

# NÄKÖKOHTIA PUUSTON TIHEYDEN JA PUIDEN KOON VÄLISESTÄ SUHTEESTA

SEPPO KELLOMÄKI ja TIMO NEVALAINEN

Summary

ON RELATIONSHIP BETWEEN STAND DENSITY AND TREE SIZE

Saapunut toimitukselle 20. 11. 1983

Tutkimuksessa on tarkasteltu kahta Japanissa kehitettyä kasvuston sisäisen kehityksen mallia: Competition-Density- ja  $3/2$ -potenssimalleja. Jälkimmäistä mallia sovellettiin männyn, kuusen ja koivujen kasvu- ja tuotossarjoihin. Tämä osoitti puuston tiheyden ja puiden keskitilavuuden välillä vallitsevan puuston kehitysvaiheesta riippumattoman yksinkertaisen suhteen, jossa puiden keskitilavuus muuttui verrannollisesti puuston tiheyden potenssiin  $-1,7$   $-2,2$  puulajista ja kasvupaikasta riippuen. Riippuvuus oli periaatteessa samanlainen kuin em. potenssimallissa, joka kuvaa Competition-Density-mallin sulkeutunutta puustoa edustavaa erikoistapausta.

## 1. JOHDANTO

Kasviekologian tärkeitä peruskysymyksiä on kasviyksilöiden välinen kilpailu ja siihen vaikuttavat tekijät. Eräs tärkeimpiä kilpailuun vaikuttavia tekijöitä on kasvuston tiheys eli kasviyksilöiden käytettävissä olevan tilan suuruus, sillä se vaikuttaa kasviyksilöiden käytettävissä olevan valon, veden ja ravinteiden määrään. Tiedetään, että kasvutekijöiden saatavuus yleensä heikkenee kasvuston tiheyden suurenneessa. Tämän vuoksi myös kasviyksilöiden kasvu ja biomassan kertymä vähenevät kasvuston tihentyessä.

Kasvuston tiheyden vaikutusta kasviyksilöiden väliseen kilpailuun on kuvattu erilaisilla empiirisillä ja matemaattisilla malleilla. Tunnetuimpia tämän alan matemaattisia malleja ovat Japanissa kehitetyt "Competition-Density"-malli sekä sen johdannainen "Yield-Density"-malli. (Kira ym. 1953, Shinozaki ym. 1956). Samaan tarkoitukseen käytetään myös kasvuston luontaista harventumista kuvaavaa  $3/2$ -potenssimallia (Yoda ym. 1963). Potenssimalli on empiirinen, joskin se tulkinnallisesti muistuttaa teoreettisesti johdettavia "Competition-Density"- ja "Yield-Density"-malleja. Itse asiassa  $3/2$ -potenssimalli on "Competition-Density"-mallin

erikoistapausta, joka edustaa sulkeutuneita kasvustoja.

Kaikki em. mallit kuvaavat kasvuston tiheyden vaikutusta kasviyksilöiden kokoon, jota käytetään kasvuston sisäisen kilpailun mittana. Samaan tarkoitukseen voidaan käyttää myös kasvien eri osien mittoja, esimerkiksi puiden rungon tilavuutta tai oksien massaa. Erilaisten mittalukujen käyttö antaa varsin samanlaisia tuloksia, jotka osoittavat kasvin rakenteen ja rakenteen allometristen suhteiden olevan kiinteässä yhteydessä kasvuston tiheyteen. Mallit näyttävät soveltuvan sekä puuvartisten että muiden kasvien populaatiotiheyden sekä kasvien koon tai tuotoksen välisten suhteiden kuvaukseen (Mohler ym. 1978).

Tämän työn tarkoituksena on kuvata "Competition-Density" ja  $3/2$ -potenssimalleja sekä niiden ominaisuuksia. Mallien soveltuvuutta metsäpuiden populaatorakenteen kuvauksessa tutkitaan kirjallisuudesta saadun aineiston perusteella. Tarkastelussa "Competition-Density"-mallia kutsutaan kertymämalliksi siinä käytetyn mittaluvun mukaan. Vastaavasti  $3/2$ -potenssimallia kutsutaan lyhyiden vuoksi potenssimalliksi.

## 2. KASVUSTON TIHEYDEN VAIKUTUS BIOMASSAN KERTYMÄÄN

### 2.1. Kertymämalli

Kasvuston sisäisen kilpailun vaikutuksia kuvataan tavallisesti kasvin koon tai tuotoksen sekä kasvuston tiheyden suhteella. Tämä on tavallisesti hyperbolinen, ja sitä voidaan kuvata seuraavalla yhtälöllä (Kira ym. 1953)

$$(1) \quad w_0^a = K,$$

missä  $w$  tarkoittaa kasvin kokoa, esimerkiksi massaa,  $q$  kasvuston tiheyttä sekä  $a$  ja  $K$  vakioita, joiden suuruus riippuu mm. kasvun kestosta. Tämän lisäksi  $K$  on suuruudeltaan lajikohtainen.

Mallin (1) ominaisuuksia on havainnollistettu kuvassa 1. Siitä voidaan tehdä seuraavat päätelmät (Shinozaki ja Kira 1956):

- Kasvien kasvaessa regressiosuoran jyrkkyys kasvaa samalla, kun riippuvuus kattaa entistä suuremman tiheysvaihtelun lukuunottamatta kaikkein alhaisempia kasvuston tiheysarvoja.
- Riittävän pitkän ajan kuluttua regressiosuoran kulma saavuttaa arvon  $45^\circ$  eli suoran gradientti saa arvon  $-1$ , kuten kertymämalli edellyttää.
- Vakio  $a$  kasvaa suurin piirtein lineaarisesti ajan funktiona tasaantuen kuitenkin ajan ( $t$ ) saadessa riittävän suuria arvoja. Täten

$$(2) \quad t = 0 \quad a = 0 \\ t \rightarrow \infty \quad a \rightarrow 1$$

- Kun vakion  $a$  arvo on suuruudeltaan suurin piirtein yksi, ei regressiosuoran gradientti enää muutu, vaan suora kohoaa ylöspäin gradienttiltaan muuttumattomana.

Edellä kuvatun kertymämallin mukaan kasvuston suuri tiheys merkitsee pienempää keskimääräistä yksilökokoa kuin pieni kasvuston tiheys, kuten empiiristen kokeiden perusteella tiedetään.

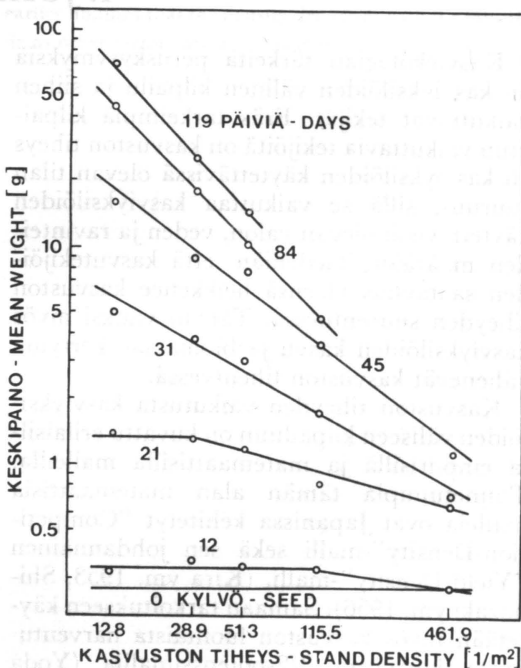
Vakio  $a$ :n yhtälössä (1) voidaan tulkita ilmaisevan kasvuyksilön käyttämän tilan suuruutta ja täten kasvuyksilöiden välisen kilpailun voimakkuutta. Tällöin parametrin itseisarvon kasvaminen kasvuston kehittyessä ilmaisee kasvutekijöiden hyödynnysasteen kasvua ja lisääntyvää kilpailua kasvutekijöistä.

