

FOLIA FORESTALIA 509

METSÄNTUTKIMUSLAITOS · INSTITUTUM FORESTALE FENNIAE · HELSINKI 1982

PAULINE OKER-BLOM JA
SEPPÖ KELLOMÄKI

METSİKÖN TIHEYDEN VAIKUTUS
PUUN LATVUKSEN SISÄISEEN
VALOILMASTOON JA OKSIEN
KUOLEMISEEN

TEOREETTINEN TUTKIMUS

EFFECT OF STAND DENSITY ON THE
WITHIN-CROWN LIGHT REGIME
AND DYING-OFF OF BRANCHES

THEORETICAL STUDY



METSÄNTUTKIMUSLAITOS
THE FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE

Osoite: Unioninkatu 40 A
Address: SF-00170 Helsinki 17, Finland

Puhelin: (90) 661 401
Phone:

Ylijohtaja: <i>Director:</i>	Professori <i>Professor</i>	Olavi Huikari
Yleisinformaatio: <i>General information:</i>	Tiedotuspäällikkö <i>Information Chief</i>	Tuomas Heiramo
Julkaisujen jakelu: <i>Distribution of publications:</i>	Kirjastonhoitaja <i>Librarian</i>	Liisa Ikävalko-Ahvonen
Julkaisujen toimitus: <i>Editorial office:</i>	Toimittaja <i>Editor</i>	Seppo Oja

Metsäntutkimuslaitos on maa- ja metsätalousministeriön alainen vuonna 1917 perustettu valtion tutkimuslaitos. Sen päätehtävänä on Suomen metsätaloutta sekä metsävarojen ja metsien tarkoituksenmukaista käyttöä edistävä tutkimus. Metsäntutkimustyötä tehdään lähes 800 hengen voimin yhdeksällä tutkimusosastolla ja yhdeksällä tutkimus- ja koeasemalla. Tutkimus- ja koetoimintaa varten laitoksella on hallinnassaan valtionmetsiä yhteensä n. 150 000 hehtaaria, jotka on jaettu 17 kokeilualueeseen ja joihin sisältyy kaksi kansallis- ja viisi luonnonpuistoa. Kenttäkokeita on käynnissä maan kaikissa osissa.

The Finnish Forest Research Institute, established in 1917, is a state research institution subordinated to the Ministry of Agriculture and Forestry. Its main task is to carry out research work to support the development of forestry and the expedient use of forest resources and forests. The work is carried out by means of 800 persons in nine research departments and nine research stations. The institute administers state-owned forests of over 150 000 hectares for research purposes, including two national parks and five strict nature reserves. Field experiments are in progress in all parts of the country.

FOLIA FORESTALIA 509

Metsäntutkimuslaitos. Institutum Forestale Fenniae. Helsinki 1982

Pauline Oker-Blom ja Seppo Kellomäki

METSIKÖN TIHEYDEN VAIKUTUS
PUUN LATVUKSEN SISÄISEEN VALOILMASTOON
JA OKSIEN KUOLEMISEEN

TEOREETTINEN TUTKIMUS

Effect of stand density on the within-crown light regime
and dying-off of branches

Theoretical study

OKER-BLOM, P. & KELLOMÄKI, S. 1982. Metsikön tiheyden vaikutus puun latvuksen sisäiseen valoilmastoon ja oksien kuolemiseen. Teoreettinen tutkimus. Abstract: Effect of stand density on the within-crown light regime and dying-off of branches. Theoretical study. *Folia For.* 509:1—14.

Matemaattisiin malleihin perustuen on tarkasteltu metsikön tiheyden vaikutusta puun latvuksen sisäiseen valoilmastoon ja oksien kuolemiseen. Nuoriin männiköihin kohdistuneet esimerkkilaskelmat osoittavat, että latvuksen alaosassa metsikön tiheyden vaikutus valaistukseen on tuntuva. Puun latvuksen sisäisen varjostuksen osuus puuhun kokonaisuudessa kohdistuvasta varjostuksesta on kuitenkin huomattava, ja se vaikuttaa mm. siten, että samassa ympäristössä kasvavien puiden latvusten sisäinen varjostus vaihtelee puun koon mukaan. Pienen puun karsiutumisraja on selvästi alempana kuin samassa metsikössä kasvavan suuren puun karsiutumisraja. Tämä johtuu siitä, että isomman puun sisäinen varjostus on aina suurempi kuin pienemmän puun.

The effect of the stand density on the within-crown light regime and dying-off of branches was investigated with mathematical models. In young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands the illumination at the lower crown of trees was affected by the stand density. The share of internal shading, however, was considerable in the total shading to which a tree crown is subjected. Consequently, the internal shading of trees growing in the same environment is dependent on the tree size. The bottom of the living crown of the smaller trees is thus lower than of the taller trees due to the greater internal shading of the taller trees than that of the smaller trees.

ODC 228.11 + 181.63 + 181.21
ISBN 951-40-0561-9
ISSN 0015-5543

Helsinki 1982. Valtion painatuskeskus

SISÄLLYS

1. JOHDANTO	4
2. YKSITTÄISEN PUUN VALOILMASTO JA FOTOSYNTeesi	4
3. METSIKÖN PUIDEN VALOILMASTO JA FOTOSYNTeesi SEKÄ NIIDEN RIIPPUVUUS METSİKÖN TIHEYDESTÄ	6
31. Tapaus 1: metsikkö koostuu samankokoisista puista	6
32. Tapaus 2: metsikkö koostuu erikokoisista puista	8
4. TULOSTEN TARKASTELU JA PÄÄTELMİÄ	9
LÄHDEVIIITTEET	11
LIITTEET	11

1. JOHDANTO

Metsikön tiheyden vaikutus puiden oksien kasvuun ja kuolemiseen on havaittu useissa tutkimuksissa (esim. Uusvaara 1974, Persson 1977, Kellomäki 1980, Varmola 1980, Kellomäki ja Tuimala 1981). Tämän oletetaan johtuvan tiheyden aiheuttamasta muutoksesta metsikön valaistussuhteissa, erityisesti oksien kasvuympäristössä. Täten metsikön rakenteen ja puiden laadun välillä on olemassa yhteys, joka on mallitettavissa metsikön rakenteen ja valaistuksen välisen vuorovaikutuksen avulla.

Metsikön valoilmaston sekä erityisesti puiden latvusten sisäisen valoilmaston arvioiminen edellyttää metsikön rakenteen tarkkaa kuvaamista. Metsikön rakennetta on usein kuvattu olettamalla metsikkö horisontaalisesti homogeeniseksi, jolloin valon sammumista latvustossa voidaan kuvata pelkästään yllä olevan neulasmassan avulla. Tällaisessa mallissa neulasmassan kasaantuminen yksittäisiin puihin sekä puiden mahdollinen ryhmittymisyys jää ottamatta huomioon ja valon horisontaalista vaihtelua ei myöskään kyetä kuvaamaan. Täten myös metsikön tilajärjestyksen mahdollinen vaikutus puuston kasvuun ja kehitykseen jää vaille huomiota.

Tämän tutkimuksen tarkoitus on tarkastella metsikön tiheyden ja puun latvuksen valoilmaston välistä suhdetta. Puun latvuk-

sen valoilmaston oletetaan laskelmissa riippuvan latvuksen omasta sisäisestä varjostuksesta sekä muiden ympäröivien puiden aiheuttamasta varjostuksesta. Latvuksen sisäinen varjostus on riippumaton metsikön tiheydestä ja sen vaikutusta puun kasvuun ja kehitykseen voidaan täten tutkia tarkastelemalla yksittäistä puuta. Ympäröivien puiden aiheuttama varjostus riippuu sen sijaan ensi sijaisesti metsikön tiheydestä ja kuvaa täten tiheyden vaikutusta. Metsikön rakennetta on lisäksi kuvattu puuston epähomogeenisuuden huomioon ottavalla mallilla, joka perustuu yksittäisen puun latvuksen rakenteeseen sekä puiden tilajärjestykseen. Annetun rakenteen pohjalta on laskettu puiden eri oksakiehkuroiden valaistus ja fotosynteesi, joiden perusteella on päätelty metsikön tiheyden vaikutusta puun latvuksen valoilmastoon ja rungon karsiumiseen.

