

ACTA FORESTALIA FENNICA

177

METSIKÖN VARHAISKEHITYKSEN DYNAMIIKKA

DYNAMICS OF EARLY DEVELOPMENT OF TREE STAND

Pertti Hari, Seppo Kellomäki, Annikki Mäkelä, Pirkko Ilo-
nen, Markku Kanninen, Eeva Korpilahti & Markku Nygrén



SUOMEN METSÄTIETEELLINEN SEURA 1982

Suomen Metsätieteellisen Seuran julkaisusarjat

ACTA FORESTALIA FENNICA. Sisältää etupäässä Suomen metsätaloutta ja sen perusteita käsitteleviä tieteellisiä tutkimuksia. Ilmestyy epäsäännöllisin väliajoin niteinä, joista kukin käsittää yhden tutkimuksen.

SILVA FENNICA. Sisältää etupäässä Suomen metsätaloutta ja sen perusteita käsitteleviä kirjoitelmia ja lyhyehköjä tutkimuksia. Ilmestyy neljästi vuodessa.

Tilaukset ja julkaisuja koskevat tiedustelut osoitetaan seuran toimistoon, Unioninkatu 40 B, 00170 Helsinki 17.

Publications of the Society of Forestry in Finland

ACTA FORESTALIA FENNICA. Contains scientific treatises mainly dealing with Finnish forestry and its foundations. The volumes, which appear at irregular intervals, contain one treatise each.

SILVA FENNICA. Contains essays and short investigations mainly on Finnish forestry and its foundations. Published four times annually.

Orders for back issues of the publications of the Society, and exchange inquiries can be addressed to the office: Unioninkatu 40 B, 00170 Helsinki 17, Finland. The subscriptions should be addressed to: Akateeminen Kirjakauppa, Keskuskatu 1, SF-00100 Helsinki 10, Finland.

ACTA FORESTALIA FENNICA 177

METSIKÖN VARHAISKEHITYKSEN DYNAMIIKKA

Pertti Hari, Seppo Kellomäki, Annikki Mäkelä, Pirkko Ilonen,
Markku Kanninen, Eeva Korpilahti ja Markku Nygrén

Summary

DYNAMICS OF EARLY DEVELOPMENT OF TREE STAND

HELSINKI 1982

HARI, P., KELLOMÄKI, S., MÄKELÄ, A., ILONEN, P., KANNINEN, M., KORPILAHTI, E. & NYGRÉN, M. 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand. Acta For. Fenn. 177:1-42

Tutkimus on metsikön varhaiskehityksen dynamiikkaa käsittelevän tutkimussarjan yhteenveto. Tutkimuksen lähtökohta on ollut oletus, että metsikön sisäinen valoilmasto säätelee fotosynteesiä ja fotosynteesituotteiden allokointia kasvuun. Kehitetty metsikön kasvun ja kehittymisen malli perustuu yksittäisen puun fotosynteesin mallittamiseen. Puun asema metsässä määrää sen valoilmaston ja sitä kautta fotosynteesin ja kasvun. Metsikön kasvua ja kehittymistä on simuloitu erilaisten alkutilojen jälkeen. Näin on analysoitu mm. alkutiheyden, alkutilan homogeenisuuden ja alkutilan puulajisuhteiden vaikutusta metsikön kehityksen kiertoaajan puitteissa. Lähestymistavan käyttömahdollisuuksia jatkotutkimuksissa on arvioitu.

The report concludes a series of studies on the early development of young Scots pine (*Pinus sylvestris*, L.) stands. The basis assumption made in the study series is that the within-stand light regime is the main driving force for total tree growth and its allocation of photosynthates for crown, stem and root growth. An individual tree growing in a stand under a varying light regime which is controlled by the stand structure, is the basic unit used in the study. The photosynthesis of an individual tree is determined by the light regime. The stand is formed from individual trees.

The model is applied in simulation of the growth and development of tree stands. Several computer runs representing various densities, height distributions and tree species mixtures were carried out. Potential application areas, properties of the model and future needs of investigations are discussed.

ESIPUHE

Suomen Akatemian tieteen keskustoimikunta sekä MMT Pertti Hari ja MMT Seppo Kellomäki solmivat vuonna 1977 kolmivuotisen tutkimussopimuksen, jossa em. tutkijat lupautuivat annettua vastiketta vastaan tutkimaan metsikön varhaiskehityksen dynamiikkaa, kuten projektin nimeksi sovittiin. Tässä julkaisussa esitetään yhdistelmä projektissa tehdystä työstä.

Tutkimus on kohdistunut siihen metsikön kehitysvaiheeseen, jossa vakiintuneeksi katsottu taimikko kasvaa ja kehittyy riukuvaiheen kautta varsinaiseksi harvennusmetsiköksi. Dynamiikalla tarkoitetaan tässä kasvua ja kehitystä sekä sen säätymistä ympäristön asettamissa rajoissa. Erityisesti on tutkittu metsikön sisäisen valaistuksen merkitystä metsikön varhaiskehityksessä.

Tässä julkaisussa esitetään synteesi niiden erillistöiden tuloksista, jotka on mainittu projektin julkaisuluettelossa. Lukijan arvioitavaksi jää, onko tässä onnistuttu. Toivomme kuitenkin, että tämä julkaisu antaisi viitteitä siitä, miten kvantitatiivisen kasviekologian menetelmiä voidaan soveltaa käytäntöä palvelevaan metsäekologiseen ja metsänhoidol-

liseen tutkimukseen. Toivomme myös, että käytännön ongelmien parissa työskentelevät henkilöt hyötyvät julkaisusta.

Projektissa on työskennellyt monia henkilöitä, joista useimpien työ on kirjattu projektin julkaisuissa. Uskomme, että työ on tekijänsä paras kiitos, kuten vanha viisaus toteaa. Tässä yhteydessä haluammekin kohdistaa kiitoksemme ennen muuta Suomen Akatemialle, sen maatalous-metsätieteelliselle toimikunnalle ja sen asettamalle seurantar ryhmälle, joiden myötämielisyys on mahdollistanut projektin toteuttamisen. Helsingin yliopiston metsänhoitotieteen laitos ja metsäasema ovat tarjonneet hyvät työskentelyedellytykset, joista lämpimät kiitoksemme em. laitosten esimiehille. Myös metsäntutkimuslaitoksen metsäteknologian tutkimusosaston myötämielisyys tätä projektia kohtaan on osaltaan auttanut sen loppuun saattamisessa, mistä esitämme parhaimmat kiitoksemme.

Helsingissä 31. 3. 1981

Pertti Hari

Seppo Kellomäki

ODC 182.21:181.21:53:568
ISBN 951-651-052-3

Arvi A. Karisto Oy:n kirjapaino
Hämeenlinna 1982

SISÄLLYS

1. JOHDANTO	5
1.1 Tutkimuksen tausta	5
1.2 Tutkimustehtävä ja tutkimuksen kulku	5
2. LÄHESTYMISTAPA	6
2.1 Tutkimuksen lähtökohdat	6
2.2 Valittu mallitustekniikka	7
3. METSIKÖSSÄ KASVAVAN PUUN FOTOSYNTESI	8
3.1 Fotosynteesin asema mallin laadinnassa	8
3.2 Fotosynteesissä syntyneiden hiilihydraattien määrän arvioiminen	8
3.3 Mallissa huomioon otetut fotosynteesiin vaikuttavat tekijät	8
3.4 Metsässä kasvavan puun yhteyttämän CO ₂ :n määrän arviointi	9
3.5 Puun fotosynteesin kytkeminen metsikön rakenteeseen	9
4. PUUN KASVU JA KEHITYS METSIKÖSSÄ	12
4.1 Kasvun käsite	12
4.2 Kasvun päivittäinen dynamiikka	12
4.3 Puun eri osien kasvu	13
4.3.1 Kasvun jakautuminen	13
4.3.2 Kasvun jakautuminen latvuksen ja rungon kesken	14
4.3.3 Kasvun jakautuminen rungossa	15
4.3.4 Kasvun jakautuminen latvuksessa	16
5. METSIKÖN KASVUMALLI	18
5.1 Perusoletukset	18
5.2 Puutason mallin perusrakenne	18
5.3 Metsätason malli	20
5.4 Puutason mallin tarkennus	20
5.4.1 Puun rakenteen mallitus	20
5.4.2 Kasvun jakautuminen	21
5.5 Kahden puulajin metsikkö	21
5.6 Parametrien estimointi	22
6. METSIKÖN KASVUN JA KEHITYKSEN DYNAMIIKKA	26
6.1 Metsikkömallin perusajo	26
6.2 Istutus- ja luonnonmännikön vertailu	29
6.3 Alkutilanteen vaikutus metsikön kehitykseen	30
6.4 Kasvupaikan vaikutus metsikön kehitykseen	33
7. SEKAMETSIKÖN DYNAMIIKKA	34
7.1 Sekametsikön erikoispiirteitä	34
7.2 Mänty-koivusekametsikön kehitys simulointien perusteella	35
7.3 Tulosten arviointi	36
8. LOPPUPÄÄTELMÄ	37
LÄHDEKIRJALLISUUS	40
SUMMARY	41
LIITE. Projektissa valmistuneet julkaisut	42

1. JOHDANTO

1.1. Tutkimuksen tausta

Metsätalouden perusteita on maassamme tutkittu laajasti jo tämän vuosisadan alkupuolelta lähtien. Erityisesti harvennusikäisten ja sitä varttuneempien puustojen rakenne sekä niiden kasvu ja kehitys tunnetaan monipuolisesti. Taimikoiden kasvu- ja kehitys on sen sijaan saanut vähemmän huomiota osakseen. Varsinkin se vaihe, missä vakiintunut taimikko kehittyy riukuvaiheen kautta varsinaiseksi harvennusmetsiköksi on huonosti tunnettu.

Taimikko- ja riukuvaiheen metsiköitä on maassamme kuitenkin runsaasti. Metsätaloston (1979) mukaan on taimikko- ja riukuvaiheen metsiköitä maan eteläpuoliskossa 25 % ja maan pohjoispuoliskossa 28 % metsämaan alasta. Tilanne on seurausta laajasta metsän uudistamis- ja viljelytoiminnasta, joka käynnistyi 1960-luvun alkupuoliskolla. Syntyneet taimikot ja nuoret metsät ovat tulevaisuuden lupaus metsätaloudelle. Samalla ne ovat kuitenkin haaste tämän hetken metsänhoidolle, sillä varovaisestikin arvioiden on hoitoa vaativien taimikoiden määrä noin 3,5 milj. ha. Taimikko- ja riukuvaiheen metsiköiden runsaus merkitsee myös lisääntyviä kasvatushakuja jo lähtiulevaisuudessa. Nyt raportoitavan projektin tarkoituksena on ollut osaltaan luoda perustietoja tälle toiminnalle.

1.2. Tutkimustehtävä ja tutkimuksen kulku

Tutkimushankkeen aiheena oli metsikön varhaiskehityksen dynamiikka, kuten tutkimussopimuksessa mainitaan. Täsmällisemmin ilmaistuna hankkeen tavoitteena oli tutkia ja kehittää kvantitatiivinen menetelmä, jonka avulla metsikön kehityksessä tapahtuva energiavirran suuntautuminen ja kasautuminen voidaan ennakoida, kun metsikön kehityksen lähtötilanne tunnetaan. Kysymyksessä oli siis menetelmän kehittäminen metsiköiden kasvun ja kehityksen – puuston sukkession – jäljittämiseksi.

Pääpaino työssä on asetettu taimisto- ja riukuvaiheen männiköihin, nuorien männiköiden varhaiskehitykseen. Tulokset on kuitenkin pyritty yleistämään laajemminkin metsikön kasvua ja kehitystä kuvaaviksi. Tähän on laadittu metsikön kasvua ja kehitystä kuvaava dynaaminen malli. Mallin parametrit estimoitii kerätystä kokeellisesta aineistosta sekä kirjallisuudesta saadusta aineistosta. Samalla laadittua mallia täsmennettiin työn edetessä. Empiirisen aineiston keruussa pyrittiin erityisesti tutkimaan puuyksilöiden yhteyttämistuotantoa sekä näiden suhdetta havaittuun kasvuun myöhemmin kuvattuja lähtökohtia soveltaen. Laaditun mallin avulla tutkittiin harventamisen ja perkauksen vaikutuksia metsikön kehitykseen. Jälkimmäisessä tapauksessa kilpaili männyn kanssa samoista kasvutekijöistä koivu.

2. LÄHESTYMISTAPA

2.1. Tutkimuksen lähtökohdat

Metsää tarkastellaan joukkona erillisiä puuta, joiden kunkin kasvuun vaikuttaa useita ulkoisia tekijöitä, esimerkiksi valo, lämpö, ravinteet ja vesi. Tiedetään, että puuyksilöt ovat erilaistuneita ja ne erilaistuvat jatkuvasti metsikön kehityksen edetessä. Metsikön puut jakautuvat tällä tavoin eri latvuserroksiin. Puhutaan valtapuista (suhteellinen pituus 0,9–1,0), lisävaltapuista (0,8–0,9), välipuista (0,7–0,8) ja aluspuista ($\leq 0,7$) sen mukaan, mihin latvuserrokseen ne kuuluvat.

Puiden erilaistuminen eri latvuserroksiin johtuu niiden välisistä alkupituus- ja kasvuerroista. Nämä voivat aiheutua eri-ikäisyydestä, geneettisistä syistä tai kasvupaikan sisäisestä vaihtelusta. Alunperin vähäiset kasvuerot kertaantuvat ajan kuluessa. Nopeimmin kasvaneet puuyksilöt säilyttävät täten vallitsevan asemansa. Voidaan puhua kasautuvasta kehityksestä, joka määrää puuyksilön kulloisenkin aseman latvustossa.

Metsikön rakennemuutokseen liittyy aina myös muutoksia ympäristössä ja sen eri tekijöissä. Varsinkin metsikön sisäisessä valaistuksessa tapahtuu suuria muutoksia. Tässä projektissa onkin oletettu, että metsikön sisäisissä valaistusolosuhteissa havaittava vaihtelu aiheuttaa ensi sijassa eroja yksittäisten puiden kasvuympäristössä. Puiden erilaistuminen eri latvuserroksiin sekä metsikön rakennemuutos on täten pyritty palauttamaan metsikön sisäisen valaistuksen ajalliseen ja paikalliseen vaihteluun. Muiden tekijöiden vaikutus näihin kehitystapahtumiin on oletettu tasomuuтокseksi, joka vaikuttaa samalla tavalla kaikkiin metsikön puihin.

Puuyksilöiden väliset valaistuserot oletettiin myös puiden erilaistumista ylläpitäväksi tekijäksi. Kerran saavutettu valoetu vaikuttaa lisääntyvänä yhteyttämistuotantona ja siten lisääntyvänä kasvuna. Päinvastaisessa tapauksessa yhteyttämistuotanto vähenee kuten vastaava kasvukin. On luultavaa, että parhaiten valoa hyödyntävät puuyksilöt käyttävät hyväkseen eniten myös muita ympäristönsä resursseja. Täten valoedun saavuttaneet puut valikoituvat samalla, kun alle jääneiden pui-

den valaistusolosuhteet käyvät riittämättömiksi jatkuvaan kasvuun. Puuyksilöiden välinen kilpailu voidaan siten ymmärtää saman ympäristön resurssien yhtäaikaiseksi käytöksi. Täten puuyksilöiden vuorovaikutus välittyy ympäristön kautta.

Kasautuvan kehityksen ja puuyksilöiden valaistuserojen oletettu vuorovaikutus edellyttää puuyksilön ottamista perusyksiköksi mallitettaessa metsikön kehitystä. Täten mallituksen edellytetään kuvaavan puuyksilön erilaistumiskehitystä sekä sitä sääteleviä valaistusolosuhteita. Tällöin valo-olosuhteiden kautta toisiinsa vaikuttavat puuyksilöt muodostavat metsikön. Vuorovaikutus ilmenee siten, että metsikkö kokonaisuutena vaikuttaa kunkin puuyksilön ympäristöön. Vaikutuksen määrä ja laatu riippuvat puuyksilön asemasta metsikössä.

Kasautuvan kehityksen palauttaminen pelkästään metsikön sisäiseen valaistusvaihteluun edellyttää, että maan ravinne- ja vesipitoisuus sekä ilman lämpötila ja hiilidioksiidipitoisuus jakautuvat riittävällä tarkkuudella tasaisesti koko metsikössä ja että niiden saavuudessa ei ole eroja puiden välillä. Tämän oletuksen vallitessa nämä tekijät kiinnitetään keskimääräistä kasvukautta vastaavalle tasolle. Samalla tutkimuksen perusaikaskaaleeksi valitaan vuosi. Käytännössä tämä merkitsee kasvukautta.

Metsikön kasvuun ja kehityksen kuvaus tehtyjen oletusten perusteella asettaa mallitukselle seuraavat vaatimukset:

1. on mallitettava tietyt rakenteen omaavan metsikön vaikutus puuyksilöiden ympäristöolosuhteisiin, tässä tapauksessa niiden valaistusolosuhteisiin;
2. on mallitettava yksittäisen puun kasvuun ja kehityksen dynamiikka sekä
3. on määritettävä ja mallitettava tapa, jolla puuyksilöistä rakennetaan metsikkö.

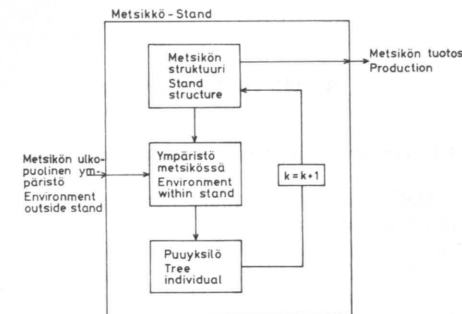
Mallituksen tavoitteista seuraa, että puuyksilön kuvauksessa on painotettava erityisesti tuotoksen jakautumista ja tämän riippuvuutta valo-oloista. Nämä on kunkin puuyksikön suhteen kuvattava siten, että valo-olosuhteet voidaan kytkeä puuyksilön asemaan metsi-

kössä sekä metsikön rakenteeseen. Metsikön rakenne puolestaan on kuvattava siten, että myös ohjaustoimena käytetyn harvennuksen ja perkausten vaikutus voidaan sisällyttää malliin.

2.2. Valittu mallitustekniikka

Kirjallisuudessa esiintyvät metsämallit voidaan jakaa mallitustekniikan perusteella ensinnäkin staattisiin ja dynaamisiin sekä toiseksi pitkän ajan ja lyhyen ajan malleihin. Erottelua voidaan suorittaa myös siltä pohjalta, miten metsikön eri osatekijöitä on käsitelty mallituksessa. On olemassa malleja, joissa metsikkö nähdään joko yhtenä kokonaisuutena tai puiden muodostamana vuorovaikutusjärjestelmänä. Tässä tutkimuksessa on pyritty dynaamiseen pitkän ajan malliin, jossa metsikköä käsitellään puuyksilöiden muodostamana vuorovaikutussysteeminä. Pitkällä ajalla tarkoitetaan tässä aikaa, jona metsikön rakenteessa ja ympäristössä tapahtuu olennaisia muutoksia. Näitä muutoksia ja niiden vaikutusta puiden kasvuun ja kehitykseen voidaan analysoida parhaiten dynaamisten mallien avulla.

Sovellettu periaatetta on havainnollistettu kuvassa 2.1, jossa metsikkö on esitetty puuyksilöistä koostuvana dynaamisena järjestelmänä. Metsikön kokonaisuusmalli on jaettu mallitustavoitteiden mukaan kolmeen osamalliin: metsikön rakenteeseen, metsikön sisäiseen ympäristöön ja puuyksilöön. Tällöin on oletettu, että metsikkö vaikuttaa rakenteensa asettamisessa rajoissa metsikön ulkopuolelta tuleviin vaikutuksiin sekä täten puuyksilöiden kasvuun ja kehitykseen ja metsikön tuotokseen.



Kuva 2.1. Metsikkö puuyksilöistä koostuvana järjestelmänä. Puuyksilön kasvu vuonna k riippuu puun ympäristöstä, johon vaikuttaa metsikön senhetkinen rakenne ja metsikön ulkopuolinen ympäristö. Kasvu puolestaan muuttaa metsikön rakennetta, mikä näkyy mallissa seuraavalla aika-askelalla $k+1$ eli seuraavana vuonna.

Fig. 2.1. Tree stand as a system made up of individual trees. Growth of an individual tree depends on its environment, which is in turn affected by the actual stand structure and the environment outside the stand. On the other hand, growth changes the stand structure as indicated in the following time step, i.e. in the year $k+1$.

Mallitus tapahtui kuvan 2.1 mukaisesti kolmessa vaiheessa: mallitettiin metsikön rakenne, mallitettiin metsikön rakenteen vaikutus puuyksilön ympäristöön metsikössä sekä mallitettiin puuyksilön kasvuun ja kehityksen dynamiikka. Kunkin mallituksen vaihe koostuu useista eri osavaiheista, joilla kuvataan vastaavien rakenteiden ja prosessien dynamiikkaa. Näiden osavaiheiden tarkempi kuvaus on tehty jäljempänä noudattaen edellä kuvattua perusmallin rakennetta.

3. METSIKÖSSÄ KASVAVAN PUUN FOTOSYNTESI

3.1. Fotosynteesin asema mallin laadinnassa

Mallitustavoitteiden mukaisesti tuli puuyksilöiden tuotos kytkeä metsikön valolosuhteisiin. Tämä tehtiin siten, että puuyksilöiden fotosynteesituotanto mallitettiin valolosuhteiden avulla. Mallituksessa otettiin huomioon myös puiden sisäisiä tekijöitä. Oli siis estimoitava puiden käytettävissä olevien hiilihydraattien määrä niissä rajoissa, joita puiden sisäiset ja puihin vaikuttavat ulkoiset tekijät asettavat.