Kiran ym. (1953) mukaan vakion  $a$ :n itseisarvon lisääntymistä voidaan estimoida seuraavasti.

$$(3) \quad a = m \log t + n,$$

missä  $t$  tarkoittaa kylvöstä tai istutuksesta kuluneen ajan pituutta sekä  $m$  ja  $n$  ovat parametreja. Kasvuston sulkeutuessa  $a$ :n itseisarvo lähestyy yhtä ja kasvuyksilöiden välinen kilpailu saavuttaa maksiminsa. Tällöin  $a$ :n arvo on riippumaton kasvuston iästä, ja kilpailusuhteet kasvuston jäsenten välillä tasapainoisia (vrt. myös West ja Borough).

Kiran ym. (1953) esittämä kertymämalli on esitetty eri muodoissa. Tunnetuimpia niistä on Shinozakin ja Kiran (1956) esittämä tiheysvaikutusten logistinen teoria, jossa edellä esitetty potenssiyhtälö on korvattu



Kuva 1. Soijapapuyksilöiden keskipainon kehitys kylvöstä kuluneen ajan ja kasvuston tiheyden funktiona (Kira ym. 1953).

Fig. 1. Relationship between mean plant weight and stand density at each stage of growth of soybean (Kira et al. 1953).

yleisestä logistisesta kasvumallista johdetuilla käänteisyyhtälöllä

$$(4) \quad \frac{1}{w} = Aq + B$$

missä  $A$  ja  $B$  ovat ajan suhteen muuttuvia vakioita. Näiden arvot muuttuvat ajan suhteen seuraavasti

$$(5) \quad t = 0 \rightarrow \infty \quad \begin{cases} A = 0 \rightarrow \text{vakio} \\ B = \frac{1}{w_0} \rightarrow \text{vakio} \\ w_0 = w_a = 0 \end{cases}$$

Yhtälössä (4) vakio  $A$  tarkoittaa kertymäfunktion gradienttia sekä vakio  $B$  kasvin kokoa vastaavana ajankohtana. Kun mallissa (4) tiheys  $q = 0$ , niin  $\frac{1}{w}$  saa arvon  $B$  ( $\frac{1}{w} = B$ ), joka ilmaisee suurinta mahdollista kasvin kokoa, kun kasvuston tiheys on olematon. Kun tiheys toisaalta kasvaa eli  $q \rightarrow \infty$ , niin  $\frac{1}{w} = Aq$ , mikä ilmaisee kasvuyksilön koon suurella kasvuston tiheydellä.

Yhtälöt (1) ja (4) kuvaavat kasvuston tiheyden vaikutusta kasvuyksilön kokoon. Niissä esitettyä periaatetta voidaan soveltaa myös koko kasvuston tuotoksen ja kasvuston tiheyden välisen suhteen kuvaamiseksi. Yhtälöä (1) vastaavasti voidaan kirjoittaa

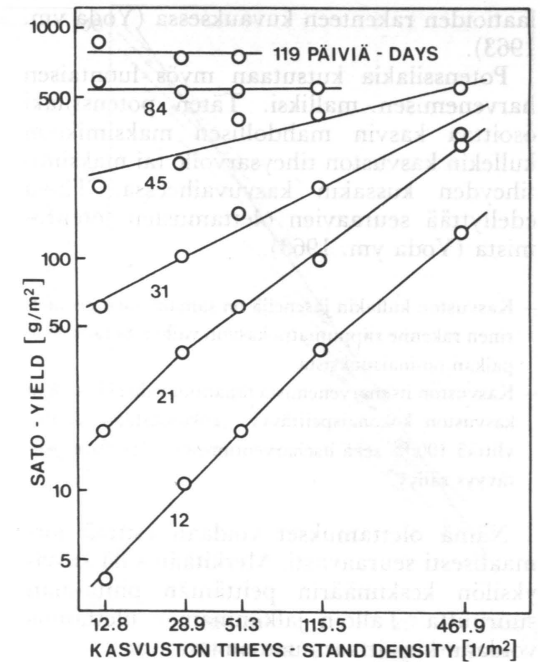
$$(6) \quad Yq^{a-1} = K,$$

missä  $Y$  tarkoittaa kasvuston kokonaistuotosta, esimerkiksi massan kertymää, pinta-alayksikköä kohti. Sama asia voidaan ilmaista myös käänteisfunktiona

$$(7) \quad \frac{1}{Y} = B/q + A,$$

missä  $A$  ja  $B$  ovat ajan suhteen muuttuvia parametreja.

Yhtälöiden (6) ja (7) kuvaaman "Yield-Density"-lain mukaan kasvuston tuotos on sitä suurempi mitä tiheimmää kasvustosta on kysymys (kuva 2). Näin on erityisesti kasvun alkuvaiheessa. Kasvuston varttuessa erot eri tiheyksien välillä pienenevät, ja esimerkiksi tapauksessa tiheyden vaikutus lopulta katoaa. Tällä perusteella "Yield-Density"-lakia usein kutsutaan vakioisen tuotoksen laiksi. Se ilmaisee täysin kehittyneen kasvuston tuotoksen olevan riippumattoman kasvuston tiheydestä, sillä kasvuston harveneminen korvautuu suuremmalla yksilötuotoksella.



Kuva 2. Soijapavun sato kasvuston tiheyden ja ajan funktiona (Kira ym. 1953).

Fig. 2. Yield-density effect in soybean stands (Kira et al. 1953).

### 2.2. Potenssimalli

Kertymämalli sopii parhaiten tilanteeseen, missä kasvustot ovat samanikäisiä ja ainoastaan kasvuston tiheys vaihtelee. Täten kertymämalli osoittaa, miten tiheys vaikuttaa joko tuotokseen tai kasvin kokoon ajan funktiona. Mallit soveltuvat erityisen hyvin tarkoin säädellyissä koeolosuhteissa tuotetun aineiston analysoimiseksi.

Jos aineiston ominaisuudet poikkeavat edellä kuvatusta, voidaan aineistoa pyrkiä kuvaamaan potenssimallin avulla. Potenssimallia voidaan kuvata seuraavasti

$$(8) \quad w = cq^k,$$

missä  $c$  on lajikohtainen vakio sekä  $k$  lajista riippumaton vakio, jonka arvo on likimain  $-1,5$  (tai  $-3/2$ ). Potenssimalli on puhdas empiirinen malli, joka kuvaa eri ikäisten kasvustojen keskinäisiä suhteita. Malli soveltuu paitsi samanlaisissa olosuhteissa kasvavien myös erilaisissa olosuhteissa kasvavien popu-

laatioiden rakenteen kuvauksessa (Yoda ym. 1963).

Potenssilakia kutsutaan myös luontaisen harvenemisen malliksi. Täten potenssilaki osoittaa kasvin mahdollisen maksimikoon kullekin kasvuston tiheysarvolle tai maksimitiheyden kussakin kasvuvaiheessa. Tämä edellyttää seuraavien olettamusten toteutumista (Yoda ym. 1963).

- Kasvuston kullakin jäsenellä on samanlainen geometrinen rakenne riippumatta kasvun vaiheesta tai kasvupaikan ominaisuuksista.
- Kasvuston itseharvenemista tapahtuu vain silloin, kun kasvuston kokonaispeittävyys (kokonaistilan käyttö) ylittää 100 % sekä itseharvenemisessä 100 %:n peittävyys säilyy.

Nämä olettamukset voidaan esittää formaalisesti seuraavasti. Merkitään  $s$ :llä kasviyksilön keskimäärin peittämän pinta-alan suuruutta. Tällöin jälkimmäinen olettamus voidaan kirjoittaa muotoon

$$(9) \quad s = \frac{1}{\rho}$$

Merkitkään  $L$  kasvin minkä tahansa osan mitta. Koska pinta-ala on mitan neliön ja tilavuus vastaavan mitan kuution funktio, voidaan kirjoittaa

$$(10) \quad \begin{cases} s \propto L^2 \\ w \propto L^3 \end{cases}$$

Täten

$$(11) \quad s \propto L^2 \propto (L^3)^{2/3} \propto (w)^{2/3}$$

mikä on yhdenmukainen yllä mainituista olettamuksista edellisen kanssa.