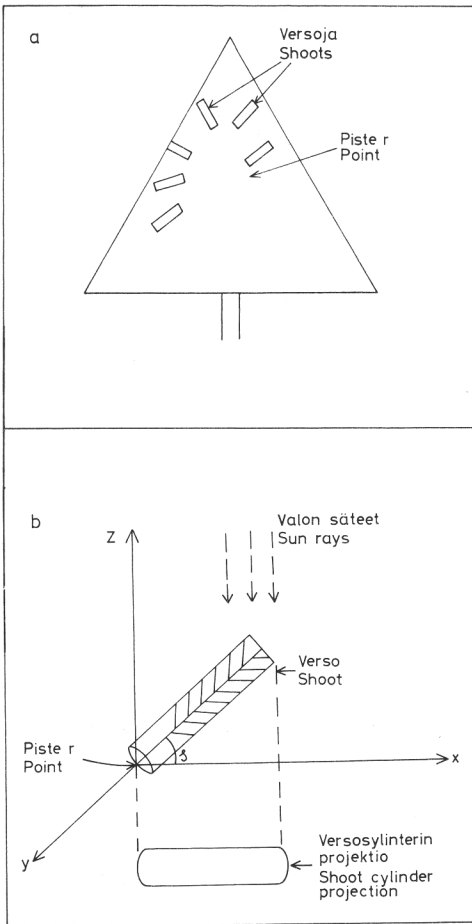
Tutkimus kuuluu osana Metsäntutkimuslaitoksen metsäteknologian tutkimusosastolla suoritettavaan tutkimukseen metsikön rakenteen ja ympäristötekijöiden vaikutuksesta puuaineen laatuun. Käsikirjoituksen ovat Metsäntutkimuslaitoksen puolesta lukeneet professorit Pentti Hakkila, Pertti Hari ja Matti Kärkkäinen. Piirroksista on huolehtinut Leena Muronranta ja konekirjoituksesta Aune Rytönen. Englanninkieliset tekstit on tarkastanut Mr. Keyworth. — Kiitämme saamastamme tuesta.

2. YKSITTÄISEN PUUN VALOILMASTO JA FOTOSYNTESI

Metsikön kunkin puun latvuksen kokonaisvalaistukseen vaikuttaa sekä latvuksesta itsestään aiheutuva varjostus että muiden puiden taholta tuleva varjostus. Seuraavassa tarkastellaan yksittäisen puun latvuksen sisäistä valoilmastoa eli latvuksen oman varjostuksen vaikutusta eri korkeuksilla olevien oksakiehkuroiden valoilmastoon. Sisäinen varjostus on riippumaton metsikön tiheydestä ja on täten yksittäisen puun tapauksessa ainoa tekijä joka vaikuttaa valoilmaston heikkenemiseen puun alem-

missä oksakiehkuroissa.

Puun latvuksen oletetaan olevan muodoltaan kartio ja koostuvan versoista (kuva 1). Versojen oletetaan jakautuvan latvuksessa Poisson-jakauman mukaisesti. Täten määrätystä suunnasta tulevan valon suhteellinen intensiteetti latvuksen eräässä pisteessä on todennäköisyys, että tästä suunnasta tuleva säde saapuu ao. pisteeseen absorboitumatta (kuva 1). Tämä voidaan laskea kun versojen tiheys latvuksessa (kpl/m^3) ja versojen keskimääräinen projektiopinta-ala tässä



Kuva 1. Kaavakuva laskennassa käytetystä puun latvuksen muodosta (a) ja verson rakenteesta (b).
 Fig. 1. Schematic presentation of the shape (a) of the tree crown and the structure of the shoot (b) applied in the computations.

suunnassa tunnetaan. Valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti puun kiekurassa on keskiarvo valon suhteellisesta intensiteetistä kiekuran korkeudella olevissa pisteissä. Laskentamenettely on esitetty liitteessä 1 ja 2.

Valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti puun kiekuroissa on laskettu suoralle auringonvalolle olettaen auringon korkeudeksi 45° ja käyttäen taulukossa 1 olevia parametrin arvoja. Tulokset on esitetty kuvassa 2a. Niistä ilmenee, että pelkästään puun oma varjostus vaikuttaa voimakkaasti latvuksen valaistussuhteisiin. Latvuksen yläosassakin valon keskimääräinen intensiteetti oksakiekuroissa jää huo-

mattavasti alhaisemmaksi kuin vastaavissa olosuhteissa latvuksen ulkopuolella. Noin 10 metrin syvyydessä puun latvasta lukien valon keskimääräinen intensiteetti on 13 % latvuksen yläpuolella vallitsevasta intensiteetistä. Tulokset viittaavatkin siihen, että yksittäisenkään puun latvus ei puun omasta varjostuksesta johtuen voi olla määrättyjä rajoja pidempi.

Fotosynteesinopeuden laskemisessa on käytetty menetelmää, joka arvioi suoran valon intensiteettijakaumaa latvuksen jokaisessa pisteessä. Auringon korkeus oli laskelmissa 45° , alkuperäinen intensiteetti 600 Wm^{-2} ja verson fotosynteesikäyrä muotoa

$$P^2\theta - P(\alpha I + P_{\max}) + \alpha I P_{\max} = 0,$$

missä P merkitsee fotosynteesinopeutta, P_{\max} maksimaalista fotosynteesinopeutta ja I valon intensiteettiä. θ ja α ovat parametrejä, joiden arvot laskelmissa olivat $\theta = 0,8$ ja $\alpha = 0,00465$ (Leverenz ja Jarvis 1979). Laskenta on esitetty liitteessä 1 ja 2.

Taulukko 1. Parametrien arvot.
 Table 1. Values of the parameters.

Parametri — Parameter	Arvo Value
Puun latvuksen leveyden ja korkeuden välinen suhde Width-height ratio of the tree crown	1/2
Neulaspinta-ala/latvuksen tilavuus m^2/m^3 ¹⁾ Needle area/crown volume m^2/m^3 ¹⁾	14
Yhden verson neulaspinta-ala, cm^2 ²⁾ Needle area of a single shoot, cm^2 ²⁾	226,2
Verson projektiopinta-ala, cm^2 ³⁾ Projection area of the shoot, cm^2 ³⁾	30,33
Versosylinterin projektiopinta-ala cm^2 Projection area of the shoot-cylinder, cm^2	69,28
Verson läpäisevyys Gap fraction of a shoot	0,56
Versojen tiheys latvuksessa, kpl/m^3 Density of shoots in the crown, number/ m^3	618,9

1) Laskettu keskiarvona kolmesta puusta, joille on mitattu neulasmassa sekä neulasten ominaispinta-ala. Kellomäen (1981) kuvaama aineisto.

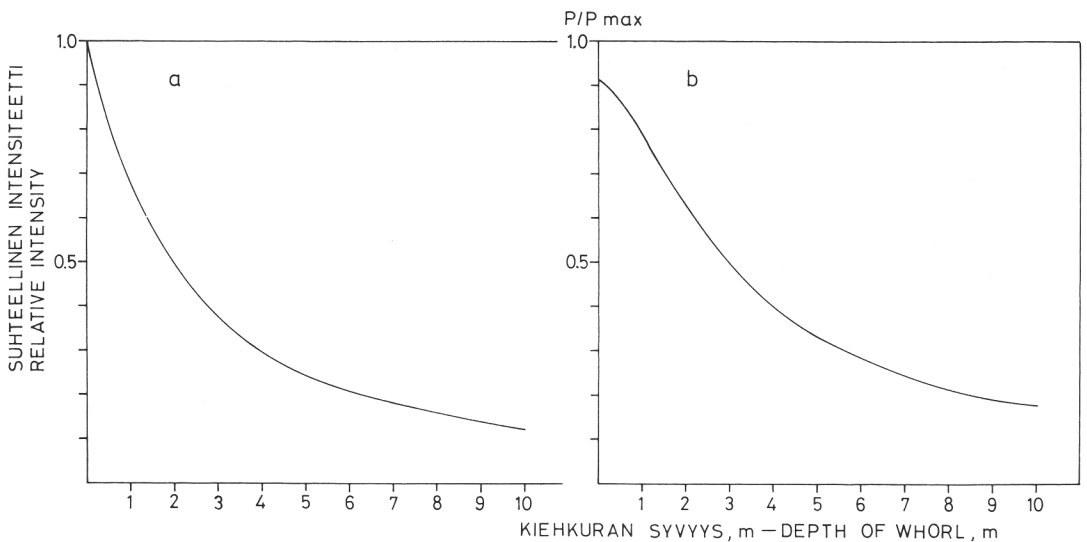
2) Calculated as the mean of three trees for which the needle mass and specific area of the needles were calculated. Material described by Kellomäki (1981).

3) Mitattu malliversosta jonka pituus 15 cm ja jossa oksan ja neulasen välinen kulma = 30° .

2) Measured from a model shoot with a length of 15 cm and the angle between branch and needles = 30° .

3) Teoreettisesti laskettu arvo kun verson ja valon välinen kulma on 45° (Oker-Blom ym. 1982).

3) Theoretically calculated value when the angle between the shoot and light = 45° (Oker-Blom et al. 1982).



Kuva 2. Yksittäisen puun kiekhuran keskimääräinen suhteellinen intensiteetti (a) ja fotosynteesi (b) kiekhuran syvyyden funktiossa.