Kasvin tai sen osan fotosynteesin ja respiraation erotusta pystytään mittaamaan, mutta kasvien pelkkää fotosynteesiä ei voida mitata. Tämä mittaustekninen hankaluus aiheuttaa usein sekaannusta. Fotosynteesin ja respiraation erotusta kutsutaan tavallisesti nettofotosynteesiksi. Usein fotosynteesiä eli hiilihydraattien muodostumisnopeutta kutsutaan selvyuden vuoksi bruttofotosynteesiksi. Tässä työssä käytetään termiä fotosynteesi eikä bruttofotosynteesi ja kokeelliset tulokset koskevat nettofotosynteesiä, josta saadaan fotosynteesi ottamalla huomioon respiraatio mitausten tulkinna.

Puuyksilön kasvaessa hiilihydraatteja käytetään uuden solukon muodostamiseen ja siten ne muodostavat pohjan puiden kasvulle ja kehitykselle. Samalla puuyksilöiden fotosynteesituotanto muodostaa pohjan myös koko metsikön kasvulle ja kehitykselle, ja siten se on luonnollinen lähtökohta metsikön kasvumallia laadittaessa.

3.2. Fotosynteesissä syntyneiden hiilihydraattien määrän arvioiminen

Kokeellisesti on havaittu, että fotosynteesinopeus eli jossakin aikayksikössä sidotun hiilidioksidin määrä vaihtelee erittäin voimakkaasti sekä ajallisesti kasvukauden kuluessa että paikallisesti puun eri osien välillä ja puiden välillä puun asemasta riippuen. Tämän vuoksi puun hetkellisen fotosynteesituotannon ja vastaavan kuiva-ainetuotannon välillä ei ole selvää riippuvuutta. Pitkähkönä aikavälinä kuiva-ainetuotannon ja fotosynteesituotannon välillä tällainen riippuvuus kuitenkin on olemassa.

Pitkähkön ajanjakson kuluessa muodostettujen hiilihydraattien määrä voidaan laskea integroimalla fotosynteesinopeus ajan yli. Olkoon t_1 tarkastelujakson alkuehetki ja t_2 sen loppuehetki sekä r tarkasteltavan paikan koordinaatit. Merkitään p :llä fotosynteesinopeutta ja q :lla pitkähkön ajan kuluessa yhteytettyä hiilidioksidin määrää lehtipinta-alayksikköä kohti. Fotosynteesinopeuden ja yhteytetyn ainemäärän välillä vallitsee yhteys

$$q(t_1, t_2, r) = \int_{t_1}^{t_2} p(t, r) dt. \quad (3.1)$$

Lehtipinta-alayksikköä kohti yhteytetty hiilihydraattimäärä vaihtelee voimakkaasti latvuksissa fotosynteesinopeuden vaihtelun vuoksi. Metsikön ylempien oksien varjostus vähentää alaokkien fotosynteesiä.

Koko puun fotosynteesissä pitkähkön ajan kuluessa muodostuneiden hiilihydraattien määrä saadaan integroimalla lehtipinta-alayksikköä kohti yhteytetty ainemäärä tilan yli. Merkitään $Q(t_1, t_2)$:lla puun aikavälillä $[t_1, t_2]$ yhteyttämää ainemäärää. Tällöin on

$$Q(t_1, t_2) = \int_V q(t_1, t_2, r) dV, \quad (3.2)$$

missä $q(r)$ on lehtipinta-alan tiheys sekä V puun tilavuus. Yhtälön (3.2) avulla saadaan puun fotosynteesissä muodostamien hiilihydraattien määrä laskettua, jos tunnetaan puun fotosynteesinopeudet jokaisessa latvuston pisteessä tarkasteltavana aikana. Näin voidaan fotosynteesissä syntyneiden hiilihydraattien määrittäminen palauttaa fotosynteesinopeuden tutkimiseen ja siihen vaikuttavien tekijöiden analysoimiseen.

3.3. Mallissa huomioon otetut fotosynteesiin vaikuttavat tekijät

Kokeellisesti on havaittu, että valon intensiteetti yksin selittää yli 90 % fotosynteesinopeuden vaihtelusta (kuva 3.1), kun kasvi on aktiivisessa kesätilassa ja sillä on riittävästi vettä (Hari ym. 1981a). Samoissa olosuhteissa läm-

pötilä ja valon voimakkuus yhdessä selittävät 93 % fotosynteesinopeuden vaihtelusta. Näin ollen mallin laadinnassa valon intensiteetti on otettu tärkeimmäksi fotosynteesinopeuteen vaikuttavaksi ympäristötekijäksi, joka vaihtelee puusta toiseen. Muiden ympäristötekijöiden vaikutus fotosynteesinopeuteen on mallissa otettu huomioon tasotekijänä. Niinpä maaperän viljavuuden on oletettu vaikuttavan kunkin kasvupaikan kaikkiin puihin samalla tavalla.

Männyn fotosynteesi käynnistyy hitaasti keväällä siten, että lämpiminä päivinä fotosynteesi elpyy. Jos tulee päivä, joka on huomattavasti kylmempi kuin aikaisemmat päivät, niin silloin elpyminen hidastuu tai saattaa tapahtua fotosynteesin estymistä. Yhteyttäminen on siten sidoksissa vuotuisen syklin vaiheeseen (Pelkonen 1980). Merkitään S :llä vuotuisen syklin vaihetta ja I :llä valon intensiteettiä. Fotosynteesinopeus kussakin pisteessä määräytyy huomattavalta osalta pisteessä vallitsevasta valon intensiteetistä ja puun vuotuisen syklin vaiheesta eli

$$p(r, t) = f(I(r, t), T(t), S(t)), \quad (3.3)$$

missä T on lämpötila. Yhtälön (3.3) funktio f on mallitukseen otettu Pelkonen (1980) tutkimuksesta, jossa se on määritetty kokeellisesti laajaan aineistoon perustuen.

3.4. Metsässä kasvavan puun yhteyttämän CO₂:n määrän arviointi

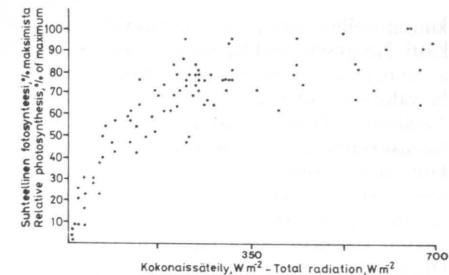
Fotosynteesiin vaikuttavien ympäristötekijöiden erot johtuvat latvuston sisäisestä varjostuksesta. Merkitään r_0 :lla pistettä kasvuston yläpuolella. Yhtälöstä 3.2 saadaan

$$Q(t_1, t_2) = q(t_1, t_2, r_0) \int_V q(r) \frac{q(t_1, t_2, r)}{q(t_1, t_2, r_0)} dV. \quad (3.4)$$

Merkitään a :lla yhtälön oikealla puolella olevaa (vrt. yhtälö 3.1) suhdetta, jota kutsutaan valokertoimeksi

$$a(r) = q(t_1, t_2, r) / q(t_1, t_2, r_0). \quad (3.5)$$

Valokerroin kuvaa latvuksen sisäisen varjostuksen aiheuttamaa fotosynteesin pienemistä eli fotosynteesiä varjostuksen alaisena verrattuna varjostamattomiin olosuhteisiin.



Kuva 3.1. Männyn fotosynteesinopeuden riippuvuus valon intensiteetistä, kun puu on aktiivisessa kesätilassa ja sillä on riittävästi vettä.

Fig. 3.1. Photosynthetic rate of Scots pine as a function of light intensity when the water supply is sufficient and the tree is physiologically active.

Varjostuksen aiheuttamaa fotosynteesin muutosta puun tasolla mitataan asemaluvulla, A , joka määritellään

$$A = \frac{\int_V q(r) q(t_1, t_2, r) dV}{q(t_1, t_2, r_0) \int_V q(r) dV} \quad (3.6)$$

Puun fotosynteesituotannon arvioimiseksi riittää, kun tunnetaan $q(t_1, t_2, r_0)$, lehtipinta-alan jakaantuma ja valokertoimen arvot, eli

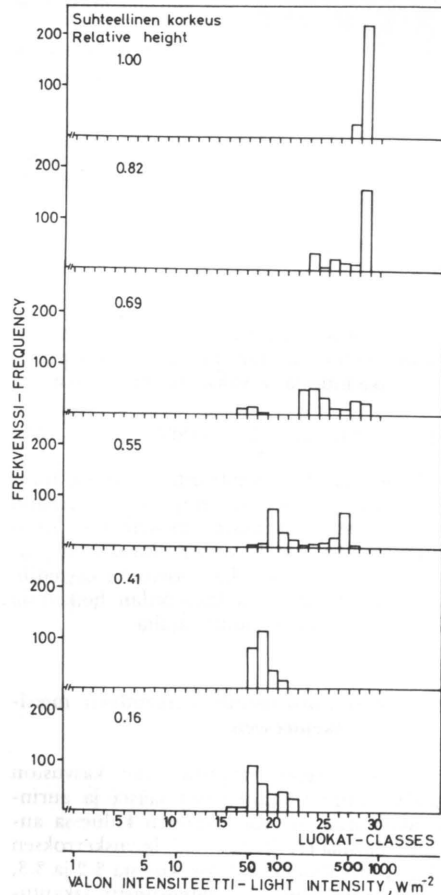
$$Q(t_1, t_2) = q(t_1, t_2, r_0) \cdot \int_V q(r) a(r) dV. \quad (3.7)$$

Yhtälöstä (3.7) esiintyvistä suureista fotosynteesin mittaluku, $q(t_1, t_2, r_0)$, laskettiin kokeellisesti määritellyn fotosynteesin valoriippuvuuden avulla ottaen huomioon puiden vuotuisen syklin. Lähtötietoina käytettiin valon intensiteetin ja lämpötilan hetkellisiä arvoja koko kasvukauden ajalta.

3.5. Puun fotosynteesin kytkeminen metsikön rakenteeseen

Jonkin pisteen varjostuminen kasvuston sisällä riippuu vallitsevasta säästä ja aurinkonkulmasta, ts. vuorokauden kuluessa aurinko paistaa eri "paksuisen" latvuserroksen läpi. Tämä ilmenee selvästi kuvista 3.2 ja 3.3, joissa on esitetty valon intensiteetin jakautuminen aurinkoisella ja pilvisellä säällä latvukseen eri osissa. Aurinkoisella säällä (kuva 3.2) sulkeutuneessa mäntymetsikössä latvukseen alueella valo hajaantuu laajalle valonvoimak-

kuusalueelle ja valonvoimakkuus vähenee jyrkästi latvuksen keskivaiheilta alaspäin. Sulkeutuneessa metsikössä latvusrajan alapuolella valonintensiteettijakauma on suppeampi. Tasaisella pilvisellä säällä (kuva 3.3) valon intensiteettijakauman hajonta on pienempi kuin aurinkoisen ja puolipilvisen sään vallitessa. Auringonkulman pienessä valonintensiteettijakauman suuri hajonta siirtyy latvuksen yläosaan. Sekä latvuston rakenteella että auringon asemalla on huomattavaa mer-

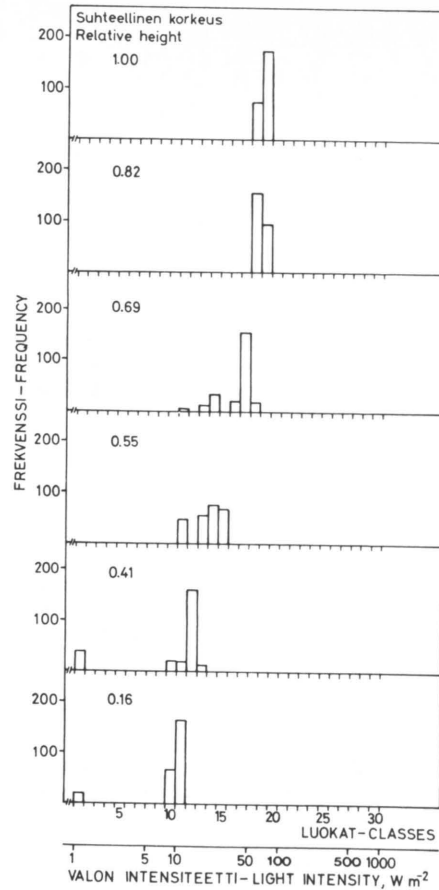


Kuva 3.2. Valon intensiteetin jakautuma männikön latvuksessa selkeänä päivänä.

Fig. 3.2. Distribution of light intensity within a Scots pine canopy during a clear day.

kitystä valon tunkeutumiseen latvustoon. Valokerroin on metsikön valoilmastoa kuvaavana suureena käyttökelpoinen, koska se painottaa kunkin ajankohdan valon intensiteetin fotosynteesiä vastaavalla painolla.

Yhtälöön (3.7) perustuva puun fotosynteesissä muodostuneiden hiilihydraattien määrän määrittäminen tulee huomattavasti käytökelpoisemmaksi, kun etsitään kokeellisesti riippuvuus valokertoimen ja metsikössä kyseistä pistettä varjostavan lehtipinta-alan vä-



Kuva 3.3. Valon intensiteetin jakauma männikön latvuksessa pilvisenä päivänä.

Fig. 3.3. Distribution of light intensity within a Scots pine canopy during an over-cast day.

lille.

Oletetaan varjostuksen fotosynteesissä näkyvän vaikutuksen riippuvan vain pystysuorasta korkeudesta. Varjostava biomassa, B , määritellään tässä tapauksessa neulaspin-talaksi korkeudella x olevan tason yläpuolella maan pinta-alayksikköä kohti. Kokeellisesti voidaan määrittää regressio $a = f_p(B)$ Sijoittamalla se yhtälöön (3.7) saadaan

$$Q(t_1, t_2) = q(t_1, t_2, r_0) \cdot \int_0^{h_{\max}} Z(x) f_p(B(x)) dx, \quad (3.8)$$

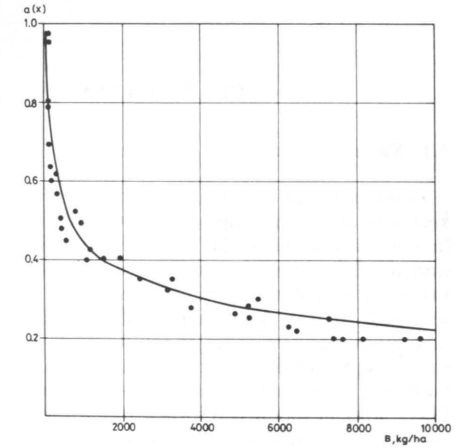
missä $Z(x)$ on neulaspin-ta-alan korkeusjakauma.

Yllä oleva yhtälö sisältää vain kokeellisesti määritettyjä riippuvuuksia ja metsikön tunnuksia. Metsikön mallin kehittämisen kannalta on tärkeää, että on saatu yhteys metsikön rakenteen ja kunkin puun käytettävissä olevien hiilihydraattien välille.

Yhtälöstä (3.8) voidaan laskea kasvukauden aikana tuotetun fotosynteesin määrä. Merkitään k :n kasvukauden loppuhetkeä k :lla ja kasvukauden fotosynteesiä $P(k)$:lla, jolloin saadaan

$$P(k) = q(k-1, k, r_0) \cdot \int_0^{h_{\max}} Z(x) f_p(B(x)) dx. \quad (3.9)$$

Suure $P(k)$ on keskeisellä sijalla laadittaessa puun kasvun mallia, sillä sen avulla määritetään puun käytettävissä olevien hiilihydraattien määrä.



Kuva 3.4. Valokertoimen (a) ja varjostavan biomassan (B) välinen regressio männikössä. Riippuvuutta kuvaa yhtälö $f_p(B) = 1/(1 + \exp(-2(\lg B - b_1)/b_2))$, jonka parametrit b_1 ja b_2 estimoidaan kuvan esittämien mittaustulosten perusteella (ks. taulukko 5.1.).

Fig. 3.4. Dependence of photosynthetic light ratio (a) on shading needle biomass (B) in a young Scots pine stand. The regression is described by the Equation $f_p(B) = 1/(1 + \exp(-2(\lg B - b_1)/b_2))$. The parameters for b_1 and b_2 in the equation are estimated from the empirical material given in the figure (see also Table 5.1.).

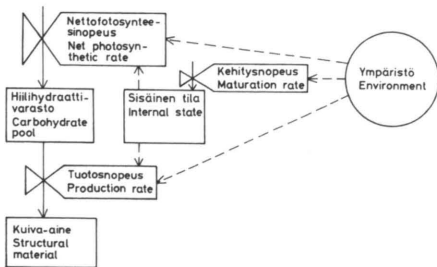
4. PUUN KASVU JA KEHITYS METSIKÖSSÄ

4.1. Kasvun käsite

Fotosynteesissä tuotetut hiilihydraatit kuteutuvat latvukseen, rungon ja juurten kasvua-alueille, joissa ne käytetään kasvutapahtumassa uuden solukon muodostamiseen. Ne sitoutuvat puun rakenteeseen lisäten siten puun tai sen osan massaa. Yleensä kasvulla tarkoitetaan puun ulkoisten mittojen muuttumista (esim. rungon sädekasvu), mutta kasvuksi luetaan myös sellainen rakenteellisen massan lisäys, joka ei näy ulkomittojen muutoksena (esim. solun seinämän paksuuskasvu). Yhdessä nämä komponentit muodostavat puun kokonaiskasvun, joka määritellään aikayksikössä tuotetuksi kuiva-ainemääräksi. Puun kokonaisfotosynteesi määrää hiilihydraattivaraston suuruuden ja täten myös puun kokonaiskasvun (vrt. kuva 4.1). Puun vuotuinen kokonaiskasvu, $G(k)$, on

$$G(k) = P(k) - R(k), \tag{4.1}$$

jossa $P(k)$ on vuotuinen bruttofotosynteesi ja $R(k)$ vuotuinen kokonaiskulutus (vrt. yhtälö 3.9).



Kuva 4.1. Kaavamainen esitys ympäristötekijöiden ja sisäisten tekijöiden vaikutuksesta puun kasvuun.

Fig. 4.1. Schematic presentation of the effect of external and internal factors on tree growth.

4.2. Kasvun päivittäinen dynamiikka

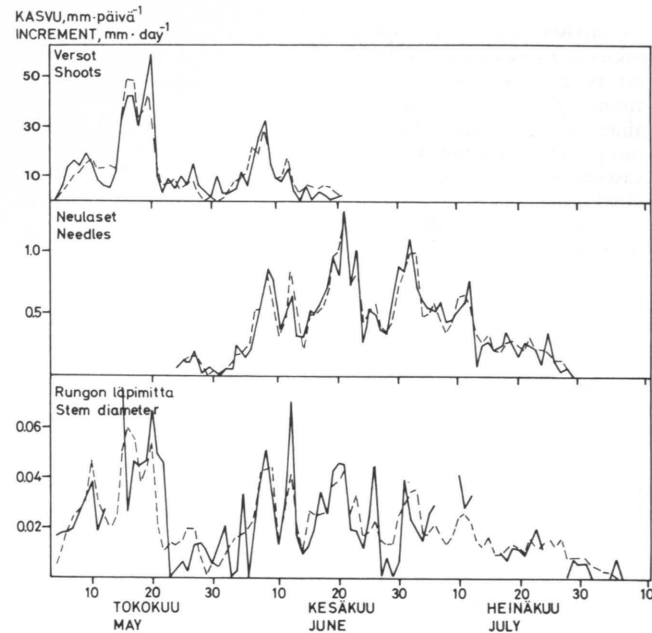
Puiden vuotuinen kehitys jaetaan aktiiviin periodiin ja dormanssiin. Puut ovat sopeutuneet ilmaston vaihteluihin mm. siten, että kasvujakso ajoittuu aktiivisen periodin tiettyyn vaiheeseen. Eri puulajien välillä on tässä suhteessa havaittavissa huomattavia eroja. Toisaalta myös saman puun eri osilla on oma kasvurytmensä.

Meidän ilmasto-oloissamme lämpötila on havaittu tärkeimmäksi kasvun lyhytaikaisia vaihteluita selittäväksi tekijäksi. Lämpötila vaikuttaa myös aktiivisen periodin etenemisnopeuteen (vrt. Hari ym. 1970). Lämpötilan vaikutus puun kasvunopeuteen ilmenee täten sekä suorasti että epäsuorasti aktiivisen periodin etenemisen ja kasvurytmien kautta (kuva 4.1).

Puulajin kasvurytmi säätelee sen eri osien kasvun ajoittumista kasvukauden aikana (vrt. kuva 4.2). Puun eri osilla ja erilaisessa asemassa olevilla puilla on kuitenkin käytettävissään vain tietty määrä yhteyttämistuotteita. Kasvun kokonaismäärä riippuu näin ollen hiilihydraattivaraston koosta. Tämä havaitaan selvästi tarkasteltaessa männyn oksien pituuskasvua kasvukauden aikana (kuva 4.3). Todetaan, että kasvujakson pituudessa on vähän vaihtelua eri oksakiehkuroiden välillä, mutta kasvunopeus ja täten myös kokonaiskasvu on suurinta latvukseen yläosassa.