Kun yhtälöt (8), (9) ja (10) yhdistetään saadaan

$$(12) \quad s \propto \rho^{-3/2} \quad \text{tai} \quad w = c\rho^{-3/2}$$

Myös potenssilaki antaa logaritmisessa koordinaatioissa tulokset suorana (kuva 3). Sen gradientti on noin  $-1,5$ , jonka mukaan mallia kutsutaan  $-3/2$  potenssimalliksi. Tämä suora ilmaisee suurimman mahdollisen kasvuston tiheysarvon ja kasviyksilön koon välisen suhteen riippumatta kasvuston iästä. Täten kullakin kasvuvaiheella on maksimiti-

heydensä, jota suuremmat tiheydet eivät ole mahdollisia. Ylitiheys aiheuttaa kasvuston itseharvenemista, jonka seurauksena tiheys palautuu suoran määräämään arvoon.

Yodan ym. (1963) kehittämässä potenssilaisissa suoran gradientiksi oletettiin empiiristen tulosten perusteella  $-1,5$ . Tätä arvoa on kuitenkin pidettävä vain keskimääräisenä lukuna, sillä gradientin arvo vaihtelee  $-1,0$ – $-1,8$  välillä kasvilajista ja kasvin muodosta riippuen. Vaihtelu ilmaisee samalla eri kasvilajien kilpailuominaisuuksia ja itseharvenemisherkkyyttä sekä näiden vaikutusta kasviyksilöiden kokoon ja kasvuston kokonaistuotokseen (Mohler ym. 1978).

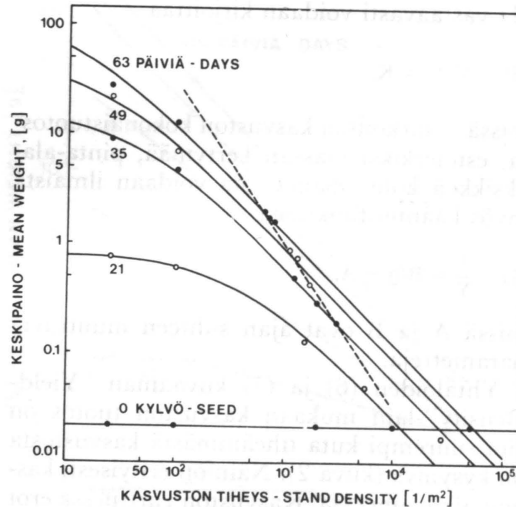
Potenssilakia voidaan kertymälain tapaan käyttää myös koko kasvuston tuotoksen kuvaamiseen. Kasvuston kokonaistuotos voidaan kirjoittaa muotoon

$$(13) \quad Y = w\rho$$

Tämä voidaan edelleen kirjoittaa muotoon

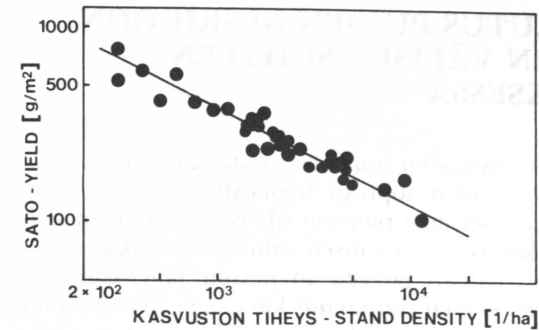
$$(14) \quad Y = c\rho^{-1/2},$$

kun  $w$  yhtälössä (8) ratkaistaan  $\rho$  suhteen ja sijoitetaan yhtälöön (11).



Kuva 3. Kertymämallin ja potenssimallin keskinäinen suhde hirssikasvustossa. Kertymämallin mukaista keskipainon riippuvuutta kasvuston tiheydestä merkitty yhtenäisillä viivoilla sekä potenssimallin mukaista riippuvuutta katkoviivalla.

Fig. 3. Density effect curves (solid line) and  $3/2$  th power law (dotted line) in buckwheat showing the interrelation between the two models.



Kuva 4. Kasvuston tiheyden ja sadon välinen suhde erikikäisissä tatarkasvustoissa potenssilaila kuvattuna (Yoda ym. 1963).

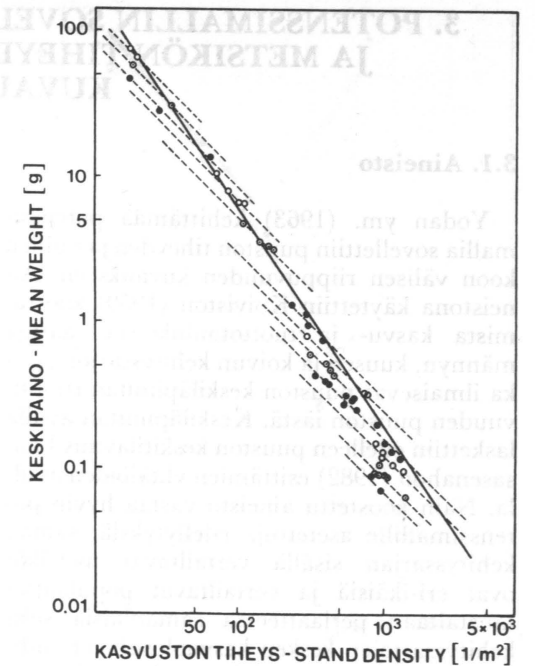
Fig. 4.  $3/2$  th power law in *Plantago asiatica* stands indicating the relationship between stand density and plant yield per unit area (Yoda et al. 1963).

Yhtälön (13) mukaan kasvuston kokonaistuotos lisääntyy kasvuston itseharvenemisen edetessä. Täten pienenevä yksilöluku korvautuu suurenevalla yksilökoolla. Yhtälön (13) mukaan kasvuston tiheyden puolittuminen merkitsee 41,4 % lisäystä kasvuston kokonaistuotokseen. Malli tarjoaa siten mahdollisuuden teoreettisiin laskelmiin tuotoksen suuruudesta, kun itseharvenemisen annetaan vaikuttaa kasvuston kehitykseen (kuva 4).

### 2.3. Kertymämallin ja potenssimallin suhde

Kertymämalli ja potenssimalli on kehitetty erilaisiin tarkoituksiin, kuten edellä todettiin. Edellinen soveltuu kasvustoihin, jotka ovat samanikäisiä ja kasvavat samanlaisissa olosuhteissa. Jälkimmäinen malli puolestaan soveltuu eri-ikäisten ja erilaisissa olosuhteissa kasvavien kasvustojen analyysiin. Erona on myös logaritmisessa asteikossa esitetyn regressiosuoran jyrkkyys, joka kertymämallissa on korkeintaan  $-1,0$ . Potenssimallissa vastaava gradientti on  $-1,0$ – $-1,8$ . Tästä aiheutuvia vaikutuksia on havainnollistettu kuvassa 5.

Havaitaan, että potenssimallin mukainen suora rajoittaa kertymämallin mukaisten suorien oikeanpuoleisia osia osoittaen, että nämä kertymämallin mukaiset arvot eivät käytän-



Kuva 5. Kertymämallin ja potenssimallin keskinäinen suhde. Katkoviivat ilmaisevat tietyssä kehitysvaiheessa olevan kasvuston pisteitä kertymämallin mukaisesti ryhmittyneinä. Yhtenäinen viiva ilmaisee potenssimallin mukaista riippuvuutta.