Fig. 2. Mean relative light intensity (a) and photosynthesis (b) of the whorl of a solitary tree as a function of the whorl position.

Oksakiekhuran fotosynteesiä koskevat tulokset on esitetty kuvassa 2b, jossa on esitetty fotosynteesin suhteellinen nopeus kiekhuran syvyyden funktiona. Havaitaan, että suhteellinen fotosynteesinopeus ei vähene aivan yhtä nopeasti syvyyden suhteen kuin valon intensiteetti. Kuitenkin myös fotosyn-

teesin suhteelliset arvot ovat 10 metrin syvyydessä pieniä, 10–20 % latvuksen ulkopuolisista potentiaalisista arvoista. Täten myös fotosynteesiin perustuvat laskelmat osoittavat, että puun oma varjostus rajoittaa latvuksen kasvua.

3. METSIKÖN PUIDEN VALOILMASTO JA FOTOSYNTeesi SEKÄ NIIDEN RIIPPUVUUS METSIKÖN TIHEYDESTÄ

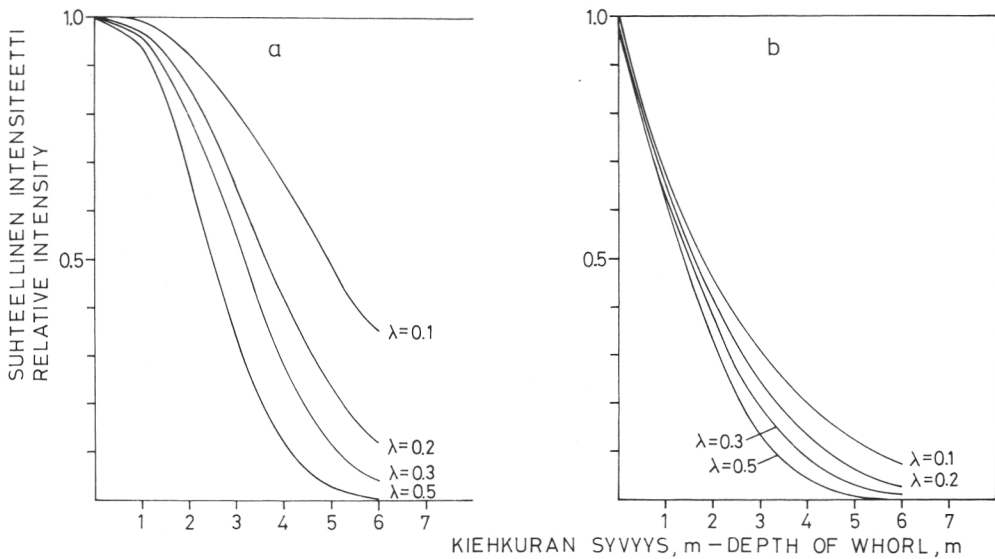
31. Tapaus 1: metsikkö koostuu samankokoisista puista

Metsikössä puun valoilmastoon vaikuttaa sisäisen varjostuksen lisäksi puiden välinen varjostus, eli ympäröivien puiden aiheuttama varjostus. Tämä riippuu luonnollisesti metsikön tiheydestä ja tilajärjestyksestä. Jos puiden tilajärjestys noudattaa Poisson-jakaumaa (satunnainen tilajärjestys), on suunnasta s tulevan valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti korkeudella z olevalla horisontaalitasolla muotoa $e^{-\lambda T(z)}$ missä λ on metsikön tiheys (kpl/m^2) ja $T(z)$ puun projektiopinta-ala tälle tasolle. Puiden välisen varjostuksen laskentaan käytetty menettely on esitetty liitteessä 3.

Kuvassa 3a on esitetty valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti horisontaali-

tasolla metsikön syvyyden funktiona, kun metsikön tiheysarvot olivat 1000, 2000, 3000 ja 5000 runkoa/ha ($\lambda = 0,1, 0,2, 0,3, 0,5$) ja metsikön kaikki puut oletettiin samankokoisiksi. Laskelmissa on käytetty samoja parametrin arvoja kuin edellä. Tuloksista ilmenee, että valon sammuminen latvuston yläosassa on kaikilla tiheysarvoilla suhteellisen vähäistä. Syvemmillä latvuksessa metsikön tiheys sen sijaan vaikuttaa selvästi voimakkaammin. Esimerkiksi 4 metrin syvyydellä suhteellinen intensiteetti oli tiheydellä 1000 runkoa/ha 0,65 sekä tiheysarvoilla 2000 ja 5000 runkoa/ha 0,43 ja 0,12. Täten muiden metsikön puiden varjostus kohdistuu etupäässä puun latvuksen alaosaan.

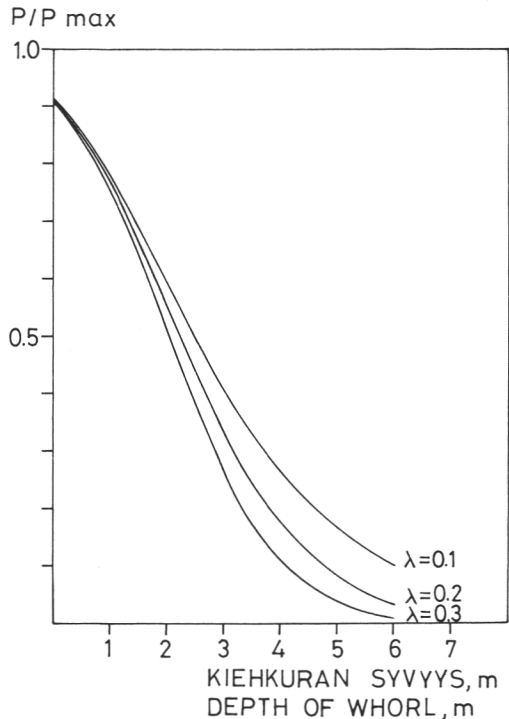
Metsikössä kasvavan puun oksakiekhuroiden valoilmastoon vaikuttaa muiden puiden



Kuva 3. Keskimääräinen suhteellinen valon intensiteetti metsikön horisontaalitasolla (a) ja metsikössä kasvavan puun oksakiehkuralla (b) metsikön syvyyden ja tiheyden funktiona.
 Fig. 3. Mean relative light intensity on a horizontal level (a) in a stand and the respective value of a whorl of tree (b) growing in a stand as a function of the depth and density of the stand.

taholta tulevan varjostuksen lisäksi puun oma, sisäinen varjostus (kuva 2a). Puiden välisen ja puun sisäisen varjostuksen yhteisvaikutus on esitetty kuvassa 3b, jossa valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti puun kiehkuroissa on esitetty kiehkuran syvyyden funktiona. Kuten on odotettavissa, vähenee metsikössä kasvavan puun latvuksen valaistus nyt nopeasti metsikön syvyyden funktiona puun sisäisen varjostuksen ja muiden puiden varjostuksen yhteisvaikutuksen vuoksi. Puun sisäisen varjostuksen suuren merkityksen vuoksi metsikön tiheyden väliset erot jäävät suhteellisen vähäiseksi. Näin on varsinkin latvuksen yläosassa. Sen sijaan eri tiheyksisten metsiköiden väliset erot ilmenevät latvuksen alaosassa korostaen siten kasvatustiheyden merkitystä valoilmastoon.

Fotosynteesinopeuden laskemisessa on käytetty samaa menetelmää kuin yksittäisen puun tapauksessa (liite 4). Suhteellinen fotosynteesinopeus kiehkuroissa on esitetty kuvassa 4 metsikön tiheyden (λ) eri arvoilla. Myös tässä korostuu metsikön tiheyden vaikutus syvyyden myötä. Erityisesti puun karsiutumisrajaan metsikön tiheydellä saattaa olla ratkaiseva merkitys. Esimerkiksi λ :n arvolla 0,3 (3000 runkoa/ha) suhteelli-



Kuva 4. Metsiköissä kasvavan puun oksakiehkuran suhteellinen fotosynteesi latvuksen syvyyden ja metsikön tiheyden funktiona.

Fig. 4. Relative photosynthesis of the whorl of a tree growing in a stand as a function of the stand depth and density.