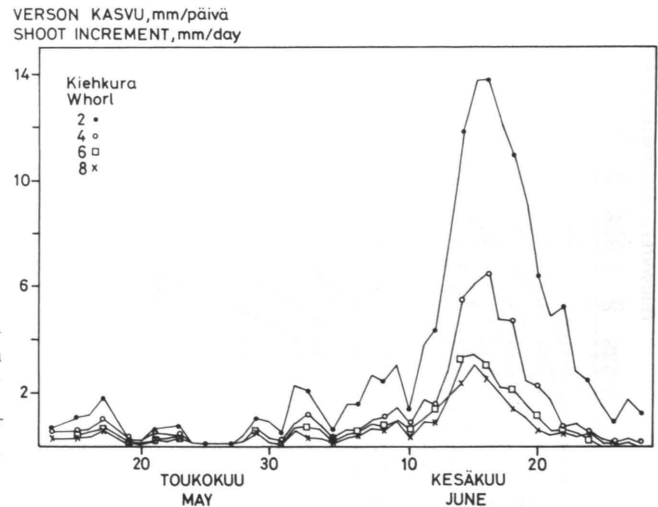
Voidaankin yleistäen todeta, että ympäristötekijöistä lämpötila vaikuttaa kasvun lyhytaikaisiin vaihteluihin määrätien kasvurytmien, kun taas valo vaikuttaa käytettävissä olevien hiilihydraattituotteiden kokonaismäärään määrätien kokonaistuotoksen tason.

Tutkittaessa puiden kasvu ja kuiva-ainetuotosta pitkän aikavälin tapahtumana on mielekästä ottaa perusaika-askelleeksi yksi vuosi, jolloin voidaan keskittyä tarkastelemaan puun saamaa vuotuista fotosynteesituotteiden kokonaismäärää ja sen jakautumista puun eri osien kasvuun. Tällöin olennaiseksi muodostuu metsikön valoilmasto ja puun neulasjakautuma, joista puolestaan riippuu puun kokonaisfotosynteesin määrä (vrt. luku 3, yhtälö 3.7).



Kuva 4.2. Männyn päivittäiset pituus- ja paksuuskasvun sekä neulasten kasvun kulku eräässä nuorena männikössä vuonna 1975.

Fig. 4.2. Daily height, diameter and needle increments in a young Scots pine stand, 1975.



Kuva 4.3. Oksien kiehkuroittainen päivittäinen pituuskasvu eräässä nuorena männikössä 1975.

Fig. 4.3. Daily increments of branches per whorls in a young Scots pine stand, 1975.

4.3. Puun eri osien kasvu

4.3.1. Kasvun jakautuminen

Puun kunkin osan vuotuinen kokonaiskasvu on aina sidoksissa ympäristön tilaan ja

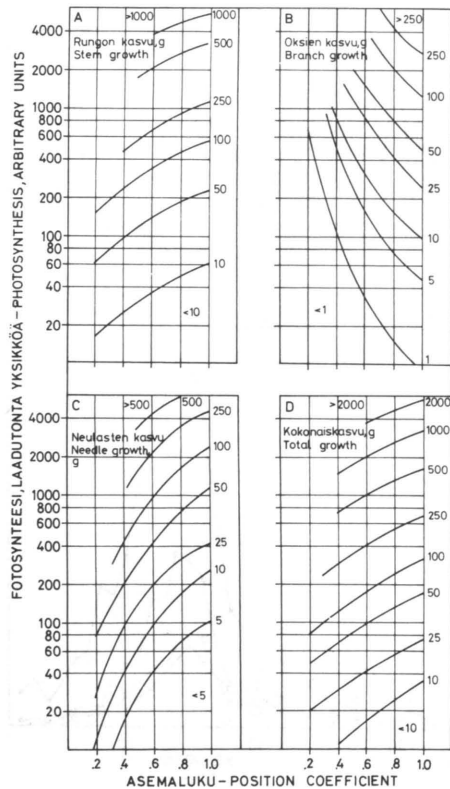
muuttuu siten ajan mukana. Voidaan puhua fotosynteesituotteiden jakautumisesta puun eri osien kesken: latvukseen, runkoon ja juuriin.

Tämän pääjaon sisällä voidaan suorittaa

hienoisempää jakoa riippuen käyttötarkoituksesta. Esimerkiksi tässä tutkimuksessa jaettiin rungon kasvu sädekasvuun ja pituuskasvuun, joita tarkasteltiin rungon kuiva-ainetuotannon lisäksi. Latvuksen kasvu jaettiin puolestaan silmujen, neulasten ja oksien kasvuun sekä tutkittiin oksien pituuskasvua ja sädekasvua.

Fotosynteesituotteiden jakautumista voidaan kuvata seuraavalla yhtälöllä (4.2).

$$G_i(k) = a_i(k) \cdot (P(k) - R(k)), \quad (4.2)$$



Kuva 4.4. Puiden latvusten ja rungon kasvun riippuvuus fotosynteesituotannosta ja puun asemaluvusta eräässä nuoressa männikössä.

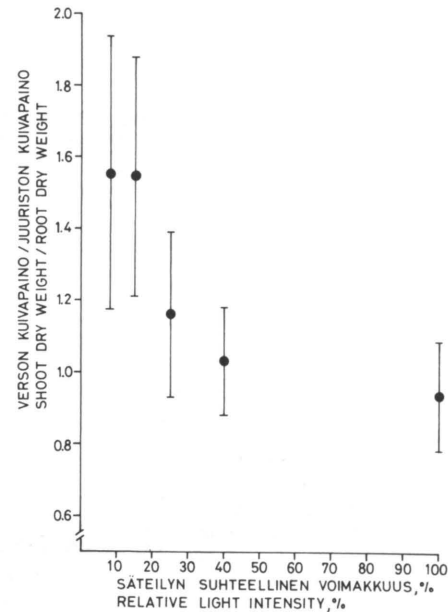
Fig. 4.4. Crown and stem growth of trees in a young Scots pine stand as a function of photosynthates and position coefficient in a stand.

missä $G_i(k)$ merkitsee kasvuosittien i kasvua vuonna k sekä $a_i(k)$ vastaavaa osuutta nettofotosynteesituotteiden kokonaismäärästä $P(k) - R(k)$. Puun kasvun ja rakenteen tutkiminen on olennaisesti jakautumiskertoimen $a_i(k)$ tutkimista.

Tässä tutkimuksessa on jakautumiskertoimen a_i oletettu riippuvan puun valoasemasta (vrt. luku 3) ja olevan täten erilainen valta- ja välipuissa ja aluspuissa. Tämä erilaistuminen voidaan tulkita kasvun mukautumiseksi ympäristön tilaan perimän asettamisrajoissa. Kyseessä on aklimatisoituminen, jossa puun kasvuvaste muuttuu ympäristön tilan muuttuessa.

4.3.2. Kasvun jakautuminen latvuksen ja rungon kesken

Tuloksia puiden latvusten ja rungon kasvusta on esitetty kuvassa 4.4. Rungon ja neu-



Kuva 4.5. Koivun taimien rangan, lehtien ja juurten osuudet taimien kokonaisbiomassasta säteilyn suhteellisen voimakkuuden funktiona.

Fig. 4.5. Share of stem, leaves and roots out of the total biomass of birch seedlings as a function of relative light tree intensity.

lasten kasvu lisääntyy lähes suoraviivaisesti, kun fotosynteesituotteiden määrä kasvaa. Hyvässä valo-olosuhteissa näiden osien kasvu jää kuitenkin pienemmäksi kuin fotosynteesituotteiden määrän perusteella voitaisiin olettaa. Fotosynteesituotteiden määrä vaikuttaa voimakkaasti myös oksien kasvuun. Hyvässä valo-olosuhteissa oksien kasvu on kuitenkin suurempaa kuin fotosynteesituotteiden määrän perusteella voitaisiin olettaa. Oksien kasvuun valo-asema näyttäisi vaikuttavan päinvastaisella tavalla kuin rungon ja neulasten kasvuun.

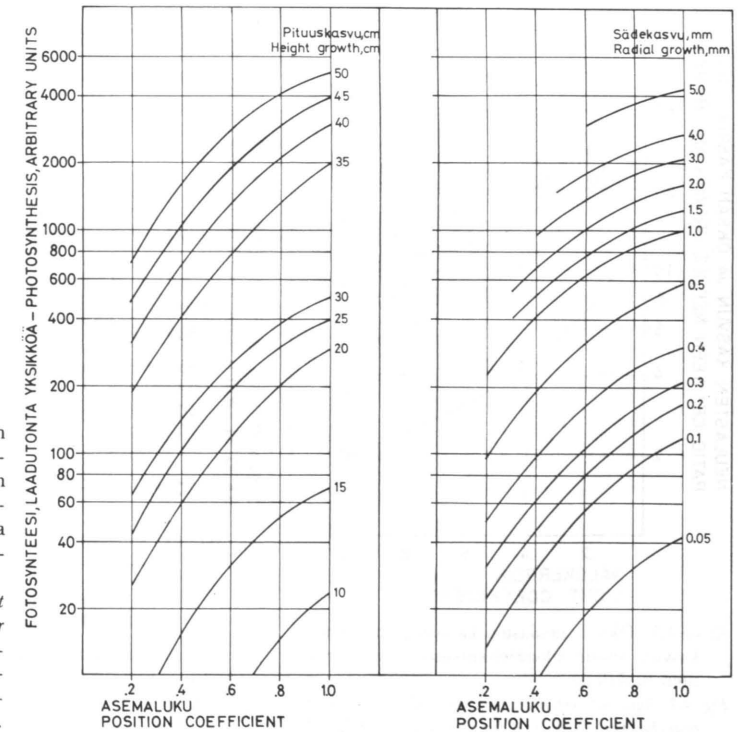
Rungon osuus kokonaiskasvusta on suurin lisävalta- ja välipuissa, jotka kasvavat kohtuullisessa varjostuksessa. Hyvässä valo-olosuhteissa - harvoissa metsiköissä tai yksittäispuissa - oksien osuus kokonaiskasvusta on suuri. Huonoissa valaistusolosuhteissa, kuten aluspuissa, neulasten osuus puun kokonaiskasvusta on puolestaan suuri. Latvuksen kasvu kokonaisuu-

nessaan - neulasten ja oksien kasvu - on kuitenkin suhteellisesti ottaen pienintä lisävalta- ja välipuissa. Kirjallisuuden (esim. Logan 1965, 1973) perusteella juurten kasvuosuus pienee puun valoaseman heiketessä. Koivulla saadut tulokset tukevat tätä päätelmää, kuten kuvasta 4.5 ilmenee.

4.3.3. Kasvun jakautuminen rungossa

Rungon kasvu jaetaan tavallisesti pituuskasvuun ja läpimitan kasvuun. Molemmissa tapauksissa fotosynteesituotteiden kokonaismäärä vaikuttaa voimakkaasti kasvun suuruuteen (kuva 4.6). Heikoissa valo-olosuhteissa sekä pituuskasvu että läpimitan kasvu saavat kuitenkin suurempia arvoja kuin pelkästään fotosynteesituotteiden kokonaismäärän perusteella on oletettavissa.

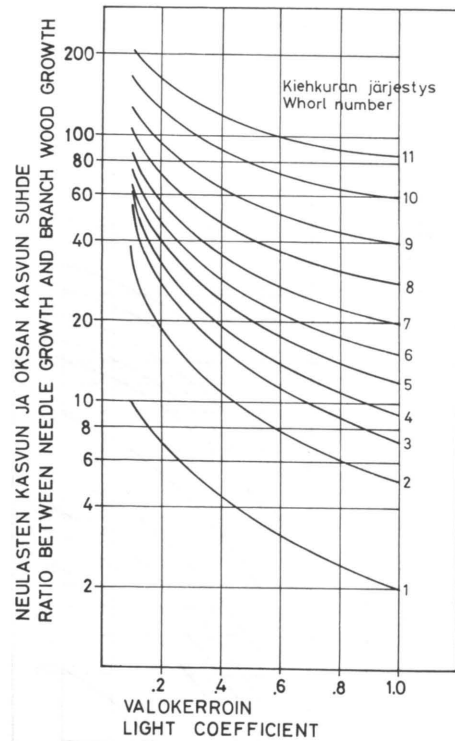
Erityisesti pituuskasvuvarvot ovat valaistusolosuhteisiin nähden suuria, mikä osoittaa



Kuva 4.6. Rungon pituus- ja läpimitan kasvun riippuvuus fotosynteesistä ja puun asemaluvusta.

Fig. 4.6. Stem height and diameter growth as a function of photosynthates and position coefficient in a stand.

puun pituus- ja paksuuskasvun suhteen muuttuvan puun valoaseman mukaan siten, että heikoissa valaistusolosuhteissa – esimerkiksi tiheässä metsikössä – puu kasvaa muodoltaan solakaksi. Hyvissä valaistusolosuhteissa puu sen sijaan kasvaa muodoltaan tyvekkääksi. Esitetyistä tuloksista voidaan myös päätellä, että rungon hyvä muotokasvu merkitsee pienempää rungoittaista tuotosta kuin huono muotokasvu. Toisin sanoen rungon kasvu kokonaisuudessaan pienenee puun valoaseman heiketessä, vaikka puun pituuskasvu ja läpimitan kasvu saavatkin fotosynteesituotantoon nähden suuria arvoja.

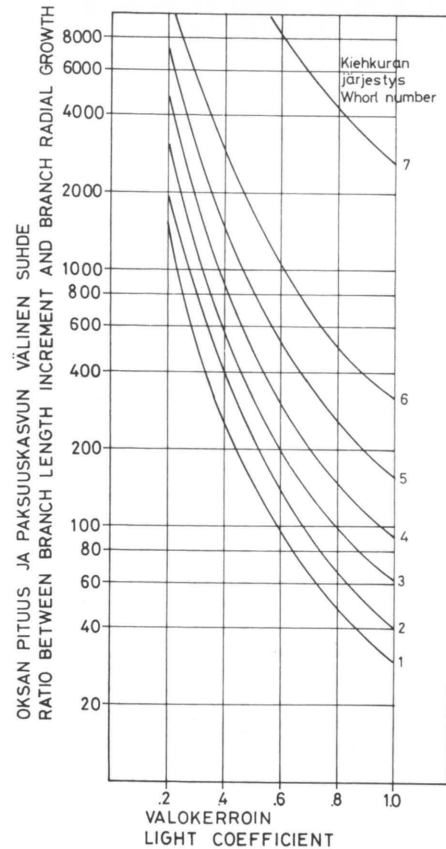


Kuva 4.7. Oksien neulasten kasvun ja puuaineen kasvun suhde oksakiehkuroittain valokertoimen funktiona.

Fig. 4.7. Ratio between needle growth and wood growth of branches per whorls as a function of light coefficient.

4.3.4. Kasvun jakautuminen latvuksessa

Kasvun jakautuminen latvukseen ja runkoon osoitti neulasten kasvun ensisijaisuutta heikossa valoasemassa. Sama ilmiö havaitaan eri oksakiehkuroihin kuuluvien oksien pääranan ja siihen muodostuvien neulasten välisessä suhteessa (kuva 4.8). Tämä suhde riippuu kuitenkin ennen muuta oksan järjestyksestä. Latvuksen yläosassa neulasten kasvun suhde oksan puuaineen kasvuun on 2–10. Latvuksen alaosassa vastaavan suhteen suu-



Kuva 4.8. Oksan pituuskasvun ja sädekasvun suhde kiehkuroittain valokertoimen funktiona.

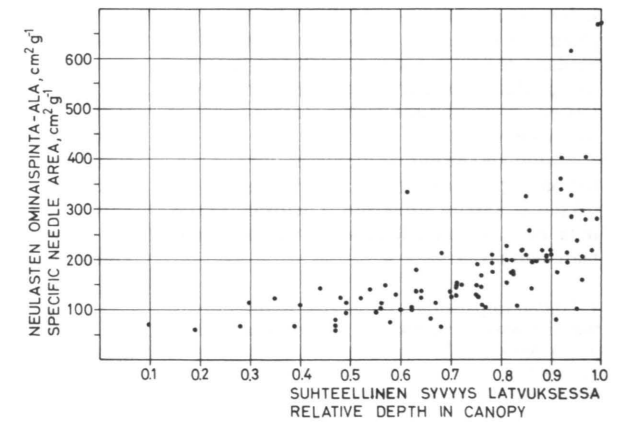
Fig. 4.8. Ratio between branch elongation and radial growth per whorls as a function of light coefficient.

ruus on jopa 200 oksan valoasemasta riippuen. Voidaan olettaa, että myös fotosynteesituotteiden käyttö neulasten muodostumiseen ja oksan puuaineen kasvuun muuttuu samalla tavalla.

Myös oksan pituuskasvun ja sädekasvun suhde muuttuu oksan valoaseman muuttuessa. Kuvasta 4.8 ilmenee, että oksan pituuskasvu riippuu hyvissä valaistusolosuhteissa lähes suoraviivaisesti fotosynteesin määrästä. Huonoissa valaistusolosuhteissa oksan pituuskasvu sen sijaan saa suurempia arvoja kuin fotosynteesin perusteella voitaisiin olettaa. Sen sijaan oksan sädekasvu alenee nopeasti oksan valoaseman heiketessä. Tämän vuoksi oksan pituus- ja sädekasvun suhde kasvaa nopeasti oksan valoaseman heikentyessä. Varsinkin latvuksen alaosassa suhde pituuskasvun hy-

väksi on hyvin selvä: sädekasvu on mitätöntä, vaikka oksa kasvaakin pituutta.

Myös neulasten ja lehtien ominaisuuksissa on muutoksia, jotka voidaan kytkeä oksan valoasemaan. Tärkein näistä lienee neulasten leveneminen suhteessa paksuuteen ja pituuteen, kun neulasten valoasema heikkenee. Lehti- ja neula- ja oksan valoasema vastavasti lehdet ohenevat. Tämä merkitsee, että neulasten tai lehden pinta-ala suhteessa biomassaansa kasvaa eli ominaispinta-ala kasvaa. Tämän voi olettaa parantavan puun kasvuedellytyksiä. Varsinkin latvuksen alaosassa neulasten ja lehtien ominaispinta-ala kasvaa huomattavasti (kuva 4.9). Samalla neulasten ja lehtien fotosynteesireaktio muuttuu siten, että se näyttää vastaavan paremmin valoasemaa.



Kuva 4.9. Männyn neulasten ominaispinta-ala oksakiehkuroittain funktiona suhteellisesta syvyydestä latvuksessa.

Fig. 4.9. Specific needle area of Scots pine as a function of relative depth in canopy.

5. METSIKÖN KASVUMALLI

5.1. Perusoletukset

Metsikön kehitystä simuloivan mallin perustana ovat erillistutkimukset, jotka kuvaavat jotakin osaa metsikön kehityksessä. Nämä on yhdistetty kokonaisuudeksi tiettyjä, jäljempänä esitettäviä periaatteita noudattaen. Lähtökohdiana on ollut metsikön varhaiskehityksen kuvaus taimikon vakiintumisesta lähtien. Tarkastelu voidaan kuitenkin laajentaa myös varttuneempiin metsiköihin. Mallin dynamiikka perustuu siihen, että yhdellä aika-askelalla määritetään vuoden aikana tapahtunut tilanmuutos. Tähän kuuluvat esimerkiksi kasvu, tuotos, neulasten variseminen ja runkoluvun pieneneminen. Malli on kausaalinen, joten sen elementit ja niiden väliset suhteet voidaan tulkita metsän suureiksi ja tapahtumiksi. Mallia voidaan täten soveltaa myös erilaisten metsänhoitotoimien tutkimiseen ja suunnitteluun.

Mallin keskeisimmät oletukset liittyvät puiden ja ympäristön välisiin suhteisiin sekä tuotoksen ja kasvun suhteisiin. Oletusten perusteita on käsitelty edellisissä luvuissa. Oletetaan seuraavaa:

1. Puiden ympäristöjen väliset erot johtuvat latvuston sisäisestä varjostuksesta. Varjostuksen määrä jollain korkeudella x ja vuonna k ($f_p(x, k)$) riippuu varjostavan biomassan määrästä x :n määrittämän tason yläpuolella ($B(x, k)$):

$$f_p(x, k) = f_p(B(x, k)) \quad (5.1)$$

Riippuvuuden muoto on määritetty empiirisesti ja esitetty luvussa 3.

2. Puun vuotuinen fotosynteesituotanto määräytyy puun tilan, varjostuksen f_p ja sisäisten tekijöiden suhteella seuraavasti:

$$P(k) = q(k-1, k, r_0) \int_0^{h_{\max}} \mathcal{Z}(x, k) \cdot [f_p(x, k) - s(x, k)] dx \quad (5.2)$$

missä $q(k-1, k, r_0)$ on vuoden k potentiaalinen fotosynteesituotos, joka saavutetaan varjostamattomissa olosuhteissa ($f_p(x, k) = 1$) kun puun sisäiset tekijät eivät rajoita fotosynteesiä ($s(x, k) = 0$). $\mathcal{Z}(x, k)$ on neulasten pinta-alan tiheys korkeudella x vuonna k (vrt. luku 3).