Fig. 5. Relation between density effect lines and  $3/2$  th power law. Dotted lines each having  $-1$  gradient represent presumed density effect lines. Each group of stands along a dotted line should be interpreted as being in the same stage of growth. Solid line indicate the  $3/2$  th power line.

nössä toteudu kasvuston itseharvenemisen vuoksi. Yoda ym. (1963) osoittavatkin, että potenssimallin mukainen suora itse asiassa koostuu pisteistä, jotka kuuluvat päätepisteinä vastaaviin kertymämallien suoriin. Täten potenssimalli rajaa alueen, missä kertymämalli on realistinen. Rajaus tapahtuu, kun kasvuston yksilöiden koko on saavuttanut ko. tiheyttä vastaavan maksimiarvon, ja itseharveneminen käynnistyy. Tämän vuoksi potenssilain kuvaajan kukin piste edustaa iältään erilaista kasvustoa: kuta harvempi sitä vanhemmasta kasvustosta on kysymys. Potenssilaki edustaa siis yleisemmän kertymälain erästä erikoistapausta, jossa itseharveneminen säättää kasvuston rakennetta.

### 3. POTENSSIMALLIN SOVELLUTUS PUIDEN KESKIKOON JA METSIKÖN TIHEYDEN VÄLISEN SUHTEEN KUVAUKSESSA

#### 3.1. Aineisto

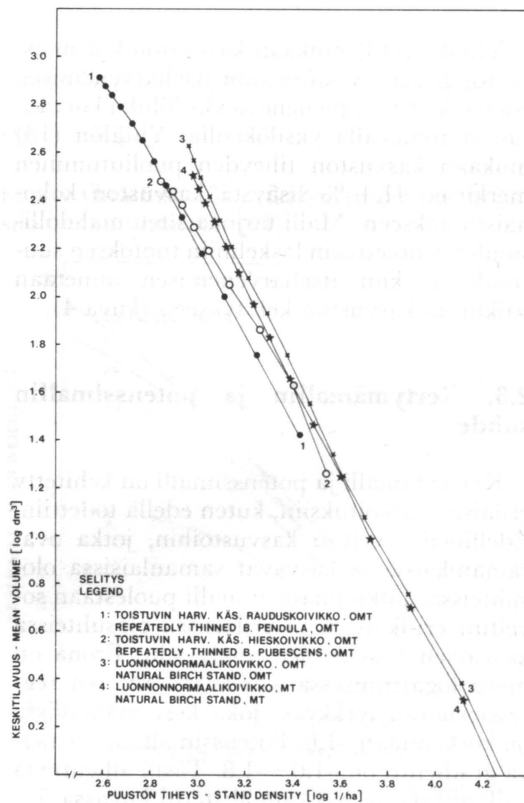
Yodan ym. (1963) kehittämää potenssimallia sovellettiin puuston tiheyden ja puiden koon välisen riippuvuuden kuvaukseen. Aineistona käytettiin Koiviston (1959) koostamista kasvu- ja tuottotaulukoista saatuja männyn, kuusen ja koivun kehityssarjoja, jotka ilmaisevat puuston keskiläpimitan riippuvuuden puuston iästä. Keskiläpimitan avulla laskettiin edelleen puuston keskitilavuus Laasasenahon (1982) esittämien yhtälöiden avulla. Näin koostettu aineisto vastaa hyvin potenssimallille asetettuja edellytyksiä; saman kehityssarjan sisällä vertailtavat metsiköt ovat eri-ikäisiä ja vertailtavat populaatiot taustaltaan periaatteessa samanlaisia sekä kehityssarjojen kesken kasvuolosuhteet vaihtelevat (Yoda ym. 1963). Aineistona käytettiin sekä luonnonnormaaleja että säännöllisesti hoidettuja metsiköitä edustavia kehityssarjoja.

#### 3.2. Laskenta ja tulokset

Puuston keskitilavuuden ja tiheyden välinen suhde eri tapauksissa on esitetty kuvissa 6–8. Logaritmisessa asteikossa riippuvuus on likimäärin suora lukuun ottamatta toistuvien harvennuksien käsiteltyjä puustoja. Näiden puustojen suurimmilla tiheysarvoilla puuston keskitilavuus jää selvästi pienemmäksi kuin potenssimallin mukainen riippuvuus edellyttäisi. Tämä luonnonnormaalien ja toistuvien hakkuun käsiteltyjen metsiköiden ero johtuu siitä, että tiettyä tiheyttä edustava luonnonnormaali puusto on huomattavasti vanhempi kuin vastaavan tiheyksinen toistuvien harvennuksien käsitelty puusto. Tämän vuoksi käsitelty puusto ei keskitilavuudeltaan voi vastata vastaavan tiheystasolta luonnonnormaalia puustoa, vaikka käsiteltyjen tiedetään nopeuttavan puuston järeytymistä. Puuston ikääntyessä ja harventuessa erot kuitenkin häviävät, joten alhaisilla tiheysarvoilla sekä luonnonnormaalit puustot että toistuvasti harvennetut puustot ovat rakenteeltaan po-

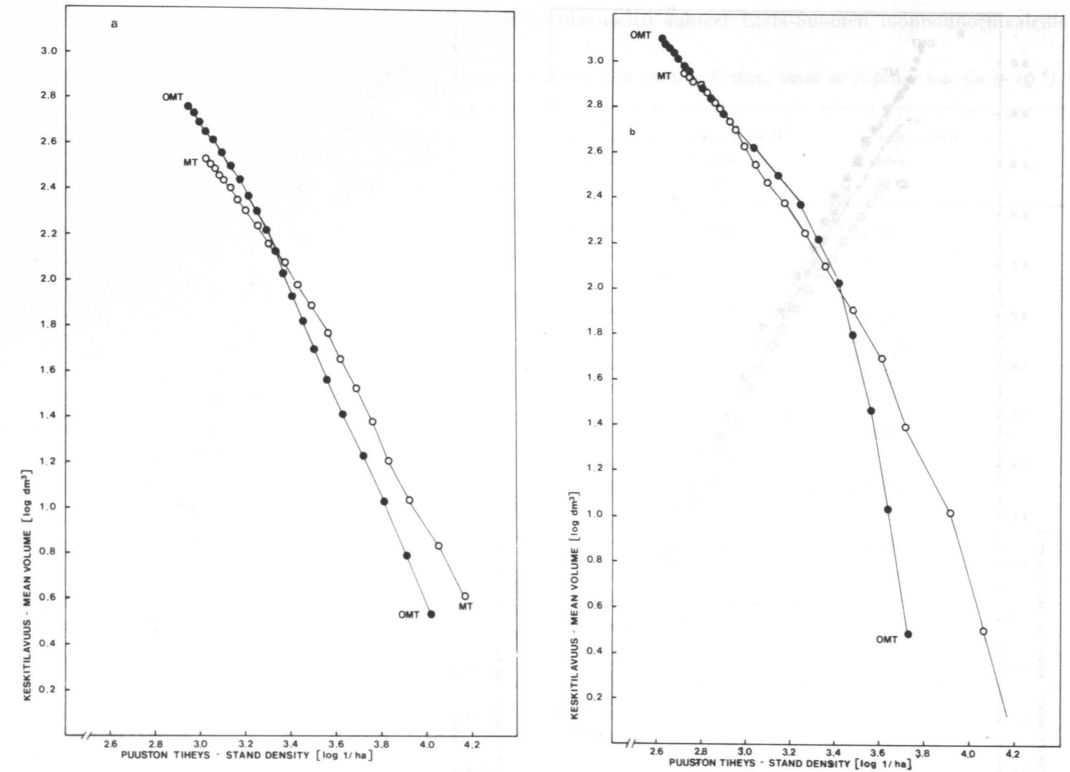
tenssimallin mukaisia. Potenssimalli näyttää kuitenkin sopivan huonosti toistuvasti harvennettujen puuston tiheyden ja puiden keskitilavuuden välisen suhteen kuvaukseen.

Tämän jälkeen sovitettiin potenssimallin mukainen riippuvuus kuvissa 6–8 esitettyihin luonnonnormaaleja puustoja edustaviin aineistoihin pienimmän neliösumman periaatetta käyttäen. Täten kullekin kehityssarjalle laskettiin riippuvuuden gradientti ja tilavuusakselin leikkauspistettä vastaava vakio. Tä-



Kuva 6. Luonnonnormaaleja ja toistuvien harvennuksien käsiteltyjä hies- ja rauduskoivikoita edustavat havaintopisteet kaksoislogaritmisessa koordinaatistossa.

