METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN JULKAISUJA

COMMUNICATIONES
INSTITUTI FORESTALIS FENNIAE

MEDDELANDEN FRÅN SKOGSFORSKNINGSANSTALTEN I FINLAND
MITTEILUNGEN DER FORSTLICHEN FORSCHUNGSANSTALTEN IN FINNLAND
PUBLICATIONS OF THE FOREST RESEARCH INSTITUTE IN FINLAND
PUBLICATIONS DE L'INSTITUT DE RECHERCHES FORESTIÉRES DE LA FINLANDE

53

HELSINKI 1962

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN JULKAISUJA

COMMUNICATIONES
INSTITUTI FORESTALIS FENNIAE

MEDDELANDEN FRÅN SKOGSFORSKNINGSANSTALTEN I FINLAND
MITTEILUNGEN DER FORSTLICHEN FORSCHUNGSANSTALTEN IN FINNLAND
PUBLICATIONS OF THE FOREST RESEARCH INSTITUTE IN FINLAND
PUBLICATIONS DE L'INSTITUT DE RECHERCHES FORESTIÉRES DE LA FINLANDE

53

HELSINKI 1962

COMMUNICATIONES

INSTITUTI FORESTALIS FENNIAE

53

53.1 Tiihonen, Paavo, 1961. Tutkimuksia männyn kapenemistaulukoiden laatimiseksi. *Deutsches Referat:* Untersuchungen über die Aufstellung der Ausbauchungstafeln für Kiefer ..... 1—120

53.2 Nyyssönen, Aarne ja Vuokila, Yrjö, 1960. Metsikkökoealan vaipan leveys. *Summary in English:* Width of isolation strip around sample plots ..... 1—18

53.3 Ilvessalo, Yrjö, 1961. Yksityismetsien puolivuosisatainen kehitys Sahalahden—Kuhmalahden koearviointipitäjissä. Semicentennial development of private forests in the experimental survey counties of Sahalahti—Kuhmalahti ..... 1—52

53.4 Sarvas, Risto, 1962. Investigations on the flowering and seed crop of Pinus Silvestris. *Suomenkielinen selostus:* Tutkimuksia männyn kukkimisesta ja siemensadosta ..... 1—198

TUTKIMUKSIA MÄNNYN KAPENEMISTAULUKOIDEN LAATIMISEKSI

PAAVO TIIHONEN

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE AUFSTELLUNG DER AUSBAUCHUNGSTAFELN FÜR KIEFER

DEUTSCHES REFERAT

HELSINKI 1961

Helsinki 1961. Valtioneuvoston kirjapaino

Alkusanat

Männyn, kuusen ja koivun runkomuotoa kuvaavien kapenemistaulukoiden valmistaminen on jo kauan ollut Metsäntutkimuslaitoksen työohjelmassa. Tämä kuorellisen männyn kapenemistaulukoiden laadinnan käsittävä tutkimus on ensimmäinen osa suoritetun työn tuloksista.

Tutkimustyö pantiin alulle syystalvella 1953, jolloin sain esimieheltäni, Suomen Akatemian jäseneltä, professori Yrjö Ilvessalolta käyttööni tehtävää varten kerätyn, männyn osalta vain vähäistä täydennystä kaipaavan tutkimusaineiston. Tämän merkittävän tuen lisäksi professori Ilvessalo on usean vuoden aikana monin eri tavoin ja aina yhtä auliisti kannustanut ja ohjannut tutkimustyötäni. Esitän hänelle kunnioittavat kiitokseni.

Professori Aarne Nyyssöseltä olen myös saanut merkittäviä ohjeita ja neuvoja. Esitän niistä tässä parhaimmat kiitokseni. Osoitan kiitokseni edelleen professori Paavo Arolle ja ylijohtaja M. Lappi-Seppälälle, jotka samoin ovat ystävällisesti lukeneet tutkimuksen käsikirjoituksen ja antaneet arvokkaita ohjeita.

Tutkimustyöhön on sen eri vaiheissa osallistunut hyvin useita Metsäntutkimuslaitoksen metsänarvioimisosaston palveluksessa sekä varhemmin olleita että osastossa edelleen toimivia henkilöitä. Toivon, että voin esittää tämän tutkimuksen välityksellä lämpimät kiitokseni mahdollisimman monelle heistä.

Fil. maisteri Osmo Nikanteelta olen saanut arvokasta apua tutkimuksen kieliasun tarkistamisessa. Fil. tohtori Nic. von Mend ja fil. maisteri Yrjö Sihvo ovat suorittaneet tutkimukseen liittyvän selosteen kääntämisen saksankielelle. Kaikille heille olen hyvin kiitollinen. Vielä osoitan kiitokseni Metsäntutkimuslaitokselle, joka on ottanut tutkimukseni julkaisusarjaansa.

Helsingissä marraskuussa 1960

Paavo Tiihonen

Sisällysluettelo

Sivu

Johdanto 7

Tutkimuksessa käytettyjen tunnusten merkinnät 11

Tutkimusaineisto 12

Kapenemissarjojen laadinnan perusteista 19
- Yleiset perusteet 19
- Puun tunnukset perusteina 20
- Tasoitusmenetelmät perusteina 23

Kapenemissarjojen laadinta erilaisten tunnusten perusteella 26
- Tunnusten valinta 26
- Pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta tunnuksina 27
- Pituus ja kapeneminen tunnuksina 33
- Pituus ja rinnankorkeusläpimitta tunnuksina 34
- Pituus, rinnankorkeusläpimitta ja tuoreen latvuksen alarajan korkeus tunnuksina 37
- Pituus tunnuksena 40

Eri perustein laadittujen kapenemissarjojen vertailu 42
- Vertailtavat kapenemissarjat 42
- Vertailu eräiden tilastollisten tunnuslukujen perusteella 42
- Vertailu tarkistuslaskelmiin nojautuen 44
- Kapenemisen määrittämisestä 51
- Jatkotutkimusten suorittamisen mahdollisuuksista 53
- Perusteiden valinta tämän tutkimuksen tarpeeseen 55

Laaditut kapenemistaulukot ja niiden käyttö 57
- Kapenemistaulukot 57
  - Kapenemissarjojen luokitus 57
  - Kapenemissarjojen esittämistapa 59
- Kapenemistaulukoiden käyttö 60

Kapenemistaulukoiden luotettavuus 67
- Mahdolliset mittausvirheet aineiston keruussa 67
- Aineistoon ja sen ryhmittelyyn liittyvät virhemahdollisuudet 68
- Aineiston käsittelyvaiheeseen liittyvien virhemahdollisuuksien välttäminen 73
- Hajonta- ja keskivirheluvut 74
- Tasoituksen tarkistamiseksi suoritetut lisälaskelmat 81
- Kapenemistaulukoiden luotettavuuden vertailua 87

Kirjallisuusluettelo 89

Deutsches Referat 93

Männyn kapenemistaulukot 109

Johdanto

Metsän puuston mittausta koskevassa tutkimustyössä on pyritty mittausvälineiden ja mittausmenetelmien kehittämisen ja niiden tarkkuuden tarkastelun rinnalla valmistamaan apuneuvoja, jotka helpottavat puiden ja puuston mittausta sekä tutkimusten suorittamisessa että erityisesti käytännön tehtävissä. Tällaisten apuneuvojen joukossa on ollut hyvin merkityksekäs sija kuutioimistaulukoilla, jotka ilmaisevat puun rungon keskimääräisen tilavuuden eli kuutiomäärän joidenkin puusta mitattavien tunnusten perusteella, sekä niihin läheisesti liittyvillä taulukoilla, jotka helpottavat tätä kokonaiskuutiomäärää pitemmälle menevää puun rungon kuvaamista, mittausta ja arvioimista.

Kuutioimistaulukoiden tarve ilmeni varhain ja niitä on laadittu monessa maassa erilaisiin puun tunnuksiin perustuvia ja rakenteeltaan erilaisia (vrt. esim. Ilvessalo 1947, s. 5—7). Suomessa voitaneen pitää ensimmäisinä kuutioimistaulukkoina Cajanuksen (vrt. Ilvessalo 1923, s. 6, 56 ja 126—127) Sahalahden ja Kuhmalahden pitäjien metsät käsittäneen arvioinnin tulosten laskentaa varten valmistamia taulukoita. Ne, samoin kuin Osaran (Hildén 1926) Pohjois-Karjalan koivulle valmistamat taulukot, olivat suppeaan alueeseen kohdistuneina ns. paikallisia kuutioimistaulukoita ja Aron (1935) valmistamat rungon käyttöpuun suhteellista tilavuutta osoittavat taulukot taas varsinaisista kuutioimistaulukoista poikkeavia erikoistaulukoita.

Varsinaiset yleiset pystypuiden kuutioimistaulukot valmistuivat Suomessa Ilvessalon laatimina v. 1947. Niistä saatiin olennainen helpotus puun ja erityisesti puuston mittaus- ja arvioimistehtäviin. Taulukoiden laadinnan pohjana ollut laaja, tarkkoihin ja yksityiskohtaisiin mittauksiin perustuva aineisto tarjosi pohjaa myös sellaisten pitemmälle menevien puun rungon kuvaamista, mittausta ja arvioimista helpottavien taulukoiden laadinnalle, joista aiemmin mainittiin. Siinä tarvittavalle puun runkomuodon kuvaamiselle voitiin ajatella yhtenä perusteena näissä taulukoissa muodon osoittajana käytettyä kapenemislukua, joka ilmaistaan 8 m:n pituusluokasta lähtien puun rinnankorkeudelta ja 6 m:n korkeudelta mitattujen läpimittojen erona. Ilvessalo (1947, s. 26) totesi kapenemisluvun hyvin huomattavassa määrässä ilmaisevan rungon muotoa. Lönn-

roth (1917, 1919) oli jo varhemmin samantapaisella perusteella päätynyt täysin käyttökelpoiseen ratkaisuun runkomuodon kuvaamismenetelmän valitsemiseksi.

Ilvessalolla oli tarkoituksena pystypuiden kuutioimistaulukoiden valmistuttua laatia niihin liittyvästi lisätaulukot edellisessä mainittua pitemmälle tähtäävää tarkoitusta varten. Hän pani työn alulle lähinnä tehtävään soveltuvan runkomuodon kuvaamismenetelmän tarkasteluna siinä mielessä, että työn tuloksena voisivat olla kuutioimistaulukkoihin sopivasti liittyvät yleiset kapenemistaulukot. Työ jäi kuitenkin kesken muiden laajamittaisten tutkimusten ja tehtävien takia.

Tällaisten taulukoiden tarve kävi niitä edellyttävien tehtävien lisääntyessä yhä ilmeisemmäksi, ja katsottiin, että sellaisten laatiminen oli asetettava Metsäntutkimuslaitoksen arvioimisosaston keskeisten tutkimusten joukkoon. Työ uskottiin tämän kirjoittajalle siten suoritettavana, että kapenemistaulukoiden laadinta perustetaan Ilvessalon kuutioimistaulukoiden aineistoon, sitä tarvittaessa täydentäen, mikä aineiston suuren koepuumäärän johdosta merkitsi huomattavaa käytännöllistä etua.

Tehtävän lähtökohdaksi asetetussa puun runkomuodon kuvaamisen tarpeen ja tarkoituksen yksityiskohtaisessa tarkastelussa ilmeni, että kokonaiskuutiomäärää pitemmälle menevissä tutkimuksissa kapenemistaulukoiden lisäksi oli asetettava tavoitteeksi ns. puutavaralajitaulukot, jotka osoittavat erikokoisista ja erimuotoisista puun rungoista saatavien yleisimmin tehtävien puutavaralajien määriä. Tämän tehtävän suorittaminen on kuitenkin mahdollinen vasta kapenemistaulukoiden laadinnan jälkeen. Kapenemistaulukoita tarvitaan varsinaisen käyttötarkoituksensa ohella edelleen monissa muissa tutkimuksen ja käytännön alan tehtävissä. Niistä mainittakoon tässä esimerkkinä etenkin erilaisten mittaustapojen vertailu ja mahdollisesti myös arvioinneissa ja leimauksissa sovellettavien mittausmenetelmien standardisointi sekä toistaiseksi vielä verraten vähäistä huomiota osakseen saanut puiden ja puuston arvokasvun tutkiminen.