3. Vuotuinen fotosynteesituotanto kuuluu kasvuun $G(k)$ ja ylläpitoprosesseihin $R(k)$ (vrt. luku 4).

$$P(k) = G(k) + R(k). \quad (5.3)$$

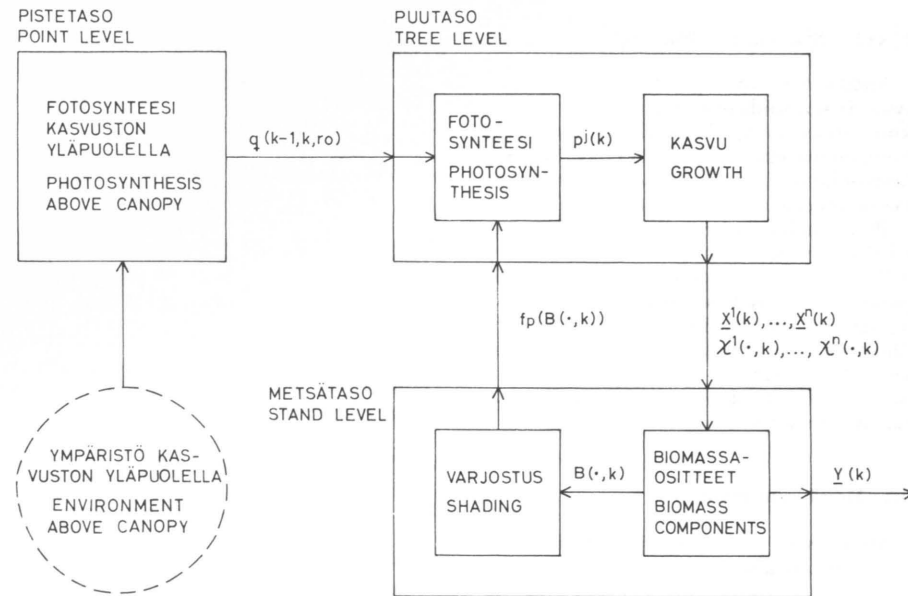
Oletusten kanssa yhteensopiva mallin rakenne nähdään kaaviona kuvassa 5.1. Malli on jaettu kolmeen osaan: piste-, puu- ja metsätasoon. Ympäristötekijöiden vaikutus kohdistuu pistetasolle, koska ympäristön oletetaan vaikuttavan välittömästi vain fotosynteesiin. Tämä seuraa oletuksista 1 ja 2. Pistetasolla määritetään vuotuinen potentiaalinen fotosynteesi $q(k-1, k, r_0)$, joka riippuu vuonna k vallitsevista sääolosuhteista. Tässä tutkimuksessa ei $q(k-1, k, r_0)$:a säätelevistä mekanismeista ole otettu kiinnostuneita, vaan sen arvo on otettu annettuna vakiona.

Puutasolla käytetään ns. massatasemallia, joka perustuu siihen, että fotosynteesituotteet käytetään kasvuun ja ylläpitoon. Kunkin puun dynamiikka lasketaan erikseen. Metsätasolla puumallit yhdistetään, ja koko metsän dynaaminen malli saadaan puiden mallien summaksi. Varjostusta kuvaava funktio $f_p(\cdot, k)$ lasketaan metsätasolla, josta se on kytketty paikaisin puutasolle. Mallissa voidaan myös ottaa huomioon metsän harvennus, joka vaikuttaa metsätasolla.

5.2. Puutason mallin perusrakenne

Puutason tilamuuttujina ovat puun eri osien biomassat. Lisäksi tarkastellaan neulaspinta-alan korkeusjakauman kehitystä, sillä se on tarpeen fotosynteesituotoksen laskennassa. Jakaumaan liittyvät puun pituus ja karsiutumisarja, jotka myös otetaan tilamuuttujiksi. Metsikön j :n puun tilamuuttujat ovat

$X_1^j(k)$	neulasten biomassa
$X_2^j(k)$	oksien biomassa
$X_3^j(k)$	rungon biomassa
$X_4^j(k)$	juurten biomassa
$\mathcal{Z}^j(\cdot, k)$	neulaspinta-alan korkeusjakauma



Kuva 5.1. Metsikön kasvumallin rakenne.

Fig. 5.1. Structure of the growth model of a tree stand.

$h^j(k)$ puun pituus

$l^j(k)$ puun karsiutumisarja

Muuttujat $X_i^j(k)$ yhdistetään vektoriksi $\underline{X}^j(k)$.

Biomassojen vuotuinen muutos voidaan ilmaista seuraavasti:

$$\begin{aligned} & \{ X_i^j: \text{n muutos vuodesta } k \text{ vuoteen } k+1 \} \\ & = \{ X_i^j: \text{n kasvu aikana } (k, k+1) \} \\ & - \{ X_i^j: \text{n poistuma aikana } (k, k+1) \} \end{aligned}$$

Käyttämällä kasvulle ja poistumalle aikana $(k, k+1)$ merkintöjä $G_i^j(k)$ ja $D_i^j(k)$ tämä voidaan ilmaista differenssiyhtälönä

$$\underline{X}_i^j(k+1) = \underline{X}_i^j(k) + G_i^j(k) - D_i^j(k). \quad (5.4)$$

Tilamuuttujan X_i^j vuotuinen kasvu on sen saama osuus nett fotosynteesistä. Tämä saadaan, kun kokonaisfotosynteesistä $P^j(k)$ vähennetään kokonaiskulutus $R^j(k)$. Täten

$$G_i^j(k) = a_i(P^j(k) - R^j(k)). \quad (5.5)$$

Positiivisten jakautumiskertoimien a_i ($i = 1, \dots, 4$) on toteutettava ehto $\sum a_i = 1$. $P^j(k)$ määritetään oletuksen 2 perusteella. Kokonaiskulutuksen $R^j(k)$ oletetaan olevan eräs vakio-osuus kokonaisfotosynteesistä $P^j(k)$:

$$R^j(k) = e P^j(k). \quad (5.6)$$

Rakenteellisten osien poistuman (neulasten putoaminen, oksien karsiutuminen, juurten kuoleminen) oletetaan olevan suoraan verrannollinen kyseisen osan kokonaismäärään:

$$D_i^j(k) = d_i X_i^j(k). \quad (5.7)$$

Kun yhtälöt (5.4), (5.5), (5.6) ja (5.7) yhdistetään, saadaan ($i = 1, \dots, 4$)

$$X_i^j(k+1) = X_i^j(k) + a_i(1-e)P^j(k) - d_i X_i^j(k) \quad (5.8)$$

Yhtälö (5.8) kuvaa puun dynaamista kehitystä, ja sitä voidaan soveltaa laskennallisesti, kun tunnetaan $f_p(x,k)$, $s(x,k)$ ja $X_i^j(x,k)$. Huomattava, että vaikka yhtälö näyttää yksinkertaiselta ja lineaariselta, se kuitenkin sisältää suurta epälinearisuutta termissä $P^j(k)$.

Puun mallin laskennallinen soveltaminen edellyttää vielä muuttujien $X_i^j(\cdot, k)$, $h^j(k)$ ja $P^j(k)$ dynaamisten yhtälöiden määrittämistä sekä parametrien, erityisesti jakautumiskertoimien a_i , mahdollisen aikariippuvuuden tutkimista. On myös määritettävä sisäisten tekijöiden vaikutus fotosynteesiin, $s(x,k)$. Tätä ennen voidaan kuitenkin esittää puutason mallin perustuva metsätason malli.

5.3. Metsätason malli

Metsätasolla tilamuuttujat määritellään vastaavalla tavalla kuin puutasolla:

$Y_1(k)$	neulasten biomassa hehtaaria kohti
$Y_2(k)$	oksien biomassa hehtaaria kohti
$Y_3(k)$	rungon biomassa hehtaaria kohti
$Y_4(k)$	juurten biomassa hehtaaria kohti

Nämä yhdistetään nelidimensionoiseksi vektoriksi $\underline{Y}(k)$.

Jotta puu- ja metsätason mallit voitaisiin yhdistää, oletetaan, että metsä koostuu n :stä puuluokasta (esim. valta-, väli- ja aluspuut). Kunkin puuluokan oletetaan olevan sisäisesti homogeeninen siten, että luokkaa voidaan kuvata sitä edustavan puuyksilön avulla. Kunkin puuluokan oletetaan jakautuneen tasaisesti tarkasteltavalle alueelle tiheytenä ϱ_j (runkoa hehtaarilla). Metsän tilaa kuvaava vektori $\underline{Y}(k)$ saadaan nyt puiden tilojen perusteella seuraavasti:

$$\underline{Y}(k) = \sum_{j=1}^n \varrho_j(k) \underline{X}^j(k) \quad (5.9)$$

Tiheyksiin $\varrho_j(k)$ vaikuttaa vuotuinen poistuma $\tau_j(k)$:

$$\varrho_j(k+1) = (1 - \tau_j(k)) \varrho_j(k) \quad (5.10)$$

Vuotuinen poistuma lasketaan olettamalla, että puun kuolemistodennäköisyys kasvaa, kun sen fotosynteesituotanto alenee.

Varjostusfunktion laskemista varten määritetään varjostavan biomassan korkeusjakauma $B(\cdot, k)$. Tämä on jonkin tason yläpuolella oleva neulasmassa hehtaaria kohti (vrt. luku 3), ja se saadaan lausekkeesta

$$B(x, k) = \int_x^{h_{\max}} \sum_{j=1}^n \varrho_j(k) r(\xi, k) X^j(\xi, k) d\xi \quad (5.11)$$

missä $r(\xi, k)$ on neulasmassan ja pinta-alan välinen suhde korkeudella ξ ja vuonna k . Sille on käytetty approksimaatiota

$$r(\xi, k) = r_3(r_2 - r_1 r_p(\xi, k)).$$

Yhtälöt (5.9), (5.10) ja (5.11) täydennettyinä oletuksella 1 määrittävät täysin metsätason mallin toiminnan.

5.4. Puutason mallin tarkennus

5.4.1. Puun rakenteen mallitus

Puun rakenteen kuvaus on välttämätöntä siksi, että metsikön varjostava biomassa perustuu juuri puiden latvuston rakenteeseen: latvuston muotoon, eri puiden pituussuhteisiin ja siihen, miten puiden karsiutumismäärä määrittyy. Rakenteella on vaikutusta puiden kokonaistuotokseen ja -kulutukseen.

Pituuskasvun on oletettu perustuvan ensisijaisesti rungon kokonaiskasvuun $a_3(P^j(k) - R^j(k))$. Pituuskasvu ei kuitenkaan lisääny lineaarisesti käytettävissä olevien resurssien lisääntyessä vaan vakioituu yleensä n . 40–50 cm:n tienoilla. Malliksi on tämän takia valittu yhtälö, joka on aluksi lineaarinen mutta kylästy rungon kokonaiskasvun lisääntyessä. Toiseksi on oletettu, että mitä paremmassa valoasemassa puu on, sitä enemmän sen rungon kokonaiskasvusta kuluu paksuuden ja oksien kasvattamiseen ja vastaavasti vähemmän pituuden lisäykseen. Nämä oletukset on formuloitu seuraavaksi malliksi.

$$h^j(k+1) = h^j(k) + (1 - \alpha_1 A^j(k)) \frac{S^j(k)}{\alpha_2 + S^j(k)} \cdot h_{\max}(k) \quad (5.12)$$

missä $A(k)$ on puun asemaluku (vrt. yhtälö 3.6), α_1 ja α_2 empiirisiä parametreja sekä

$$S^j(k) = a_3(P^j(k) - R^j(k))/h^j(k).$$

Pituuskasvu $h_{\max}(k)$ johtuu puun elinikäisestä kasvurytmistä ja riippuu puun iästä $i(k)$ seuraavasti

$$h_{\max}(k) = h_{\max}^0 - h^0 i(k),$$

missä h_{\max}^0 ja h^0 ovat puun pituuskasvuun liittyviä parametreja.

Puun karsiutumismäärän on oletettu määräytyvän pelkästään puun pituuden perusteella (Flower-Ellis ym. 1976):

$$P^j(k) = \beta_1 h^j(k) + \beta_2; \quad h^j(k) \geq \beta_4 \quad (5.13)$$

$$P^j(k) = \beta_3 h^j(k); \quad h^j(k) < \beta_4.$$

Neulasten biomassan korkeusjakaumaa kuvataan yhtälöllä (Kellomäki ym. 1980):

$$r(y, k) X^j(y, k) = c^j y^p (1-y)^q \quad (5.14)$$

missä p ja q ovat parametreja ja y on suhteellinen etäisyys latvukseen karsiutumismäärästä ($0 \leq y \leq 1$):

$$y = \frac{x - h^j(k)}{h^j(k) - l^j(k)} \quad (5.15)$$

Parametri c on normitustekijä, joka määritetään siten, että jakauman integraali välin $(l^j(k), h^j(k))$ yli antaa neulasten kokonaisbiomassan:

$$c^j = \frac{X_i^j}{\int_{l^j(k)}^{h^j(k)} y^p (1-y)^q dy} \quad (5.16)$$

Korkeusjakauma oletetaan siis aina saman muotoiseksi, ja pituus ja karsiutumismäärä määräävät olennaisesti latvukseen suhteen muiden puiden latvuksiin.

Puun pituus oletetaan merkittävimmäksi kokonaisfotosynteesiin vaikuttavaksi sisäiseksi tekijäksi. Oletus perustuu siihen, että puun aineenvaihduntaprosessit tarvitsevat toimiakseen tietyn määrän vettä, jonka kuljetus maasta juuriston kautta latvukseen vaikeutuu pituuden lisääntyessä. Tämä pienentää fotosynteesituotantoa. Vähentymisen oletetaan olevan suoraan verrannollinen puun pituuteen:

$$s(x, k) = s(k) = b h^j(k) \quad (5.17)$$

Kun esitetty puun rakenteen kuvaus liitetään mallin perusyhtälöihin, saadaan puun kehitystä kuvaava laskennallinen malli.

5.4.2. Kasvun jakautuminen

Kasvun jakautuminen puun eri osien välillä esitetään mallissa parametrien a_i ($i = 1, \dots, 4$) avulla (ks. yhtälö (5.5)). Malli on varsin herkkä näille parametreille, koska ne vaikuttavat tuottavan ja kuluttavan osan keskinäisiin suhteisiin. Mitä enemmän neulasia, sitä suurempi on seuraavan vuoden potentiaalinen fotosynteesituotos. Tutkimuksessa on oletettu, että jakosuhteet muuttuvat sen perusteella, mikääläinen puun ympäristö ja kehitysvaihe ovat.

Luvussa 4.3.2. esitettyjen tulosten perusteella puun valoasema vaikuttaa eri tavalla eri osien kasvuun. Erityisesti oksien kasvuusuden todettiin vaihtelevan valoaseman mukaan: hyvissä valo-olosuhteissa oksat kasvavat suhteellisesti enemmän kuin huonoissa, kun taas rungon ja etenkin neulasten kasvu käytättyy päänvastoin. Tämän perusteella jakautumiskertoimet a_1 (neulaset), a_2 (oksat) ja a_3 (runko) oletetaan seuraaviksi asemaluvun funktioiksi:

$$\begin{aligned} a_1 &= a_2^j + p_1(A-A^0) \\ a_2 &= a_2^j - p_2(A-A^0) \\ a_3 &= a_3^j - p_3(A-A^0) \end{aligned} \quad (5.18)$$

missä $p_1 + p_3 = p_2$ ja A^0 on se asemaluvun arvo, jolla jakautumiskertoimet saavat arvot a_1^j , a_2^j ja a_3^j .

5.5. Kahden puulajin metsikkö

Eri puulajien toiminnan voidaan olettaa olevan perusrakenteeltaan niin samankaltaista että sitä voidaan kuvata samalla mallikonstruktioilla. Puulajien väliset erot tulevat esiin parametrien arvoissa, jotka mitataan kullekin lajille erikseen.

Kaksi tai useampia puulajeja voidaan yhdistää sekametsikön malliksi periaatteessa samalla tavalla kuin eri puuluokat yhden puulajin mallissa. Lisäksi on otettava huomioon, että kahden eri puulajin välinen vuorovaikutus ei ole samanlaista kuin kunkin puulajin yksilöiden keskinäinen vuorovaikutus: esimerkiksi valokilpailussa saman puulajin edustaja on eriarvoinen kilpailija kuin toisen puulajin yksilö. Esitettyä mallissa puiden keskinäiset suhteet määräytyvät niiden valoaseman mukaan. Myös eri puulajien välinen

kytkentä perustuu niiden varjostus- ja varjonsieto-ominaisuuksiin.

Kunkin puulajin varjostusominaisuudet riippuvat puun latvuston ja lehtien tai neulasten rakenteesta. Eri puulajeja voidaan verrata keskenään määrittelemällä biomassojen varjostusekvivalenssi: biomassojen sanotaan olevan varjostusekvivalentit silloin, kun ne varjostavat yhtä paljon valoa. Olkoot B_1 ja B_2 kahden eri puulajin varjostavat biomassat eli neulasten (lehtien) määrät kasvustossa hehtaaria kohti. Jos biomassat ovat varjostusekvivalentia, merkitään

$$B_1 \sim B_2 \quad (5.19)$$

Ekvivalenttisuus määritetään kokeellisesti kasvustoista. Oletetaan yksinkertaisuuden vuoksi, että on olemassa kerroin E siten että

$$\text{jos } EB_1 = B_2, \text{ niin } B_1 \sim B_2 \quad (5.20)$$

eli puulajin 1 biomassalla on yhtä suuri varjostava vaikutus kuin E -kertaisella määrällä puulajin 2 biomassaa.

Toiseksi on tarkasteltava puulajin varjonsieto-ominaisuuksia eli sitä, millä tavalla tietty varjostava biomassa (varjostusekvivalentteina ilmaistuna) muuttaa puun toimintaa. Muutos näkyy välittömästi fotosynteesin vähenemisenä ja välillisesti puun rakenteen muuttumisena. Männyn osalta esitettiin luvussa 3 mittaustuloksia fotosynteesin vähenemisestä ja luvussa 4 rakenteen muuttumisesta. Muutos ei ole välttämättä samanlainen eri puulajeilla, sillä se riippuu suuresti siitä, miten puulajin fotosynteesi reagoi valon vaihteluihin (ks. luku 3).

5.6. Parametrien estimointi

Parametrien estimoinnilla ymmärretään mallin empiiristen vakioiden arvojen määrittämistä koetulosten avulla. Dynaamisen mallin parametrien estimointi edellyttää yleisesti, että reaalisysteemin tiloista mitataan riittävän pitkiä aikasarjoja. Näihin sovelletaan tilastollisia estimointimenetelmiä, jotka ovat kuitenkin matemaattisesti ja laskennallisesti varsin raskaita verrattuna staattisen mallin parametrien estimointiin. Tämä johtuu siitä, että keskenään verrataan pistejoukkojen sijasta funktionjoukkoja.

Parametrien estimointi tulee olennaisesti helpommaksi, jos parametreista tiedetään jotakin etukäteen. Näin on asianlaita kehitetyn metsikkömallin tapauksessa. Koska malli on muodostettu metsikön kehitystä koskevan teoreettisen tiedon perusteella, useimmilla sen parametreilla on biologinen merkitys. Tällaiset parametrit voidaan estimoida niitä varten suunniteltujen kokeiden avulla. Tällainen estimointimenetelmä voi antaa tietoa myös mallin rakenteesta. Jos kokonaisuuden rakenne on puuteellinen, biologisesti mielekkäät osamallit eivät riitä takaamaan mallin ja reaalisysteemin vasteiden yhteensopivuutta, jolloin myös mallin rakennetta on tarkistettava. Parametrien estimointi onkin työn kuluessa ollut myös keino mallin rakenteen täsmennykseen.

Männyn parametrien estimoinnissa käytettiin hyödyksi projektin eri osissa saatuja kokeellisia tuloksia. Osa parametreista on sellaisia, että ne on pystytty arvioimaan kirjallisuuden perusteella tai yhdistämällä kirjallisuudesta saatuja tietoja käytettävissä oleviin aineistoihin.

Käytetty menetelmä pystyy antamaan likimääräisiä, suuruusluokaltaan oikeita estimaatteja, joita soveltamalla pystytään esittämään keskimääräisen, mallin oletukset täyttävän männikön kehitys. Jos malli halutaan sovitaa johonkin tiettyyn männikköön, on kaikki kokeet suoritettava kyseisessä metsikössä. Tällainen estimointi edellyttää varsin pitkän ajan seuranta. Tässä suoritettu parametrien suuruusluokan ja herkkyden arviointi sekä mallin rakenteen täsmennys antavat kuitenkin hyvän pohjan myös parametrien tarkemmalle sovittamiselle. Männikön mallissa käytetyt parametrien arvot ja niiden estimoinnissa pääasiallisesti käytetyt lähteet nähdään taulukossa 5.1.

Koivun parametrien estimointiin käytettävissä oleva aineisto oli suppeampi kuin männyn. Kirjallisuuden perusteella pystyttiin arvioimaan eräitä parametreja, kuten jakautumis- ja kuolemiskertoimia, mutta vuotuisen fotosynteesin sekä varjostus- ja varjonsieto-ominaisuuksien osalta jouduttiin osittain turvautumaan arvaukseen. Tulokset on esitetty taulukossa 5.2. Sekametsikön malli on kuitenkin erityisen herkkä varjostus- ja varjonsieto-ominaisuuksille. Se on muutenkin herkempi parametreille kuin yhden puulajin malli, koska sen käyttäytyminen riippuu paitsi eri puu-

Taulukko 5.1. Männyn parametrit.

Table 5.1. Parameters for pine.