Fig. 6. Observations representing natural and repeatedly thinned birch stands in log-log coordinates.



Kuva 7. Luonnonnormaaleja (a) ja toistuvasti harvennettuja (b) kuusikoita edustavat havainnot kaksoislogaritmisessa koordinaatistossa.

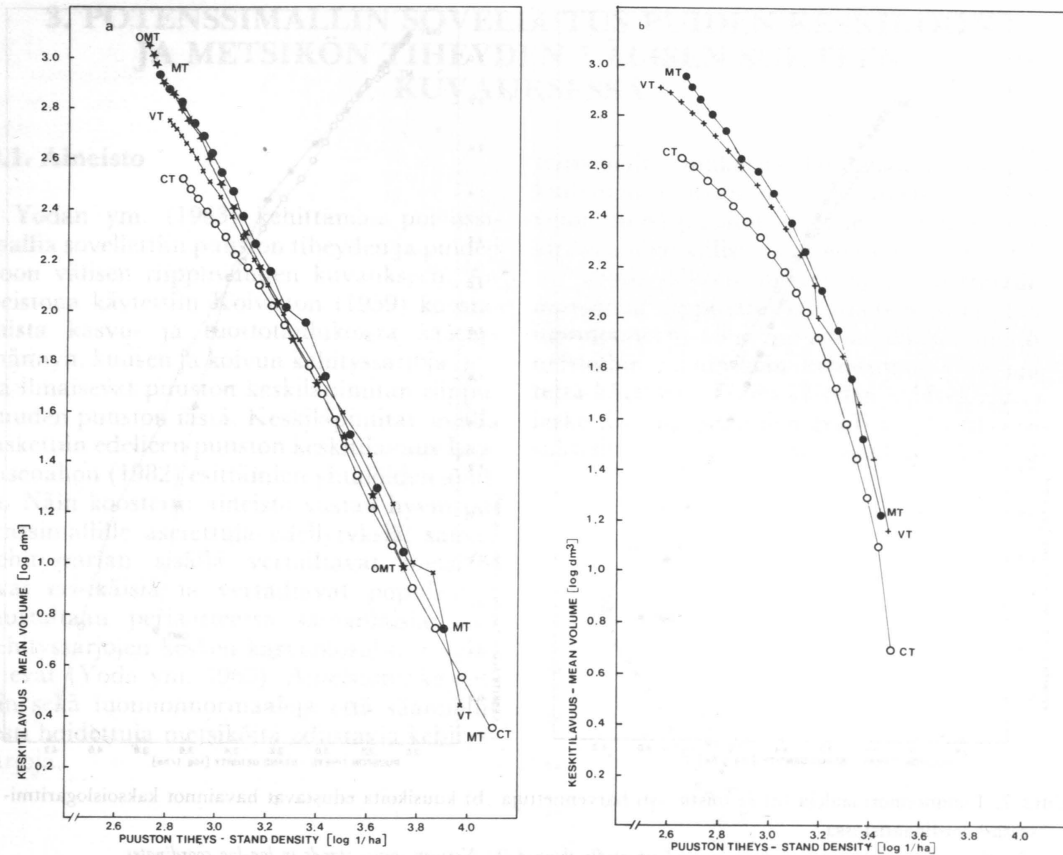
Fig. 7. Observations representing natural (a) and repeatedly thinned (b) Norway spruce stands in log-log coordinates.

män jälkeen laskettiin vielä potenssimallin mukaisen suoran ja tiheysakselin teoreettinen leikkauspiste. Laskelmien tulokset on esitetty taulukossa 1.

Potenssimallin kulmakerroin (k) vaihtelee välillä  $-1,66$ – $-2,10$ . Itseisarvoltaan pienin arvo saatiin mustikkatyypin ja suurin oravanmarja-mustikkatyypin kuusikoita edustavista aineistoista. Eri puulajeja edustavista aineistoista havaitaan, että kulmakerroin ei vaihtele systemaattisesti puulajin mukaan. Taulukosta 1 havaitaan myös, että männikössä kulmakerroin on itseisarvoltaan sitä suurempi mitä paremmasta kasvupaikasta on kysymys. Myös koivikoissa ja kuusikoissa kasvupaikan mukainen kulmakertoimen vaihtelu näyttää

samanlaiselta. Täten puuston itseharveneminen on nopeampaa hyvällä kasvupaikalla kuin huonolla, kuten yleisesti tiedetään.

Kun tarkastellaan puuston teoreettisen keskikoon maksimia ja puuston teoreettista maksimitiheyttä, havaitaan, että teoreettinen maksimikoko on jokaista puulajia koskien sitä suurempi kuin paremmasta kasvupaikasta on kysymys, kuten voidaan odottaa. Puuston teoreettinen maksimitiheys sen sijaan vaihtelee säännöttömästi ilman selvää riippuvuutta puulajista tai kasvupaikasta. Sekä puuston teoreettinen maksimitilavuus ja teoreettinen maksimitiheys perustuvat kuitenkin aineiston ulkopuolelle ulotettuihin laskelmiin, joten tuloksiin on syytä suhtautua varovasti.



Kuva 8. Luonnonnormaaleja (a) ja toistuvasti harvennettuja (b) männiköitä edustavat havainnot kaksoislogaritmissa koordinaatistossa.

Fig. 8. Observations representing natural (a) and repeatedly thinned (b) Scots pine stands in log-log coordinates.

#### 4. TARKASTELU

Kasvuston tiheyden vaikutusta populaatio-rakenteeseen ja kasvuston tuotokseen on pyritty kuvaamaan eri tavoin. Japanissa on tämän ongelman ympärille syntynyt kokonainen koulukunta, joka 1950- ja 1960-luvuilla kehitti tässä artikkelissa kuvatut kertymä- ja potenssimallit. Tämä tutkimusperinne elää Japanissa edelleen voimakkaana, ja se on monella tavalla vaikuttanut erityisesti kasvien populaatioekologian ja ja kilpailusuhteiden tutkimukseen. Aiemmin mainitun kirjallisuuden lisäksi aihepiiriä on käsitelty mm. Hozu-

mikin ym. (1956), Kiran ym. (1956), Koyaman ja Kiran (1956), Iwakin (1958), Monsin (1959), Kuroiwan (1960), Shinozakin ja Kiran (1961), Oikawan ja Monsin (1969) ja Kinersonin ym. (1974) julkaisuissa.

Kiran ym. (1953) kehittämä kertymälaki perustui soijapavuilla tehtyihin kokeisiin. Kehitetty malli soveltuu kuitenkin myös monien muiden kasvien populaatio-rakenteen ja kasvuston tiheyden välisen suhteen kuvaukseen edellyttäen, että vaihtelevaa tiheyttä edustavat kasvut ovat samanikäisiä (Kira ym. 1956,

Taulukko 1. Metsikön tiheyden ja puun keskimääräisen tilavuuden suhteet Etelä-Suomen luonnonnormaaleille puustoille potenssimallilla kuvattuna ( $w = cQ^k$ ).

Table 1. Relationship between stand density and tree size for natural stands in southern Finland based on  $\frac{1}{2}$  power law ( $w = cQ^k$ ).