Kapenemis- ja puutavaralajitaulukoiden laadintaan liittyy sekä yhteisiä että toisistaan eroavia ongelmia, erikoistutkimuksia, luotettavuuslaskelmia jne. Varsinkin puutavaralajitaulukoiden edellyttämät erikoistutkimukset saattavat olla monitahoisia, koska taulukoiden laadinnassa olisi pyrittävä mahdollisimman monia tarkoitusperiä tyydyttävään ratkaisuun. Tästäkin johtuen puutavaralajitaulukoiden laatiminen olisi tapahtuva erillisenä kapenemistaulukoiden valmistuttua ja antaessa tehtävään tarvittavan pohjan.

Edellisessä suppeasti hahmoteltua taustaa vasten tarkastellen katsottiin aiheelliseksi, että tässä tutkimuksessa rajoitutaan kapenemistaulukoiden laadintaan. Jotta samalla voitaisiin mahdollisuuksien mukaan helpottaa puutavaralajitaulukoiden laatimista, täsmennettiin tutkimustehtävän tavoite seuraavaksi. Tutkimuksen tarkoituksena on sellaisten kapenemis-

taulukoiden laadinta, että niihin perustuen voidaan myöhemmin valmistaa myös tarvittavat puutavaralajitaulukot. Sen johdosta, että eri puulajien ja samankin puulajin kuorellisen ja kuorettoman rungon välillä voi olla erilaisuutta nyt kysymyksessä olevassa suhteessa ja kaikkien yhteinen tarkastelu siten voisi merkitä esityksen suurta laajentumista, tutkimus rajoitetaan ensiksi mäntyyn ja edelleen kuorelliseen mäntyyn. Toista tehtävää, rungoista saatavien puutavaralajien määrittämistä tarkastellaan vain muutamassa yhteydessä ja lähinnä siitä syystä, että siten saatetaan selventää tehtyjä ratkaisuja.

Kapenemistaulukot pyritään laatimaan siten, että niitä voitaisiin käyttää mahdollisimman laajamittaisesti Ilvessalon pystypuiden kuutioimistaulukoiden täydennyksenä. Tässä mielessä olisi ilmeisesti sopiva ratkaisu, jos taulukot olisi mahdollista laatia kuutioimistaulukoiden tunnuksia, puun koko pituutta, kapenemislukua ja rinnankorkeusläpimittaa perusteina käyttäen. Ennen kuin kuitenkaan tällä pohjalla voitaisiin ryhtyä taulukoita valmistamaan, on selvitettävä mainittuihin tunnuksiin, luokitusperusteisiin, nojautuvien kapenemissarjojen laadinta- ja käyttömahdollisuudet muihin, jo varhemmin käytettyihin ja mahdollisiin uusiin ja edullisempiin perusteisiin rakentuviin kapenemissarjoihin verrattuna. Vasta tämän jälkeen voidaan päättää, mihin perusteisiin nojautuen kapenemissarjat laaditaan, ja ryhtyä kapenemistaulukoiden laadintaan. Tutkimus koostuu kokonaisuudessaan seuraavista kolmesta tehtävän edellyttämästä keskeisimmästä tarkastelusta.

Ensin tarkastellaan tutkimuksen perusteita, tutkimusaineistoa ja kapenemissarjojen laadintaa yleensä. Jälkimmäisessä nojaudutaan kysymystä käsittelevään laajaan kirjallisuuteen. Siinä kiinnitetään päähuomio sellaisiin ratkaisuihin, jotka lähinnä voisivat tulla kysymykseen tässä tutkimuksessa. Tämän takia tutkimusaineistoa tarkastellaan mahdollisuuksien mukaan siten ryhmitettynä, että eri menetelmien käyttömahdollisuuksien tarkastelussa voidaan ottaa huomioon myös aineiston määrä ja rakenne.

Vaihtoehtoisiin perusteisiin rakentuvia kapenemissarjoja tarkasteltaessa ilmenee, että laadinnan keskeisimpiä kysymyksiä on käytettävien luokitusperusteiden valinta. Perusteiden valintatapa on vaihdellut huomattavasti (esim. Maass 1908; Jonson 1910, 1911; Eide ja Langsaeter 1928—30; Zimmerle 1933, 1941; Krenn-Prodan 1944), mutta silti esiintyy myös yhteisiä piirteitä. Voidaan todeta, että kapenemissarjojen luokitusperusteiksi on yleisesti valittu tavanomaisissa puun ja puuston mittaus- ja arvioimistehtävissä käytettäviä tunnuksia, joko yksi pituus-, muoto- tai läpimittatunnus, tai niistä kahden yhdistelmä. Useista tutkimuksista (Schiffel 1899; Jonson 1912; Petterson 1925, 1926; Lappi-Seppälä 1936, 1952; Näslund 1940, 1947 ym.) ilmenee, että muista tunnuksista lähinnä latvussuhteiden käyttö saattaisi olla perus-

teltavissa. Tätä mahdollisuutta tarkastellaankin ensiksi mainittujen tunnusten rinnalla.

Luokitusperusteiden ohella tarkastellaan myös muita kapenemissarjojen laadinnan perusteita. Niihin kuuluu sarjojen muodostamisessa tarvittava tasoitus. Tähän on käytetty sekä graafista menetelmää että laajamittaisesti erilaisia matemaattisia lausekkeita (esim. Jonson 1910, 1911; Behre 1923; Eide ja Langsaeter 1928—30; Edgren-Nylinder 1950). Jäljempänä suoritettavia tarkasteluja sekä erityisesti sarjojen laadinnassa käytettävän menetelmän lopullista valintaa ajatellen on ratkaistava, sovelletaanko graafista vai matemaattista tasoitusta.

Kapenemissarjojen laadinnan perusteiden tarkasteluun nojautuen valitaan ne tunnukset, joiden käyttöä kapenemissarjojen luokitusperusteina voidaan ajatella ja joita on lähinnä syytä tutkia yksityiskohtaisemmin. Valitaan viisi vaihtoehtoa, joista kolme on varhemmin sovellettuja menetelmiä. Kapenemissarjojen laadinnan perusteita täydennetään sitten tarkastelemalla laadinnan yksityiskohtia ja mahdollisuuksia kunkin vaihtoehdon osalta erikseen. Näin luodaan kuva siitä, mihin perusteisiin nojautuvia, miten ja missä laajuudessa laadittuja kapenemissarjoja on käytettävissä ryhdyttäessä eri vaihtoehtojen edullisuuden vertailuun.

Tutkimuksen toisena tarkastelukohteena on laadittavien kapenemissarjojen luokitusperusteiden valinta. Sitä varten suoritetaan etenkin lopullisesti valittujen neljän vaihtoehtoisen menetelmän luotettavuuden vertailua. Vertailussa nojaudutaan tutkimusaineiston ohella myös sen ulkopuolelta hankittuun koepuuaineistoon. Käyttämällä luotettavuuslaskelmissa mahdollisuuksien mukaan samoja koepuueriä, saatetaan sarjat vertailukelpoisiksi, mikä selventää ja helpottaa vertailun suorittamista. Luotettavuuslaskelmien ohella tarkastellaan kapenemisen määrittämistä. Tässä yhteydessä on katsottu aiheelliseksi kiinnittää huomiota myös jatkotutkimusten suorittamiseen. Tämä tarkastelu, jossa nojaudutaan lähinnä maassamme viimeksi laadittujen sahapuiden kuutioimistaulukoiden (Heiskanen ja Tiihonen 1958) koepuuaineistoon, on luonteeltaan luotettavuuden vertailuun rinnastettavissa.

Edellä suppeasti hahmoteltuja seikkoja tutkien päätetään, mihin tunnuksiin perustuen kapenemissarjat laaditaan. Käytännössä ratkaisu merkitsee valittuihin tunnuksiin perustuvien kapenemissarjojen laadinnan täydentämistä.

Lopuksi, kolmantena vaiheena, esitetään laaditut kapenemissarjat ja niiden yhdistelmänä muodostetut kapenemistaulukot. Kapenemistaulukoita ei jätetä pelkän esittämisen varaan, vaan tehdään myös niiden käytön suppea tarkastelu. Kapenemistaulukoiden laadinnan tultua yksityiskohtaisesti ratkaistuksi on vielä tarpeen täydentää edellä lyhyesti ja vain vertailumielessä esitettyä kuvaa taulukoiden luotettavuudesta.

Tutkimuksessa käytettyjen tunnusten merkinnät

Tutkimuksessa käytetään Metsäntutkimusjärjestöjen kansainvälisen liiton (International Union of Forest Research Organizations 1959) suosittelemia seuraavanlaisia merkintöjä.

d = rinnankorkeusläpimitta

d_6 = läpimitta 6 m:n korkeudelta

$d_{0.1\,h}$ = läpimitta rungon kymmenesosakorkeudelta

$d_{0.2\,h}$ = läpimitta rungon kaksikymmenesosakorkeudelta

$k = \frac{d_{0.5\,h}}{d}$ = muotosuhde, joka perustuu rungon puolivälissä sijaitsevaan läpimittaan ja rinnankorkeusläpimittaan

$k_{0.5\,h/0.1\,h} = \frac{d_{0.5\,h}}{d_{0.1\,h}}$ = (normaali-) muotosuhde, joka perustuu rungon puolivälissä ja kymmenesosakorkeudella sijaitseviin läpimittoihin

$k_a = \frac{d_{\frac{1}{2}(h-1.3)}}{d}$ = (absoluuttinen) muotosuhde, joka perustuu rinnankorkeuden ja latvanhuipun puolivälin läpimittaan ja rinnankorkeusläpimittaan

h = pituus

Lisäksi käytetään merkintää $d—d_6$ = kapeneminen = rinnankorkeusläpimitan ja 6 m:n korkeudella sijaitsevan läpimitan erotus.

Milloin tunnuksen merkintää käytetään tämän tutkimuksen aineiston tai siihen perustuvien tulosten yhteydessä, läpimitat tarkoittavat kuorellisia läpimittoja ja niiden mittauskorkeuden samoin kuin pituuden mittauksen alkamiskohta on puun juurenhaarojen määrittämä alin mahdollinen kaatokorkeus siten kuin sitä on sovellettu pystypuiden kuutioimistaulukoissa. Milloin kysymyksessä on jossakin muussa tutkimuksessa käytetty merkintä, mittauskorkeuden määrittämistapa selostetaan tekstissä tai viitataan ko. tutkimukseen.

Tutkimusaineisto

Niin kuin johdannossa on mainittu, tämän tutkimuksen aineistona on Metsäntutkimuslaitoksessa säilytetty Ilvessalon (1947) »Pystypuiden kuutioimistaulukoiden» koepuuaineisto tarpeen mukaan eräiltä osilta täydennettynä. Aineisto tarkistettiin ja siitä poistettiin 7.6 m:ä lyhyemmät puut, sillä pienimmäksi pituusluokaksi otettiin 8 m:n luokka, 7.6—8.5 m, josta alkaen kapenemisen määrittämisessä ylempi läpimitta mitataan 6 m:n korkeudelta (Ilvessalo mt., s. 10). Lisäksi jätettiin käyttämättä pisimmät, yli 30.6 m:n koepuut, koska niiden lukumäärä oli aivan vähäinen.

Aineisto ryhmitettiin pituus-, kapenemis- ja d-luokkiin. Nämä luokat valittiin ensiksi syystä, että näin menetellen voitiin tarkastella Ilvessalon luokitukseen perustuvien kapenemissarjojen laadinnan mahdollisuuksia. Jäljempänä (s. 27—28) esitettävien tarkastelujen perusteella kapenemis- ja d-luokkien laajuutena käytettiin kuitenkin Ilvessalon käyttämän 1 cm:n luokkavälin asemesta 2 cm, lukuun ottamatta pienintä kapenemisluokkaa, johon luettiin puut 2.5 cm:n kapenemiseen asti. Luokitus oli edullinen myös siksi, että pituutta ja rinnankorkeusläpimittaa on käytetty perusteina useimpien jäljempänä esitettävien kapenemissarjojen laadinnassa. Edelleen katsottiin, että kapenemisluokitus tarjosi perustan myös muunlaisten muototekijäin käyttömahdollisuuksien tarkasteluun. Pituusluokituksessa luokkaväliksi otettiin 1 m, joka on sama kuin Ilvessalon taulukoissa.