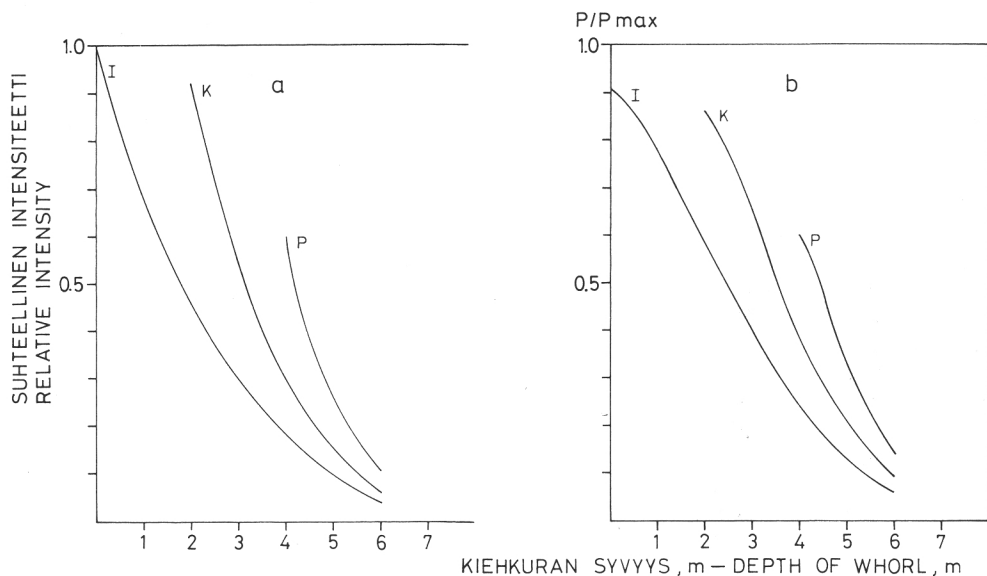
nen fotosynteesinopeus (0,1) on 4 metrin syvyydellä sama kuin mitä se on 6 metrin syvyydellä λ :n arvolla 0,1 (1000 runkoa/ha). Jos oletetaan oksien kuolevan mainitulla suhteellisella fotosynteesin arvolla (0,1), niin oksista karsiutuneen rungon pituus olisi metsikön tiheysarvolla 3000 runkoa/ha 2 metriä suurempi kuin metsikön tiheysarvolla 1000 runkoa/ha. Kysymys on tällöin samankokoisista puista.

32. Tapaus 2: metsikkö koostuu erikokoisista puista

Kuvassa 5 on esitelty valon keskimääräisen suhteellinen intensiteetti puiden oksakiehkuroissa tapauksessa, jossa metsikön puut ovat erikokoisia. Tarkastelu kohdistuu erikokoisten puiden samalla korkeudella oleviin kiehkuroihin. Puut on laskennassa jaettu kolmeen kokoluokkaan siten, että niiden pituuserot ovat 2 metriä. Kunkin puun

kiehkuroiden sijainti on laskettu pisimmän puun latvasta. Kunkin puuluokan — iso, keskikokoinen, pieni — tiheys on 1000 runkoa/ha ($\lambda = 0,1$) eli metsikön tiheys on 3000 runkoa/ha ($\lambda = 0,3$). Laskennassa käytetyt parametrit ovat samoja kuin aikaisemmin.

Tuloksista ilmenee, että samalla korkeudella olevien oksakiehkuroiden valoilmasto ja fotosynteesi vaihtelevat puun koosta riippuen. On merkitteä pantavaa, että molempien tunnusten arvot ovat pienempiä ison puun tapauksessa kuin keskikokoisen ja pienen puun tapauksissa. Tämä johtuu luonnollisesti siitä, että ison puun sisäinen varjostus on suurempi kuin keskikokoisen ja pienen puun sisäinen varjostus. Täten metsikön koostuessa erikokoisista puista ei voida puhua yhtenäisestä karsiutumisarjasta, vaan se vaihtelee puun koon mukaan. Laskelmien mukaan pienen puun karsiutumisarja on siten keskimäärin alempana kuin ison puun karsiutumisarja.



Kuva 5. Ison (I), keskikokoisen (K) ja pienen (P) puun oksakiehkuran keskimääräinen suhteellinen intensiteetti (a) ja fotosynteesi (b) latvuksen syvyyden funktiona.

Fig. 5. Mean relative light intensity (a) and photosynthesis (b) of the whorl on a big (I), intermediate (K) and small (P) trees as a function of the whorl position.

4. TULOSTEN TARKASTELU JA PÄÄTELMÄ

Tutkimuksessa on pyritty arvioimaan laskennallisesti metsikön tiheyden vaikutusta puun oksakiehkuroiden valaistukseen ja fotosynteesiin. Laskelmissa auringon säteily on oletettu suoraksi siten, että sen tulokulma on 45° . Säteilyn alkuperäiseksi intensiteetiksi oletettiin 600 W m^{-2} . Täten tilanne edustaa Suomen olosuhteita ajatellen tilannetta, missä fotosynteesi on lähellä maksimiaan. Tämän vuoksi tässä työssä käytetty suhteellinen fotosynteesi, P/P_{max} , saa käytännössä pienempiä arvoja kuin mitä tässä työssä on saatu. Varsinkin koko kasvukauden yli ulottuvassa tarkastelussa suhteellisen fotosynteesin arvot jäisivät huomattavasti nyt saatuja arvoja pienemmiksi. Tämä luonnollisesti vaikuttaisi mm. puiden karsiutumisen ja metsikön tiheyden väliseen suhteeseen.

Esitettyissä laskelmissa puiden latvusten oletettiin koostuvan versoista, jotka jakautuvat satunnaisesti kartionmuotoiseksi oletettuun latvukseen (kuva 1). Tällöin verso on oletettu latvuksen toiminnalliseksi perusyksiköksi. Olettamus on sikäli tarkoituksenmukainen ja perusteltu, että useimmat havupuiden fotosynteesiä koskevat mittaukset koskevat nimenomaan verson fotosynteesiä. Verson käyttäminen perusyksikkönä helpottaa myös mallitusta ja mahdollistaa yksinkertaisempien mallien laatimisen kuin jos neulasta olisi käytetty latvuksen toiminnallisena perusyksikkönä.

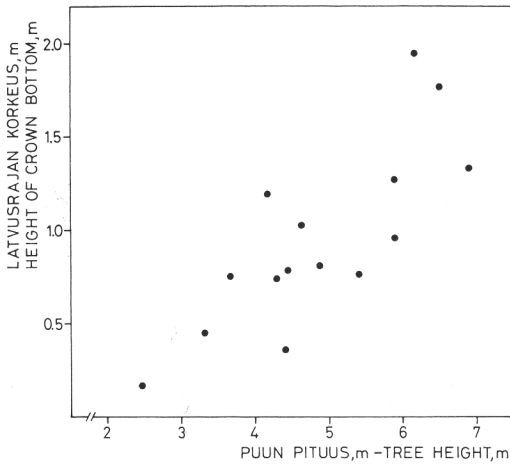
Versojen oletettiin jakautuvan satunnaisesti koko latvuskartion rajaamaan tilaan. Olettamus yksinkertaistaa tilannetta, sillä versot sijaitsevat kiehkuroittain järjestyneissä oksissa. Neulasten peittämien verson esiintymistodennäköisyys latvuskartion sisäosissa on todellisuudessa myös pienempi kuin oletamus edellyttäisi. Versojen satunnaisuusolettamus mahdollistaa kuitenkin suhteellisen yksinkertaisten latvusmallien laatimisen. Toisaalta myöskään puiden tilajakautuma ei todellisuudessa ole satunnainen, vaan puiden esiintymisessä on havaittavissa selvää ryhmittäisyyttä. Sekä versojen että puiden jakautumisen osalta

tarvitaan täten lisätutkimuksia, jotta tiedettäisiin, kuinka hyvin tehdyt oletukset vastaavat todellista tilannetta.

Laskelmien mukaan metsikön tiheyden vaikutus valoon ja fotosynteesiin on suhteellisen pieni latvuksen yläosassa mutta lisääntyy huomattavasti metsikön syvyyden myötä. Täten metsikön tiheyden vaikutus latvuksen yläosan oksien kasvuun jää vähäisemmäksi kuin latvuksen alaosassa, kuten tiedetään tapahtuvan (vrt. Kellomäki 1980, Kellomäki ja Tuimala 1981). Toisaalta tämä merkitsee myös sitä, että oksien kuoleminen riski latvan yläosassa on vähäinen verrattuna latvan alaosaan ja lähes riippumaton metsikön tiheydestä. Tulos on yhdenmukainen mm. Flower-Ellisin ym. (1976) ja Kellomäen (1980) havaintojen kanssa, joiden mukaan tiheissäkin metsiköissä oksien kuoleminen alkoi vasta 6—7 oksakiehkurasta latvasta lukien. Metsikön tiheydellä ei näissä tutkimuksissa ollut sanottavaa vaikutusta sen alueen sijaintiin, missä oksien kuoleminen käynnistyi.