Metsikkölaji ja kasvupaikkatyyppi Stand type and site type	Kulmakerroin Coefficient k	c kun $Q \rightarrow 0$ when log c	Q, kun c $\rightarrow 0$ when log Q
Täystiheä luonnonkoivikko, OMT Natural birch stand	-1.97	8.486	4.31
Täystiheä luonnonkoivikko, MT Natural birch stand	-1.93	8.271	4.28
Täystiheä luonnonkuusikko, OMT Natural Norway spruce	-2.10	9.129	4.35
Täystiheä luonnonkuusikko, MT Natural Norway spruce	-1.66	7.683	4.62
Täystiheä luonnonmännikkö, OMT Natural Scots pine	-1.98	8.481	4.28
Täystiheä luonnonmännikkö, MT Natural Scots pine	-1.86	8.181	4.40
Täystiheä luonnonmännikkö, VT Natural Scots pine	-1.81	7.956	4.39
Täystiheä luonnonmännikkö, CT Natural Scots pine	-1.79	7.812	4.36

OMT: Oxalis-Myrtillus site type    VT : Vaccinium site type  
MT : Myrtillus site type            CT : Calluna site type

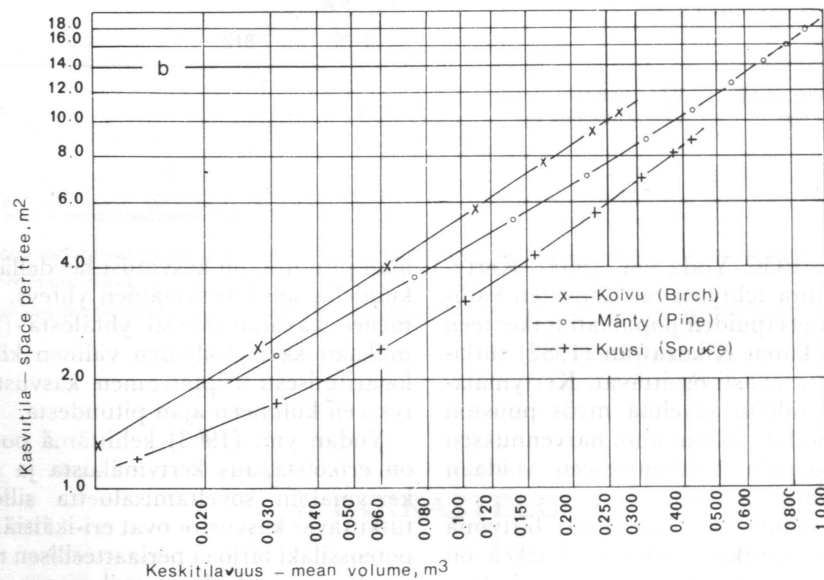
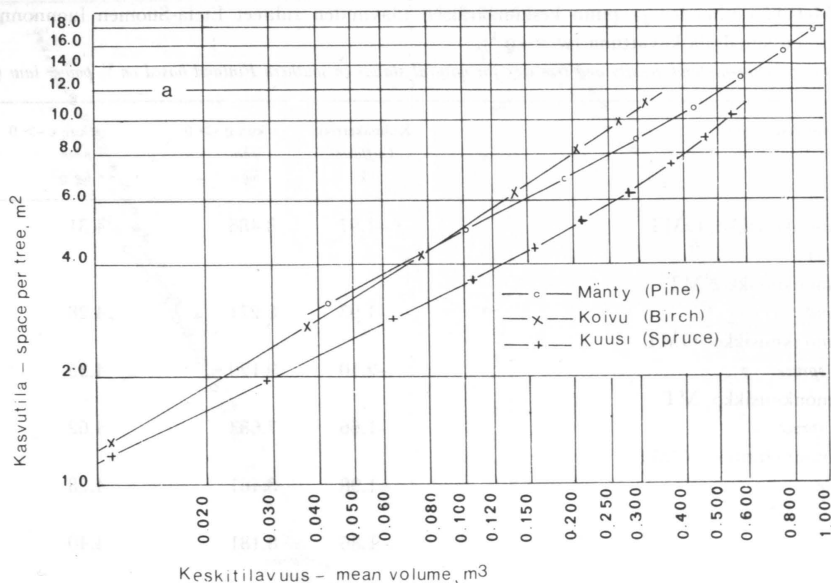
Hozumi ym. 1956, Yoda ym. 1963). Kertymälaki soveltuu tehtyjen oletusten vallitessa myös metsäpuiden populaatio-rakenteen kuvaukseen, kuten Kikuzawan (1982) tutkimukset vakuuttavasti osoittavat. Kertymä-laki voidaan tällöin soveltaa myös puuston osapopulaatioihin, jolloin mm. harvennuksen vaikutusta populaatio-rakenteeseen voidaan kuvata kertymälain avulla.

Kertymämallilla on kiintoisia liittymiä mm. puiden laatu-kasvatukseen. Tärkeä on havainto, että puuston tiheys alkaa vaikuttaa yksilöiden kehitykseen vasta, kun nämä ovat saavuttaneet riittävän koon. On luultavaa, että myös puiden oksat kasvavat pienikokoisessa puustossa suurissakin tiheyksissä ilman tiheyteen liittyviä rajoituksia. Niinpä on odotettavissa, että taimikoissa puiden oksat aina kasvavat suhteellisesti ottaen voimakkaammin kuin sulkeutuneissa metsissä. Tämän vuoksi latvuksen sulkeutumiseen tarvittavan ajan pituus voi vaikuttaa ratkaisevasti puiden kokonaisoksisuuteen. Koska kasvatustiheys säätelee latvuksen sulkeutumiseen kuluvan

ajan pituutta, on kasvatustiheydellä ja oksikuudella selvä keskinäinen yhteys. Tämä ilmenee havainnollisesti yhtälöstä (3), jonka mukaan kasviyksilöiden välinen kilpailu on logaritmisesti riippuvainen kasvuston kehitykseen kuluneen ajan pituudesta.

Yodan ym. (1963) kehittämä potenssilaki on erikoistapaus kertymälaista ja se kuvaa kertymälain soveltamisaluetta silloin, kun tutkittavat kasvustot ovat eri-ikäisiä. Samalla potenssilaki tarjoaa periaatteellisen mahdollisuuden arvioida kasvupaikan potentiaalisen tuotoksen suuruutta, koska kasvin suuruuden ja kasvuston tiheyden välisen regression kulmakerroin on kuta kuinkin vakio. Tällä perusteella mm. Drew ja Flewelling (1979) koostivat Douglaskuusimetsiköille tiheysindeksi, joka voitiin sitoa kasvupaikan potentiaalisen tuotoksen suuruuteen. Laadittu tiheysindeksi ilmaisee suoraan, kuinka suuri metsikön tuotos on suhteessa potentiaaliseen tuotokseen.

Potenssimalli soveltuu yhtä lailla ruohokuin puuvartisten kasvien populaatio-raken-



Kuva 9. Koivun, kuusen ja männyn runkojen keskitilavuuden ja kasvutilan välinen suhde a: käenkaali-mustikkatyyppin kankaalla ja b: mustikkatyyppin kankaalla (Aaltonen 1925).

Fig. 9. Relationships between mean stem volume and spacing in *Betula pendula*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* stands on a: *Oxalis-Myrtillus*- and b: *Myrtillus*-sites.

teen kuvaamiseen. Malli soveltuu myös eri ilmastovyöhykkeitä edustavien kasvien, mm. puiden populaatorakenteen kuvaukseen (Yoda ym. 1963, Mohler ym. 1978, Kikuzawa 1982). Malli soveltuu myös puiden eri osien, esimerkiksi oksien kokojakautumien ja

puuston tiheyden välisen suhteen kuvaamiseen. Täten se tarjoaa kiintoisan tavan metsikön ja puiden rakenteellisten ominaisuuksien kuvaamiseksi saman mallin avulla, jolloin puuston eri komponentteja voidaan luontevasti verrata keskenään (Mohler ym. 1978).

Tämä tulee havainnolliseksi, kun sovelletaan kertymämallia kasvuston tiheyden ja kasvin osan massan välisen suhteen kuvaamiseksi seuraavasti (Kira ym. 1956).