Alustavissa tarkasteluissa ilmeni, että jonkin luokan koepuiden lukumäärän vähäisyydestä aiheutui runkomuodon tutkimisessa paljon enemmän hankaluutta kuin kuutiomäärän määrittämisessä. Tämä johtuu lähinnä siitä, että kuvattaessa runkomuotoa kapenemissarjalla jokaisesta luokasta on määritettävä lukuisa joukko eri mittauskorkeuksien kapenemislukuja, kun taas kuutiomäärän määrittämisessä kutakin luokkaa vastaa vain yksi kuutioluku. Aina mahdollisten mittausvirheiden ja ennen kaikkea useilta korkeuksilta mitattujen läpimittojen vaihtelun tasoittaminen on hankalaa mainitun mittauskohteiden suuren lukumäärän takia. Edelleen voitiin todeta, että ekstrapoloinnin suorittaminen puun runkomuodon kuvaamisen yhteydessä oli epävarmempaa kuin kuutiomäärää määritettäessä. Maini-

tuista syistä johtuen oli tarkistettava, oliko ja missä määrin aineistoa täydennettävä.

Vaikka tässä tutkimuksessa tarkastellaan vain mäntyä, oli täydennystyössä käytännöllisistä syistä otettava huomioon mahdolliset puutteellisuudet myös kuusen ja koivun osalta, koska näiden puulajien kapenemissarjojen laadinta liittyi välittömästi männyn sarjojen valmistamiseen. Tutkittaessa täydennyksen tarvetta voitiin todeta, että koivuaineisto kaipasi suurinta täydennystä. Seuraavana oli kuusi, ja vähiten tarvittiin välttämätöntä täydennystä mäntyaineistoon. Täydennysaineiston keruuseen tarjoutui tilaisuus eri puolille maata jakaantuneilla hakkuutyömailla kesinä 1954 ja 1955 sekä talvella 1955. Mäntyaineistoa täydennettiin 67 rungolla, siis verraten vähän, mutta täydennys muodostui työlääksi, sillä siihen kaivattiin lähinnä voimakkaasti kapenevia runkoja, joiden keruu osoittautui mahdolliseksi vain pienissä erissä hyvin useilta hakkuutyömailta. Aineiston pääosan mittauksen suhteen viitataan Ilvessalon (1947, s. 2—3) yksityiskohtaisiin selostuksiin. Täydennysaineiston keruussa noudatettiin vastaavia mittaustapoja, mutta rajoituttiin tätä tutkimusta varten tarpeellisiin mittauksiin, jotka olivat:

1. puun koko pituus;
2. rinnankorkeusläpimitta kuoren päältä;
3. kuorelliset läpimitat mittauskorkeuksilta: 0.5, 1.5, 2.5 . . . . . jne. aina 1 m:n välein, jos puun pituus oli $\leqq$ 12 m, sekä 0.5 2, 4 . . . . . jne. aina 2 m:n välein, jos pituus oli $>$ 12 m;
4. edellisessä kohdassa mainituista lyhyistä puista läpimitta myös 6 m:n korkeudelta;
5. tuoreen latvuksen alarajan korkeus.

Pituuden, latvuksen alarajan korkeuden ja läpimittojen mittauskorkeuden alkamiskohta oli, niin kuin edellä (s. 11) on mainittu, puun juurenhaarojen määrittämä alin mahdollinen katkaisukohta (Ilvessalo 1947, s. 8). Pituus mitattiin yli 12 m pitkistä puista dm:n ja lyhyemmistä ½ dm:n tarkkuudella. Jokaisen mittauskorkeuden läpimitta mitattiin kahdessa toisiaan vastaan kohtisuorassa suunnassa mm:n tarkkuudella. Kapenemissarjojen laadinnassa käytettiin läpimittojen keskiarvoa.

Tutkimusaineisto käsittää kaikkiaan 3 660 runkoa. Aineiston jakaantumista pituus- ja kapenemisluokkiin valaisee taulukko 1. Kapenemisen luokituksessa käytetään nimitettä kapenemisluokka, vaikka tässä tutkimuksessa on yhdistetty Ilvessalon soveltamia 1 cm:n laajuisia kapenemisluokkia ryhmiksi (vrt. s. 12). Laajempien luokkavälien käyttöön päädyttiin osittain käytännöllisistä syistä ja osittain siksi, että 1 cm:n luokkalaajuutta sovellettaessa olisi yksityisiin luokkiin kertynyt hyvin vähän koepuita (vrt. myös s. 27—28).

Taulukko 1. Tutkimusaineiston jakaantuminen pituus- ja kapenemisluokkiin.
Übersicht 1. Verteilung des Untersuchungsmaterials auf die Höhen- und Ausbauchungsklassen.

Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Kapenemisluokka, cm — *Ausbauchungsklasse, cm*						Yhteensä *Insgesamt*
	—2.5	2.6—4.5	4.6—6.5	6.6—8.5	8.6—10.5	10.6—12.5	
	Koepuiden lukumäärä — *Probestämmenanzahl*						
8	20	95	51	7	8	3	184
9	27	117	41	15	5	3	208
10	47	126	31	12	9	9	234
11	63	158	48	15	7	3	294
12	59	171	30	20	6	4	290
13	55	174	26	7	3	1	266
14	44	169	46	8	3	1	271
15	42	178	51	8	4	1	284
16	25	186	52	10	8	2	283
17	26	135	57	9	4	1	232
18	13	114	47	13	7	3	197
19	9	85	39	14	1	1	149
20	9	78	43	17	4	5	156
21	2	54	42	20	9	5	132
22	6	58	32	18	6	4	124
23	3	49	33	16	2	1	104
24	1	32	26	10	3	2	74
25	2	22	11	5	4	4	48
26	—	18	19	5	2	—	44
27	—	14	16	5	1	—	36
28	1	7	14	2	—	—	24
29	—	—	7	2	1	—	10
30	—	3	8	5	—	—	16
Yhteensä *Insgesamt*	**454**	**2 043**	**770**	**243**	**97**	**53**	**3 660**

Taulukon lukujen tarkastelusta ilmenee, että pienimmän kapenemisluokan, 2.5 cm:iin saakka, runkolukuja voitaneen pitää n. 20 m:n pituusluokkaan asti tyydyttävän suurina. Seuraavaan kapenemisluokkaan, 2.6—4.5 cm, runkoja on kertynyt eniten. Kapenemisluokassa 4.6—6.5 cm runkoluvut ovat edelleen määriltään tyydyttäviä. Kolmessa suurimmassa kapenemisluokassa runkoluvut ovat edellisiä paljon pienemmät, mutta myös luokkaan 6.6—8.5 cm on kertynyt puita vielä huomattava määrä.

Taulukosta 2 nähdään aineiston suhteellinen jakaantuminen kapenemisluokkiin. Taulukkoon on otettu vertauksen vuoksi Ilvessalon (1947, s. 19) II:n valtakunnan metsien inventoinnin aineiston perusteella esittämä jakaantuma ja tätä tutkimusta varten III:n inventoinnin (Ilvessalo 1956) aineiston perusteella lasketut jakaantumat. Viimeksi mainittuja varten ei ole ollut mahdollisuutta kerätä niin suurta, n. 100 000 koepuun aineistoa, kuin edellinen käsitti, mutta siinä on pyritty saamaan edustetuksi maan eteläinen, keskinen ja pohjoinen osa kolmen metsänhoitolautakunnan alueeseen seuraavasti keskittäen: Itä-Häme 1 574 runkoa, Pohjois-Savo 1 560 ja Lappi 2 167 runkoa.

Taulukko 2. Tutkimusaineiston sekä II ja III:n valtakunnan metsien inventointien aineistoista koottujen mäntykoepuiden jakaantuminen kapenemisluokkiin.
Übersicht 2. Verteilung der dem Untersuchungsmaterial und dem Material der II und III Reichswaldabschätzungen entnommenen Kiefernprobestämme auf die Ausbauchungsklassen.

Aineisto *Material*	Kapenemisluokka, cm — *Ausbauchungsklasse, cm*				Yhteensä *Insgesamt*
	—2.5	2.6—4.5	4.6—6.5	6.6 +	
	Koepuiden lukumäärästä, % *In % von der Probestämmenanzahl*				
Tutkimusaineisto — *Untersuchungsmaterial*	12.4	55.8	21.0	10.8	100
Ilvessalo (1947) II inventointi *II Abschätzung* ...	4.5	43.0	39.0	13.5	100
Itä-Häme III inventointi *III Abschätzung*	5.0	52.0	32.2	10.8	100
Pohjois-Savo » »	2.2	39.7	41.5	16.6	100
Lappi » »	0.7	26.8	45.1	27.4	100

Taulukon tarkastelusta ilmenee, että tutkimusaineiston jakaantuma poikkeaa molempien inventointien aineistojen jakaantumista siten, että tutkimusaineisto käsittää suhteellisesti enemmän pienimpien kapenemisluokkien puita. Suurimman kapenemisluokan sadannes on inventointien aineistoissa korkein Lapin osalta, jossa runkojen kapeneminen on yleisesti voimakkain.

Tutkimusaineiston jakaantumista on verrattu myös pituusluokittain edellä mainittujen kolmen metsänhoitolautakunnan alueilta kerättyyn aineistoon. Vertailu suoritettiin kahden yleisimmin esiintyvän kapenemisluokan ja taulukon 3 osoittamien pituusluokkien puitteissa. Suurinta

Taulukko 3. Tutkimusaineiston (1.) ja III:n valtakunnan metsien inventoinnin aineistosta kootun koepuuerän (2.) jakaantuminen pituusluokkiin kapenemisluokissa 2.6—4.5 ja 4.6—6.5 cm.
Übersicht 3. Verteilung der (1.) dem Untersuchungsmaterial und (2.) dem Material der III Reichswaldabschätzung entnommenen Probestämmenmenge auf Höhenklassen in den Ausbauchungsklassen 2.6—4.5 und 4.6—6.5 cm.

Kapenemisluokka, cm *Ausbauchungsklasse, cm*	Aineisto *Material*	Pituusluokka, m — *Höhenklasse, m*				Yhteensä *Insgesamt*
		—10	11—15	16—20	21—25	
		Koepuiden lukumäärästä, % *In % von der Probestämmenanzahl*				
2.6—4.5	1.	17	42	30	11	100
	2.	12	41	42	5	100
4.6—6.5	1.	17	29	34	20	100
	2.	18	42	36	4	100

Taulukko 4. Tutkimusaineiston jakaantuminen d-luokkiin kapenemisluokittain.
Übersicht 4. Verteilung des Untersuchungsmaterials auf die Stärkestufen (gemäss d) nach Ausbauchungsklassen.

d-luokka, cm *d-klasse, cm*	Kapenemisluokka, cm — *Ausbauchungsklasse, cm*						Yhteensä *Insgesamt*
	—2.5	2.6—4.5	4.6—6.5	6.6—8.5	8.6—10.5	10.6—12.5	
	Koepuiden lukumäärä — *Probestämmenanzahl*						
5	115	133	1				249
10	231	544	95	4			874
15	77	652	96	24	10	4	863
20	27	427	153	28	14	2	651
25	4	208	202	34	12	8	468
30		67	140	51	13	7	278
35		12	60	53	14	4	143
40			22	49	31	7	109
45			1			9	10
50					3	6	9
55						6	6
Yhteensä *Insgesamt*	**454**	**2 043**	**770**	**243**	**97**	**53**	**3 660**

pituusluokkaa lukuun ottamatta taulukossa esitetyt sadannessarjat ovat yleispiirtein huomattavassa määrin samantapaisia. Tutkimusaineiston runsaahko edustavuus myös pituusluokassa 21—25 m on merkittävä etu.

Taulukosta 4 nähdään aineiston jakaantuminen d-luokkiin kaikissa tutkituissa kapenemisluokissa. Taulukon supistamiseksi aineisto on ryhmitetty kapenemisluokittain 5 cm:n laajuisiin d-luokkiin. Taulukon lukusarjat osoittavat, että aineisto sisältää kapenemisluokittain laajat läpimittajakaantumat, joiden luokkiin koepuita on kertynyt varsin huomattavat määrät, suurimman kapenemisluokan yleisesti vähän esiintyviä luokkia lukuun ottamatta.

Koko aineiston jakaantumisen tarkastelu kussakin pituus- ja kapenemisluokassa edelleen d-luokittain vaatisi hyvin suuren tilan, minkä vuoksi jakaantumia valaistaan esimerkeillä taulukoissa 5 ja 6. Taulukossa 5 esitetään ensin esimerkkeinä jakaantumat viidestä pituusluokasta ja niistäkin vain yleisimmästä 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokasta. Havainnollisuuden vuoksi kunkin kolmen metsänhoitolautakunnan jakaantumat vastaavin luokin on esitetty erikseen.