Parametri Parameter	Merkitys Meaning	Lähteet Sources	Arvo Value
$q(k-1, k, r_0)$	vuotuinen fotosynteesituotos latvuston yläpuolella (3.1), (5.1) <i>Annual photosynthetic production above canopy (3.1), (5.1)</i>	projektin tutkimukset <i>studies in the project</i>	3,0 g[CO ₂]/g [biom.] a
a_1'	jakautumiskerroin (5.5)	Mälkönen 1974	0,27
a_2'	allocation factor (5.5)	—"	0,15
a_3'	—"	—"	0,85
a_4	—"	—"	0,23
p_1	jakautumisen valoriippuvuus (5.18) <i>dependence of allocation on light (5.18)</i>	projektin tutkimukset <i>studies in the project</i>	0,15
p_2	—"	—"	0,15
p_3	—"	—"	0,00
A_1	—"	—"	0,40
d_1	kuolemiskerroin (5.7) <i>mortality factor (5.7)</i>	Axelsson ja Ågren 1976	0,25
d_2	—"	—"	0,10
d_3	—"	—"	0,00
d_4	—"	—"	0,10
e	kulutuksen osuus fotosynteesissä (5.6) <i>the share of photosynthesis to respiration (5.6)</i>	arvio <i>estimate</i>	0,10
α_1	pituuskasvun parametri (5.12) <i>height growth parameter (5.12)</i>	arvio, projektin tutkimukset <i>estimate, studies in the project</i>	0,40
α_2	—"	—"	200 g
h_0^{max}	—"	—"	50 cm
h_0	—"	—"	0,3 cm/a
β_1	karsiutumisarajojen parametri (5.13) <i>parameter for self-pruning (5.13)</i>	Flower-Ellis ym. 1976	0,875
β_2	—"	—"	-365 cm
β_3	—"	—"	0,145
β_4	—"	—"	5 m
b	pituuden aiheuttama kulutus (5.17) <i>decrease of production due to height (5.17)</i>	arvio <i>estimate</i>	0,018 m ⁻¹ a ⁻¹

Parametri Parameter	Merkitys Meaning	Lähteet Sources	Arvo Value
b_1	valon varjostuminen (kuva 3.4) <i>shading (figure 3.4)</i>	projektin tutkimukset <i>studies in the project</i>	2,75
b_2	—”—	—”—	-1,5
r_1	neulasmassan ja pinta-alan suhde (5.11) <i>ratio of needle biomass to needle area (5.11)</i>	projektin tutkimukset <i>studies in the project</i>	2,00
r_2	—”—	—”—	1,00
r_3	—”—	—”—	2,9 g/dm ²

Taulukko 5.2. Koivun parametrit.
Table 5.2. Parameters for birch.

Parametri Parameter	Merkitys Meaning	Lähteet Sources	Arvo Value
$q(k-1, k, r_0)$	Vuotuinen fotosynteesituotos latvuston yläpuolella (3.1), (5.1) <i>annual photosynthetic production above canopy (3.1), (5.1)</i>	Arvio	6,6 q[CO ₂] /g[biom].a
a_1'	jakautumiskerroin (5.5) <i>allocation factor (5.5)</i>	Mälkönen 1977	0,33
a_2'	—”—	—”—	0,11
a_3'	—”—	—”—	0,35
a_4	—”—	—”—	0,21
p_1	jakautumisen valoriippuvuus (5.18) <i>dependence of allocation on light (5.18)</i>	arvio <i>estimate</i>	0,00
p_2	—”—	—”—	0,00
p_3	—”—	—”—	0,00
A_1^0	—”—	—”—	0,00
d_1	kuolemiskerroin (5.7) <i>mortality factor (5.7)</i>	selviö <i>a priori</i>	1,00
d_2	—”—	arvio <i>estimate</i>	0,10
d_3	—”—	selviö <i>a priori</i>	0,00
d_4	—”—	arvio <i>Estimate</i>	0,10
e	kulutuksen osuus fotosynteesistä (5.6) <i>the share of photosynthesis to respiration (5.6)</i>	arvio <i>estimate</i>	0,10

Parametri Parameter	Merkitys Meaning	Lähteet Sources	Arvo Value
d_1	pituuskasvun parametri (5.12) <i>height growth parameter (5.12)</i>	arvio <i>estimate</i>	0,10
d^2	—”—	—”—	180 g
h^0_{max}	—”—	—”—	60 cm
h^0	—”—	—”—	0,6 cm a ⁻¹
b_1	karsiutumISRajojen parametri (5.13) <i>parameter for self-pruning (5.13)</i>	—”—	0,57
b^2	—”—	—”—	133 cm
b_3	—”—	—”—	0,3
b	pituuden aiheuttama kulutus (5.17) <i>decrease of production due to height (5.17)</i>	—”—	0,044 m ⁻¹
b_1	valon varjostuminen (kuva 3.4) <i>shading (figure 3.4)</i>	—”— kuten mänyllä <i>as for pine</i>	2,75
B_2	—”—	—”— —”—	-1,5
r_1	neulasmassan ja pinta-alan suhde (5.11) <i>ratio of needle biomass to needle area (5.11)</i>	—”— —”—	1,00
r_2	—”—	—”— —”—	0,00
E	varjostusekvivalenssi, (5.20) <i>shading equivalence, (5.20)</i>	arvio, projektin tutkimukset <i>estimate, studies in the project</i>	1,8

lajien parametrien arvoista sinänsä myös näiden suhteista toisiinsa. Pienikin virhe voi kääntää puulajien välisen kilpailuaseman päinvastaiseksi kuin se todellisuudessa on.

Tämän takia sekametsiköstä toistaiseksi saatuja tuloksia on pidettävä viitteellisinä, ja päähuomio on kohdistettava kehitetyn menetelmän ominaisuuksiin.

6. METSIKÖN KASVUN JA KEHITYKSEN DYNAMIIKKA

6.1. Metsikkömallin perusajot

Metsikön kasvun ja kehityksen malli sisältää useita parametreja, jotka voivat saada erilaisia arvoja. Lisäksi metsikön alkutilanne voi vaihdella voimakkaasti. Seuraavassa tarkastellaan joitakin erikoistapauksia yksityiskohtaisemmin. Näitä tuloksia verrataan ns. perusajoon, jossa esitellään metsikön kasvu ja kehitys, kun parametreilla on taulukossa 5.1. esitetyt arvot ja kun lähtömetsikkö on hyvä nuori männyntaimikko. Tämä menettely on sama kuin mitä esim. Forrester (1970) sekä Seppälä ym. (1980) ovat käyttäneet.

Metsikkömallia on sovellettu rinnan kahteen alkutilanteeseen, joista toinen vastaa täystiheää luonnontaimikkoa ja toinen istutustaimikkoa. Kumpikin ajo vastaa lähinnä eteläsuomalaista tuoreella kankaalla kasvavaa metsää (MT). Luonnontaimikon tapauksessa taimikon vanhimmat puut ovat alkutilassa yli 4- mutta alle 10-vuotiaita. Alkutiheydeksi valittiin 25 000 tainta hehtaarilla. Taimet ovat jakautuneet siten, että suurimmat ovat 160 cm ja pienimmät 40 cm pitkiä. Tätä pienempiä taimia ei ole otettu huomioon. Muut kokoa kuvaavat tunnukset jakautuvat vastaavalla tavalla. Puut on jaettu 50 kokoluokkaan, joiden välit ovat tasaiset ja joissa kussakin on aluksi yhtä monta tainta. Alkutila on kuvattu yksityiskohtaisesti taulukossa 6.1. Metsikön neulasmassan, juurimassan ja oksamassan kehitys 100 vuoden ajalta on esitetty kuvassa 6.1. Kuvassa 6.2. nähdään eri biologisten puuluokkien neulasmassojen kehitys metsikön kehi-

tyksen varhaisvaiheessa. Biologiset puuluokat on saatu yhdistämällä kokoluokkia keskenään.

Metsikön neulasmassa kasvaa aluksi eksponentiaalisesti, kunnes metsän varjostus alkaa vaikuttaa fotosynteesiin noin 10–15 vuoden kuluttua eli kun metsikkö on n. 15–20-vuotias. Noin 25 vuoden ikäisessä metsässä neulasmassa on saavuttanut maksimiarvonsa ja kääntyy laskuun, joka jatkuu hidastuen koko metsikön tarkasteluajan. Tämä neulasmassan väheneminen johtuu siitä, että mallissa oletettiin puun piteuden lisääntymisen aiheuttavan fotosynteesin vähenemistä (yhtälöt (5.2.), (5.18)). Juurimassan kehitys on hyvin samantapainen kuin neulasmassan, joskin huippu saavutetaan hieman myöhemmin. Tämä johtuu juurten pienemmästä kuolleisuudesta.

Metsikön tiheys ja eri kokoluokissa olevien puiden lukumäärät on esitetty ajan funktiona kuvassa 6.3. Pienimpien puiden luokassa on aluksi kuolleisuutta, joka johtuu siitä, että puiden fotosynteesi ei riitä kehitysvaiheen edellyttämään kasvunopeuteen. Metsikön sulkeutumisen jälkeen lisääntyvä varjostus aiheuttaa pienimpien puiden luokassa kuolleisuutta. Tämä varjostukseen liittyvä kuolleisuus alkaa vähän myöhemmin myös muissa kokoluokissa siten, että vain suurimpien puiden luokat säilyvät alkuperäisen suuruisina. Lisääntyvä varjostus aiheuttaa useiden luokkien kuoleamisen kokonaan.

Metsikön piteuden ja tilavuuden (m^3) kehitys on esitetty kuvassa 6.4. Piteuden kasvun

Taulukko 6.1. Luonnontaimikön simuloinnin alkutila.
Table 6.1. Initial state for simulation of natural stand.

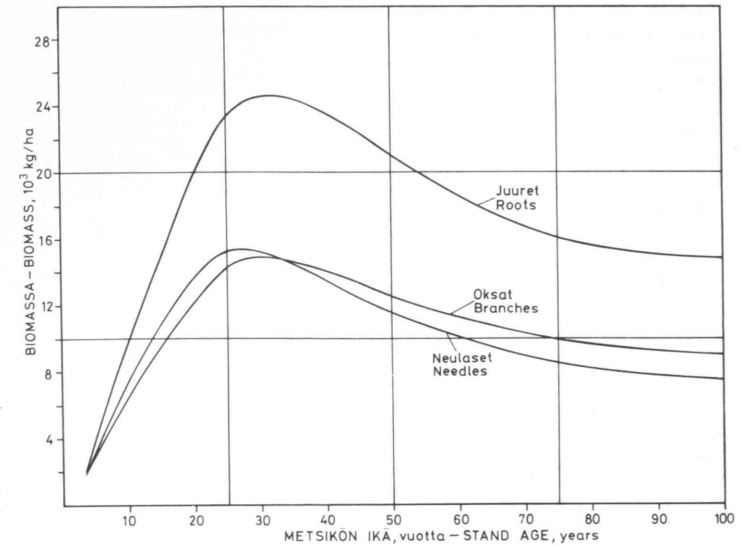
Arvot Values	$X_1(0)$	$X_2(0)$	$X_3(0)$	$X_4(0)$	$l(0)$	$h(0)$
Pienin Smallest	10 g	10 g	10 g	10 g	12 cm	40 cm
Suurin Biggest	260 g	260 g	260 g	260 g	32 cm	160 cm

Alkutiheys 25 000
Initial density

Kokoluokkia 50
Size classes

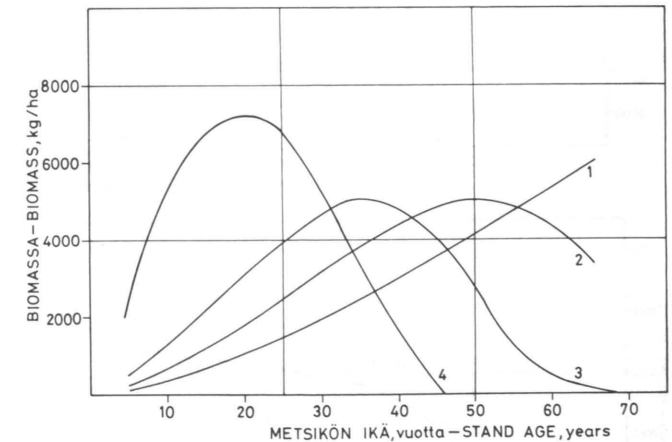
Kuva 6.1. Simuloitu neulasmassan, oksamassan ja juurimassan kehitys täystiheässä luonnontaimikossa.

Fig. 6.1. Simulated development of needle biomass, branch biomass and root biomass in a natural pine stand.



Kuva 6.2. Simuloitu neljän biologisen puuluokan neulasmassojen kehitys metsikön kehityksen varhaisvaiheessa. Puuluokat on numeroitu alenevan asemaluvun mukaisesti.

Fig. 6.2. Simulated development of needle biomass in four tree classes. Number of the tree class indicates the decreasing value of position coefficient.



väheneminen metsikön myöhäisellä iällä on otettu malliin deterministisenä oletuksena, mutta siihen vaikuttaa lisäksi puun piteuden aiheuttama fotosynteesin kustannus yhtälössä (5.18). Kuutiomäärä kasvaa aluksi tasaisesti, mutta noin 40 vuoden iässä kasvu hidastuu. Tämä johtuu puiden kuolemisen jälkeen, sillä kuolleiden puiden massa ei sisälly metsikön

kuutiomäärään.

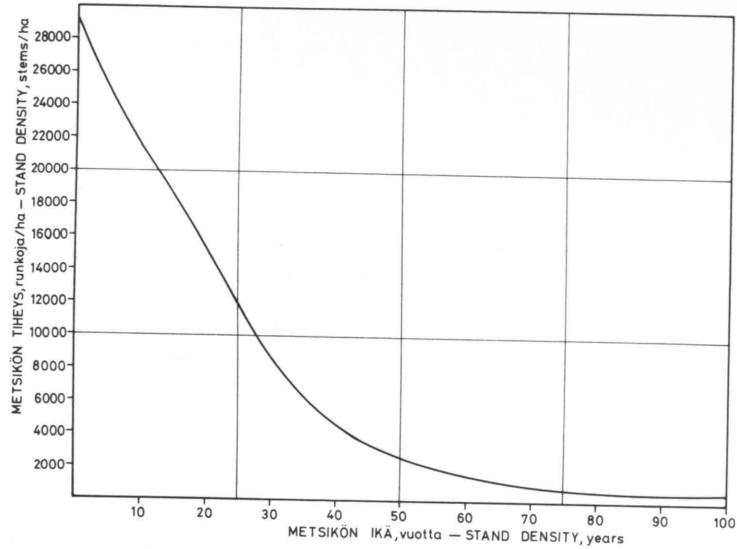
Istutusmetsikköä vastaava alkutilanne on esitetty yksityiskohtaisesti taulukossa 6.2. Suurin ero luonnontaimistoon verrattuna on alhainen alkutiheys, 2 000 tainta hehtaarilla. Toiseksi puiden väliset erot ovat pienemmät kuin luonnontaimikossa: pituuserot ovat suurimmillaan 50 cm, kun pisimmät taimet ovat 1,25 metrin pituisia.

Taulukko 6.2. Istutusmetsikön simuloinnin alkutila.
Table 6.2. Initial state for simulation of planted stand.

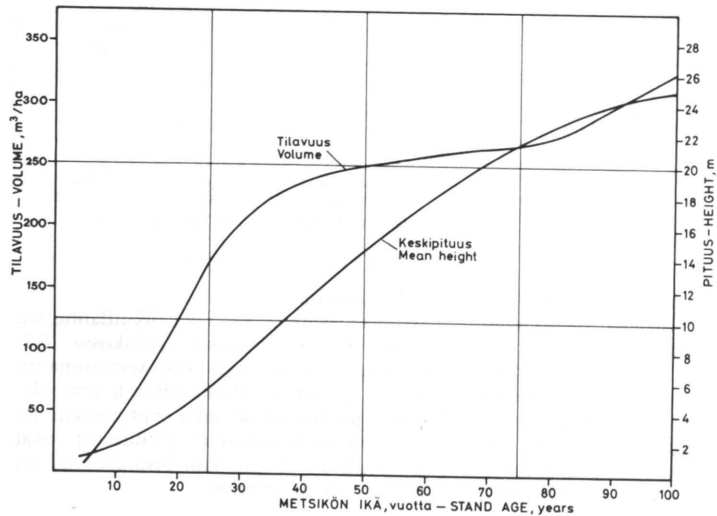
Arvot – Values	$X_1(0)$	$X_2(0)$	$X_3(0)$	$X_4(0)$	$l(0)$	$h(0)$
Pienin – Smallest	80 g	80 g	80 g	80 g	17 cm	75 cm
Suurin – Biggest	180 g	180 g	180 g	180 g	30 cm	125 cm

Alkutiheys 2 000
Initial density

Kokoluokkia 50
Size classes



Kuva 6.3. Simuloitu metsikön tiheys ajan funktiona.
Fig. 6.3. Simulated dependence of stand density on stand age.



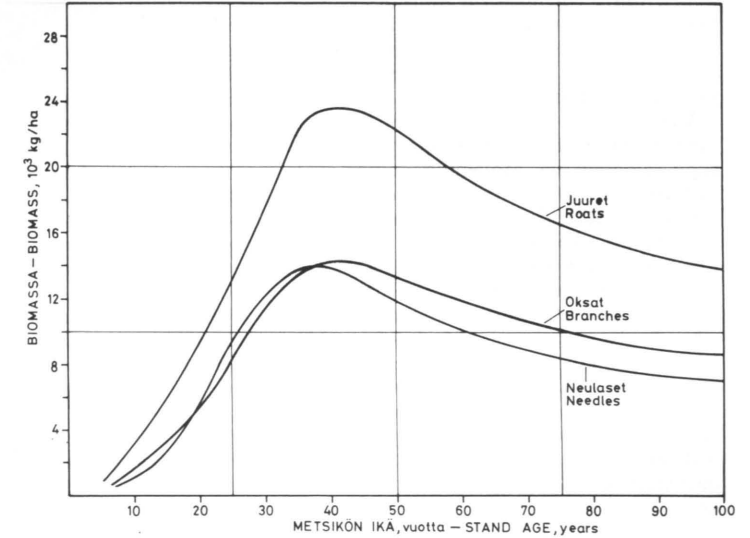
Kuva 6.4. Simuloitu metsikön pituus- ja tilavuuskehitys.
Fig. 6.4. Simulated development of height and volume of a stand.

Metsikön kehitys on hyvin samantapainen kuin luonnontaimistonkin (kuvat 6.5 ja 6.6.). Koska puita ja siten alkutilan neulasmassaa on vähemmän, metsikkö sulkeutuu 10–15 vuotta myöhemmin kuin luonnontaimisto. Yksittäisten puiden kasvu on kuitenkin nopeampaa kuin täystiheässä metsikössä, koska

kullekin puulle on enemmän kasvutilaa. Toi- nen istutusmetsikköön liittyvä ominaisuus on, että luontainen poistuma alkaa vasta n. 40-vuotiaassa metsässä. Tätä ennen metsikössä on riittävästi tilaa kaikille sinne istutetuille puille.

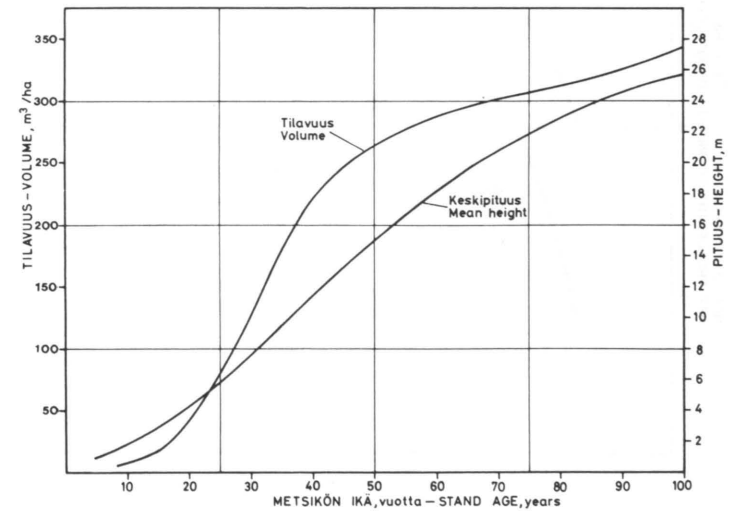
Kuva 6.5. Simuloitu neulasmassan, oksa- ja juurimassan kehitys istutusmännikössä.

Fig. 6.5. Development of needle biomass, branch biomass and root biomass in a planted stand.



Kuva 6.6. Simuloitu runkopuun tilavuuden ja pituuden kehitys viljelymetsikössä.

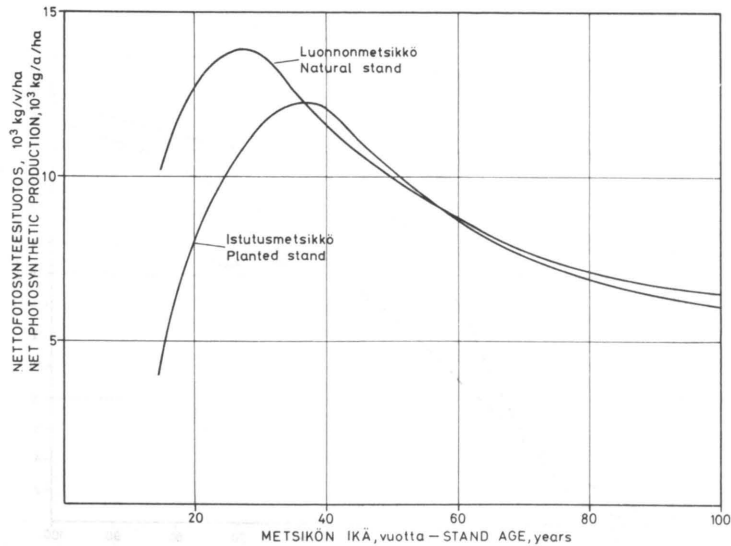
Fig. 6.6. Simulated development of volume and height in a planted pine stand.