Olkoon  $x$  kasvin osan keskikoko, jolloin

$$(15) \quad xq^b = K_x \quad \text{ja}$$

$$(16) \quad wq^a = K$$

Kun eliminoidaan  $q$  molemmista yhtälöistä, saadaan

$$(17) \quad x = w^{b/a} \cdot K_x \cdot K^{-b/a}$$

Merkitään  $b/a = h = \text{vakio}$  ja  $K_x \cdot K^{-b/a} = H = \text{vakio}$ . Yhtälö (15) voidaan nyt kirjoittaa muotoon

$$(18) \quad x = Hw^h$$

Jos kasvin osan, esimerkiksi puun oksan, kasvu on allometrisessa riippuvuudessa kasvin kokonaiskasvuun, osoittaa yhtälö (15), että myös tämän osan kasvu riippuu kasvuston tiheydestä kertymälain ilmaisemalla tavalla. Vakio  $h$ , allokoitintekijä, ilmaisee tällöin tarkasteltavan osan saaman osuuden kasvin fotosynteesituotteista.

Kasvu- ja tuottotaulukoista saatuun aineistoon tehty kokeilu osoitti, että potenssimalli soveltuu myös Suomen tärkeimpien puulajien populaatorakenteen kuvaukseen. Sopivuus oli hyvä luonnollisissa puustoissa. Sen sijaan toistuvien harvennuksin käsiteltyjen puustojen kuvaukseen malli näyttää sopimattomalta. Tällaiset puustot eivät ilmeisesti täytäkään nuorella iällä  $3/2$ -potenssimallin keskeistä olettamusta kasvuston sulkeutuneisuudesta.

Potenssimalli-mallin parametrit osoittivat puulajien sukkessioekologisten sekä kasvupaikkojen hyvyysvaihtelun mukaista säännönmukaisuutta, sillä puuston itseharveneminen nopeutui kasvupaikan parantuessa, kuten tiedetään olevan. Tämä merkitsee myös puuston nopeaa järeytymistä ja puuston suurta kokonaistuotosta; potenssimallin mukaan sitä suurempaa mitä harvemmasta puustosta on kysymys. Tässä suhteessa potenssilakia ei tule sekoittaa kertymälakiin, jonka mukaan kasvuston kokonaistuotos on sitä suurempi kuin tiheämmästä kasvustosta on kysymys. Onkin syytä tähdentää potenssilain ja kertymälain erilaista suhdetta aikate-

kijään, joka voi vaikeuttaa mallien keskinäistä vertailua ja tulkintaa.

Potenssimalli perustuu olettamukseen, että kasvutekijöiden saatavuus riippuu kasvuston tiheydestä. Tämä voidaan ilmaista myös siten, että kasvutila on riippuvainen kasvuston tiheydestä ja että kasvin keskimääräinen koko on yhteydessä kasvutilaan. Aaltonen (1925) tutkimukset osoittivat, että kasvutilan suhteen tehty tarkastelu antaa potenssimallin mukaisen tuloksen (kuva 9). Aaltonen ei kuitenkaan laajemmin pohtinut havaintonsa yleistettävyyttä, kuten edellä viitatussa japanilaisessa kirjallisuudessa on tehty. Aaltonen tosin toteaa, että hänen havaitsemansa säännönmukaisuus kasvutilan ja puun keskitilavuuden välillä esiintyi myös Keski-Euroopaa edustavassa aineistossa.

Potenssimalli tarjoaa myös mahdollisuuden pohtia kasvupaikkojen keskinäisiä hyvyysuhteita siten, että puuston tiheyden vaikutus tuotokseen eliminoiduu. Kasvupaikan hyvyyden mittalukuna voidaan käyttää vakiota  $c$ , joka ilmaisee kasvin keskikoon, kun tiheys on olematon tai lähestyy nolaa. Tämä tarkoittaa yksittäiskasvin teoreettista kokoa, kun kasviyksilön ikä lähestyy ääretöntä. Käsitellyssä empiirisessä aineistossa tämä tarkoittaa seuraavia potentiaalisia runkopuu-tuotosarvoja, joita on verrattu kasvu- ja tuotostaulukoiden antamiin tuloksiin.

Puulaji ja kasvupaikka	vakio $c$		Tuotos 90 vuoden kiertoaikalla kuoriineen	
	$10^8 \text{ dm}^3$	%	$\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$	%
Koivu				
OMT	3.06	100	397	100
MT	1.87	61	341	86
Kuusi				
OMT	13.46	100	496	100
MT	0.42	3	479	97
Mänty				
OMT	3.03	100	628	100
MT	1.52	50	564	90
VT	0.94	31	419	67
CT	0.65	21	217	35

Parametrin  $c$  käyttäminen kasvupaikan hyvyyden indikaattorina korostaa metsätyyppien tuotoseroja verrattuna 90 vuoden todelliseen tuotokseen. Ero on odotettavissa, sillä parametri  $c$  ilmoittaa yksittäispuun teoreetti-

sen kokonaistuotoksen äärettömän pitkänä ajanjaksona. Tällöin pienetkin tuotoserot kasvupaikkojen välillä korostuvat aivan toisella tavalla kuin äärellisen ajanjakson ollessa kysymyksessä. Molemmissa tapauksissa kasvupaikkojen väliset tuotoserot ovat suuruusluokalta samansuuruisia lukuunottamatta kuusikoita, joissa parametri  $c:n$  antama ero on yllättävän suuri. Esitetyt tulokset ovat kuitenkin täysin laskennallisia ja käytetystä empiirisestä aineistosta riippuvia, eikä niillä voi täten olla samaa käyttöarvoa kuin todelliseen tuotokseen perustuvilla luvuilla.

Kertymäläki ja potenssilaki ovat molemmat populaatiorkenteen kuvauksia ottamatta kantaa havaittujen säännönmukaisuuksien syntymekanismiin. Kasvien välisen kilpailun voidaan sanoa olevan kilpailun tilasta. Tilaa puolestaan voidaan pitää aggregoituna muuttujana, joka ilmaisee yksittäisten kasvutekijöiden – valon, hiilidioksiidin, veden ja ravinteiden – saatavuutta. Kasvin keskikoon riippuvuutta kasvutilasta voidaan kuvata "Competition-Density"-mallilla seuraavasti (Hozumi ym. 1956).

Merkittään kasvin käytettävää tilaa  $s$ :llä. Tämä tarkoittaa, että  $s = 1/q$ . Yhtälö (1) voidaan kirjoittaa muotoon

$$(1) \quad w = Ks^a$$

missä  $s$  tarkoittaa kasvin keskimäärin käytettävissä olevan tilan suuruutta. Jos kasvin koon tilariippuvuutta vastaava riippuvuus esiintyy myös yksittäisten kasvutekijöiden suhteen, saadaan

$$(19) \quad w = Kf^b,$$

missä  $f$  ilmaisee kasvutekijän  $f$  saatavuutta. Hozumi ym. (1956) ovat havainneet yhtälön (16) sopivan monien vihanneskasvien sadon ja mm. kastelun ja lannoituksen määrän välisen suhteen kuvaukseen. Samanlainen tarkastelu saattaisi selittää myös tiheyden kasvupaikkokohtaisia vaikutuksia puustoon.

Yhtälö (19) antaa vain karkean estimaatin siitä, miten kasvutekijöiden saatavuus – kilpailu kasvutekijöistä – vaikuttaa kasviyksilön kasvuun. Hozumin ym. (1956) esittämiä näkökohtia yksityiskohtaisemmin on kasvuston tiheyden ja tuotoksen välistä suhdetta tutkinut mm. Thornley (1983), joka esittää matemaattisen formuloinnin kasvuston tiheyden

vaikutuksesta hiilen ja typen saatavuuteen sekä näiden vaikutuksesta kasviyksilön tuotokseen ja kasvuston satoon.

Merkittään  $c$ :llä kasviyksilön käytettävissä olevan hiilen määrää ja  $n$ :llä vastaavaa typen määrää. Kasviyksilön massa riippuu näistä seuraavasti

$$(20) \quad w = w_m \frac{1}{1 + k_c/c + k_n/n + k_{cn}/cn},$$

missä  $k_c$ ,  $k_n$  ja  $k_{cn}$  ovat vakiot sekä  $w_m$  tarkoittaa massan suuruutta, kun  $c:n$  ja  $n:n$  arvot ovat saturoituneita.