Taulukossa 5 esitettyjen esimerkkien lisäksi suoritettiin vastaavanlainen vertailu kaikista tämän tutkimuksen aineistosta muodostetuista luokista. Vertailussa kiinnitettiin huomiota suhteellisten lukujen ohella myös eri luokkien koepuiden lukumääriin. Varsinkin suurten pituusluokkien ja ennen kaikkea Lapin aineiston osalta saatiin siten selvempi käsitys suurten d-luokkien esiintymisen todennäköisestä runsaudesta. Vertailun perusteella voitiin todeta, että läpimitan vaihtelu oli ainakin laajoilla metsäalueilla suu-

Taulukko 5. Esimerkkejä kapenemisluokan 2.6—4.5 cm puiden d-luokittaisista jakaantumista eräissä pituusluokissa.

Übersicht 5. Beispiele für die Verteilung der Stämme der Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm auf die Stärkestufen (nach d) in einigen Höhenklassen.

Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Aineisto [1]) *Material* [1])	d-luokka, cm — *d-klasse, cm*										
		—9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29+
		Koepuiden lukumäärästä, % — *In % von der Probestämmenanzahl*										
13	1.	9	28	31	18	5	5	4				
	2 a.		15	28	24	20	7	4		2		
	2 b.	3	5	27	27	25	7	3	3			
	2 c.		4	3	18	18	22	19	7	3	2	4
15	1.		6	20	26	23	17	8				
	2 a.		4	14	19	20	19	16	8			
	2 b.		4	5	18	28	9	18	9	7	2	
	2 c.			2	10	10	10	23	21	6	10	8
17	1.			9	24	20	17	19	5	3	3	
	2 a.			1	13	20	22	19	10	9	4	2
	2 b.		2		2	13	24	32	15	7	5	
	2 c.					2	7	15	20	20	7	29
19	1.				9	21	18	10	11	10	21	
	2 a.				1	3	11	11	34	19	9	12
	2 b.			2	3	5	10	21	9	16	14	20
	2 c.							5	6	11	17	61
21	1.					9	26	21	24	20		
	2 a.						7	5	26	31	14	17
	2 b.						25	25	38	12		
	2 c.									67	33	

[1]) 1. tutkimusaineisto; 2 a. Itä-Hämeen, 2 b. Pohjois-Savon ja 2 c. Lapin metsänhoitolautakunnan alueelta kerätty koepuuaineisto. — *1. Untersuchungsmaterial; das Probestämmenmaterial der Bezirksforstausschüsse von 2 a. Itä-Häme, 2 b. Pohjois-Savo und 2 c. Lappi.*

rempaa kuin tutkimusaineiston jakaantumat osoittivat. Puutteellisuutta ilmeni kuitenkin yleensä vain suurimpien d-luokkien suhteen.

Toisena esimerkkinä aineiston yksityiskohtaisesta tarkastelusta esitetään taulukosta 6 nähtäviin pituus- ja d-luokkiin kuuluneiden koepuiden ja vastaavasti metsien inventoinnista kerätyn näytteen jakaantuminen kapenemisluokkiin. Havaitaan, että verraten ahdasrajaistenkin luokkien puitteissa tutkimusaineistossa esiintyy huomattavassa määrin samanlaisia piirteitä kuin laajalta alueelta kerätyssä koepuuaineistossa. Edellä mainittu läpimitan vaihtelun suurempi suppeus tutkimusaineistossa ilmeni myös tässä tarkastelussa. Samoin voitiin todeta, että jakaantumien suppeuden takia tietyn läpimittaluokan koepuiden sekä määrällinen että suhteellinen jakaantuminen kapenemisluokkiin oli epäsäännöllisempää kuin ainakin laajahkon alueen puuston suhteen oli otaksuttavissa. Syy mainittuihin eroavuuksiin

Taulukko 6. Esimerkkejä koepuiden jakaantumisesta kapenemisluokkiin eräissä pituus- ja d-luokissa.

Übersicht 6. Beispiele für die Verteilung der Probestämme auf Ausbauchungsklassen in einigen Höhen- und d-klassen.

Pituus- *Höhen-* luokka — *klasse* m	d- cm	Aineisto [1] *Material* [1]	Kapenemisluokka, cm — *Ausbauchungsklasse, cm* —2.5	2.6—4.5	4.6—6.5	6.6+	Yhteensä *Insgesamt*
			Koepuiden lukumäärästä, % *In % von der Probestämmenanzahl*				
13	11	1.	31	69	—	—	100
		2.	13	81	6	—	100
	15	1.	—	85	15	—	100
		2.	4	70	24	2	100
16	17	1.	10	79	11	—	100
		2.	12	77	11	—	100
19	23	1.	—	50	50	—	100
		2.	9	64	25	2	100

[1] 1. = tutkimusaineisto. — *Untersuchungsmaterial.*
2. = Itä-Hämeen, Pohjois-Savon ja Lapin metsänhoitolautakuntien alueelta kerätty koepuuaineisto. — *Das aus dem Gebiete von drei Bezirksforstausschüsse (Itä-Häme, Pohjois-Savo und Lappi) angesammelte Material.*

johtunee tavanomaisten, aineiston keruussa usein ilmenevien käytännön rajoitusten ohella siitä, että kuutioimistaulukoiden laadintaa varten on ollut tärkeintä saada koepuita mahdollisimman useasta kapenemisluokasta ja niissä edelleen yleisimmin esiintyvistä d-luokista.

Tutkimusaineistoa valaistaan muutamien esimerkkien valossa vielä jäljempänä. Eräissä kapenemissarjojen laadintaan liittyvissä tarkasteluissa on myös nojauduttu edellä esitettyyn III:n valtakunnan metsien inventoinnin aineistosta kerättyyn koepuuaineistoon, jota ko. tarkastelua varten on täydennetty huomattavassa määrin. Niin kuin johdannossa on mainittu, eräissä tarkasteluissa on käytetty apuna myös Heiskasen ja Tiihosen (1958) sahapuiden kuutioimistaulukoiden aineistoa. Laadittujen kapenemissarjojen luotettavuutta on tutkittu edelleen Metsäntutkimuslaitoksen pysyviltä koealoilta kerätyn koepuuaineiston avulla. Näiden lisäaineistojen käyttöä selostetaan suppeasti jäljempänä (s. 55 ja 84—86).

Kapenemissarjojen laadinnan perusteista

Yleiset perusteet

Edellisessä on alustavasti kosketeltu kapenemissarjaan ja sen laadintaan liittyviä yleisiä perusteita. Niiden edelleen selventäminen ennen kapenemissarjojen laadinnan yksityiskohtaisempaa tarkastelua on tarpeen.

K a p e n e m i s s a r j a on lukusarja, jonka jäsenet ilmaisevat puun rungon eri korkeuksilla, ns. mittauskorkeuksilla, sijaitsevien läpimittojen suuruudet joko määrällisinä tai suhteellisina lukuina. Käytännön tarkoituksia varten laadittujen kapenemissarjojen jäsenet, kapenemisluvut, on yleensä määritetty suhteellisina lukuina, sadanneslukuina (esim. J o n s o n 1910, 1911). Harvemmin on sovellettu määrällisiä lukuja (esim. E i d e ja L a n g s a e t e r 1928—30). Poikkeuksellisesti on ilmaistu sekä suhteelliset että määrälliset kapenemisluvut (esim. B u r c k h a r d t 1856).

Eri mittauskorkeuksilla sijaitsevia läpimittoja ilmaisevien kapenemislukujen lukumäärä vaihtelee paitsi puun pituudesta myös siitä riippuen, miten mittauskorkeudet määritetään. Yleisesti on sovellettu kahta periaatetta. Läpimitat ilmaistaan joko tasaisin määrävälein, esim. 1 m:n etäisyyksin puun tyvestä lukien (mm. S c h w a p p a c h 1905), tai ns. suhteellisilta osakorkeuksilta eli -pituuksilta, esim. 0.1h (kymmenesosapituus tyvestä lukien), 0.2 h, 0.3 h jne. tai 0.1 h, 0.3 h, 0.5 h jne. (latvasta lukien esim. K r e n n - P r o d a n 1944). Kapenemissarjan laadintaan käytetyn aineiston mittauksissa on voitu soveltaa muunkinlaista välimatkaa kuin lopullisten tulosten esittelyssä on käytetty (esim. J o n s o n 1910, 1911; E d g r e n - N y l i n d e r 1950).

Kapenemissarjan laadinta perustuu siten u s e i d e n l ä p i m i t t o j e n mittaukseen, joiden avulla puun rungon muoto on mahdollista kuvata riittävän tarkasti. Vain tyvilaajeneman ja latvanhuipun runkomuodon yksityiskohtainen kuvaaminen antaa aiheen tavanomaista runsaampiin mittauksiin. Tyvilaajeneman suuresta vaihtelusta johtunee, että sen kuvaaminen on yleensä sivuutettu käytännön tarkoituksia varten laadituissa kapenemissarjoissa, joskaan ei aina (esim. E d g r e n - N y l i n d e r 1950).

Tyvilaajenemaa on silti tutkittu hyvin runsaasti (Schiffel 1905; Maass 1913; Osara (Hildén) 1926; Lönnroth 1927; Lappi-Seppälä 1936 ym.).

Suhteellisten lukujen käyttö edellyttää perusläpimitan valintaa. Siksi on useimmiten valittu rinnankorkeusläpimitta määrittäen sen mittauskorkeudeksi 1.3 m maasta lukien. Muista kapenemissarjoissa sovelletuista perusläpimitoista mainittakoon Krennin ja Prodanin (1944) käyttämä $d_{0.9\,h}$. Mainittakoon myös, että Edgren ja Nylinder (1950, s. 15) ovat valinneet kapenemistaulukoissaan maan pinnan tasalle sijoitetun läpimitan lasketun arvon perusläpimitaksi, mutta taulukoiden käytössä tätä ei kuitenkaan tarvitse mitata, vaan voidaan nojautua rinnankorkeusläpimittaan.

Suhteellisia lukuja käytettäessä sovelletaan totunnaisesti nimitettä kapenemissadannes tai ao. luvulla ilmaistun korkeuden kapenemissadannes. Mainittua nimitettä käytetään tässä tutkimuksessa myös useiden vastaavien mittauskorkeuksien kapenemissadannesten perusteella lasketuista keskiarvoista.

Kapenemissarjan laajempi käyttömahdollisuus perustuu keskimääräissarjoihin. Yksityisten koepuiden kapenemissarjat luokitetaan tiettyjen perusteiden mukaisesti. Luokitusperusteiksi on valittu erilaisia puun tunnuksia. Muodostetuissa ryhmissä lasketaan vastaavien kapenemislukujen, yleensä siis kapenemissadannesten keskiarvot, jotka lisäksi tasoitetaan sopivaa menetelmää käyttäen.

Sen johdosta, että eri tutkijat ovat valinneet kapenemissarjojen ja niistä käytännön tarpeita varten yhdistettyjen kapenemistaulukoiden laadinnan perusteiksi erilaisia tunnuksia ja käyttäneet erilaista tasoitusmenetelmää, käsitellään näitä molempia kapenemissarjojen laadinnan keskeisimpiä kysymyksiä suppeasti erikseen seuraavassa.

Puun tunnukset perusteina

Ilmeisesti ensimmäisinä julkaistujen kapenemissarjojen (Burckhardt 1852) luokitusperusteena on käytetty vain yhtä puun tunnusta, pituutta. Sarjojensa laadinnassa Burckhardt (1856, s. 4) totesi, että samanpituisten puiden kapenemissarjat olivat huomattavassa määrin samanlaisia. Niinpä hän (mt., s. 3) merkitsikin käyttämäänsä perusläpimittaa ($d_{5\ \text{jalkaa}}$) 1.00:lla, laski muiden mittauskorkeuksien läpimittojen suhteelliset arvot ja yhdisti saadut sarjat pituusluokittain. Burckhardtin männyn ja kuusen kapenemissarjat ilmaisevat viiden jalan pituuseroin, millaiset ovat eri mittauskorkeuksien läpimittojen keskimääräiset sadannessuhteet perusläpimittaan. Sadanneslukujensa avulla Burckhardt (mt., s. 26—47)

on laskenut pituusluokittain myös suuren joukon määrällisiä läpimittoja tuuman luokkavälein eripaksuisille puille. Burckhardt (mt., s. 4) korostaa kuitenkin, että hänen laatimansa sarjat edustavat hakkuukypsiä tai likimäärin hakkuukypsiä metsiköitä. Edelleen hän toteaa mm., että kapenemissarjoissa ilmenee eroja, jos kasvutila on ollut erilainen.