6.2. Istutus- ja luonnonmännikön vertailua

Luvussa 4 saatujen tulosten perusteella hyvässä valoisemassa, siis juuri harvassa istutusmetsikössä fotosynteesituotoksesta kuluu suhteellisen suuri osuus oksien kasvuun, kun taas neulasten kasvuosuus vähenee. Toisaalta hyvä valoisema lisää fotosynteesitehoa. Näin valon lisääntyminen saa aikaan kaksi vastakkaista ilmiötä, joista edellinen on omiaan vähentämään ja jälkimmäinen lisäämään kokonaistuotosta. Erilaisten oletusten pohjalta tarkasteltiin näiden yhteisvaikutusta metsikön simuloituun kokonaistuotokseen.

Yläraja istutusmetsikön tuotokselle saatiin olettamalla, että jakautumiskertoimet eivät riipu valoisemasta. Molempien ajojen antamat vuotuiset fotosynteesituotokset nähdään kuvassa 6.7. Käyrin alle jäävät pinta-alat ovat verrannollisia kokonaistuotoksen kertymään, johon sisältyy myös poistuma. Tässä tapauksessa luonnonmetsikön kokonaistuotos on suurempi alkuvaiheen suuremman tuotoksen takia. Koska luonnonmetsikössä poistuma on suurempi, on lopputilanteessa (100 a) istutusmetsikössä jäljellä suurempi biomassakertymä. Tässä tapauksessa saatiin istutusmetsikössä 10 % suurempi elävien puiden runkoaineen tilavuus sekä 7 % pienempi neulamassa ja 9 % pienempi oksamassa kuin luonnonmetsikössä.



Kuva 6.7. Simuloitu luontaisesti uudistuneen ja viljellyn metsikön tuotos kiinteitä jakosuhteita soveltaen.

Fig. 6.7. Simulated photosynthetic production in a natural and in a planted stand when fixed allocation of photosynthates for dry matter production is applied.

Toiseksi pyrittiin arvioimaan istutusmetsikön tuotoksen alaraja. Tämä saatiin olettamalla, että jakautumiskertoimet riippuvat valoisemasta yhtälön (5.18) mukaisesti, kun jakautumiskertoimien vaihteluvälit asetettiin mahdollisimman suuriksi. Asettamalla parametreille arvot $p_1 = 0,15$, $p_2 = 0,15$, $p_3 = 0,0$ ja $A^\circ = 0,40$ saadaan neulasten ja oksien jakautumiskertoimille vaihteluvälit $0,18 \leq a_1 \leq 0,33$ ja $0,09 \leq a_2 \leq 0,26$. Oletuksen perusteella lasketut vuotuiset kokonaistuotokset eri tapauksissa nähdään kuvassa 6.8. Nyt istutusmetsikön kokonaistuotos kiertoaajan kuluessa jää selvästi pienemmäksi kuin luonnonmetsikön. Lopputilanteessa (100 a) runkoaineen tilavuus istutusmetsikköajossa on jopa 40 % pienempi kuin vastaavassa luonnonmetsikköajossa. Tuotos on kuitenkin edellisessä tapauksessa keskittynyt vain pieneen määrään isoja puita, kun taas jälkimmäisessä se on jakautunut melko tasaisesti isompaan puujoukkoon.

Vertailusta on vaikea tehdä suoraviivaisia määrällisiä johtopäätöksiä. Luvussa 4 esitettyjen tulosten perusteella on kuitenkin selvää, että hyvä valoisema hidastaa rungon ja neulasten kasvua, ja simulointiajojen perusteella näyttää siltä, että vaikutuksen kasautuminen metsikön kiertoaikana on merkittävä kokonaistuotoksen kannalta. Tarkasta optimitiheydestä ei kuitenkaan voida puhua ennen

kuin mallia on tarkennettu edelleen. Päätelmä ei liioin koske lopputuotoksen laatua, vaan ainoastaan määrää.

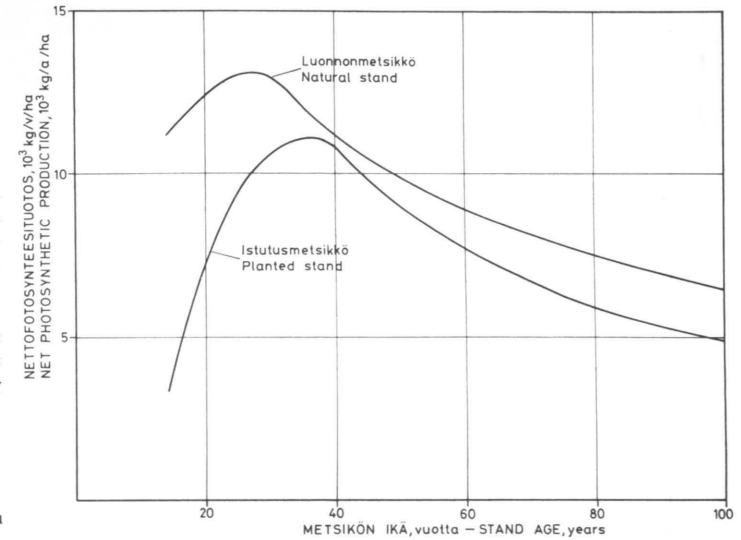
6.3. Alkutilan vaikutus metsikön kehitykseen

Mallin ominaisuuksien tarkastelu aloitetaan tutkimalla puuston tasalaatuisuuden vai-

kutusta metsikön kehitykseen. Tarkastellaan perusajon istutusmetsikköä vastaavaa tilannetta, jolloin metsikön alkutiheys on 2 000 puuta hehtaarilla. Nämä jakautuvat tasaisesti 50 kokoluokkaan, joiden pituudet vaihtelevat tietyllä välillä. Väli muuntelee 0 cm:stä 50 cm:iin.

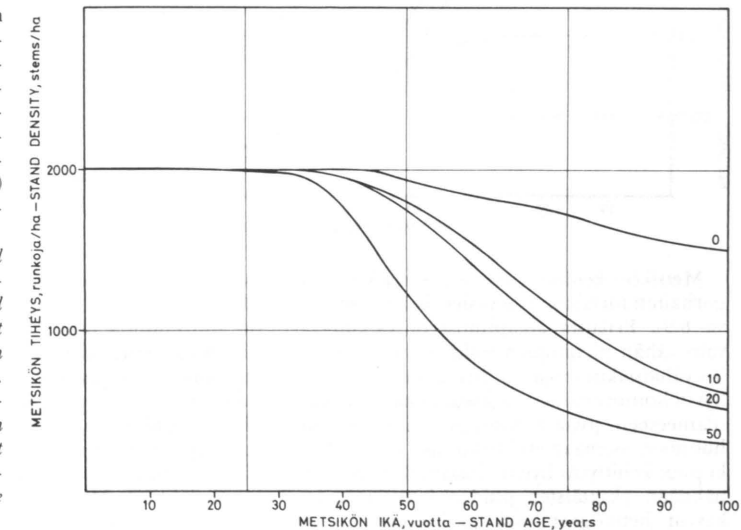
Kuva 6.8. Kuten kuvassa 6.7. mutta puun aseman mukaan muutettuja jakosuhteita soveltaen.

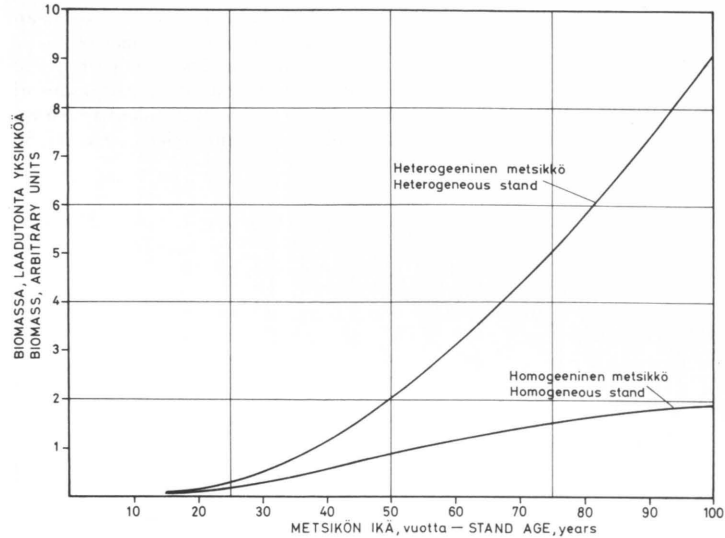
Fig. 6.8. As in Fig. 6.7. but allocation of photosynthates changes according to tree position.



Kuva 6.9. Simuloitu puuston tasalaatuisuuden vaikutus metsikön tiheyden kehitykseen istutusmetsikössä. Suurimman ja pienimmän puuluokan alkupitoisuusero (cm) on osoitettu kuvassa.

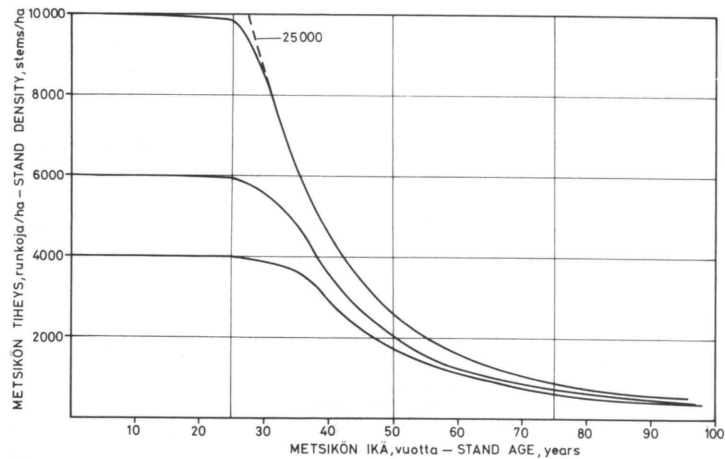
Fig. 6.9. Simulated effect of homogeneity of tree stand on the development of stand density in a planted stand. Initial height difference between tallest and smallest tree classes is indicated on the figure (in cm:s).





Kuva 6.10. Simuloi-
tu yksittäisten
puiden tilavuuden kasvu hete-
rogeenisessa ja
homogeenisessa
metsikössä.

Fig. 6.10. Develop-
ment of volume of
individual trees in
heterogeneous and
homogeneous
stands.

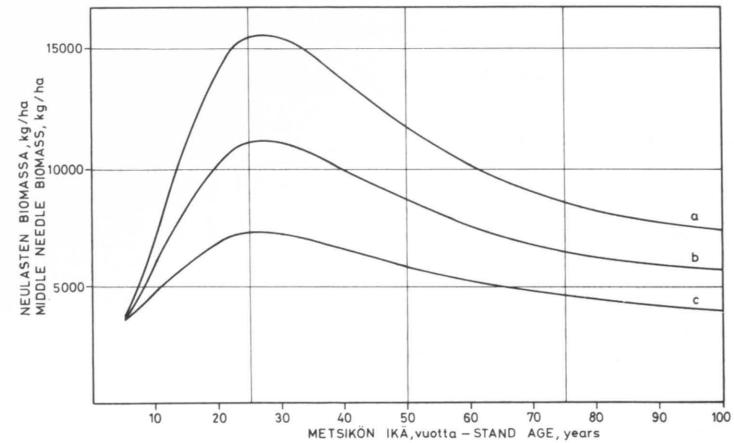


Kuva 6.11. Simuloi-
tu metsikön al-
kutiheyden vai-
kutuksen perusteella,
sillä jos metsikkö on
varsin tiheä, niin
luontainen poistuma
tasapainottaa tilanteen
nopeasti, ja alkutiheydellä
on vain vähän vaikutusta
kokonaiskehitykseen.

Fig. 6.11. Simulated
effect of initial
density of the stand
on the density
development of
stand.

Metsikön kehitystä eri tilanteissa kuvaavat parhaiten metsikön tiheyksien kehitykset (kuva 6.9). Erilaiset alkupituuserot vaikuttavat vain vähän pienimpien puiden kuolemiseen, jos vähäisiä eroja on. Jos taas metsikkö on hyvin homogeeninen, se ajautuu patologiseen tilanteeseen, jossa mikään puu ei joudu niin huonoon asemaan että se kuolisi, mutta kaikki puut kehittyvät hyvin hitaasti. Kuvassa 6.10 nähdään yksittäisten puiden kuutiomäärien kasvut heterogeenisessä ja homogeenisessä

metsikössä. Toisaalta havaitaan, että jos metsikkö tehdään kovin heterogeeniseksi alussa, on suurimmilla puilla mahdollisuus vallata kasvutilaa nopeasti niin paljon, että pienimmät joutuvat nopeasti voimakkaaseen varjotukseen. Tämä nopeuttaa jonkin verran pienimpien puiden kuolemista ja aiheuttaa sen, että lopputilanteessa runkoluku jää hiukan pienemmäksi kuin tasaisemmasta alkutilanteesta lähtien. Mallin on kuitenkin melko epäherkkä alkutilanteen pituuseroille, kun-



Kuva 6.12. Kasvupaikan hyvyyden vaikutus metsikön neulaston kehitykseen.

Fig. 6.12. Effect of site quality on the development of needle biomass.

- a. $q(k-1, k, r_0) = 2,7 \text{ kg } [\text{CO}_2]/\text{kg} [\text{biomass}]\cdot\text{a}$
 b. —" — 2,4 —" —
 c. —" — 2,1 —" —

han vain metsikkö ei ole täysin homogeeninen.

Toiseksi tarkastellaan tiheyden vaikutusta metsikön kehitykseen. Tiheyttä varioidaan 2 000:sta 25 000:een runkoon hehtaarilla. Näiden ajojen tulos on ennakoitavissa edellä käsitellyn tasaisuuden vaikutuksen perusteella, sillä jos metsikkö on varsin tiheä, niin luontainen poistuma tasapainottaa tilanteen nopeasti, ja alkutiheydellä on vain vähän vaikutusta kokonaiskehitykseen. Kuitenkin hyvin pieni alkutiheys aiheuttaa sen, että metsikön kasvukapasiteettia ei voida hyödyntää kokonaan, joten lopputulos jää niukaksi. Lisäksi puiden alkukehitys hidastuu, koska suurempi osa fotosynteesituotteista jakautuu puun tuottamattomiin osiin (kuva 6.11).

6.4. Kasvupaikan vaikutus metsikön kehitykseen

Mänty kasvaa monenlaisilla kasvupaikoilla aina karuista kankaista lehtoihin saakka. Tämä näkyy voimakkaasti myös metsikön kehityksessä (Koivisto 1959). Kasvupaikan ravinteisuus vaikuttaa fotosynteesiin siten, että vil-

javalla maalla fotosynteesi lehtipinta-alayksikköä kohti on suurempaa kuin karuisa olosuhteissa kasvavan puun (Kellomäki 1978). Fotosynteesitehon muutosta on helppo varioida mallissa. Kuvassa 6.12 on esitetty erilaisten fotosynteesitasojen vaikutus metsikön kehitykseen. Fotosynteesin pieneminen aiheuttaa mallissa vain neulamäärän ja kasvun pienemisen. Sen sijaan yleisesti havaittua kasvun maksimin siirtymistä myöhemmälle iälle malli ei pysty ennustamaan pelkän fotosynteesin alenemisen perusteella. Ilmeisesti ravinteisuuden muuttumisella on myös muita vaikutuksia kuin pelkkä suora kytkenä fotosynteesiin. Karulla kasvupaikalla on puilla juuria enemmän lehtipinta-alayksikköä kohti kuin viljavalla maalla. Oletetaan, että juuristo kehittyy karulla maalla samalla tavalla kuin latvusto: juuret kasvavat eksponentiaalisesti kunnes maahan on kehittynyt niin runsas juuristo, että juurten kasvusta on enää vähäinen hyöty kasvin toiminnalle. Tämän jälkeen juurten kehitys hidastuu. Tämä ilmiö voidaan ottaa malliin suurentamalla metsikön kehityksen alussa juurten kasvuosuutta ja antamalla sen pienentyä metsikön myöhemmällä iällä.

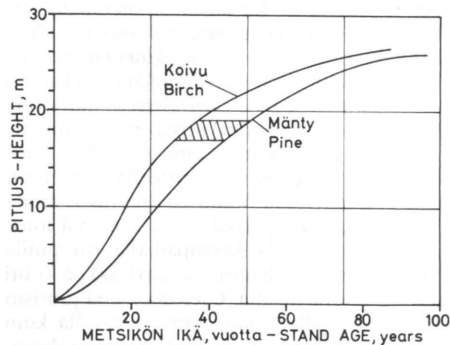
7. SEKAMETSİKÖN DYNAMIIKKA

7.1. Sekametsikön erityispiirteitä

Mänty-koivusekametsikössä puulajien välille syntyy aina latvustokilpailua, jota säätelee valon varjostuminen latvustossa. Varjostus-suhteiden lisäksi kilpailun tärkeimmät piirteet riippuvat puulajien erilaisesta pituuskasvun rytmistä: koivu kasvaa mäntyä nopeammin täyteen mitaansa, vaikka puulajien loppupituudet eivät olennaisesti poikkea toisistaan. Tämän takia koivu jättää usein mäntytaimikon varjoonsa ja hidastaa sen kehitystä (Lappi-Seppälä 1930).

Yksi tärkeimpiä sekametsikköön liittyviä metsänhoidollisia ongelmia on, miten pieni mäntyjen ja koivujen ikäero mäntytaimikossa voidaan sallia, jotta koivu ei pääsisi männikön latvuston yläpuolelle hidastamaan männikön kehitystä. Sallittuun ikäeroon vaikuttaa ilmeisesti myös koivujen osuus koko metsikön runkoluvusta (tai tilavuudesta).

Yläraja tarvittavalle ikäerolle saadaan vertaamalla puhtaan männikön ja koivikon



Kuva 7.1. Männyn ja koivun pituuden kehitys tuoreen kankaan kasvupaikalla (OMT) Koiviston (1959) mukaan. Varjostettu alue ilmaisee sen vähimmäisikäeron, jolloin koivun pituus ei ylitä männyn pituutta.

Fig. 7.1. Height development of pine and birch on a site of the Oxalis-Myrtillus-type (Koivisto 1959). Shaded area indicates the minimum age difference at which birch height does not exceed that of pine.

luontaista pituuskasvua. Kuvassa 7.1. nähdään valtapituuskasvun kehitys eteläsuomalaisella käenkaali-mustikkatyyppin kasvupaikalla (OMT) iän funktiona toistuvien harvennuksin käsitellyssä rauduskoivikossa ja männikössä (Koivisto 1959). Suurin mahdollinen ikäero samanpituusilla koivuilla ja mänyillä on kuvan mukaan 13 vuotta, kun puut ovat 17–19 metrin pituisia. Jos siis koivikko on 13 vuotta männikköä nuorempi, sen pituus ei koskaan ohita männikön pituutta. Kuvassa on käytetty rinnankorkeusikää, jotka vastaavat koivulla pienempää biologista ikää kuin mänyillä, joten tarvittava biologinen ikäero kasvaa edelleen tämän erotuksen verran. Mänty on 13 vuoden iässä OMT:n kasvupaikalla n. 1,5–2 metrin pituinen.

Sekametsikkötutkimuksissa on havaittu, että OMT:n kasvupaikalla mänyille riittää n. 1 metrin (7–8 vuoden) etumatka rauduskoivuun (Mielikäinen 1980). Tällöin rauduskoivu saavuttaa männyn, mutta ei pääse siitä häiritsevästi edelle. Kun kuvassa 7.1. koivun pituuskasvukäyrän nollakohta siirretään 8 vuotta myöhemmäksi, niin suurin pituusero mäntyyn saavutetaan koivun ollessa 30–35 vuoden ikäinen. Ero on lähes 2 m. Mielikäisen saaman tuloksen perusteella voidaan päätellä, että varjostus vähentää koivun kasvua n. 2 m 30–35 vuodessa eli jopa 5 cm vuodessa.

Edellä käsitellyt tulokset koskevat OMT-kasvupaikalla kasvavia sekametsiä. Ilvessalon (1920) tutkimusten perusteella koivun kasvu vähenee huomattavasti nopeammin kuin männyn kasvu, kun kasvupaikan laatu huononee. Tämän vuoksi mustikkatyyppin (MT) kasvupaikalla mänty tarvitsee selvästi pienemmän kasvuetumatkan voidakseen kasvaa yhdessä koivun kanssa.

Kvantitatiivisten tulosten saaminen ja erityisesti tulokseen vaikuttavien tekijöiden kvantitatiivinen vertailu on kuitenkin varsin hankalaa, jos käytetään pelkästään kokeellista menetelmää. Mallitus ja simulointi voivat silloin antaa arvokasta lisätietoa. Herkkyyksanalyysin avulla voidaan lisäksi tutkia, mitkä tekijät vaikuttavat saatuihin tuloksiin eniten ja mihin siten tulisi kohdistaa eniten hoitotoimia.

