 35, 2: 169–173.
- HAGEM, O. 1917. Furuens og granens frøsaetning i Norge. Medd. Vestlandets Forstl. Fors. stat. 1, 2: 1–188. (Ref. Andersson, E. 1965).
- HAGNER, S. 1965. Om fröproduktion, fröträdsval och plantuppslag i försök med naturlig förnygring. Stud. For. Suec. 27: 1–43.
- HASEGAWA, M., TAKAYAMA, M. & SHIROYA, T. 1951. Carbohydrates in seeds. Kagaku (Tokyo) 21: 593–594 (Ref. Hatano, K. & Asakawa, S. 1964).
- HATANO, K. & ASAKAWA, S. 1964. Physiological processes in forest tree seeds during maturation, storage and germination. Int. Rev. For. Res. 1: 279–323.
- HEIKINHEIMO, O. 1937. Metsäpuiden siementämiskyvystä. Metsäntutk. lait. Julk. 24, 4: 1–53.
- HUSS, E. 1953. Om behandling av barrträdens kott och frö. Medd. Statens skogsforskningsinstitut. Serien uppsatser 27: 1–12.
- HUSTICH, I. 1948. The Scots pine in northernmost Finland. Acta Bot. Fenn. 42: 51–56.
- JAKOVLEV, R. P. 1971. Podsušivaniye nabuhših semjan sosny pri predposevnoi podgotovke. Sb. nautšno issledovatel'skikh rabot po lenomu hozjaistvu, vyp. XIII.
- JENKINS, M. E. 1961. The effect of gibberellin on the germination of eastern white pine. J. For. 59: 210–211.
- JIRGENSONS, B. 1958. Organic colloids. (Ref. Mayer, A. & Poljakoff-Mayber, A. 1963).
- JOHNSON, L. P. 1946. Effects of chemical treatments on the germination of forest tree seeds. For. Chron. 22: 17–24.