Burckhardtin menetelmää on myöhemmin tutkinut mm. Mitscherlich (1939) todeten sen hyvin sopivaksi. Mitscherlichin (mt., s. 9) esittämistä piirroksista ilmenee todella, vähäisin poikkeuksin, selvä keskimääräinen säännönmukaisuus samaan pituusluokkaan kuuluvien eri läpimittaluokkien kapenemissarjojen välillä. Pituusluokan keskimääräiskuvaajan molemmin puolin ilmenevän vaihtelun laajuudeksi Mitscherlich (mt., s. 9) esittää 2 %. Puuttumatta yksityiskohtiin todettakoon, että Mitscherlich (mt., s. 10) on laatinut kahden metrin luokkavälein pituusluokittaiset ja sadanneksina esitetyt kapenemissarjat männylle, kuuselle ja pyökille. Kapenemissadannesten avulla voidaan laskea kuorelliset läpimitat. Pituusluokittaisia sarjoja on laatinut myös mm. Zimmerle (1933, 1941).

Voidaan todeta, että Keski-Euroopassa kapenemissarjojen laadinnassa käytetyn aineiston ryhmittelyyn ja sarjojen ilmaisutapaan on jo varhain kiinnitetty huomiota. Pohjoismaissa päähuomio kiinnitettiin aluksi tietyn runkopituuden määrälliseen kapenemiseen (esim. Holmerz-Örtenblad 1886; Lovén 1892; Örtenblad 1894; Ericson 1903). Käytettyjen mittayksiköiden ja runkomuodon ilmaisutapojen takia jäivät laadittujen kapenemistaulukoiden luotettavuus ja käyttöarvo vähäisiksi (vrt. Cajanus 1911, s. 2).

Yhteen läpimittatunnukseen perustuvia kapenemissarjoja lienee laadittu vähiten. Tällaisten sarjojen käytännön sovellutukset näyttävät samoin jääneen vähäisiksi. Esimerkkinä mainittakoon vain Zimmerlen (1933, 1941) männyn ja lehtikuusen kapenemissarjat, joissa on sovellettu 3 cm:n laajuisia d-luokkia.

Sovellettaessa ns. normaalimuotosuhdetta, joka määritetään kahden suhteellisilta korkeuksilta mitatun läpimitan suhteena, pituus- ja läpimittaluokitus on katsottu tarpeettomaksi, joskin käytännön mittauksissa puidenluvun suorittaminen luokittain lienee välttämätöntä. Krenn ja Prodan (1944) ovat laatineet kapenemistaulukot, joissa sadannekset on ilmaistu latvasta lukien osapituuksilta 0.9 h, 0.7 h, 0.5h, 0.3 h ja 0.1 h. Näistä ensimmäisen osapituuden läpimitta on, niin kuin edellä on jo ilmennyt, perusläpimitta (= 100). Taulukoiden käyttö edellyttää Hohenadlin (1922, 1931) normaalimuotoluvun ($\lambda_{0.9}$) määrittämistä, mutta se tapahtuu normaalimuotosuhteen, $d_{0.5\,h} : d_{0.9\,h}$ ($\eta_{0.5}$), perusteella (Krenn-Prodan 1944; Prodan 1944, 1951).

Erittäin merkittävänä seikkana on tässä todettava, että Krenn ja Prodan (1944) katsovat laatimiensa kapenemissarjojen soveltuvan kaikille puulajeille (Prodan 1944, s. 106; 1951, s. 22). Jonson (1912, s. 291) piti myös kuorettoman männyn ja kuusen kapenemista täysin yhdenmukaisena lukuun ottamatta latvuksen sisässä sijaitsevaa rungon ylintä osaa. Jonson (1911) laati kuitenkin, kuten yleensä on tehty, männylle omat kapenemissarjat. Soveltaessaan Krennin ja Prodanin käyttämää menetelmää Altherr (1953) totesi graafisen tarkastelun perusteella, että tunnusten $\eta_{0.5}$ ja $\lambda_{0.9}$ (vrt. s. 21) välinen riippuvuus oli hänen tutkimillaan useilla puulajeilla siksi erilainen, että hän katsoi aiheelliseksi laatia kullekin puulajille omat taulukot. Dittmar (1958) on tutkinut samaa kysymystä ja päätynyt johtopäätökseen, että mainittujen tunnusten välinen tilastollinen riippuvuus on eri puulajeilla erilainen (mt., s. 6). Myös Dittmar on laatinut tutkimilleen puulajeille, männylle, kuuselle ja pyökille, kullekin omat kapenemissarjat (mt., s. 10—12). Samoin Edgren ja Nylinder (1950) ovat laatineet muotosuhteeseen $d_{60\,\%} : d_{20\,\%}$ perustuvat kapenemissarjat erikseen männylle ja kuuselle ja niille vielä erikseen Etelä- ja Pohjois-Ruotsia varten.

Mainittakoon, että tämän tutkimuksen yhteydessä vertailumielessä suoritetut tarkastelut ovat johtaneet siihen päätelmään, että kuorellisen männyn ja kuusen rungon kapenemisessa ilmenee verraten selviä eroja.

Aivan viime aikoina julkaistuja taulukoita lukuun ottamatta kapenemissarjoja on yleisesti laadittu kahteen tunnukseen perustuen. Sovellettujen tunnusten yhdistelmistä mainittakoon etenkin pituuden ja muotosuhteen mukainen luokitus. Niinpä Maass (1908) on laatinut kapenemistaulukot kuorelliselle männylle ja kuuselle käyttäen pituusluokituksen ohella Schiffelin (1899) muotosuhteen $d_{0.5\,h} : d$ mukaan muodostettuja muotoluokkia. Taulukoita lienee käytetty myös Suomessa, ja niiden käyttömahdollisuuksia on mm. Lönnroth (1912) selostanut yksityiskohtaisesti. Jonson (1910, 1911) on soveltanut omaa muotosuhdettaan $d_{\frac{1}{2}(h-1.3)} : d$, ja hänen männyn ja kuusen kapenemistaulukoissaan on samoin muotoluokka- ja pituusluokitus.

Lopuksi mainittakoon pituuden ja läpimitan (d-luokka) mukainen luokitus. Tähän ryhmään on luettava todennäköisesti ainoat Suomessa laaditut kapenemistaulukot. Ne ovat Lönnrothin (1919) esittämät männyn kapenemissarjat sekä Lönnrothin (1917) esittämän menetelmän perusteella laaditut männyn ja kuusen ns. katkaisu- l. apteeraustaulukoiden graafiset piirrokset (Thomén metsätoimisto). Ulkomailla laadituista lienevät Eiden ja Langsaeterin (1928—30) laatimat kuusen kapenemistaulukot saaneet laajimman käytön. Taulukoissa on esitetty kuorelliset läpimitat määrällisinä lukuina yhden metrin mittauseroin d- ja pituusluokittain.

Tasoitusmenetelmät perusteina

Kapenemissarjojen tasoituksessa voidaan todeta käytetyn kahta erilaista perusmenetelmää, nimittäin graafista ja matemaattista (analyyttista) tasoitusta. Edellistä, graafista tasoitusta, sovellettiin varhemmin (mm. Burckhardt 1856; Mitscherlich 1939). Lähinnä Höjerin (1903) ja Jonsonin (1910) aloitteesta matemaattisen tasoituksen käyttö tuli vähitellen yleisimmin käytetyksi menetelmäksi (esim. Jonson 1910, 1911; Behre 1923; Petterson 1925, 1926; Edgren-Nylinder 1950). Mainittakoon, että samalla on silti osittain nojauduttu graafiseen tasoitukseen (esim. Jonson 1910, s. 301).

Graafista tasoitusta on käytetty metsänarvioimistieteellisissä tutkimuksissa niin paljon ja niin monessa yhteydessä, että perusteiden tarkastelu voidaan tässä sivuuttaa. Viitattakoon vain mm. Nyyssösen (1954, s. 55—57) suorittamiin graafisen ja matemaattisen (analyyttisen) tasoitusmenetelmän vertailuihin. Tässä tutkimuksessa oli mahdollisuus molempien menetelmien soveltamiseen, joten oli suoritettava ratkaisu, kumpaa menetelmää käytettäisiin. Siitä syystä oli aiheellista tarkastella lähinnä kotimaisissa tutkimuksissa vähemmän käytetyn matemaattisen tasoituksen perusteita ja käyttömahdollisuuksia. Tarkastelu rajoitettiin vain kapenemissarjojen laadinnassa sovellettuihin menetelmiin.

Ennen tarkastelua kerrattakoon joitakin yleisiä perusteita. Matemaattinen tasoitus edellyttää tietyn matemaattisen lausekkeen tai tiettyjen lausekkeiden käyttöä. Kun lauseketta käytetään kapenemissarjojen laadintaan, tasoitetaan mittauksiin perustuvat läpimitta- (tai säde-) arvot lausekkeen graafisella kuvaajalla. Totunnaisesti puhutaankin runkokäyrän yhtälöstä. Lausekkeessa sovellettujen puun tunnusten välille muodostuu siten matemaattinen riippuvuus. Näin ei ole todellisuudessa laita, vaan tiettyä puun tunnuksen määrällistä tai suhteellista arvoa vastaa vaihtelevan laaja toisen tai toisten tunnusten vaihtelu. Kysymys on siis varsinaisesti tilastollisesta riippuvuudesta, jonka voimakkuutta osittain valaisevat mm. eräät jäljempänä (s. 43) esitettävät kapenemissadannesten hajontaluvut. Käyttämällä tarpeellisessa määrin sopivasti valittuja luokkia vaihtelu voidaan yleensä ikään kuin puristaa käytännön tarkoituksia varten riittävän suppealle alalle. Matemaattisen tasoituksen ohella tarvitaan siis edelleen sopivien luokitusperusteiden, puun tunnusten käyttöä.

Tasoituksessa käytetyistä matemaattisista lausekkeista ovat yleisimpiä logaritmilausekkeet, joiden perusmuoto on tunnetusti $y = \log x$. Logaritmilausekkeen ensimmäisenä käyttäjänä lienee pidettävä Höjeriä (1903), joskin hänen lausekkeensa varsinainen soveltaja on Jonson (1910, 1911). Jonsonin ansioksi on varmaan luettava useiden Höjerin kaavasta poikkeavienkin logaritmilausekkeiden käyttö (esim. Petterson 1925, 1926; Tirén 1922, 1928 a).

Jonson (1910, 1911) sovelsi Höjerin (1903) lauseketta kuuselle sellaisenaan ja männylle siten, että hän lisäsi lausekkeeseen ns. biologisen vakion (Jonson 1911, s. 292). Mm. Behren (1923) ja Pettersonin (1926) mukaan tasoitus on edelleen liian epätarkkaa ja molemmat sovelsivatkin Jonsonin menetelmästä poikkeavia tasoitusmenetelmiä. Petterson (1925, 1926) käytti yhden logaritmilausekkeen asemesta kahta. Puuttumatta lausekkeiden rakenteeseen todettakoon, että näin menetellen Petterson (1926, s. 118—119) saavutti hyviä tuloksia, joskin puun tyviosissa erot todellisista läpimitoista olivat vielä sangen suuria (vrt. Petterson mt., s. 118—119; Tirén 1928 a, s. 158; Petrini 1928, s. 194).

Myös Tirén (1928 a, s. 158—199) päätyi lausekkeensa $y = P \log (x + \sqrt{1 + x^2})$ avulla hyviin tuloksiin, vaikkakin hänen kokeiluissaan käyttämä koepuuaineisto on ollut verraten suppea (vrt. mt., s. 158).