7.2. Mänty-koivusekametsikön kehitys simulointien perusteella

Simulointien avulla pyrittiin määrittämään, miten suuri minimi-ikäero on tarpeen koivulle ja mänyille, jotta koivun valtapituus ei ylittäisi männyn valtapituutta. Tarkasteltiin myös puulajisuhteiden vaikutusta tarvittavaan ikäeroon. Ongelman ratkaisussa tarvitaan tietoa koivun ja männyn pituuskasvun dynamiikasta. Luvussa 5 esitetyn mallin perusteella pituuskasvu riippuu paitsi kasvurytmistä myös fotosynteesituotteiden määrästä ja asemaluvusta: fotosynteesin lisääntyessä myös pituuskasvu lisääntyy, kun taas asemaluvun kasvaessa pituuskasvu hidastuu. Jos koivu siis joutuu riittävästi varjoon, sen pituuskasvu hidastuu fotosynteesituotteiden vähenemisen takia niin, että se ei saavuta mäntyä. Jotta riittävän varjon määrä ja sen riippuvuus puiden ikäerosta voitaisiin arvioida, on tunnettava kvantitatiivisesti myös kummankin puulajin varjostus- ja varjonsieto-ominaisuudet. Koska nämä sisältyvät mallin rakenteeseen, tämä

soveltuu varsin hyvin juuri esitetyn ongelman tutkimiseen kvantitatiivisesti.

Tulosten arvioinnissa on kuitenkin otettava huomioon, kuten luvussa 5.6. painotettiin, että on käytetty vain likimääräisiä arvoja parametreille, joille malli on erittäin herkkä. Olisikin kiinnitettävä huomiota siihen, mitä ja millä tavalla mallin avulla voidaan tutkia, kun parametreja täsmennetään uusien kenttäkokeiden avulla.

Simulointiajoissa mänty oli 2–8 vuotta koivua vanhempi, ja kussakin ikäeroluokassa koivun osuus runkoluvusta oli alkutilassa 20, 40, 50 ja 60 %. Runkoluku oli 2 000 männikön ollessa 5-vuotias. Puiden alkutilat valittiin alkuikää vastaaviksi, ja arvioinnissa käytettiin kirjallisuutta ja puhtaan männikön simulointiajoja. Kumpikin puulaji jaettiin 20 kokoluokkaan. Alkutilat on esitetty taulukossa 7.1.

Taulukossa 7.2. esitetään simulointien tulokset. Kasvun vähenemistä ei ole esitetty tarkkoina määrinä, koska tulos ei edellä sanotun perusteella ole riittävän luotettava. Tau-

Taulukko 7.1. Mänty-koivumetsikön simuloinnin alkutila.

Table 7.1. Initial state for simulation of pine-birch stand.

Puulaji Species	Ikä Age (a)	Lehdet Foliage (g)	Oksat Branches (g)	Runko Stem (g)	Juuret Roots (g)	Pituus Height (m)
Koivu Birch	3	40	40	160	40	1,10
Mänty pine	5	130	130	130	130	1,00
Koivu Birch	1	10	10	80	20	0,40
Mänty Pine	5	130	130	130	130	1,00
Koivu Birch	1	10	10	80	20	0,40
Mänty Pine	7	270	250	600	330	1,50
Koivu Birch	1	10	10	80	20	0,40
Mänty Pine	9	420	420	970	530	2,00

Taulukko 7.2. Männyn ja koivun keskinäiset vaikutussuhteet¹⁾.Table 7.2. Interactions between pine and birch¹⁾.

Ikäero Age difference	Koivuja – <i>Birches</i>			
	800	1600	2000	2400
	Mäntyjä – <i>Pines</i>			
	3200	2400	2000	1600
2	K	K	K	K
4	KM	K	K	K
6	M	KM	KM	KM
8	M	M	M	M

¹⁾K = Koivikko estää täysin männikön kehityksen.
Birches reduce totally the growth of pines.

KM = Koivikko kasvaa männikön ohi, mutta ei estä kokonaan sen kehitystä.
Birches reduce partially the growth of pines.

M = Koivikko ei pääse kunnolla kehittymään.
Pines reduce partially the growth of birches.

lukosta kuitenkin nähdään, että jos taimikon perkaus tehdään n. 8–9 vuoden iässä, koivusta ei enää sen jälkeen ole suurta haittaa. Mitä tiheämpi mäntytaimikko on aluksi, sitä pienemmät mahdollisuudet koivulla on tulla merkittäväksi kilpailijaksi. Tiheys ei kuitenkaan vaikuta tulokseen ratkaisevasti, vaan tärkeämpi tekijä on ikäero.

7.3. Tulosten arviointi

Edellä on todettu, että sekametsikkömallin herkkyyks parametreille on suurempi kuin puhtaan metsikön mallin. Keskeinen herkkyyttä aiheuttava tekijä on pituuskasvun yhtälö (yhtälö (5.12)). Samalla tämän parametrien estimointi mittausaineistosta on hyvin vaikeata, joten tulokset ovat todennäköisesti epätarkkoja. Nämä seikat yhdessä tekevät eri puulajien pituuskasvuyhtälöistä sekametsikkömallin kriittisimmän kohdan kvantitatiivisten mallien tulosten luotettavuuden kannalta.

Vaikus estimoida pituuskasvumallin parametreja johtuu siitä, että eri selittävät tekijät

lähies aina korreloivat keskenään mittausaineistossa. Pituuskasvu lisääntyy yhtäällä asemaluvun vähetessä ja toisaalta fotosynteesin kasvaessa. Normaalisti fotosynteesin vähentämiseen liittyy asemaluvun väheneminen, joten ne kumoavat ainakin osittain toisensa vaikutuksen pituuskasvuun. Jos molempia kytkentöjä joko yli- tai aliarvioidaan samanaikaisesti, se ei vaikuta mallin antamaan pituuskasvuun normaalitilanteessa. Sen sijaan sekametsikössä, jossa toinen puulajeista on kokonaan epätavallisen paljon varjostettuna, fotosynteesin ja asemaluvun keskinäiset suhteet ja parametrien mahdollinen epätarkkuus vaikuttavat ratkaisevasti mallin osoittamaan puulajien kilpailukykyyn.

Mallin käyttöön sekametsikön tapauksessa liittyy eräitä rajoituksia, jotka seuraavat mallin yksinkertaistavista oletuksista. Sekametsikössä puulajisuhteet voivat olla hyvin epätasaiset. Tällöin metsikön ominaisuudet voivat poiketa suuresti oletetusta metsikön rakenteesta, jonka mukaan latvusto jakautuu tasaisesti kasvupaikan ylle. Jos toista puulajia on kuitenkin esimerkiksi vain alle 20 %, on kyseenalaista voidaanko mainittua oletusta tehdä. Tätä vastaavan latvuston jakaminen tasaisesti kasvupaikan alueelle aiheuttaa sen, että sen varjostava vaikutus tulee yliarvioituksi, koska varjostusfunktio on nopeasti laskeva pienillä biomassamäärillä. Todellisuudessa näin pieni osuus ei varjosta läheskään kaikkia metsikön puita.

Toinen perusoletuksista johtuva tekijä, joka rajoittaa soveltuvuutta erityisesti sekametsikön kuvaamiseen on se, että malli ei sisällä muita puulajien välisiä vuorovaikutuksia kuin varjostuksen. Erityisesti maan kautta tapahtuva vuorovaikutus on kuitenkin kahden puulajin tapauksessa eriluonteinen kuin puhtaassa metsikössä, joten sen yksityiskohtainen kuvaus voi tulla tarpeelliseksi. Esimerkiksi männyn ja koivun juuret jakautuvat eri tavalla maakerroksiin, joten ne eivät käytä pelkästään samoja resursseja. Tämän takia on mahdollista, että tulokset yliarvioivat männylle koituvia haittoja. Toisaalta koivun mekaaninen vaikutus mäntyyn voi aiheuttaa vastakaisen ilmiön.

8. LOPPUPÄÄTELMÄ

Tämän tutkimushankkeen tavoitteena oli tutkia metsikön varhaiskehityksen dynamiikkaa sekä kehittää menetelmiä metsikön kasvun ja kehityksen – puuston suksession – jäljittämiseksi. Tavoitteen saavuttamiseksi tehtiin useita erillistutkimuksia, jotka käsittelevät metsikön valaistuksen ja rakenteen välisiä suhteita sekä metsäpuiden fotosynteesiä ja kasvua. Työt tuottavat mallituksen tarvitsemaa empiiristä aineistoa koostettaessa metsikön kasvun ja kehityksen mallia.

Metsikön kasvun ja kehityksen olennainen piirre on puiden lisääntyvä tilantarve metsikön kasvaessa: aluksi tilaa on riittävästi kymmenille tuhansille taimille kun taas varttuneeseen metsikköön mahtuu vain muutama sata puuta hehtaarille. Tämän muutoksen kausaalinen mallittaminen vaatii puiden välisiä vuorovaikutuksia käsittelevää teoreettista viitekehystä. Mallitus perustuu seuraaviin kolmeen lähtökohtaan: (1) ympäristötekijät vaikuttavat puiden aineenvaihduntaprosessien nopeuksiin; (2) puut muuttavat toistensa ympäristötekijöitä; ja (3) puiden väliset vuorovaikutukset tapahtuvat ympäristötekijöiden muuttamisen kautta (Hari ym. 1981b).

Esitettyjä lähtökohia sovellettiin siten, että metsikköä tarkasteltiin puuyksilöiden muodostamana kokonaisuutena, jossa puiden väliset vuorovaikutukset välittyivät valoilmaston kautta. Tämä vaikuttaa fotosynteesiin. Puiden kasvaminen johtaa niiden aseman muuttamiseen metsikössä siten, että puiden asema on dynaamisessa yhteydessä metsikön rakenteeseen. Tällöin puiden latvusten valo-olosuhteiden ja neulasten kasvun välinen takaisinkytkentä johtaa puiden erilaistumiseen eri latvuskerroksiin. Puuyksilöiden välinen kilpailu on täten tulkittu samojen valoresursien yhtäaikaiseksi käytöksi. Periaatteessa sama lähestymistapa soveltuu myös tilanteisiin, missä puut kilpailevat myös muista ympäristötekijöistä. Esimerkiksi puiden vuorovaikutus juuristikilpailussa on palautettavissa saman rajallisen tilan vesi- ja ravinneresurssien yhtäaikaiseksi käytöksi.

Puiden energiatalous ja uuden solukon muodostuminen perustuu fotosynteesissä sidottuun energiaan, joten on luonnollista, että

lähtökohdaksi valitaan puun fotosynteesissä muodostamien hiilihydraattien määrä. Puiden välistä vuorovaikutusta mallitettaessa määritettiin: (1) fotosynteesin valoriippuvuus, (2) määritettiin metsän rakenteen vaikutus puun valaistussuhteisiin sekä (3) integroituihin tulokset koskemaan koko puuta pitkinä ajankasoina.

Fotosynteesituotteiden muodostamisnopeus vaihtelee suuresti sekä paikallisesti että ajallisesti. Tärkeimmät vaihtelua aiheuttavat tekijät ovat valon intensiteettiä vaihtelu ja vuotuisen rytmiiin liittyvä fotosynteesin estyminen (Pelkonen 1980). Mallittamalla fotosynteesinopeuden riippuvuus valon intensiteetistä ja vuotuisen rytmiiin kehitysvaiheesta voidaan fotosynteesituotteiden kertymisnopeutta arvioida melko tarkasti vain ympäristötekijöiden avulla. Toisaalta varjostus vähentää nopeasti valon intensiteettiä latvuston sisällä. Integroimalla hiilihydraattien kertymisnopeus ajan ja paikan yli saadaan muodostuneiden hiilihydraattien estimaatti, joka sisältää metsikön muiden puiden vaikutuksen puun kasvuolosuhteisiin.

Fotosynteesituotteiden jako puiden latvusten, runkojen ja juurten kasvuun perustui empiirisesti määritettyihin kertoimiin. Vuotuisin aika-askelin edeten voitiin täten kuvata metsikön kasvua ja kehitystä annetusta lähtötilanteesta. Jakautumiskertoimien määrittäminen osoittautui mallin laadinnassa ongelmaksi, sillä malli on herkkä jakautumiskertoimien muutoksille. Näiden vaikutus kasaantuu nopeasti ja aiheuttaa huomattavia muutoksia mallin tilasuureisiin. Varsinkin kasvun jakautumissuhteiden muuttuminen puun ikääntymässä on huonosti tunnettu. Saadut tulokset viittaavat myös siihen, että nämä riippuvat puun asemasta metsikössä. Kasvun jakautumista tulisikin tutkia lähemmin dynaamisena säätöprosessina, vaikka kiinteäkin jakautumiskertoimet voivat useissa tapauksissa antaa tyydyttävän tuloksen. Esimerkiksi puun latvoksen muodon ja latvuksen neulaspinta-alan määrittämisessä tällainen tieto on tärkeää. Tärkeä osa tällaista tutkimustyötä olisi kasvun jakautumiskertoimien empiirinen määrittäminen niin, että ne olisivat myös pitkinä aika-

sarjoina luotettavia.

Malli on herkkä myös sille, miten valo varjostuu latvuksessa sekä miten kasvuun käytettävissä olevien fotosynteesituotteiden määrä muuttuu puun kasvaessa. Varjostuksen kuvausta arvioitaessa on huomattava, että se perustuu varsin lyhytaikaiseen seurantaan ja on siten altis vallinneiden sääolosuhteiden vaikutuksille. Se on myös herkkä parametreilleen. Puun kokonaisfotosynteesi riippuu esimerkiksi siitä, millaisia arvoja maksimaaliselle fotosynteesiteholle annetaan.

Puiden välisten vuorovaikutusten ja fotosynteesin jakosuhteiden lisäksi on metsikön kehityksessä myös toinen vaikeasti ratkaistava ongelma, nimittäin puun kasvuun, erityisesti pituuskasvun ehtyminen metsikön kehityksen loppuvaiheessa. Tämä ilmiö voi aiheutua ainakin kahdesta eri syystä: joko puun rakenteen aiheuttamasta fotosynteesin ja siten kasvun alenemisesta tai ikääntyvän puun yleisestä aineenvaihdunnan hidastumisesta. Mallin yhtälössä (5.17) esitetty fotosynteesin väheneminen on yhteydessä rakenteen aiheuttamaan kasvun hidastumiseen, ja yhtälössä (5.12) esitetty pituuskasvun elinikäinen kasvurytmi on yhteydessä aineenvaihdunnan yleiseen hidastumiseen. Tehty mallitusratkaisu on kompromissi kahden erilaisen vaihtoehdon välillä. Kasvun väheneminen voi kytkeytyä myös puun ylläpitokehityksen kasvuun, sillä yhteyttävien ja kuluttavien solukkojen määräsuhteet muuttuvat puun koon kasvaessa (yhtälö 4.1.). Tämä ongelmakokonaisuus edellyttää lisätutkimuksia, jotta pituuskasvun ehtymiseen saataisiin tarkempi kokeellinen tulos.

Tutkittaessa mallin ominaisuuksia ilmeni, että se on melko stabiili. Tämä johtuu neulasmassan aiheuttamasta takaisinkytkennästä fotosynteesiin varjostuksen kautta. Mallin stabiilius tulee selvästi myös ilmi esimerkiksijoista, sillä metsikön alkutiheydellä eikä homogeenisuudella ollut paljonkaan vaikutusta lasketuun metsikön kehitykseen. Mallin hyvyyden arviointia vaikeuttaa pitkäaikaisten seuranta- ja mittauksien niukkuus. Malliajot antavat joka tapauksessa kokemusperäisen tiedon kanssa yhteensopivia tuloksia.

Mallin kehittämisen kannalta tärkein seikka on fotosynteesituotteiden jakautumiskertoimien perusteiden tutkiminen, sillä malli on kaikkein herkin näiden muutoksille. Ne aiheuttavat mallissa tutun kumoa korolle - prosessin, joka nopeasti kumuloi huomatta-

via muutoksia mallin tilasuureisiin. Jakautumiskertoimien kokeellinen määrittäminen on kuitenkin erittäin työlästä ja niiden seuranta- ja mittaus varsinkin juurten osalta miltei mahdoton.

Mallin laadinnassa on monessa tapauksessa turvaututtu kokeellisiin tuloksiin ja jopa arvioihin ilman, että ko. ilmiön biologista taustaa tunnettaisiin tarkasti. Näillä teknisillä ratkaisuilla ei kuitenkaan ole ratkaisevaa merkitystä mallin toiminnan kannalta. Mallin kehittäminen biologisesti perustellummaksi on välttämätöntä. Tällöin on keskeistä sisällyttää malliin sopeuttavia eli aklimatiivisia piirteitä esimerkiksi eri latvuserroksiin kuuluvien puiden välisten erojen ymmärtämiseksi. Olisi tutkittava esimerkiksi pituuskasvun ja neulasten ominaispinta-alan ympäristöriippuvuuden mukautumista ympäristön tilan muutoksiin.

Nyt laadittu malli perustuu pelkästään metsikön valoilmastoon, eikä muiden ympäristötekijöiden vaikutusta metsikön kehitysdynamiikkaan ole arvioitu lukuun ottamatta maan ravinteisuutta. Eri kasvupaikkojen välisiä tuotoseroja voidaan arvioida sisällyttämällä malliin ravinteisuuden vaikutus fotosynteesiin. Mallilaskelmat osoittavat kuitenkin, ettei pelkän fotosynteesitehon variointi kasvupaikan ravinteisuuden mukaan selitä eräitä olennaisia metsikön kehitysdynamiikassa eri kasvupaikkojen välillä havaittavia eroja, kuten kasvun kulminoitumisen ajoittumista. Esimerkiksi juurten kasvuosuus huonoilla kasvupaikoilla saattaa muodostua niin suureksi, että pelkästään se on omiaan muuttamaan myös puiden latvusten ja runkojen kasvua ja kehitystä. Varsinkin pitkinä ajanjaksoina veden ja ravinteiden saatavuudesta aiheutuvat kasvun jakautumissuhteiden muutokset voivat johtaa olennaisiin muutoksiin myös metsikön rakenteessa. Sovellettua mallitusperiaatetta voidaan käyttää myös näiden tekijöiden merkityksen arvioimiseen.

Metsikön kasvua ja kehitystä taimikko- ja riukuvaiheessa ohjataan harvennuksin ja perkauksin. Molemmilla tapauksilla puiden poistaminen vähentää varjostavan biomassan sijoittumista latvustossa tai metsikön eri osissa. Yhdessä vertikaalinen ja horisontaalinen rakennemuutos määräävät, millaisissa valaistusolosuhteissa kasvatettavaksi valikoituvat puut elävät välittömästi käsittelyn jälkeen. Tämän muutoksen tarkoituksenmukainen oh-

jaaminen luo myös pohjan metsikön kasvun ja kehityksen ohjaamiseksi varsinaisissa kasvatushakuissa.

Malliajosten mukaan harvennuksen jälkeinen kasvureaktio riippuu jäljelle jäävien puiden keskinäisistä kokoeroista. Jos puiden kokoerot ovat pieniä, kasvavat kaikki puut hyvin samalla tavalla pitkähkön ajan. Mallilaskelmien mukaan nykyisin suositeltavia viljelytyheyksiä noudattaen voitaisiin homogeenista metsikköä kasvattaa lähes 40 vuotta ennen kuin sanottavaa luonnonpoistumaa tapahtuisi. Homogeenisen metsikön alkukehitys luonnonpoistuman perusteella arvioiden on myös lähes riippumaton metsikön alkutiheydestä. Ainoastaan puiden kuoleminen alkaa sitä aikaisemmin, kun tiheämpi metsikkö alunperin on. Kuten homogeenisemmasta metsikköstä on kysymys sitä pidemmän aikaa kestää ennen kuin luonnonpoistumaa sanottavasti tapahtuu.

Metsikön kasvatusavoitteista riippuu, millainen kasvatusetiikka, pituushajonta ja käsittelyohjelma valitaan kasvatuksen pohjaksi. Pelkän kuiva-ainetuotoksen maksimointi edellyttää mahdollisimman homogeenisen ja tiheän puuston suosimista metsikön perusta-

misen ja kasvatuksen eri vaiheissa. Tämä tapahtuu kuitenkin rungon järeytymisen kustannuksella. On kuitenkin selvää, ettei kaikkia runkoja harvoillakaan viljelytyheyksillä voida kasvattaa tukkipuun mittoihin. Tämän vuoksi tietynasteisen epätasaisuuden suosiminen jo taimikko- ja riukuvaiheessa jouduttaa tukkipuiksi kasvatettavien puiden valikoitumista perusjoukosta. Riittävän suuri perustamistiheys nopeuttaa tätä tapahtumaa.

Laadittua mallia voidaan jo nyt soveltaa tutkittaessa metsikön kehitystä, kun annettu lähtötilanne tunnetaan. Tässä vaiheessa ei mallia voida kuitenkaan vielä suositella laajemmin taimikonhoidon ja kasvatushakuuden suunnittelun välineeksi, vaikka sen avulla on mahdollista ymmärtää entistä täsmällisemmin metsikön kasvua ja kehitystä. Edellä kuvatut parannukset huomioon ottaen on kuitenkin päästävässä sellaiseen tarkkuuteen, joka on riittävä metsiköiden kasvun ja kehityksen kuvaamiseksi, jotta sitä voitaisiin soveltaa kasvatuksen ohjaukseen. Tällöin on mahdollista entistä laajemmin arvioida erilaisten puiden fysiologiaa koskevan tiedon ekologista ja metsänhoidollista merkitystä.