Puun latvuksen sisäisen varjostuksen osuus metsikössä kasvavaan puuhun kohdistuneesta kokonaisvarjostuksesta on varsin huomattava. Koska sisäisen varjostuksen suuruus on yhteydessä latvuksen rakenteeseen ja kokoon, on samassa ympäristössä kasvavan suuren puun kokonaisvarjostus suurempi kuin pienen puun kokonaisvarjostus. Tämän vuoksi pienen puun karsiutumisraja on alempana kuin samassa metsikössä kasvavan ison puun karsiutumisraja. Ero johtuu nimenomaan puiden latvusten sisäisen varjostuksen välisistä eroista. Saatu tulos on yhdenmukainen myös empiiristen havaintojen kanssa, kuten ilmenee kuvasta 6. Siinä on esitetty Kellomäen ja Tuimalan (1981) aineiston perusteella ko. aineiston metsikössä 10 puiden latvuksen alarajan korkeuden riippuvuus puiden pituudesta.

Puun latvuksen sisäinen varjostus rajoittaa myös yksittäisen puun latvuksen pituutta. Jos puun vuotuisen pituuskasvun suuruudeksi (oksakiehkuroiden väli) oletetaan 40 cm, voisi yksinään kasvavan puun latvuk-



Kuva 6. Puun pituuden ja latvusrajan suhde Kellomäen ja Tuimalan (1981) aineiston metsikössä 10: tiheys 2200 runkoa/ha, keskipituus 4,9 m.

Fig. 6. Relationship between tree height and the height of the bottom of the living crown in the material of Kellomäki and Tuimala (1981): stand density 2200 stems/ha, mean height 4,9 m.

sen oksakiehkuroiden potentiaalinen määrä olla noin 25—30. Metsikön sisällä oksakiehkuroiden lukumäärä olisi kuitenkin huomattavasti vähäisempi. Tiheysarvolla 1000 runkoa/ha olisi kiehkuroita samalla tavalla lukien 15 sekä tiheysarvolla 2000 runkoa/ha ja 3000 runkoa/ha 12 ja 10. Vastaavat arvot Kellomäen ja Tuimalan (1981) empiirisessä aineistossa olivat 11,5, 10,5 ja 10. On kuitenkin huomattava, että teoreettiset arvot edustavat vain tiettyä laskennallista hetkeä. Empiiriset tulokset puolestaan edustavat koko metsikön kehityksen mittaushetkestä tulosta, joten esitetty vertailu teoreettisten ja empiiristen tulosten välillä ei ole täysin perusteltua. Jos teoreettisissä laskelmissa tarkastelu ulotettaisiin pitemmälle ajan jaksolle, vähenisi oksien lukumäärä erityisesti harvimmassa tiheysvaihtoehdossa.

Puun latvuksen sisäisen ja puiden välisen varjostuksen osuudet puun kokonaisvarjostuksessa korostavat tarvetta kasvattaa puus-

toa tasakokoisena ja tiheänä, jolloin oksien kuoleminen tapahtuu nopeasti. Kuolleiden oksien karsiutumisen kannalta puiden koonmukainen eriytyminen tosin saattaa olla edullista, sillä alempiin latvuskerroksiin kuuluvien puiden latvukset voivat karsia ylempiin latvuskerroksiin kuuluvien puiden runkoja (vrt. Heikinheimo 1953). Vallittuihin latvuskerroksiin kuulumisen ei kuitenkaan nopeuta oksien kuolemista, kuten puun koon ja karsiutumisen välinen suhde osoittaa. Koko metsikön puuston laatu-kasvatusta ajatellen tasakokoisuus näyttää tehtyjen laskelmien perusteella olevan tärkeä metsikön ominaisuus.

Tutkimustulosten perusteella on myös pääteltävissä, että puun latvuksen pieni sisäinen varjostus merkitsee latvuksen pituuden ja siten puun lehti- tai neulas-pintaa kasvua. Täten myös puun tuotos kasvaa. Latvuksen pieni sisäinen varjostus lieneekin kapealatuksisten puiden tärkeä ominaisuus, ja se on ilmeisesti yhteydessä tällaisten puiden korkeaan tuotokseen. Koska muiden puiden taholta tuleva varjostus oli latvuksen sisäiseen varjostukseen verrattuna vähäinen, on kapealatuksisia puita ilmeisesti mahdollisuus kasvattaa tiheimmässä kuin leveälatuksisia ja voimakkaan sisäisen varjostuksen omaavia puita. Täten puiden kapealatuksisuus voi lisätä merkittävästi puuston kokonaistuotosta jo pelkästään suuren kasvatustiheyden vuoksi. Toisaalta olisi myös tutkittava, millainen metsikön rakenne on sopivin kullekin latvustyyppille, jotta puuston tuotos kohoaisi mahdollisimman suureksi, sillä puiden latvusten rakenne ja metsikön rakenne ovat selvässä vuorovaikutuksessa metsikön kasvua ja kehitystä ajatellen. Tarkasteluun tulisi sisällyttää myös auringon säteilyn geometriset ominaisuudet (suoran ja epäsuoran säteilyn määräsuhteet, auringon säteilyn tulokulma) ja siten etelä-pohjoissuuntainen maantieteellinen vaihtelu. Tämä on periaatteessa mahdollista nyt esitetyillä laskennallisilla menetelmillä.

LÄHDEVIITTEET

- FLOWER-ELLIS, J., ALBREKTSSON, A. & OLS-SON, L. 1976. Structure and growth of some young Scots pine stands: (1) dimensional and numerical relationships. Swedish Coniferous Project. Techn. Rep. 3:1—98.
- HEIKINHEIMO, O. 1953. Puun rungon luontaisesta karsiutumisesta. Summary: On natural pruning of tree stems. Commun. Inst. For. Fenn. 41(5): 1—39.
- KELLOMÄKI, S. 1980. Growth dynamics of young Scots pine crowns. Seloste: Nuorten mäntyjen latvusten kasvun dynamiikka. Commun. Inst. For. Fenn. 98(4):1—50.
- 1981. Effect of the within-stand light conditions on the share of stem, branch and needle growth on a twenty-year-old Scots pine stand. Seloste: Metsikön valaistusolojen vaikutus rungon, oksien ja neulasten kasvun osuuksiin eräässä kaksikymmenvuotiaassa männikössä. Silva Fenn. 15(2): 130—139.
- & TUIMALA, A. 1981. Puuston tiheyden vaikutus puiden oksikkuuteen taimikko- ja riukuvaiheen männikössä. Summary: Effect of stand density of branchiness of young Scots pines. Folia For. 478:1—27.
- LEVERENZ, J.W. & JARVIS, P.G. 1979. Photosynthesis in Sitka spruce VIII. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. Journal of Applied Ecology 16:919—932.
- OKER-BLOM, P., KELLOMÄKI, S. & SMOLANDER, H. 1982. Light absorption and photosynthetic response of Scots pine shoot. Käsikirjoitus 33 s.
- PERSSON, A. 1977. Kvalitets utveckling inom yngre förbandsförsök med tall. Rapp. Uppsats. Instn. Skogsprod. Skogshögsk. Nr 45:1—152.
- UUSVAARA, O. 1974. Wood quality in plantation grown Scots pine. Lyhennelmä: Puun laadusta viljelymänniköissä. Commun. Inst. For. Fenn. 80(2):1—105.
- VARMOLA, M. 1980. Männyn istutustaimistojen ulkoinen laatu. Summary: The external quality of pine plantations. Folia For. 451:1—21.

LIITE 1. Puun latvuksen rakenne ja läpäisevyys

Olkoon puun latvuksen tilavuus V . Latvuksen oletetaan muodostuvan versoista jotka sijoittuvat latvuksessa satunnaisesti ja toisistaan riippumatta (kuva 1). Mielivaltaisen verson esiintymistodennäköisyys latvuksen osassa ω on ω/V ja todennäköisyys, että ω :ssä esiintyy n kpl versoa, kun versojen kokonaislukumäärä on N , on

$$(1) P \{n \text{ versoa } \omega:\text{ssä} | N\} = \binom{N}{n} \left(\frac{\omega}{V}\right)^n \left(1 - \frac{\omega}{V}\right)^{N-n}$$

Jos N on stokastinen muuttuja, joka noudattaa Poisson (ρV)-jakaumaa, saadaan

$$(2) P \{n \text{ versoa } \omega:\text{ssä}\} = \sum_{N=0}^{\infty} \binom{N}{n} \left(\frac{\omega}{V}\right)^n \left(1 - \frac{\omega}{V}\right)^{N-n}$$

$$e^{-\rho V} \frac{(\rho V)^N}{N!} = e^{-\rho \omega} \frac{(\rho \omega)^n}{n!}$$

missä ρ on versojen keskimääräinen tiheys (kpl/m³) latvuksessa.

Versojen sanotaan tässä tapauksessa jakautuvan Poisson-lain mukaisesti tiheydellä ρ . (Jakauma (2) saadaan myös (1):n raja-arvona kun $N \rightarrow \infty$ ja tiheyttä $\rho = \frac{N}{V}$ pidetään kiinteänä).