Poistaakseen Pettersonin (1926) tasoitusmenetelmän heikkoudet Edgren ja Nylinder (1950) ovat käyttäneet kolmea logaritmilauseketta. Lausekkeiden rakenteen selostamisen vaatiman suuren tilan takia tyydytään tässä vain toteamaan, että niitä on käytetty tasoituksessa seuraavasti: ensimmäistä latvan huipusta korkeudelle, joka on 60 % puun pituudesta, toista 60 %:n korkeudelta tyvilaajeneman yläpäähän ja kolmatta tyvilaajeneman tasoitukseen. Tasoitus on onnistunut, kuten kirjoittajat (mt., s. 14) toteavat, keskimäärin hyvin. Lausekkeiden avulla saatujen ja todellisten läpimittojen erot ovat jääneet keskimäärin n. 0.5—1.5 %:een. Mainittakoon vielä, että lausekkeiden käyttö on edellyttänyt varhemmin sovellettuihin menetelmiin verrattuna poikkeuksellisia matemaattisia ratkaisuja, kuten mm. akseliston yhdensuuntaissiirtoa (mt., s. 2). Kapenemistaulukoiden laadinnassa ja luokitusperusteena sovelletun muotosuhteen, $d_{60\,\%} : d_{20\,\%}$, määrittäminen pystypuusta on hankalaa, mutta se voidaan suorittaa Pettersonin laskemien lausekkeiden avulla (mt., s. 17). Taulukoiden käytössä saaduista muista tuloksista ei liene esitetty tietoja kirjallisuudessa.

Muista tarkastelluista lausekkeista mainittakoon merkittävimpänä Behren (1923, s. 4) lauseke $y = \frac{x}{a + b\,x}$, jota käyttäen Behre itse sekä Eide ja Langsaeter (1928—30, s. 383) ovat laatineet kapenemissarjat.

Etenkin edellä mainittujen matemaattisten lausekkeiden käytön tarkastelu antoi aiheen toteamukseen, että matemaattisella tasoituksella oli mahdollista saavuttaa hyviä tuloksia. Tutkimusaineiston avulla suoritetut alustavat kokeet vahvistivat toisaalta käsitystä, että samoin oli myös graafisen tasoituksen laita. Koska ennakoivasti tiedettiin, että kapenemissarjojen laadinnassa oli sovellettava jotakin luokitusta ja aineisto näin

ollen saattoi jakaantua useihin vaihtelevan määrän koepuita käsittäviin ryhmiin, oli kumpaakin vaihtoehtoa sovellettaessa syytä ottaa huomioon aineiston rakenne. Subjektiivista harkintaa tuskin voitaisiin siis välttää matemaattistakaan tasoitusta sovellettaessa.

Suoritettujen vertailujen johdosta päädyttiin graafiseen tasoitukseen. Edellisessä esitettyjen näkökohtien ohella ratkaisuun vaikuttivat vielä seuraavat seikat. Matemaattisen tasoituksen soveltaminen olisi edellyttänyt ensin sopivan lausekkeen valintaa. On oletettavissa, että tehtävässä olisi onnistuttu, varsinkin jos perusteeksi olisi valittu jokin aiemmin sovellettu, esim. logaritmilauseke. Tällaisten lausekkeiden käyttö sellaisenaan ei olisi ollut kuitenkaan mahdollista, koska tällöin olisi täytynyt nojautua epävarmana pidettyyn laajamittaiseen interpolointiin. Kokeiltavien lausekkeiden laadinnassa ja luotettavuuden tarkastelussa olisi lisäksi ollut aiheellista nojautua aineistoon ja muodostaa siitä huomattava määrä sellaisia koepuuryhmiä, joiden keskimääräistietoja olisi sellaisenaankin voitu käyttää kapenemissarjojen laadintaan. Suoritettujen esitutkimusten perusteella myös tiedettiin, että yksinomaan todellisten ja täydellisten runkojen mittausten avulla pystytään laatimaan useihin eri perusteisiin rakentuvia kapenemissarjoja.

Kapenemissarjojen laadinta erilaisten tunnusten perusteella

Tunnusten valinta

Niin kuin johdannossa on mainittu, tässä tutkimuksessa sovellettavan menetelmän valintaa varten oli syytä suorittaa vertailu Ilvessalon (1947) kuutioimistaulukoissaan soveltamiin tunnuksiin ja mahdollisiin muihin perusteisiin rakentuvien kapenemissarjojen välillä. Edellä esitetyn varhemmin laadittujen kapenemissarjojen suppean kuvauksen perusteella voitiin päätellä, että vertailtaviksi vaihtoehdoiksi saatettiin ajatella useita eri tavoin laadittuja kapenemissarjoja, vaikka laadinnassa käytettävän tasoitusmenetelmän suhteen suoritettiinkin jo ratkaisu. Mutta ennen kuin voitiin ryhtyä suorittamaan varsinaista vertailua, oli syytä täsmällisemmin valita mahdolliset muut vaihtoehdot. Vertailun kannalta oli vielä tärkeämpää laatia riittävässä määrin vertailtavia kapenemissarjoja.

Varhemmin laadittujen kapenemissarjojen ja yleensä runkomuodon kuvaamismenetelmien sekä tutkimusaineiston alustavan tarkastelun perusteella päätettiin valita vertailtaviksi kapenemissarjoiksi sellaiset sarjat, joiden laadinta perustui seuraaviin puun tunnuksiin:

1. pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta;
2. pituus ja kapeneminen;
3. pituus ja rinnankorkeusläpimitta;
4. pituus, rinnankorkeusläpimitta ja tuoreen latvuksen alarajan korkeus;
5. pituus.

Seuraavassa tarkastellaan esitettyihin perusteisiin rakentuvien kapenemissarjojen laadintaa mainitussa järjestyksessä. Suoritettujen tarkastelujen perusteella sarjat päätettiin ilmaista s a d a n n e s s a r j o i n a. Ratkaisu edellytti mm. algebrallisia laskelmia ja aineiston ominaisuuksien tarkastelua, mutta niiden esittely paljon tilaa vievänä on tässä sivuutettava. Tärkeintä oli todeta, että sarjojen laadinnassa välttämättömänä apuna tarvittava graafinen tasoitus oli helpompi suorittaa suhteellisten lukujen sarjoille. Niin kuin aiemmin (s. 19) on mainittu, kapenemissarjat on yleensä ilmaistu sadannessarjoina.

Pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta tunnuksina

Kapenemissarjojen laadinta edellytti ensin eri mittauskorkeuksien kapenemissadannesten laskentaa jokaisesta tutkimusaineiston koepuusta. Niin kuin aiemmin on mainittu, perusläpimitaksi valittiin rinnankorkeusläpimitta. Käytettäessä jäljempänä nimitettä kapenemissadannes tarkoitetaan siis sadanneslukua, joka ilmaisee, kuinka monta % ko. mittauskorkeuden läpimitta on rinnankorkeusläpimitasta. Toistettakoon, että kaikki läpimitat ovat kuorellisia läpimittoja.

Seuraavana tehtävänä oli sovellettavien luokkavälien valinta. Rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen osalta voitiin ennakoivasti ajatella 1 cm:n luokkaväliä, jota Ilvessalo on käyttänyt kuutioimistaulukoissaan. Muodostettavien luokkien lukumäärä olisi tällöin tullut niin suureksi, että kuhunkin luokkaan kertyneen aineiston määrä olisi monesti jäänyt hyvin vähäiseksi. Läpimittaluokituksessa vaikutti 2 cm:n luokkavälin valinta edulliselta, koska tätä luokkaväliä käytetään yleisesti mittaus- ja arvioimistehtävissä. Yhdenmukainen luokitus vaikutti edulliselta kapenemisluokituksessa. Ratkaisu suoritettiin seuraavassa lyhyesti esitettävien tarkastelujen perusteella.

Ensin tutkittiin 6 m:n korkeuteen kohdistuvien kapenemissadannesten eroja nojautumalla laadittuihin algebrallisiin lausekkeisiin, joiden esittäminen tilan säästämiseksi tässä sivuutetaan. Voitiin todeta, että 2 cm:n luokkaväli d-luokituksessa merkitsi keskimäärin 1—2 %:n eroa saman kapenemisluokan vierekkäisten d-luokkien 6 m:n korkeuden ja sen läheisyydessä sijaitsevien mittauskorkeuksien kapenemissadannesten välillä. Todellisten mittausten perusteella suoritettu tarkastelu osoitti, että saatu tulos oli keskimäärin oikeaa suuruutta. Aivan lyhyitä puita lukuun ottamatta ero oli 8—14 m:n pituisissa puissa yleensä 1—2 % ja jäi pitemmissä useimmiten 1 %:een. Aineiston tarkastelu osoitti edelleen, että aivan tyveä ja latvanhuippua lukuun ottamatta kapenemissadannesten erot olivat likimäärin yhtä suuria kuin 6 m:n korkeudellakin.

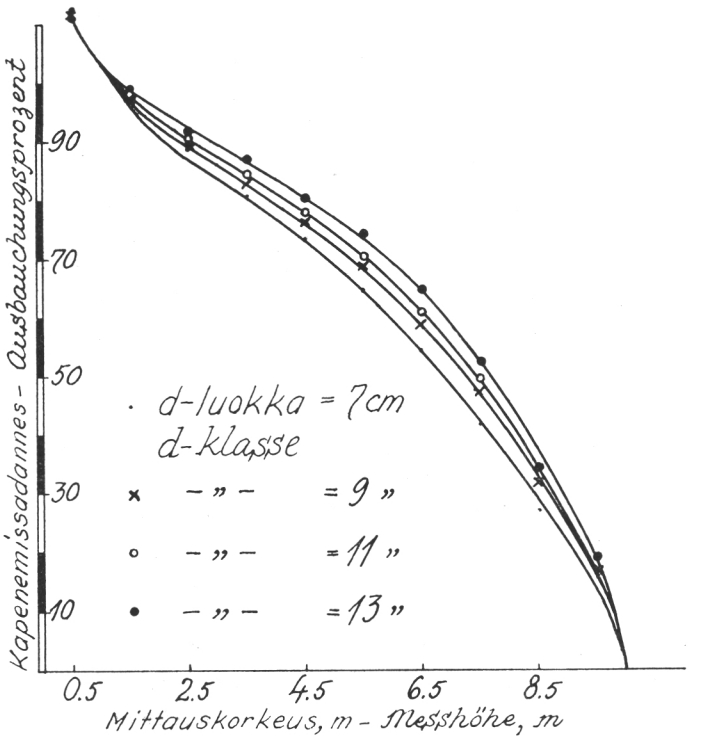
Vastaavat kapenemisluokitusta koskevat tarkastelut osoittivat, että saman pituus- (luokkaväli 1 m) ja d-luokan (luokkaväli 2 cm) mutta vierekkäisten kapenemisluokkien sadannesten erot olivat keskimäärin 4—6, jos kapenemisluokkien laajuus oli 2 cm eikä aivan tyviosaa otettu huomioon. Rinnankorkeuden läheisyydessäkin erot olivat yleensä 1—3 %. Tämä toteamus antoi aiheen lisätutkimuksiin siitä, oliko kapenemisluokkien laajuudeksi valittava Ilvessalon käyttämä 1 cm. Niin kuin edellä on mainittu, moneen luokkaan olisi tällöin kertynyt hyvin vähäinen koepuumäärä. Luokituksen ratkaisuun pyrittiin mm. graafisesti, mutta myös tämä menetelmä havaittiin liian epäluotettavaksi. Kun toisaalta d-luokituksessa päätettiin soveltaa 2 cm:n luokkaväliä ja kapenemisen mittaaminen tai arvioi-

minen samalla tarkkuudella tarjosi ilmeisiä käytännöllisiä etuja, päätettiin soveltaa samaa luokkaväliä myös kapenemisluokituksessa. Luokitukseen tehtiin kuitenkin se pieni, jo aineiston esittelyssä mainittu poikkeus, että pienimpään kapenemisluokkaan luettiin kaikki sellaiset puut, joiden kapeneminen oli enintään 2.5 cm. Tarkastelun yhteydessä ilmeni edelleen, että aineiston määrä oli suuremmissa kapenemisluokissa siksi vähäinen, että koepuiden ryhmittelyssä edelleen d-luokkiin oli rajoituttava kolmeen pienimpään kapenemisluokkaan, alle 2.5, 2.6—4.5 ja 4.6—6.5 cm. Mainittuihin kolmeen kapenemisluokkaan kuuluukin II:n valtakunnan metsien inventoinnin mukaan pääosa, 86.5 %, männyistä (vrt. Ilvessalo 1947, s. 19).