- JOHNSTONE, G. 1940. Further studies on polyembryony and germination of polyembryonic pine seeds. *Amer. J. Bot.* 27, 9: 808—811.
- JONES, R. L. 1968. Ethylene enhanced release of α -amylase from barley aleurone cells. *Pl. Physiol.* 43, 3: 442—444.
- » — 1973. Gibberellins: their physiological role. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 24: 571—598.
- KARDELL, L. 1973. Tallfröstudier i Norrland. 1. Studier över tallens (*Pinus silvestris* L.) frö och kottmognad i södra Västerbottens inland. 104 s. Stockholm.
- KATSUTA, M. 1959. Physiological studies of ripening and germinating processes of Pine seeds I. *Bull. Tokyo Univ. Forests* 55: 125—159.
- » — 1961. The breakdown of reserve protein of pine seeds during germination. *J. Jap. For. Soc.* 43, 7: 241—244.
- » — 1961. The synthesis of reserve protein in ripening pine seeds. *J. Jap. For. Soc.* 43, 5: 157—161.
- KENDE, H., NINEMANN, H. & LANG, A. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis in *Fusarium moniliforme* by Amo 1618 and CCC. *Naturwiss.* 50: 599—600.
- KHAN, A. & TOLBERT, N. E. 1966 a. Light controlled Cycocel reversal of coumarin inhibition of lettuce seed germination and root growth. *Physiol. Plant.* 19: 76—80.
- » — 1966 b. Inhibition of lettuce seed germination and root elongation by derivatives of auxin and reversal by derivatives of Cycocel. *Physiol. Plant.* 19: 81—86.
- KNYPL, J. S. & CHYLINSKA, K. M. 1972. The inhibitory effect of (2-chloroethyl)-trimethyl ammonium chloride on chlorophyll and protein synthesis in lettuce cotyledons and its reversal by potassium. *J. Exp. Bot.* 23, 75: 525—529.
- » — & SLUPEKT, T. 1968. Growth retardants in relation to the germination of seeds. Part II. Comparative analysis of the course of germination in seeds treated with (2-chloroethyl)-trimethyl ammonium chloride. *Roczn. Nauk. rol., Ser. A.* 94: 233—249.
- KOLLER, D. 1972. Environmental control of seed germination. *Seed Biology II: 1—101.* (Ed. T. T. Kozlowski). New York.
- KONAR, R. 1962. Some observations on the life history of *Pinus gerardiana*. *Phytomorphology* 12: 196—201.
- » — & OBEROI, Y. 1969. Studies of the morphology and embryology of *Podocarpus gracilior*. *Beitr. Biol. Pfl.* 45: 329—376.
- KOSKI, V. 1971. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus silvestris*. *Metsäntutk. lait. Julk.* 75, 3: 1—30.
- KUJALA, V. 1927. Tutkimuksia männyn ja kuusen siemenen rakenteesta ja itävyydestä Suomessa. *Metsäntutk. lait. Julk.* 12, 6: 69—106.
- LANG, A. 1965. Effects of some internal and external conditions on seed germination. *Encycl. Pl. Physiol.* 15, 2: 848—893.
- » — 1970. Gibberellins: structure and metabolism. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 21: 537—570.
- LOENING, U. 1968. RNA structure and metabolism. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 19: 37—70.
- LOOBY, W. & DOYLE, J. 1942. Formation of gynospore, female gametophyte and archegonia in *Sequoia*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* 23: 35—56.
- LOWE, L. B. & CARTER, O. G. 1971. A comparative study of two methods of applying CCC (2 chloroethyl) trimethyl ammonium chloride to wheat. *Exp. Agr. Anim. Husbandry* 11, 48: 45—47.
- LVOV, P. N. 1964. *Praktičeskoje posobije taježnomu lesovodu.* 152 s. Moskva.
- LÄHDE, E. 1974. The effect of seed-spot shelters and cold stratification on germination of pine (*Pinus silvestris* L.) seed. *Selostus: Kylvösuojan ja kylmästratifioidin vaikutus männyn siemenen itämiseen.* *Folia For.* 196.
- MAHESWARI, P. & SINGH, H. 1967. The female gametophyte of gymnosperms. *Biol. Rev.* 42: 88. (Ref. Singh, H. & Johri, B. 1972).
- MCWILLIAM, J. & MERGEN, F. 1958. Cytology of fertilization in *Pinus*. *Bot. Gaz.* 119, 4: 246—249.
- MAYER, A. & POLJAKOFF-MAYBER, A. 1963. The germination of seeds. 236 s. Oxford.
- NAGAO, A. & ASAKAWA, S. 1963. Light-sensitivity in the germination of *Abies* seeds. *J. Jap. For. Soc.* 45: 375—377. (Ref. Hatano, K. & Asakawa, S. 1964.)
- NEKRASOVA, T. V. 1960. The effect of gibberellic acid on seed germination and seedling growth of fruit trees. *Fiziol. Rast.* 7: 106—109. (Ref. Hort. Abstr. 31: 34).
- NIKOLAeva, M. G. 1969. Physiology of deep dormancy in seeds. 220 s. Jerusalem.
- NORDSTRÖM, L. 1955. Vår försörjning med tallfrö med särskild hänsyn tagen till Norrlands höjdlägen. *Norrlands Skogsvårdsförbunds tidskrif.* 1: 101—160.
- NYMAN, B. 1963. Studies on the germination in seeds of Scotch pine (*Pinus silvestris* L.) with special reference to the light factor. *Stud. For. Suec.* 2: 1—164.
- OWENS, J. & SMITH, F. 1964. The initiation and early development of the seed cone of Douglas fir. *Can. J. Bot.* 42: 1031—1047.
- PETTIT, J. 1966. A new interpretation of the structure of the megaspore membrane in some gymnospermous ovules. *J. Linn. Bot. Soc.* 59: 253—264.
- PRATT, H. & GOESCHL, J. 1969. Physiological roles of ethylene in plants. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 20: 541—584.
- REDISKE, J. 1961. Maturation of Douglas fir. A biochemical study. *For. Sci.* 7: 204—213.
- RENVALL, A. 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der sog. partiellen Variabilität der Kiefer. *Acta For. Fenn.* 3, 1: 1—179.
- RICHARDSON, S. 1958. Radicle elongation of *Pseudotsuga menziesii* in relation to light and gibberellic acid. *Nature* 181: 429—430.
- ROHMEDER, E. 1972. *Das Saatgut in der Forstwirtschaft.* 273 s. Hamburg und Berlin.
- ROY COWDHURY, C. 1961. The morphology and embryology of *Cedrus deodra*. *Phytomorphology* 11: 283—304.
- » — 1962. The embryogeny of conifers. A review. *Phytomorphology* 12: 313—338.
- RUGE, U. 1966. *Angewandte Pflanzenphysiologie.* 408 s. Berlin.
- SARVAS, R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*. *Metsäntutk. lait. Julk.* 53, 4: 1—198.
- » — 1964. *Havupuut.* 518 s. Porvoo.
- » — 1965. Metsäpuiden vuotuinen periodi. *Suom. Tiedekat. Esit. ja Pöytäk.* 1965. 239—259.
- » — 1968. Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. *Metsäntutk. lait. Julk.* 67, 5: 1—84.
- » — 1973. Dormansi I ja sen pituuden kokeellinen määrittäminen. *Metsäntutkimuslaitos. Metsänviljelyn koeaseman tiedonantoja* 9: 27—33.
- SASAKI, S. & BROWN, G. 1969. Changes in nucleic acid fractions of seed components of red pine during germination. *Plant Physiol.* 44, 12: 1729—1733.
- SCHNARF, K. 1933. *Embryologie der Gymnospermen.* *Handbuch der Pfl. anatomie X,* 2: 1—303.
- SINGH, H. & JOHRI, B. 1972. Development of gymnosperm seeds. *Seed Biology I: 21—75.* (ed. T. T. Kozlowski). New York.
- SKENE, M. 1947. *The biology of flowering plants.* London. (Ref. Berlyn, G. 1972).
- STANLEY, R. 1958. Cross respiratory and water uptake patterns in germinating sugar pine seed. *Physiol. Plant* 11: 503—515.
- STOKES, P. 1965. Temperature and seed dormancy. *Encycl. Pl. Physiol.* 15, 2: 746—803.
- SUHONEN, I. 1972. Taimettumalustassa olevien ravinteiden vaikutuksesta kurkun ja tomaatin sirkkataimien kehitykseen. *Maatal.tiet.aikak.* 44: 171—181.
- TEPPER, H. 1962. Ontogeny and histochemistry of the shoot apex of seedlings of *Pinus ponderosa*. Ph.D. Thesis, Univ. of California, Davis. (Ref. Berlyn, G. 1972).