Olkoon $r = (x, y, z)$ eräs V :n piste ja I valon intensi-

teetti tietyssä suunnassa s , sekä $t(r)$ V :n ja pisteeseen r suuntautuvan valonsäteen leikkausajan pituus. Todennäköisyys, että suunnasta s tuleva valonsäde saapuu r :ään absorboitumatta, on tällöin

$$(3) p(r) = e^{-e^{ct(r)}}$$

missä c on versojen keskimääräinen projektiopinta-ala kohtisuorasti valon suuntaa vastaan.

Suureet $p(r)$, $t(r)$ ja c riippuvat luonnollisesti suunnasta s , jota ei ole kirjoitettu näkyviin koska s :ää pidetään tässä kiinteänä. $p(r)$ ilmoittaa suunnasta s saapuvan valon suhteellista intensiteettiä, ts. pisteessä r valon keskimääräinen intensiteetti (= intensiteetin odotusarvo) on

$$(4) I(r) = p(r) \cdot I$$

Suunnasta s saapuvan valon keskimääräinen suhteellinen intensiteetti kiekkurassa on tällöin

$$(5) \bar{I}(z) = \frac{1}{K} \iint_K p(r) dx \cdot dy$$

missä z on kiekkuran korkeus ja K on latvuksen (kartion) ja korkeudella z olevan horisontaalitason leikkauksympyrä.

LIITE 2. Valon intensiteettijakauma yksittäisen puun latvuksessa

Oletetaan, että valo saapuu suorana valona auringosta eli määrätystä suunnasta s . Valon intensiteettiä latvuksen pisteessä r merkitään $X(r)$. $X(r)$ on stokastinen muuttuja, jonka odotusarvo on (ks. liite 1)

$$(6) E X(r) = I(r) = p(r) \cdot I,$$

missä I on auringonvalon alkuperäinen intensiteetti.

Pisteessä r sijaitsevan verson fotosynteesinopeus on $X(r)$:n funktio $P(X(r))$. P :n oletetaan olevan epälineaarinen, ylöspäin kupera funktio. Tällaiselle funktiolle pätee

$$(7) E P(X(r)) \leq P(E X(r)) = P(I(r))$$

ja

$$(8) E P(X(r)) \geq E \left(\frac{X(r)}{I} P(I) \right) = p(r) \cdot P(I)$$

Fotosynteesin odotusarvolle $EP(X(r))$ saadaan tällöin ala- ja yläraja

$$(9) p(r) \cdot P(I) \leq EP(X(r)) \leq P(I(r))$$

Epäyhtälön oikea puoli ilmoittaa, että fotosynteesinopeus pisteessä r on odotusarvoltaan korkeintaan yhtä suuri kuin se nopeus joka saavutetaan keskimääräisellä intensiteetin arvolla. Lisäksi yhtäsuuruus pätee vain, kun P on lineaarinen tai kun $X(r)$ on vakio.

Epäyhtälön vasemmalla puolella yhtäsuuruus on voimassa, jos auringonsäteet oletetaan yhdensuuntaisiksi ja jos neulasen absorptiokerroin on I . Tällöin nimittäin $X(r)$:llä on jakauma

$$(10) P \{X(r) = I\} = p(r) \\ P \{X(r) = 0\} = 1 - p(r)$$

josta seuraa $E P(X(r)) = p(r) \cdot P(I)$.

Todellisuudessa $X(r)$:n jakauma ei ole (10):n kaltainen, joten oletus auringonsäteiden yhdensuuntaisuudesta johtaa fotosynteesinopeuden aliarviointiin.

Johdamme valon intensiteettijakaumaa annetussa pisteessä olettamalla, että versot ovat muodoltaan sylinteriä, joilla on tietty läpäisevyyskerroin k .

Auringonvalon suhteellinen intensiteetti pisteessä r voidaan katsoa olevan sama kuin se osa auringon kiekosta joka ei ole peitetty kun pisteestä r katsotaan auringon suuntaan s . Koska verso-sylinterin "projektiio" auringon kiekolle yleensä on suuri verrattuna tähän kiekkoon kun taas neulasen projektiio on pieni, yhden auringon edessä olevan verson peittävyysosamäärää voidaan approksimoida $(1 - k)$:lla.

Valon intensiteetti pisteessä r on täten $I \cdot k^n$, missä n on auringon edessä olevien sylinterien lukumäärä. Todennäköisyys, että auringon edessä sijaitsee n sylinteriä, on (vrt. kaava (2))

$$(11) p_n(r) = e^{-eat(r)} \cdot \frac{(eat(r))^n}{n!}$$

missä a on sylinterin keskimääräinen projektiopinta-ala kohtisuorasti aurinkoa vastaan. Verson projektiopinta-alan c ja verso-sylinterin projektiopinta-alan a välillä vallitsee yhteys

$$(12) c = a(1 - k)$$

Läpäisevyyskerroin k on tässä oletettu olevan versoille sama. Teoriaa voidaan kuitenkin helposti yleistää tapaukseen jossa k on stokastinen muuttuja joka riippuu versonjen struktuuri- ja suuntajakaumasta.

Valon intensiteetille $X(r)$ pisteessä r saadaan tällöin jakauma

$$(13) P \{X(r) = I \cdot k^n\} = p_n(r), n = 0, 1, \dots$$

jota on käytetty yksittäisen puun sisäisen valoilmaston generoimisessa.

Pisteessä r sijaitsevan verson fotosynteesinopeudelle saadaan nyt arvio

$$(14) E P(X(r)) = \sum_{n=1}^{\infty} P(I \cdot k^n) p_n(r)$$

ja kiehkuran suhteellinen fotosynteesinopeus lasketaan kaavalla

$$(15) \bar{P}(z) = \frac{1}{K} \iint_K EP(X(r))/P_{\max} dx \cdot dy$$

missä z on kiehkuran korkeus, K latvuskartion ja korkeudella z olevan horisontaalitason leikkausympyrä ja P_{\max} on fotosynteesinopeuden teoreettinen maksimi.

LIITE 3. Puiden välinen varjostus

Metsikön satunnainen tilajärjestys merkitsee sitä, että jokaisen puun tilajakauma on tasainen metsikön koko alueella (puu sijoittuu samalla todennäköisyydellä kaikkiiin pisteisiin) ja puut jakautuvat toisistaan riippumatta. Todennäköisyys, että metsikön eräällä alalla R sijaitsee n puuta, on tällöin

$$(16) \binom{N}{n} \left(\frac{R}{A}\right)^n \left(1 - \frac{R}{A}\right)^{N-n}$$

missä A on metsikön koko ala ja N on puiden kokonaislukumäärä.

Metsikön tiheys on $\lambda = \frac{N}{A}$. Kun λ :aa pidetään vakiona ja $N \rightarrow \infty$, niin (16):sta saadaan raja-arvona Poisson-jakauma

$$(17) \lim_{N \rightarrow \infty} \binom{N}{n} \left(\frac{R}{A}\right)^n \left(1 - \frac{R}{A}\right)^{N-n} = e^{-\lambda R} \frac{(\lambda R)^n}{n!}$$

Tätä jakaumaa käytetään kuvaamaan satunnaista tilajärjestystä, kun N on suuri (kuten tässä oletetaan). Poisson-jakaumaan päädytään myös olettamalla N :ää stokastiseksi muuttujaksi joka on Poisson (λA)-jakautunut (vrt. liite 1).

Olkoon $r = (x, y, z)$ mielivaltainen piste ja $T(z)$ puun keskimääräinen projektiopinta-ala korkeudella z olevalle horisontaalitasolle. Myös puiden projektiot sijoittuvat satunnaisesti joten todennäköisyys, että r ei ole minkään puun varjostama, on

$$(18) P \{r \text{ ei varjostettu}\} = \left(1 - \frac{T(z)}{A}\right)^N$$

Puun projektiopinta-ala lasketaan integraalina

$$(19) \iint_{V_z} 1 - e^{-e^{ct(r)}} dx \cdot dy$$

missä V_z on latvuskartion projektiio korkeudella z olevalle horisontaalitasolle ja $t(r)$, $r \in V_z$, on määritelty kuten aikaisemmin (liite 1). Lauseke $1 - e^{-e^{ct(r)}}$ on todennäköisyys, että r on ao. puun varjostama.

Jos r on erään puun sisäpiste, voidaan eritellä sisäinen varjostus ja ympäröivien puiden aiheuttama varjostus seuraavasti. Todennäköisyys, että r :ää ei varjosta sama puu, on (ks. liite 1)

$$(20) p(r) = e^{-e^{ct(r)}}$$

ja todennäköisyys, että r :ää ei varjosta ympäröivät puut (joita on $N-1$ kpl), on

$$(21) \left(1 - \frac{T(z)}{A}\right)^{N-1}$$

joka suurilla N :n arvoilla lähestyy arvoa

$$(22) e^{-\lambda T(z)}$$

Valon suhteellista intensiteettiä erään puun sisäpisteestä r voidaan täten arvioida lausekkeella

$$(23) e^{-e^{ct(r)}} \cdot e^{-\lambda T(z)}$$

missä edellinen tekijä kuvaa puun sisäistä varjostusta ja jälkimmäinen kuvaa ympäröivien puiden aiheuttamaa varjostusta (puiden välistä varjostusta).