LÄHDEKIRJALLISUUS

- AXELSSON, J. & ÅGREN, J. 1976. Tree growth model (PT-1) — A development paper. Swedish Coniferous Forest Project. Intern. Rep. 41.
- FLOWER-ELLIS, J., ALBREKTSSON, A. & OLSSON, L. 1970. Structure and growth of some young Scots pine stands: (1) dimensional and numerical relationships. Swedish Coniferous Project. Techn. Rep. 3:1-98.
- FORRESTER, J. W. 1971. World dynamics. Cambridge.
- HARI, P., HALLMAN, E., SALMINEN, R. & VAPAA-VUORI, E. 1981a. Evaluation of factors controlling net photosynthetic rate in Scots pine seedlings under field conditions without water stress. *Oecologia* 48:186-189.
- — —, LEIKÖLA, M. & RÄSÄNEN, P. K. 1970. A dynamic model for the daily height increment of plants. *Ann. Bot. Fenn.* 7: 375-378.
- — —, MÄKELÄ, A. & SIEVÄNEN, R. 1981b. Systems concepts in theoretical plant ecology. Helsinki University of Technology, Systems Theory Laboratory. Report B 60.
- ILVESSALO, Y. 1920. Kasvu- ja tuottotulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivumetsille. *Acta For. Fenn.* 15 (4): 1-105.
- KELLOMÄKI, S. 1978. Typpilannoituksen vaikutus havupuiden fotosynteesikapasiteettiin. Summary: Effects of some nitrogen fertilizers on photosynthetic capacity of coniferous trees. *Silva Fenn.* 12(3): 231-239.
- — —, HARI, P., KANNINEN, M. & ILONEN, P. 1980. Eco-physiological studies on young Scots pine stands: II. Distribution of needle biomass and its application in approximating light conditions inside the canopy. Seloste: Neulasmassan jakautuminen nuoren männikön latvuksessa ja tämän käyttö metsikön sisäisten valaistusolojen arvioinnissa. *Silva Fenn.* 14(3): 243-257.
- KOIVISTO, P. 1959. Kasvu- ja tuottotulukoita. *Commun. Inst. For. Fenn.* 51(8): 1-49.
- LAPPI-SEPPÄLÄ, M. 1930. Untersuchungen über die Entwicklung gleichaltiger Mischbestände aus Kiefer und Birke. *Commun. Inst. For. Fenn.* 15(4): 1-243.
- LOGAN, K. T. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. *Can. Dep. For., For. Res. Publ.* 1121.
- — — 1973. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. V. White ash, beech, eastern hemlock and general conclusions. *Dep. Environ. Can. For. Serv. Publ.* 1323.
- Metsätalastollinen vuosikirja 1979. Suomen virallinen tilasto XVIIA:33. *Folia For.* 430: 1-195.
- MIELIKÄINEN, K. 1980. Mänty- ja koivusekametsiköiden rakenne ja kehitys. Summary: Structure and development of mixed pine and birch stands. *Commun. Inst. For. Fenn.* 99.3:1-82.
- MÄKELÄ, A. 1979. Simulointimalli valon säätelyn vaikutuksesta männikön dynaamiseen kehitykseen. Diplomityö. Teknillinen korkeakoulu. Teknillisen fysiikan osasto. Moniste.
- MÄLKÖNEN, E. 1974. Annual primary production and nutrient cycle of some Scots pine stands. Seloste: Vuotuinen primäärituotos ja ravinteiden kiertokulku männikössä. *Commun. Inst. For. Fenn.* 84(5): 1-87.
- — — 1977. Annual primary production and nutrient cycle in a birch stand. Seloste: Vuotuinen primäärituotos ja ravinteiden kiertokulku erässä koivikossa. *Commun. Inst. For. Fenn.* 95.1: 1-35.
- PELKONEN, P. 1980. The uptake of carbon dioxide in Scots pine during spring. *Flora* 169: 386-397.
- SEPPÄLÄ, H., KUULUVAINEN, J. & SEPPÄLÄ, R. 1980. Suomen metsäsektori tienhaarassa. Tutkimus Suomen metsäsektorin kehityksestä ja tulevaisuuden vaihtoehtoista. Summary: The Finnish forest sector at a cross road. *Folia For.* 434: 1-122.

SUMMARY

DYNAMICS OF EARLY DEVELOPMENT OF TREE STAND

The report concludes a series of studies on the early development of young Scots pine (*Pinus sylvestris*, L.) stands. The basic assumption made in the study series is that the within-stand light regime is the main driving force for total tree growth and its allocation of photosynthates for crown, stem and root growth, as argued in Chapters 1 and 2. Photosynthesis and subsequent dry matter production therefore form the basis of the dynamic model for stand development presented in the report.

An individual tree growing in a stand under a varying light regime which is controlled by the stand structure, is the basic unit used in the study. The photosynthesis of an individual tree is determined by the light regime. The photosynthetic response to light intensity is introduced into the measuring procedure. In addition, the effect of internal factors, described through the annual cycle of photosynthetic activity, is taken into account in the estimation of the photosynthesis of individual trees. The annual total photosynthesis of individual trees includes the contribution made by the needle biomass and the respective photosynthetic response as described in Chapter 3.

The amount of crown, stem and root growth was assumed to be dependent on photosynthetic production and tree position in the stand as indicated by the light conditions affecting the tree crown. Experiments have supported this hypothesis. A clear correlation

was found between approximated amounts of photosynthesis and growth. In each case photosynthesis largely determined the total growth. In shaded conditions, growth tended to be greater than expected on the basis of photosynthetic production. Needle growth appeared to be favoured when light resources were scarce, as described in Chapter 4.

Stand development modelling is based on the following assumptions: (1) variation in the light regime is responsible for the major differences in the growing environment between trees growing in a stand; (2) the photosynthetic production of an individual tree is dependent on the light conditions affecting the tree and on the annual cycle of photosynthetic activity; and (3) photosynthetic production is used in the growth and maintenance of tree organs. A tree model based on these assumptions includes state variables representing needle biomass, branch biomass, stem biomass, root biomass, vertical distribution of needle area, tree height and self-pruning. The same variables are also utilized at the stand level as described in Chapter 5.

The model is applied in simulation of the growth and development of tree stands. Several computer runs representing various densities, height distributions and tree species mixtures were carried out as presented in Chapters 6 and 7. Potential application areas, properties of the model and future needs of investigations are discussed and proposed in Chapter 8.

LIITE: PROJEKTISSA VALMISTUNEET JULKAISUT
APPENDIX: STUDY REPORTS PUBLISHED IN THE PROJECT

- IILONEN, P. 1978. Valon vaikutus nuoren männikön latvuston kehitykseen. Laudaturtyö. Helsingin yliopisto. Metsänhoitotieteen laitos. Moniste.
- KELLOMÄKI, S. 1978. Typpilannoituksen vaikutus havupuiden fotosynteesikapasiteettiin. Summary: Effects of some nitrogen fertilizers on photosynthetic capacity of coniferous trees. *Silva Fenn.* 12(3): 231–239.
- HARI, P. & KELLOMÄKI, S. 1979. Modelling of the functioning of a tree in a stand. A paper presented at the workshop "Understanding and predicting tree growth". September 2–8, 1979. Jädraås, Sweden. Moniste.
- IILONEN, P., KELLOMÄKI, S., HARI, P. & KANNINEN, M. 1979. On distribution of growth in crown system of some young Scots pine stands. Seloste: Kasvun jakautuminen nuorten mäntykasvustojen latvoissa. *Silva Fenn.* 13(4): 316–326.
- KELLOMÄKI, S., SALMINEN, R., HARI, P., VENTILÄ, M., KANNINEN, M., KAUPPI, P. & SMOLANDER, H. 1979. A method for approximating the photosynthetic production of stand members inside the canopy. *J. Appl. Ecol.* 16: 243–252.
- MÄKELÄ, A. 1979. Simulointimalli valon säätelyn vaikutuksesta männikön dynaamiseen kehitykseen. Diplomityö, Teknillinen korkeakoulu. Teknillisen fysiikan osasto. Moniste.
- GREIS, I. 1980. Päälyyspuusto varjostuksen vaikutus alikasvoskuusten latvuksen morfologiaan ja pääranگان kasvuun. Laudaturtyö. Helsingin yliopisto. Metsänhoitotieteen laitos. Moniste.
- HARI, P. 1980. The dynamics of metabolism in a plant community. *Flora* 170: 28–50.
- KANNINEN, M., KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1980. Dynamic model for analysis of daily growth of vascular plants. Teoksessa: Understanding and predicting tree growth (ed. S. Linder). Swedish Coniferous Forest Project. Techn. Rep. 25: 8–11.
- KELLOMÄKI, S. 1980. Growth dynamics of young Scots pine crowns. Seloste: Nuorten mäntyjen latvusten kasvun dynamiikka. *Commun. Inst. For. Fenn.* 98(4): 1–50.
- KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1980. Eco-physiological studies on young Scots pine stands: I. Tree class as an indicator of needle biomass, illumination and photosynthetic capacity of crown system and production differences between tree classes. Seloste: Puuluokka latvuksen neulamassan, valaistuksen ja fotosynteesikapasiteetin ilmajaisana sekä puuluokkien väliset tuotoserot eräissä mäntykasvustoissa. *Silva Fenn.* 14(3): 227–242.
- KELLOMÄKI, S., HARI, P., HOLM, J. & SALMINEN, R. 1980. Application of hemispherical photographs for estimating photosynthetic production in a plant stand. Teoksessa: Understanding and predicting tree growth (ed. S. Linder). Swedish Coniferous Forest Project. Techn. Rep. 25: 41–43.
- KELLOMÄKI, S., HARI, P., KANNINEN, M. & IILONEN, P. 1980. Ecophysiological studies on young Scots pine stands: II. Distribution of needle biomass and its application in approximating the light climate inside the canopy. Seloste: Neulamassan jakautuminen nuoren männikön latvuksessa ja sen käyttö metsikön sisäisen valaistuksen arvioinnissa. *Silva Fenn.* 14(3): 243–257.
- KELLOMÄKI, S. & KANNINEN, M. 1980. Ecophysiological studies of young Scots pine stands: IV. Allocation of photosynthates for crown and stem growth. Seloste: Nuorten mäntyjen latvusten ja runkojen kasvun suhde fotosynteesiin ja metsikön valaistussuhteisiin. *Silva Fenn.* 14(4): 397–408.
- MÄKELÄ, A., KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1980. Ecophysiological studies on young Scots pine stands: III. Photosynthate allocation for needle and wood growth in current-year-shoots. Seloste: Neulasten ja puuaineen kasvun suhde männyn versoissa. *Silva Fenn.* 14(3): 258–263.
- SALMINEN, R., KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1980. Measuring system for estimating frequency distributions of light intensity within a canopy. Teoksessa: Understanding and predicting tree growth (ed. S. Linder). Swedish Coniferous Forest Project. Tech. Rep. 25: 44–47.
- TAMMINEN, H. 1980. Typpilannoituksen vaikutus nuoren männikön fotosynteesiin ja kasvuun. Laudaturtyö. Helsingin yliopisto. Metsänhoitotieteen laitos. Moniste.
- GREIS, I. & KELLOMÄKI, S. 1981. Grown structure and stem growth of Norway spruce undergrowth under varying shade. Seloste: Varjostuksen vaikutus alikasvoskuusien latvuksen rakenteeseen ja rangan kasvuun. *Silva Fenn.* 15(3): 306–322.
- HARI, P., MÄKELÄ, A. & SIEVÄNEN, R. 1981. Systems concepts in theoretical plant ecology. Helsinki University of Technology. Systems Theory Laboratory. Report Series B 30: 1–32.
- HARI, P., HÄLLMÄN, E., SALMINEN, R. & VAPAAVUORI, E. 1981. Evaluation of factors controlling net photosynthetic rate in Scots pine seedlings under field conditions without water stress. *Oecologia* 48: 186–189.
- IILONEN, P. 1981. Nuorten männiköiden kuiva-ainetuotoksen kehitys. Pro gradu-tyo. Helsingin yliopisto. Metsänhoitotieteen laitos. Moniste.
- KELLOMÄKI, S. 1981. Effect of the within-stand light regime on the share of stem, branch and needle growth in a twenty-year-old Scots pine stand. Seloste: Metsikön sisäisen valaistuksen vaikutus rungon, oksien ja neulasten kasvun osuuksiin eräissä kaksikymmenvuotiaassa männikössä. *Silva Fenn.* 15(2): 130–139.
- KELLOMÄKI, S. & OKER-BLOM, P. 1981. Specific needle area of Scots pine and its dependence on light conditions inside the canopy. Seloste: Männyn neulasten ominaispinta-ala ja sen riippuvuus kasvuympäristön valaistussuhteista. *Silva Fenn.* 15(2): 190–198.
- NYGREN, M. 1981. Valon vaikutus koivuntaimikon latvuston rakenteeseen ja kasvuun. Pro gradu-tyo. Helsingin yliopisto. Metsänhoitotieteen laitos. Moniste.
- OKER-BLOM, P. & KELLOMÄKI, S. 1981. Light regime and photosynthetic production in canopy of Scots pine stand during a prolonged period. *Agric. Meteorol.* 24: 185–199.
- MÄKELÄ, A. 1982. Dynamics of biomass and light conditions in Scots pine stands. Helsinki University of Technology. Systems Theory Laboratory. Report B 67.

ODC 182.21:181.21:53:568

ISBN 951-651-052-3

HARI, P.¹⁾, KELLOMÄKI, S.²⁾ MÄKELÄ, A.¹⁾, ILONEN, P.¹⁾, KANNINEN, M.¹⁾, Korpilahti, E.¹⁾ & NYGRÉN, M.¹⁾ 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand. Acta For. Fenn. 177: 1-42

The report concludes several studies on the initial development of young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. Photosynthesis and subsequent dry matter production of individual trees growing in a stand form the basis of the dynamic model for stand development. The role of within-stand light regime is especially emphasized in the modelling, being the driving force for total tree growth and its allocation to crown, stem and root growth. The model is applied to the simulation of the growth and development of pure stands and stands with mixtures of deciduous tree representing varying stand densities and height distribution. Properties and potential applications of the model are discussed.

Authors' address: ¹⁾ University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. ²⁾ The Finnish Forest Research Institute, Unioninkatu 40 A, SF-00170 Helsinki 17, Finland.

ODC 182.21:181.21:53:568

ISBN 951-651-052-3

HARI, P.¹⁾, KELLOMÄKI, S.²⁾ MÄKELÄ, A.¹⁾, ILONEN, P.¹⁾, KANNINEN, M.¹⁾, Korpilahti, E.¹⁾ & NYGRÉN, M.¹⁾ 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand. Acta For. Fenn. 177: 1-42

The report concludes several studies on the initial development of young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. Photosynthesis and subsequent dry matter production of individual trees growing in a stand form the basis of the dynamic model for stand development. The role of within-stand light regime is especially emphasized in the modelling, being the driving force for total tree growth and its allocation to crown, stem and root growth. The model is applied to the simulation of the growth and development of pure stands and stands with mixtures of deciduous tree representing varying stand densities and height distribution. Properties and potential applications of the model are discussed.

Authors' address: ¹⁾ University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. ²⁾ The Finnish Forest Research Institute, Unioninkatu 40 A, SF-00170 Helsinki 17, Finland.

ODC 182.21:181.21:53:568

ISBN 951-651-052-3

HARI, P.¹⁾, KELLOMÄKI, S.²⁾ MÄKELÄ, A.¹⁾, ILONEN, P.¹⁾, KANNINEN, M.¹⁾, Korpilahti, E.¹⁾ & NYGRÉN, M.¹⁾ 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand. Acta For. Fenn. 177: 1-42

The report concludes several studies on the initial development of young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. Photosynthesis and subsequent dry matter production of individual trees growing in a stand form the basis of the dynamic model for stand development. The role of within-stand light regime is especially emphasized in the modelling, being the driving force for total tree growth and its allocation to crown, stem and root growth. The model is applied to the simulation of the growth and development of pure stands and stands with mixtures of deciduous tree representing varying stand densities and height distribution. Properties and potential applications of the model are discussed.

Authors' address: ¹⁾ University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. ²⁾ The Finnish Forest Research Institute, Unioninkatu 40 A, SF-00170 Helsinki 17, Finland.

ODC 182.21:181.21:53:568

ISBN 951-651-052-3

HARI, P.¹⁾, KELLOMÄKI, S.²⁾ MÄKELÄ, A.¹⁾, ILONEN, P.¹⁾, KANNINEN, M.¹⁾, Korpilahti, E.¹⁾ & NYGRÉN, M.¹⁾ 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand. Acta For. Fenn. 177: 1-42

The report concludes several studies on the initial development of young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. Photosynthesis and subsequent dry matter production of individual trees growing in a stand form the basis of the dynamic model for stand development. The role of within-stand light regime is especially emphasized in the modelling, being the driving force for total tree growth and its allocation to crown, stem and root growth. The model is applied to the simulation of the growth and development of pure stands and stands with mixtures of deciduous tree representing varying stand densities and height distribution. Properties and potential applications of the model are discussed.

Authors' address: ¹⁾ University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. ²⁾ The Finnish Forest Research Institute, Unioninkatu 40 A, SF-00170 Helsinki 17, Finland.

ACTA FORESTALIA FENNICA

- 168 Wuolijoki, E. 1981. Effects of simulated tractor vibration on the psychophysiological and mechanical functions of the driver: comparison of some excitatory frequencies. Seloste: Traktorin simuloitun värinän vaikutukset kuljettajan psykofysiologisiin ja mekaanisiin toimintoihin: Eräiden herätetaajuuksien vertailu.
- 169 Chung, M.-S. 1981. Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor. Seloste: Männyn (*Pinus sylvestris* L.) kukkimisominaisuuksista, erityisesti kukkimisen sopeutumisesta paikalliseen lämpöilmastoon.
- 170 Savolainen, R. & Kellomäki, S. 1981. Metsän maisemallinen arvostus. Summary: Scenic value of forest landscape.
- 171 Thammincha, S. 1981. Climatic variation in radial growth of Scots pine and Norway spruce and its importance to growth estimation. Seloste: Männyn ja kuusen sädekasvun ilmastollinen vaihtelu ja sen merkitys kasvun arvioinnissa.
- 172 Westman, C. J. 1981. Fertility of surface peat in relation to the site type class and potential stand growth. Seloste: Pintaturpeen viljavuuden tunnuksat suhteessa kasvupaikkatyyppiin ja puuston kasvupotentiaaliin.
- 173 Chung, M.-S. 1981. Biochemical methods for determining population structure in *Pinus sylvestris* L. Seloste: Männyn (*Pinus sylvestris* L.) populaatiorakenteesta biokeemiallisten tutkimusten valossa.
- 174 Kilkki, P. & Varmola, M. 1981. Taper curve models for Scots pine and their applications. Seloste: Männyn runkokäyrämalleja ja niiden sovellutuksia.
- 175 Leikola, M. 1981. Suomen metsätieteellisen julkaisutoiminnan rakenne ja määrällinen kehitys vv. 1909–1978. Summary: Structure and development of publishing activity in Finnish forest sciences in 1909–1978.
- 176 Saarihähti, M. 1982. Tutkimuksia radioaalto menetelmien soveltuvuudesta turve maiden kulkukelpoisuuden arvioimiseen. Summary: Studies on the possibilities of using radar techniques in detecting the trafficability of peatlands.
- 177 Hari, P., Kellomäki, S., Mäkelä, A., Ilonen, P., Kanninen, M., Korpilahti, E. & Nygrén, M. 1982. Metsikön varhaiskehityksen dynamiikka. Summary: Dynamics of early development of tree stand.
- 178 Turakka A., Luukkainen O. & Bhumibhamon S. 1982. Notes on *Pinus kesiya* and *P. merkusii* and their natural regeneration in watershed areas of northern Thailand. Seloste: Havainnot männystä (*Pinus kesiya* ja *P. merkusii*) ja mäntyjen luontaisesta uudistumisesta Pohjois-Thaimaan vedenjakaja-alueilla.

KANNATTAJAJÄSENET – SUPPORTING MEMBERS

CENTRALSKOGSNÄMNDEN SKOGSKULTUR	OSUUSPANKKIEN KESKUSPANKKI OY
SUOMEN METSÄTEOLLISUUDEN KESKUSLIITTO	SUOMEN SAHANOMISTAJAYHDISTYS
OSUUSKUNTA METSÄLIITTO	OY HACKMAN AB
KESKUSOSUUSLIIKE HANKKIJA	YHTYNEET PAPERITEHTAAT OSAKEYHTIÖ
SUNILA OSAKEYHTIÖ	RAUMA REPOLA OY
OY WILH. SCHAUMAN AB	OY NOKIA AB, PUUNJALOSTUS
OY KAUKAS AB	JAAKKO PÖYRY CONSULTING OY
KEMIRA OY	KANSALLIS-OSAKE-PANKKI
G. A. SERLACHIUS OY	SOTKA OY
KYMI KYMMENE	THOMESTO OY
KESKUSMETSÄLAUTAKUNTA TAPIO	SAASTAMOINEN YHTYMÄ OY
KOIVUKESKUS	OY KESKUSLABORATORIO
A. AHLSTRÖM OSAKEYHTIÖ	METSÄNJALOSTUSSÄÄTIÖ
TEOLLISUUDEN PUUYHDISTYS	SUOMEN METSÄNHOITAJALIITTO
OY TAMPELLA AB	OY KYRO AB
JOUTSENO-PULP OSAKEYHTIÖ	SUOMEN 4H-LIITTO
KAJAANI OY	SUOMEN PUULEVYTEOLLISUUSLIITTO R.Y.
KEMI OY	OULU OY
MAATALOUSTUOTTAJAIN KESKUSLIITTO	OY W. ROSENLEW AB
VAKUUTUSOSAKEYHTIÖ POHJOLA	METSÄMIESTEN SÄÄTIÖ
VEITSILUOTO OSAKEYHTIÖ	