- TEPPER, H. 1964. Ontogeny of the shoot apex of seedlings of *Pinus ponderosa*. Amer. J. Bot. 51, 8: 859—865.
- THORNHILL, H. 1968. Propagation of woody ornamentals by seeds. Amer. Nurseryman CXXVII, 6: 88—89.
- TOOLE, E. 1942. The transformations and course of development of germinating maize. Amer. J. Bot. 11: 325—350.
- TOOLE, E. H. 1961. The effect of light and other variables on the control of seed germination. Proc. Int. Seed Test. Ass. 26, 4: 659—673.
- TOOLE, V. K., TOOLE, E. H., HENDRICKS, S. B., BORTHWICK, H. A. & SNOW, A. G. Jr. 1961. Responses of seeds of *Pinus virginiana* to light. Pl. Physiol. 36: 285—290.
- * — TOOLE, E. H., BORTHWICK, H. A. & SNOW, A. G. Jr. 1962. Responses of seeds of *Pinus taeda* and *P. strobus* to light. Pl. Physiol. 37: 228—233.
- TORREY, J. 1967. Development in flowering plants. 184 s. New York.
- TUTIN, T., HEYWOOD, V., BURGESS, N., VOLENTINE, D., WALTERS, S. & WEBB, D. 1964. Flora europaea I: 29—39. Cambridge.
- WAREING, P. F. 1965. Endogenous inhibitors in seed germination and dormancy. Encycl. Pl. Physiol. 15, 2: 909—924.
- VENDRIG, J. C. 1971. α -chloro- β (3-chloro-O-tolyl) propronitrile, a new synthetic auxin. Nature 234, 5331: 557—558.
- WETTSTEIN, R. 1933. Handbuch der systematischen Botanik. 537 s. Leipzig und Wien.
- WHITE, A., HANDLER, P. & SMITH, E. 1964. Principles of biochemistry. 1106 s., 3 rd Ed., Tokyo.
- VOLD, B. & SYPHERD, P. 1968. Changes in soluble RNA and ribonuclease activity during germination of wheat. Pl. Physiol. 43, 8: 1221—1226.
- WOODSTOCK, L. & GRABE, D. 1967. Relationship between seed respiration during imbibition and subsequent seedling growth in *Zea mays*. Pl. Physiol. 42, 8: 1071—1076.
- YAMAGUCHI, S. 1942. Physiological studies on the germination of yezo spruce seed. J. Fac. Agric. Hokkaido imp. Univ. XLVIII, 1: 1—14.
- YEMM, E. 1965. Respiration of plants and their organs. Plant Physiology IV A: 231—310.