Pituusluokituksen perusteita tutkittiin yksinomaan tutkimusaineistoon nojautuen sekä numeerisesti että graafisesti. Voitiin todeta, että kapenemissadannesten erot 1 m:n runkopituudella vaihtelivat yleisimmin esiintyvien kapenemisluokkien d-luokissa paljon. Tyvilaajenemaa lukuun ottamatta erot olivat rungon ala- ja keskiosissa verraten korkealle selvästi pienempiä kuin aivan latvassa. Ala- ja keskiosissa erot olivat 8—11 m:n pituisissa puissa keskimäärin 6—10 % sekä yli 12 m:n pituisissa n. 2—5 %. Latvaosassa erot olivat aina suurempia, keskimäärin 9—12 %. Erot ovat hyvin huomattavia, mutta saman suuruista vaihtelua voitiin todeta esiintyvän myös likimäärin yhtä pitkien, rinnankorkeudelta saman paksuisten ja 6 m:n korkeudelle yhtä paljon kapenevien runkojen vastaavien mittauskorkeuksien kapenemissadannnesten välillä, lähinnä rungon latvaosissa. Voitiin päätellä, että mikäli pituusluokituksessa sovellettaisiin Ilvessalon käyttämää 1 m:n luokkaväliä, ei eri mittauskorkeuksien kapenemissadannesten vaihtelu voinut aiheutua yksinomaan eikä ehkä suurelta osaltakaan ± 0.5 m:n suuruisesta pituuden vaihtelusta. Lisäksi todettiin, että pääosassa mittauskorkeuksia vaihtelu oli vain ± 2—3 % keskiarvoon verrattuna, joten keskiarvojen laskentaa voitiin puoltaa ilman korjauslaskelmia. Luokkaväliksi valittiin siten 1 m. Suppeamman pituusluokituksen soveltaminen olisi johtanut aineiston ryhmittämiseen niin moniin luokkiin, että runkoja olisi kertynyt niihin usein hyvin pieni määrä. Pituusluokituksessa 1 m on lisäksi yleisesti sovellettu luokkaväli.

Vertailun vuoksi mainittakoon, että myös mm. Jonson (1910, 1911) on käyttänyt 1 m:n luokkaväliä kapenemissarjojensa luokittelussa. Laajemmankin luokkavälin soveltaminen on katsottu mahdolliseksi (esim. Schwappach 1905; Eide ja Langsaeter 1928—30). Toisaalta ainakin Petterson (1926, s. 113) on pitänyt 1 m:n luokkaväliä liian laajana. Hän hyväksyi aineistonsa eri pituusluokkiin vain sellaiset puut, joiden pituus erosi ko. pituusluokan keskuksesta enintään ± 1 dm.

Kapenemissarjojen varsinainen laadinta aloitettiin ryhmittämällä koepuut mainittujen kolmen tunnuksen mukaisiin ryhmiin. Näin muodostetuille koepuuryhmille laskettiin eri mittauskorkeuksien



Kuva 1. Esimerkki pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen ensimmäisestä tasoitusvaiheesta. Pituusluokka 10 m, kapenemisluokka 2.6—4.5 cm, d-luokat 7, 9, 11 ja 13 cm.

Abb. 1. Ein Beispiel über die erste Ausgleichungsphase der auf die Höhe, die Ausbauchung und den Brusthöhendurchmesser aufgebauten Ausbauchungsreihen. Höhenklasse 10 m, Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm, d-klassen 7, 9, 11 und 13 cm.

(vrt. s. 13) keskimääräiset kapenemissadannekset. Laskenta suoritettiin sadanneksen kymmenesosan tarkkuudella.

Mainitulla tavalla saadut keskimääräiset kapenemissadannekset tasoitettiin graafisesti, minkä menetelmän käyttöön oli päädytty aiemmin (s. 25) esitetyn tarkastelun perusteella. Graafinen tasoitus suoritettiin Ilvessalon (1937 a) käyttämää kaksivaiheista menetelmää soveltaen. Kuvat 1 ja 2 valaisevat käytettyä tasoitusmenetelmää erään aineistoon kuuluvan luokan osalta. Esimerkiksi on otettu yhden pituusluokan sellainen kapenemisluokka, jossa on erotettu neljä d-luokkaa.

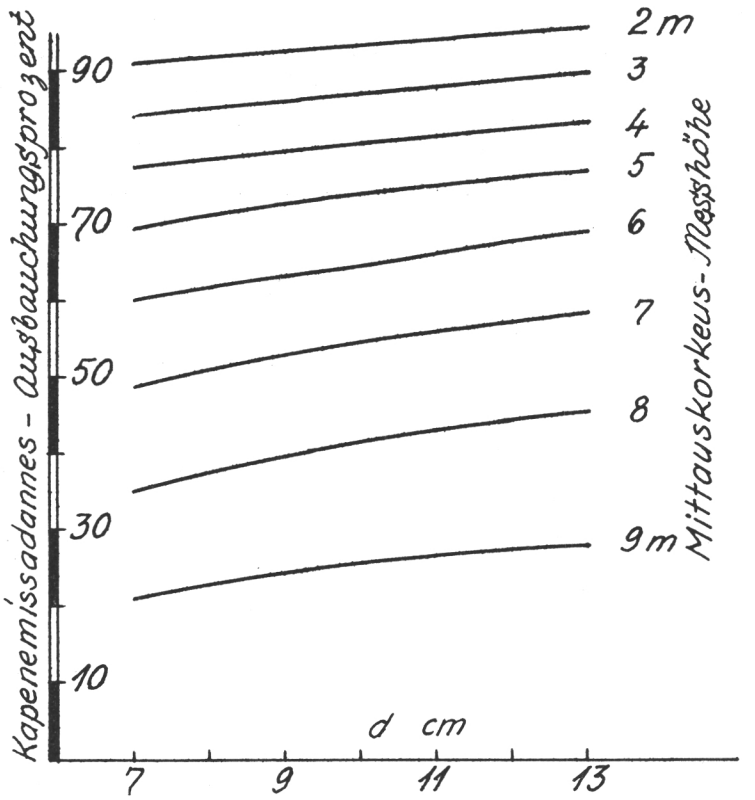
Kuvasta 1 nähdään, että kunkin d-luokan keskimääräiset kapenemissadannekset on sijoitettu pisteinä akselistoon, jossa abskissa-akseli kuvaa puun pituutta ja ordinaatta-akseli kapenemissadanneksia. Kuvasta nähdään edelleen, että graafinen tasoitus on johtanut esitetyssä esimerkissä

hyvin säännöllisiin keskimääräiskuvaajiin. Koska laadittujen sarjojen lukumäärä kaikkiaan oli suuri ja koepuiden lukumäärä vaihteli sarjoittain ja satunnaispoikkeamien esiintyminen oli erilaista jne., eivät eri mittauskorkeuksien keskimääräiset kapenemissadannekset luonnollisesti sattuneet aina yhtä säännöllisesti tasoitusviivalle kuin kuvassa 1. Tarkastelemalla määrällisten läpimittojen jakaantumia ja keskiarvoja etenkin rinnankorkeudella ja 6 m:n korkeudella voitiin yleensä saada luotettavaa tukea yksityisten d-luokkien tasoituskäyrien piirtämiseen. Suoritettujen ratkaisujen merkitystä voitiin lisäksi tutkia toisen tasoitusvaiheen yhteydessä samoin kuin näiden molempien ns. perustasoitusten täydennykseksi suoritetussa lisätasoitusvaiheessa.

Kuvasta 1 ilmenee, että ensimmäisessä tasoitusvaiheessa piirretyistä kuvaajista voitiin lukea, tosin vielä jossain määrin epävarmoina pidettävät, kaikkien ko. d-luokkien kapenemissadannekset miltä halutulta korkeudelta tahansa. Tässä vaiheessa päätettiin luopua tarkastelemasta rinnankorkeuden alapuolisia kapenemissadanneksia, koska 0.5 m:n mittauskorkeuden keskimääräisten sadannesten vaihtelu ei ollut luokittain niin säännöllistä, että tasoitusta olisi voitu pitää tällä korkeudella riittävän luotettavana. Jatkotarkastelu rajoitettiin metrin välein sijaitsevien mittauskorkeuksien kapenemissadanneksiin 2 m:n korkeudelta alkaen. Ensimmäisen tasoitusvaiheen jälkeen luettiin sadannekset mainituilta korkeuksilta ja siirrettiin uuteen akselistoon, jossa toinen tasoitusvaihe tapahtui.

Kuva 2 valaisee toista tasoitusvaihetta esitetyn esimerkin osalta. Nähdään, että uusi tasoitus on johtanut hyvin suoraviivaisiin kuvaajiin. Tämä aiheutui osittain luokkien välisestä riippuvuudesta, osittain myös käytännöllisistä seikoista. Jos ensimmäisessä tasoitusvaiheessa olisi sovellettu suurta mittakaavaa, olisivat luokkien väliset erot varmaan tulleet esille yksityiskohtaisemmin. Tällainen tasoitus olisi ollut kuitenkin hyvin hankalaa ja usein epävarmaakin, eikä siten olisi voitu saada varmasti esiin kovin pieniä sarjojen välisiä eroja. Tästä oli seurauksena, että sarjojen välit muodostuivat vastaavien mittauskorkeuksien sadannesten erojen pienetessä likimäärin yhtäsuuriksi. Samoin on kuvassa 2 suoritetun tasoituksen laita. Kun kuvattu menetelmä osoittautui tarkoitustaan vastaavaksi, käytettiin sitä kaikkien yksityisten sarjojen laadinnassa. Kapenemissadannekset saatiin siten, jäljempänä esitettävän täydennystasoituksen aiheuttamia vähäisiä muutoksia lukuun ottamatta, lopullisina toisen tasoitusvaiheen jälkeen ja merkittiin luokituksen mukaisesti ryhmittäen väliaikaistaulukkoihin k o k o n a i s l u k u i n a.

Edellä esitettyä varsinaista tasoitusta täydennettiin ryhmittämällä sarjat vielä edelleen ja tutkimalla tällöin todettavia sarjojen välisiä eroja. Ensin ryhmitettiin samaan kapenemisluokkaan kuuluvat sarjat pituus- ja d-luokan mukaan. Toiseksi sarjat ryhmitettiin kapenemis- ja d-luokkien



Kuva 2. Esimerkki pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen toisesta tasoitusvaiheesta. Pituusluokka 10 m, kapenemisluokka 2.6—4.5 cm, d-luokat 7, 9, 11 ja 13 cm.

Abb. 2. Ein Beispiel über die zweite Ausgleichungsphase der auf die Höhe, die Ausbauchung und den Brusthöhendurchmesser aufgebauten Ausbauchungsreihen. Höhenklasse 10 m, Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm, d-klassen 7, 9, 11 und 13 cm.

puitteissa pituuden mukaan. Sarjojen eroja ja keskimääräistä riippuvuutta tutkittiin sekä numeerisesti että graafisesti. Samalla tarkasteltiin aineiston ominaisuuksia, ennen kaikkea kapenemisen ja rinnankorkeusläpimitan keskiarvoja eri luokissa. Tarkastelun perusteella voitiin poistaa joukko eräiden vierekkäisten sarjojen, yleensä kuitenkin vain sarjojen yksittäisten sadannesten, välisiä epäsäännöllisyyksiä.

Lähinnä edellä esitetyn varsinaisen tasoituksen ensimmäisen vaiheen tueksi suoritettiin lisäksi tutkimuksia käännepisteen paikasta ja Lappi-Seppälän (1936, s. 11) määrittämien ns. rungon tyvikäyrän ja varsinaisen runkokäyrän välisestä riippuvuudesta. Käännepisteen paikan määrittämisessä sovellettiin ensin Lappi-Seppälän (mt., s. 18)

esittämää perättäisten mittauskorkeuksien läpimittojen erotuksiin perustuvaa menetelmää. Sitä sovellettaessa käännepisteen paikka määräytyy niiden mittauskorkeuksien välille, missä perättäisten mittauskorkeuksien läpimittojen erotus on pienin. Seuraavassa asetelmassa esitetään esimerkkejä mainitulla tavalla määritetystä käännepisteen keskimääräisestä paikasta eräissä pituusluokissa. Määrittämisessä on nojauduttu tutkimusaineiston kolmen pienimmän kapenemisluokan koepuihin.