Keskimääräinen suhteellinen intensiteetti puun kiekurassa on tällöin

$$(24) \frac{1}{K} \iint_K e^{-e^{ct(r)}} \cdot e^{-\lambda T(z)} dx \cdot dy$$

missä z on kiekuran korkeus ja K korkeudella z olevan horisontaalitasosan ja latvuskartion leikkausympyrä.

LIITE 4. Suoran valon intensiteettijakauma metsikön puussa.

Johdetaan suoran valon intensiteettijakauma erään puun T_0 sisäpisteessä r , kun T_0 :n ympäröivät puut T_1, \dots, T_N , jotka sijaitsevat satunnaisesti metsikön alalla A .

Kuten yksittäisen puun tapauksessa (liite 2) intensiteettijakaumaa approksimoidaan diskreetillä jakaumalla, joka antaa valon intensiteetilla $X(r)$ arvon $I \cdot k^n$, jos $r:n$ ja auringon välissä sijaitsee n verso-sylinteriä. I on valon alkuperäinen intensiteetti ja k on verso-sylinterin läpäisevyyskerroin.

$X(r)$:n jakauma on nyt muotoa

$$(25) P \{X(r) = I k^n\} = \sum_{i=0}^n p_i(r) p'_{n-i}(r),$$

missä $p_i(r)$ on todennäköisyys, että puussa T_0 sijaitsee i verso-sylinteriä $r:n$ ja auringon välissä ja $p'_{n-i}(r)$ on todennäköisyys, että puussa T_1, \dots, T_N sijaitsee $n-i$ verso-sylinteriä $r:n$ ja auringon välissä.

Merkitään P_{n_i} :llä todennäköisyyttä, että mielivaltaisessa puussa T_i sijaitsee n_i verso-sylinteriä pisteen r ja auringon välissä. Koska puun sijainti on satunnainen, on

$$P_0 = 1 - \frac{Q_0}{A}, \text{ missä } Q_0 = \iint_{V_z} 1 - e^{-e^{at}(r)} dx dy$$

$$(26) P_{n_i} = \frac{Q_{n_i}}{A}, \text{ missä } Q_{n_i} = \iint_{V_z} e^{-e^{at}(r)} \frac{(e^{at}(r))^{n_i}}{n_i!} dx dy$$

ja V_z on puun latvuksen projektiio pisteen $r = (x, y, z)$ sisältävälle horisontaalitasolle. Todennäköisyys $p'_n(r)$ on

$$(27) p'_n(r) = \sum \prod_{i=1}^N P_{n_i}$$

missä summataan yli kaikkien permutaatioiden (n_1, \dots, n_N) joille $\sum n_i = n$

Olkoon permutaatiossa (n_1, \dots, n_N) nolasta eroavien lukujen lukumäärä k ja olkoon näistä erisuuria m kappaletta jotka merkitään n'_1, \dots, n'_m . Tämän permutaation todennäköisyys on tällöin

$$(28) P_0^{N-k} \prod_{i=1}^m (P_{n'_i})^{j_i}$$

missä j_i on lukujen n'_i lukumäärä permutaatiossa.

Tällaisten permutaatioiden lukumäärä on $N_k / (\prod_{i=1}^m j_i!)$, missä $N_k = N(N-1)\dots(N-k+1)$, ja niiden yhteenlaskettu todennäköisyys on

$$(29) N_k / (\prod_{i=1}^m j_i!) P_0^{N-k} \prod_{i=1}^m (P_{n'_i})^{j_i} =$$

$$N_k / (\prod_{i=1}^m j_i!) (1 - \frac{Q_0}{A})^{N-k} \cdot \frac{1}{A^k} \prod_{i=1}^m (Q_{n'_i})^{j_i}$$

jonka raja-arvo kun $N \rightarrow \infty$, on

$$(30) e^{-\lambda Q_0} \prod_{i=1}^m \frac{(\lambda Q_{n'_i})^{j_i}}{j_i!}$$

Merkitään todennäköisyyttä (30) $P \{(n'_1, j_1), \dots, (n'_m, j_m)\}$ missä n'_i :n lukumäärä on j_i ja $\sum n'_i j_i = n$

Haluttu todennäköisyys $p'_n(r)$ saadaan nyt summana

$$(31) \sum_{k=1}^n \sum_{m=1}^k \sum_{B_m} P \{(n'_1, j_1), \dots, (n'_m, j_m)\}, \quad n \geq 1$$

missä $B_m = \{(n'_1, j_1), \dots, (n'_m, j_m)\} | \sum_{i=1}^m n'_i j_i = n$

Arvolla $n = 0$ saadaan (28):sta

$$(32) p'_0(r) = e^{-\lambda Q_0}$$

Valon intensiteettijakauma saadaan täten kaavasta (25), jossa todennäköisyys $p_i(r)$ on annettu liitteessä 2.

Fotosynteesiä arvioitaessa riittää muutaman arvon $p'_n(r)$ laskeminen koska intensiteetti $I \cdot k^n$ on suurilla n :n arvoilla mitätön.

Arvoilla $n = 1$ on $P \{(1,1)\}$ ainoa mahdollisuus, joten

$$p'_1(r) = e^{-\lambda Q_0} \lambda Q_1$$

Arvolla $n = 2$ summa (31) sisältää todennäköisyydet $P \{(2,1)\}$ ja $P \{(1,2)\}$, joten

$$p'_2(r) = e^{-\lambda Q_0} (\lambda Q_2 + \frac{1}{2} (\lambda Q_1)^2)$$

Arvolla $n = 3$ summa (31) sisältää todennäköisyydet $P \{(3,1)\}$, $P \{(2,1), (1,1)\}$ ja $P \{(1,3)\}$, joten

$$p'_3(r) = e^{-\lambda Q_0} (\lambda Q_3 + \lambda Q_2 \lambda Q_1 + \frac{1}{6} (\lambda Q_1)^3)$$

Arvolla $n = 4$ summa (31) sisältää todennäköisyydet $P \{(4,1)\}$, $P \{(3,1), (1,1)\}$, $P \{(2,2)\}$, $P \{(2,1), (1,2)\}$ ja $P \{(1,4)\}$, joten

$$p'_4(r) = e^{-\lambda Q_0} (\lambda Q_4 + \lambda Q_3 \lambda Q_1 + \frac{1}{2} (\lambda Q_2)^2 + \frac{1}{2} \lambda Q_2 (\lambda Q_1)^2 + \frac{1}{24} (\lambda Q_1)^4)$$

ODC 228.11 + 181.63 + 181.21
ISBN 951-40-0561-9
ISSN 0015-5543

OKER-BLOM, P. & KELLOMÄKI, S. 1982. Metsikön tiheyden vaikutus puun latvuksen sisäiseen valaistamiseen ja oksien kuolemiseen. Teoreettinen tutkimus. Abstract: Effect of stand density on the within-crown light regime and dying-off of branches. Theoretical study. *Folia For.* 509:1—14.

In young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands illumination of the upper crown is only negligibly affected by the stand density opposite the lower crown where the effect is substantial. The within-crown shading limited the illumination of the crown more than the between-tree shading. Consequently, the bottom of the living crown of smaller trees is lower than that of taller trees. The dying-off of branches was associated with the effect of the stand density on the within-stand light regime.

Authors' addresses: Oker-Blom: University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. Kellomäki: University of Joensuu, PL 111, SF-80101 Joensuu 10, Finland.

ODC 228.11 + 181.63 + 181.21
ISBN 951-40-0561-9
ISSN 0015-5543

OKER-BLOM, P. & KELLOMÄKI, S. 1982. Metsikön tiheyden vaikutus puun latvuksen sisäiseen valaistamiseen ja oksien kuolemiseen. Teoreettinen tutkimus. Abstract: Effect of stand density on the within-crown light regime and dying-off of branches. Theoretical study. *Folia For.* 509:1—14.

In young Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands illumination of the upper crown is only negligibly affected by the stand density opposite the lower crown where the effect is substantial. The within-crown shading limited the illumination of the crown more than the between-tree shading. Consequently, the bottom of the living crown of smaller trees is lower than that of taller trees. The dying-off of branches was associated with the effect of the stand density on the within-stand light regime.

Authors' addresses: Oker-Blom: University of Helsinki, Department of Silviculture, Unioninkatu 40 B, SF-00170 Helsinki 17, Finland. Kellomäki: University of Joensuu, PL 111, SF-80101 Joensuu 10, Finland.