SUMMARY:

DEVELOPMENT AND GERMINATION OF THE SEEDS OF CONIFERS ACCORDING TO LITERATURE

Conifers, with regard to the development of their seeds, differ from angiosperms in, for example, the free nuclear phase, which does not occur in the latter. In conifers the division of the zygote takes place immediately after the cell wall has been formed, and the conifers also have a proembryonal development characteristic of this category of plants. Likewise, they differ from other plants with respect to the formation of the endosperm. In the case of conifers the endosperm develops from the haploid prothallial tissue, whereas, in angiosperms, it is formed by triploid cells.

Contrary to the angiosperms, it seems that the conifers do not have a system controlling self-pollination and inbreeding. The only thing pointing to the existence of something in this direction is the fact that male and female flowering

take place at slightly different times. In some species, further, the location of the male and female flowers diminishes the risk of selfing. On the other hand, it has been found that the conifers in many cases have developed an embryo abortion, which efficiently eliminates the zygotes formed after self-pollination and inbreeding, thus making the road free for embryos formed after cross pollination.

Under natural conditions the different stages of seed formation are highly dependent on external factors. In Finland, because the country stretches from regions with highly productive coniferous and mixed forests in the south to the northern limit of coniferous trees in Lapland, where usable seed is produced extremely rarely, external conditions are of particular importance. As the seed formation of conifers takes some 2—3 years, several favorable years are required subsequently in order that a seed crop be successfully produced. Furthermore, the growing season is so short in the northern parts of Finland that the seeds are not always ripe when the winter begins, and consequently, not fully capable of producing seedlings able to survive under the prevailing natural conditions. In this respect man has been able to help nature, for example, by collecting great amounts of seeds during good years, thus securing reforestation even in the northern parts of the country.

Germination of the seeds and the subsequent differentiation of the various parts of a plant are epochal processes in its life. It takes months, and sometimes even years, until the seeds are ripe. Germination, on the other hand, is a process of short duration, often taking only a few days. During this time the plant undergoes a large number of simultaneous and successive changes which reform the chemical composition and external appearance of the seeds.

The germination of seeds, as the entire cycle of development of a plant, is genetically programmed and ruled by environmental factors. Possible damages depending on genetical factors, which may arrest the development of the plant into a viable individual, are brought about in the phase of germination. During this phase, the seeds are also exposed to damages because of the lack of durability possessed by dry seeds. Hard environmental conditions and sudden changes in the external factors may lead to severe damages to the complex mechanism of the germination process which, in turn, may kill the plant.