Jokaisen kasvuston jäsenen voidaan olettaa tarvitsevan kasvaakseen tietyn pinta-alan sitaakseen valoa fotosynteesissä, eli

$$(21) \quad s = \frac{1}{q}$$

ja tietyn tilavuuden maata tyyppiyhdisteiden saamiseksi eli

$$(22) \quad v = \left(\frac{1}{q}\right)^{3/2}$$

missä  $v$  tarkoittaa tilavuutta. Hiilen ja typen saatavuus voidaan ilmaista yhtälöiden (21) ja (22) avulla seuraavasti

$$(23) \quad c = b_c s = \frac{b_c}{q}$$

$$(24) \quad n = b_n v = \frac{b_n}{q^{3/2}}$$

missä  $b_c$  on fotosynteesitehokkuuteen verrannollinen vakio sekä  $b_n$  typen saatavuudesta ja typen otosta riippuva parametri. Yhtälö (20) voidaan tämän jälkeen kirjoittaa muotoon

$$(25) \quad w = w_m \frac{1}{1 + g_1 q + g_2 q^{3/2} + g_3 q^{3/2}}$$

missä parametreilla  $g$ ,  $g_2$  ja  $g_3$  on arvot  $g = kc/bc$ ,  $g_2 = kn/bn$ ,  $g_3 = kcn/b_c b_n$ . Oletetaan edelleen, että parametri  $b_c$  tarkoittaa kasvin käytettävissä olevaa säteilyenergiaa ja  $b_n$  vastaavasti tyyppiä. Tällöin

$$(26) \quad b_c = \alpha J \text{ ja } b_n = \beta N$$

missä  $\alpha$  ja  $\beta$  ovat parametreja. Parametrit  $g$ ,  $g_2$  ja  $g_3$  voidaan kirjoittaa nyt muotoon

$g_1 = k_c/\alpha J$ ,  $g_2 = k_n/\beta N$  ja  $g_3 = k_c k_n/\alpha \beta N$ . Varioimalla  $J:n$  ja  $N:n$  arvoja voidaan yhtälön (25) avulla tuottaa erilaisia käyriä, jotka kuvaavat sadon ja kasvuston tiheyden välistä riippuvuutta valon ja typen saatavuuden kannalta vaihtelevissa olosuhteissa.

On pääteltävissä, että kasvuston tiheys ja kasvutekijöiden saatavuus ovat keskinäisessä vuorovaikutuksessa suhteessa yksilön kokoon ja sadon suuruuteen. Kilpailu kasvutekijöistä ja kasvuston tiheyden vaikutus yksilön kokoon ja kasvuston tuotokseen ovat Thornleyn (1983) esittämien näkökohtien mukaan epälineaarisesti suhteellisia kasvutekijöiden saatavuuteen (katso myös Hozumin 1956). Näiden suhteiden kvantitatiivinen määrittäminen

edellyttää tarkoitukseseen sopivaa koetoimintaa, jonka suunnittelun Thornleyn esittävät näkökohdat hyvin sopivat.

Tehty tarkastelu viittaa yksinkertaiseen säännönmukaisuuteen, joka näyttää vallitsevan puuston tiheyden ja puiden koon välillä. Tehdyt laskelmat ovat kuitenkin alustavia ja perustuvat kirjallisuudesta saatuihin keskimääräiseen aineistoon. Kertymämallin ja potenssimallin ominaisuuksia tulisikin tutkia konkreettisilla aineistoilla, joissa olisi mahdollista tutkia myös mallien sopivuutta puuston osajoukkojen kuvaukseen. Tarvitaan myös tutkimusta, jossa pyritään selvittämään havaitun säännönmukaisuuden syntymekanismi ekologisenä ilmiönä.

## KIRJALLISUUS

- AALTONEN, V. T. 1925. Metsikön itseharventumisesta ja puiden kasvutilasta luonnonmetsissä. Referat: Über die Selbstabscheidung und den Wuchsraum der Bäume in Naturbeständen. Commun. Inst. Quaest. For. Finl. 9.
- DREW, T. J. & FLEWELLING, J. W. 1979. Stand Density Management: an Alternative Approach and Its Application to Douglas-fir Plantations. Forest Sci. 25: 518–532.
- HOZUMI, K., ASAHIRA, T. & KIRA, T. 1956. Intraspecific Competition among Higher Plants VI. Effect of Some Growth Factors on the Process of Competition. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 15–34.
- IWAKI, H. 1958. The Influence of Density on the Dry Matter Production of *Fagopyrum esculentum*. Jap. Journ. Bot. 16: 210–226.
- KIKUZAWA, K. 1982. Yield-density Diagram for Natural Deciduous Broadleaved Forest Stands. Forest Ecology Management 4: 341–358.
- KINERSON, R. S., HIGGINBOTHAM, K. O. & CHAPMAN, R. C. 1974. The Dynamics of Foliage Distribution within A Forest Canopy. J. App. Ecol. 11: 347–353.
- KIRA, T., OGAWA, H. & SAKAZAKI, N. 1953. Intraspecific Competition among Higher Plants I. Competition-Yield-Density Interrelationship in Regularly Dispersed Populations. Jour. Inst. of Polytech., Osaka City Univ. D4: 1–16.
- , OGAWA, H., HOZUMI, K. & YODA, K. 1956. Intraspecific Competition among Higher Plants. V. Supplementary Notes on the C-D Effect. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 1–14.
- KOIVISTO, P. 1954. Kasvu- ja tuotostaulukoita. Growth and Yield tables. Commun. Inst. For. Fenn. 5(8): 1–49.
- KOYAMA, H. & KIRA, T. 1956. Intraspecific Competition among Higher Plants VIII. Frequency Distribution of Individual Plant Weight as Affected by the Interaction between Plants. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 73–94.
- KUROIWA, S. 1960. Intraspecific Competition in Artificial Sunflower Communities. Bot. Mag. Tokyo. 73: 300–309.
- LAASASENAHO, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. Commun. Inst. For. Fenn. 108: 1–74.
- MOHLER, C. I., MARKS, P. L. & SPRUGEL, D. G. 1978. Stand Structure and Allometry of Trees During Self-Thinning of Pure Stands. J. Ecol. 66: 599–614.
- MONSI, M. 1959. Dry-Matter Reproduction in Plants I. Scheurata of Dry-Matter Reproduction. Bot. Mag. Tokyo. 70: 81–90.
- OIKAWA, T. & MONSI, M. 1969. Analytical Studies of Height Growth in a *Helianthus annuus* Community in Relation to Competition for Light. Jap. Journ. Bot. 20: 189–211.
- SHINOZAKI, K. & KIRA, T. 1956. Intraspecific Competition among Higher Plants. VII. Logistic Theory of the C-D Effect. Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 35–72.
- & KIRA, T. 1961. The C-D Rule its Theory and Practical Uses. Jour. Biol. Osaka City Univ. D12: 69–82.
- TADAKI Y. & SHIDEI, T. 1963. The ecological studies on the quantitative thinning. Bull. Kyoto Univ. For. 34: 1–31.
- THORNLEY, J. H. M. 1983. Crop yield and planting density. Annals of Botany 52: 257–259.
- WEST, P. W. & BOROUGH, C. J. 1983. Tree suppression and the self-thinning rule in a monoculture of *Pinus radiata* D. Don. Annals of Botany 52: 149–158.
- YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H. & HOZUMI, K. 1963. Selfthinning in Overcrowded Pure Stands under Cultivated and Natural Conditions. Intraspecific Competition among Higher Plants XI. Jour. Biol. Osaka City Univ. D14: 107–129.

# SUMMARY

## ON RELATIONSHIP BETWEEN STAND DENSITY ON TREE SIZE

Two Japanese models regarding the within-stand competition have been reviewed on the basis of the relevant literature. Competition-density and  $3/2$  th power models seem to be applicable also into tree stands. The latter model has been applied into the material obtained from

literature. Computations showed consistency with the results obtained elsewhere in the world. It is concluded that also in Finnish conditions the  $3/2$  th power law may have great potentials in describing the effects of stand density on tree size.