Tilaa kortin kääntöpuolelle merkitsemäni julkaisut (julkaisun numero mainittava).

Please send me the following publications (put number of the publication on the back of the card).

Nimi
Name _____

Osoite
Address _____

Metsäntutkimuslaitos
Kirjasto/Library
Unioninkatu 40 A
SF-00170 Helsinki 17
FINLAND



Folia Forestalia _____

Communicationes Instituti Forestalis Fenniae _____

Huomautuksia

Remarks _____

METSÄNTUTKIMUSLAITOS

THE FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE

Tutkimusosastot — *Research Departments*

Maantutkimusosasto
Department of Soil Science

Suontutkimusosasto
Department of Peatland Forestry

Metsänhoidon tutkimusosasto
Department of Silviculture

Metsänjalostuksen tutkimusosasto
Department of Forest Genetics

Metsänsuojelun tutkimusosasto
Department of Forest Protection

Metsäteknologian tutkimusosasto
Department of Forest Technology

Metsänarvioimisen tutkimusosasto
Department of Forest Inventory and Yield

Metsäekonomian tutkimusosasto
Department of Forest Economics

Matemaattinen osasto
Department of Mathematics

Metsäntutkimusasemat — *Research Stations*

Parkanon tutkimusasema
Parkano Research Station
Os. — *Address:* 39700 Parkano, Finland
Puh. — *Phone:* (933) 2912

Muhoksen tutkimusasema
Muhos Research Station
Os. — *Address:* 91500 Muhos, 1 kp, Finland
Puh. — *Phone:* (981) 431 404

Suonenjoen tutkimusasema
Suonenjoki Research Station
Os. — *Address:* 77600 Suonenjoki, Finland
Puh. — *Phone:* (979) 11 741

Punkaharjun jalostuskoeasema
Punkaharju Tree Breeding Station
Os. — *Address:* 58450 Punkaharju, Finland
Puh. — *Phone:* (957) 314 142

Ojajoen koeasema
Ojajoki Experimental Station
Os. — *Address:* 12700 Loppi, Finland
Puh. — *Phone:* (914) 40 356

Kolarin tutkimusasema
Kolari Research Station
Os. — *Address:* 95900 Kolari, Finland
Puh. — *Phone:* (995) 61 401

Rovaniemen tutkimusasema
Rovaniemi Research Station
Os. — *Address:* Eteläranta 55
96300 Rovaniemi 30, Finland
Puh. — *Phone:* (991) 15 721

Joensuun tutkimusasema
Joensuu Research Station
Os. — *Address:* PL 68
80101 Joensuu 10, Finland
Puh. — *Phone:* (973) 28 311

Ruotsinkylän jalostuskoeasema
Ruotsinkylä Tree Breeding Station
Os. — *Address:* 01590 Maisala, Finland
Puh. — *Phone:* (90) 824 420

Kannuksen energiametsätoimipiste
Kannus Energy Forestry Station
Os. — *Address:* 69100 Kannus, Finland
Puh. — *Phone:* (968) 71 161

1981

- No 486 Oikarinen, Matti & Pyykkönen, Juhani: Harvennuksen ja lannoituksen vaikutus turvekankaan hieskoivikon kehitykseen Pohjanmaalla.
The effect of thinning and fertilization on the growth of pubescent birch (*Betula pubescens*) on drained Myrtilus spruce swamp in Ostrobothnia.
- No 487 Löyttyniemi, Kari: Typpilannoituksen ja neulasten ravinnepitoisuuden vaikutus hirven mäntyraivon valintaan.
Nitrogen fertilization and nutrient contents in Scots pine in relation to the browsing preference by moose (*Alces alces*).
- No 488 Juslin, Heikki, Leinonen, Matti & Lonkila, Markku: Omat myyntikonttorit mekaanisen metsäteollisuuden vientimarkkinointikanavien kehitysvaihtoehtona.
Sales offices as an alternative of developing the export marketing channels of Finnish mechanical wood industry.
- No 489 Kellomäki, Seppo: Mäntysahatukkiin laadun ja sydänpuuosuuden yhteys tukin ulkoihin tunnuksiin.
Quality of pine logs and proportion of heartwood as related to properties of the logs.
- No 490 Hyppönen, Mikko: Kantohintojen alueittaiset muutokset Pohjois-Suomessa.
Stumpage price changes in northern Finland by districts.
- No 491 Salo, Esko & Vuorivirta, Juha: Yksityismetsien raakapuun hakkuu-, luovutusmittaus- ja toimitustavat vuosina 1974—76.
Cutting, delivery and measurement methods of roundwood in private forests in Finland in 1974—76.
- No 492 Teivainen, Terttu, Kananen, Aino & Kuhlman, Eeva: Vesimyrän aiheuttamat tuhot männyn siemenviljelmillä Keski-Suomessa vuonna 1979/80.
Water vole (*Arvicola terrestris*) damage in Scots pine seed orchards in Central Finland during 1979/80.
- No 493 Ferm, Ari & Sepponen, Pentti: Aurasjäljen muuttuminen ja kasvillisuuden kehittyminen metsänuudistusaloilla Lapissa 10 vuoden aikana.
Development of ploughed tracks and vegetation on reforestation areas in Finnish Lapland during a period of 10 years.
- No 494 Vanhanen, Heidi & Pajunen, Leevi: Metsurin työvälinekustannukset 1980.
Forest workers' equipment costs in Finland in 1980.
- No 495 Huttunen, Terho: Suomen puunkäyttö, poistuma ja metsätase 1979—81.
Wood consumption, total drain and forest balance in Finland, 1979—81.
- No 496 Heikka, Timo & Piirainen, Kimmo: Pienhakkureiden voimankäyttö.
Power consumption of small chippers.
- No 497 Heikkilä, Risto: Männyn istutustaimikkojen tuhot Pohjois-Suomessa.
Damage in Scots pine plantations in northern Finland.
- No 498 Rantamäki, Jari: Hakuutäteiden haketus kevyellä kalustolla.
Chipping logging residues with light-weight equipment.
- No 499 Järveläinen, Veli-Pekka: Hakuukäyttäytyminen yksityismetsälöillä.
Cutting behaviour in Finnish private woodlots.

1982

- No 500 Puu energiaraaka-aineena. Kokoussitelmät.
Wood as a raw material for energy production. Symposium papers.
- No 501 Kärkkäinen, Matti: Pölkyittäinen kuitupuun mittaaminen.
Measurement of pulpwood by the bolt.
- No 502 Etholén, Kullervo & Huuri, Leena: Visakoivua käsittelevä kirjallisuus.
Bibliography on curly birch, *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin).
- No 503 Löyttyniemi, Kari: Männyntaimikkojen hirvivahingot 1950-luvun alussa.
Moose (*Alces alces*) damage in young pine stands in Finland at the beginning of the 1950's.
- No 504 Valsta, Lauri: Istutuskuusikon kasvatustiheyksien liiketaloudellinen vertailu.
Profitability comparison of growing densities in spruce plantations.
- No 505 Petäistö, Raija-Liisa: Juurten leikkaamisen jälkeinen sienitauririski havupuun taimilla taimitarhalla.
Risk of fungal infection on coniferous seedlings after root pruning in forest nurseries.
- No 506 Eeronheimo, Olli: Tapio-kuormainharvesteri maataloustraktorissa.
Farm tractor mounted Tapio tree harvesting head.
- No 507 Puro, Tiina: Lannoitusajankohdan merkitys eri puulajien kasvureaktiossa.
Effect of fertilization time on growth reaction of different tree species.
- No 508 Jokinen, Pekka & Kellomäki, Seppo: Havaintoja metsikön kasvutiheyden vaikutuksesta runkojen oksaisuuteen varttuneissa männyn taimikoissa.
Observations on the effect of spacing on branchiness of Scots pine stems at pole stage.
- No 509 Oker-Blom, Pauline & Kellomäki, Seppo: Metsikön tiheyden vaikutus puun latvuksen sisäiseen valoilmastoon ja oksien kuolemiseen. Teoreettinen tutkimus.
Effect of stand density on the within-crown light regime and dying-off of branches. Theoretical study.

Metsäntutkimuslaitoksen julkaisusarjoja, Communicationes Instituti Forestalis Fenniae ja Folia Forestalia, koskevat yksittäiskappaletilaukukset ja vaihtotarjoukset osoitetaan laitoksen kirjastolle. Tiedonantomonisteita koskevat pyynnöt osoitetaan a.o. tutkimusosastolle tai -asemalle.

Subscriptions concerning single copies of the publications, as well as exchange offers, can be addressed to the Library of the Institute.

Myynti: Valtion painatuskeskus, Annankatu 44, 00100 Helsinki 10, puh. (90) 17 341

ISBN 951-40-0561-9
ISSN 0015-5543