Pituusluokka, m	13	15	17	19	22
Käännepisteen paikkaa rajoittavat korkeudet, m	4—6	4—6	6—8	6—8	6—8

Asetelman keskimääräiset luvut osoittavat, että käännepiste sijaitsee yleensä verraten korkealla ja siirtyy puun pituuden suuretessa vähitellen ylöspäin (vrt. Lappi-Seppälä mt., s. 21—22). Mikäli käännepisteen paikaksi oletettaisiin esitettyjen rajojen puoliväli, sijaitsisi se keskimäärin runkopituudella, joka on n. 30—40 % koko puun pituudesta tyvestä lukien. Saatu tulos merkitsee, että rinnankorkeusläpimitta sijaitsee keskimäärin tarkasteltuna aina tyvilaajenemalla, kuten mm. Osara (Hildén 1926), Lönnroth (1927) ja Lappi-Seppälä (1936) ovat jo varhemmin esittäneet. Mainittakoon edelleen, että Lönnroth (mt., s. 19) esittää käännepisteen korkeudeksi kuorellisessa männyssä 0.28 puun pituudesta tyvestä lukien. Lappi-Seppälän (mt., s. 21) mukaan käännepiste sijaitsee kookkaalla kuorettomalla (vrt. mt., s. 32) männyllä useimmiten 3—6 m:n korkeudella.

Käännepisteen paikkaa ja tyvilaajeneman muotoa tutkittiin myös graafisesti. Tällöin voitiin todeta, että vaikkakin tyvilaajenema ulottui yleensä rinnankorkeuden yläpuolelle, niin sen voimakkuus ja käytännöllinen merkitys pieneni mainitun korkeuden yläpuolella hyvin pian melkoisen vähäiseksi (vrt. myös Lappi-Seppälä 1936, s. 34—35). Siten kuorellisen männyn runkomuoto muistuttaa rinnankorkeudelta lähtien usein rungon puolivälin tienoille likimäärin suoraa viivaa, mutta esim. lievästi kaareva paraabeli kuvaisi runkomuotoa mainitulta väliltä todennäköisesti paremmin kuin suora viiva. Rungon ala- ja keskiosan suoraviivaisuudesta tehty havainto näytti edelleen vahvistuvan puun pituuden ja kapenemisen, osittain myös läpimitan suuretessa (vrt. Edgren-Nylinder 1950, s. 14).

Lappi-Seppälän (1936, s. 11) määrittämien rungon tyvikäyrän ja varsinaisen runkokäyrän riippuvuutta tutkittiin hänen (mt., s. 29—30) käyttämäänsä menetelmää soveltaen. Tutkimuksissaan Lappi-Seppälä on muodostanut suhteet $d_{0.05\,h} : d_{0.25\,h}$, $d_{0.5\,h} : d_{0.25\,h}$ ja $d_{0.75\,h} : d_{0.25\,h}$. Koska tutkimusaineiston koepuiden alin läpimitta oli mitattu 0.5 m:n korkeudelta, muodostettiin ensiksi mainitun suhteen asemesta suhde $d_{0.5} : d_{0.25\,h}$.

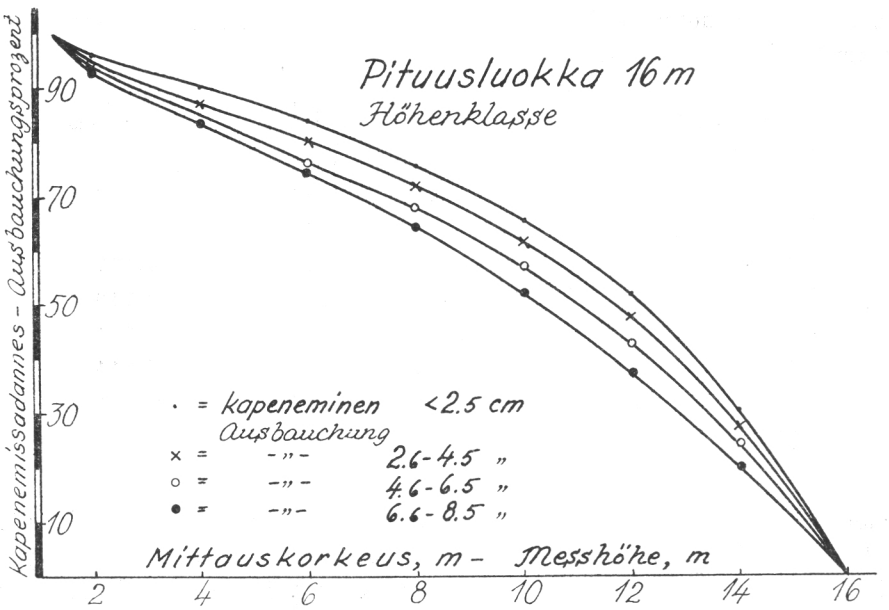
Kolmesta pituusluokasta, 16, 20 ja 24 m, poimittujen 180 koepuun keskimääräiset tulokset nähdään seuraavasta asetelmasta.

$d_{0.5} : d_{0.25\,h}$	$d_{0.5\,h} : d_{0.25\,h}$	$d_{0.75\,h} : d_{0.25\,h}$
1.11—1.15	0.828	0.480
1.16—1.20	0.815	0.560
1.21—1.25	0.823	0.545
1.26—1.30	0.829	0.557
1.31—1.35	0.819	0.540
1.36—1.40	0.820	0.521
1.41—1.45	0.806	0.544
1.46—1.50	0.807	0.514
1.51—1.55	0.838	0.549

Tuloksista ilmenee, ettei mainitulla tavalla muodostettujen suhdelukujen perusteella voida päätellä, onko tyvikäyrän ja varsinaisen runkokäyrän välillä riippuvuutta, joka kyllä ilmenee Lappi-Seppälän (mt., s. 29—30) esittämissä kuorettoman männyn tuloksissa. Syynä saattaa olla osittain se, että $d_{0.5}$ on liian ylhäältä mitattu läpimitta. Todennäköisempää on kuitenkin, että syynä on tutkimusaineiston rakenne. Kapenemisen suuretessa suurenee myös rinnankorkeusläpimitta ja koska muodostettujen suhteiden arvot riippuvat myös ko. läpimittojen suuruudesta, on tuloksiin ilmeisesti vaikuttanut tutkimusaineiston koepuiden jakaantuminen eri kapenemis- ja d-luokkiin. Todettujen syiden ja niiden vaikutuksen poistamisen lähempi tarkastelu on siihen vaadittavan esityksen laajuuden takia sivuutettava tässä tutkimuksessa. Suoritetut erikoistutkimukset selvensivät kuitenkin osaltaan männyn keskimääräistä runkomuotoa ja olivat merkittävänä tukena tasoituksia suoritettaessa.

Pituus ja kapeneminen tunnuksina

Otsikossa mainittuihin samoin kuin jäljempänä esitettäviin muihin tunnuksiin perustuvien kapenemissarjojen laadinnassa sovellettiin pääosiltaan edellä esitettyjä menetelmiä. Pituuteen ja kapenemiseen perustuvien sarjojen laadinta aloitettiin siis ryhmittämällä kunkin pituusluokan koepuut kapenemisluokkiin ja laskemalla vastaavien mittauskorkeuksien keskimääräiset kapenemissadannekset. Sarjat tasoitettiin edellä esitettyä kaksivaiheista menetelmää ja sen avulla saatujen kapenemissadannesten perusteella suoritettua täydennystasoitusta soveltaen. d-luokittaisten sarjojen asemesta pisteet kuvasivat kapenemisluokittaisia keskimääräissarjoja. Kuvaa 1 vastaavana esimerkkinä esitetään kuvassa 3 eräästä pituusluo-



Kuva 3. Esimerkki pituuteen ja kapenemiseen perustuvien kapenemissarjojen ensimmäisestä tasoitusvaiheesta.

Abb. 3. Ein Beispiel über die erste Ausgleichungsphase der auf die Höhe und die Ausbauchung aufgebauten Ausbauchungsreihen.

kasta muodostettujen neljän kapenemisluokan keskimääräissarjojen ensimmäinen tasoitusvaihe.

Esitetyllä tavalla kahden tasoitusvaiheen jälkeen saadut kapenemissadannekset ryhmitettiin vielä kunkin kapenemisluokan puitteissa rungon pituuden mukaan. Sarjojen eroja ja keskinäistä riippuvuutta tutkittiin kuten edelläkin sekä numeerisesti että graafisesti.

Pituus ja rinnankorkeusläpimitta tunnuksina

Pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinta muodostui edellisiin verrattuna monessa suhteessa toisenluonteiseksi. Sarjojen laadinta aloitettiin kyllä samalla tavalla. Koepuuaineisto ryhmitettiin pituusluokittain d-luokan mukaan, vastaavien mittauskorkeuksien kapenemissadannekset laskettiin yhteen ja summalukujen sekä koepuiden lukumäärien perusteella määritettiin keskimääräiset kapenemissadannekset. Mutta kun laskenta oli suoritettu useista pituusluokista, voitiin vakuuttavasti todeta, ettei aiemmin sovellettu menetelmä ainakaan sellaisenaan ollut käyttökelpoinen nyt kyseessä olevien sarjojen laadinnassa. Voitiin näet todeta, että tietystä pituusluokasta muodostettujen d-luokkien

eri mittauskorkeuksien keskimääräisten kapenemissadannesten ja d-luokan välillä ei ilmennyt ainakaan selvää riippuvuutta, jollaista kuvien 1 ja 2 perusteella voitiin todeta ko. tunnusten mukaista luokittelua sovellettaessa. Edelleen tietyn pituusluokan kaikki d-luokittaiset sarjat ikään kuin kasaantuivat yhteen. Tämä havainto oli osittain yhtäpitävä Burckhardtin (1856) ja Mitscherlichin (1939) tutkimustulosten kanssa, joiden mukaan d-luokittaisten sarjojen vaihtelu pituusluokan keskimääräissarjan ympärillä on verraten suppeaa. Toisaalta esim. Mitscherlichin (mt., s. 9) mukaan d-luokittaisten sarjojen välillä ilmenee selvä riippuvuus.

Eri maissa ja erilaisin perustein kerättyjen aineistojen rakenne voi luonnollisesti erota niin paljon, ettei samanlaisten menetelmien soveltaminen ole aina mahdollista. Tällainen otaksuma nyt kysymyksessä olevassa tapauksessa ei kuitenkaan vaikuttanut perustellulta. Kun pituuteen ja läpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinnan mahdollisuuksien selvittäminen oli etenkin käytännön kannalta tarkastellen toivottavaa, jatkettiin tarkastelua edelleen. Jatkotutkimusten suorittamista suunniteltiin useista eri perusteista lähtien. Edullisimmaksi muodostui seuraavassa esitetty sarjojen laadintatapa.

Ensiksi kiinnitettiin huomiota edellä ensimmäisinä laadittuihin, pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuviin kapenemissarjoihin. Kuvan 1 mukaisesti d-luokittaisten sarjojen välillä ilmeni järjestelmällisiä eroja, jotka tosin asteittain pienenivät pituus- ja d-luokan suuretessa. Saman pituusluokan eri kapenemisluokkiin, yleensä kuitenkin vierekkäisiin, kuuluvien saman d-luokan sarjojen väliset erot olivat huomattavasti suuremmat ja ainakin pintapuolisesti tarkastellen yleensä merkittävän suuret. Toisaalta saman pituus- ja kapenemisluokan d-luokittaisten sarjojen keskinäiset erot olivat likimäärin yhtä suuret, keskimäärin n. 1 %. Voitiin siis otaksua, että vaikkakin suurimmissa kapenemisluokissa, joista aineiston pienuuden vuoksi ei ollut laadittu d-luokittaisia sarjoja, saattoi esiintyä tiettyyn d-luokkaan kuuluvia puita, niin kaikkien samaan d-luokkaan kuuluvien koepuiden yhdistämisen jälkeen vierekkäisten d-luokkien sarjojen välillä myös ilmenisi säännöllisiä eroja. Niin kuin edellä on mainittu, suoritetut yhdistelyt eivät johtaneet mainitunlaisiin eroihin ainakaan merkittävässä määrin.

Toisena tarkastelukohteena oli tutkimusaineisto. Voitiin todeta, että pääosa kokeeksi yhdistetyistä eri d-luokkiin kuuluvista koepuista oli kertynyt yleensä yhdestä tai kahdesta kapenemisluokasta. Vierekkäisten d-luokkien suhteessa havaittiin kyllä usein tiettyä säännöllisyyttä, mutta ei suinkaan aina. Tähän seikkaan kiinnitettiin huomiota jo aineiston esittelyn yhteydessä. Tutkimusaineiston keruussa oli ymmärrettävistä syistä pyritty saamaan koepuita mahdollisimman monesta pituus- ja kapenemisluokasta ja niiden puitteissa kerätty edelleen mahdollisimman vaihtelevanpaksuisia

puita. Kapenemisluokituksen poistaminen johti siten pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinnan kannalta epäedullisien koepuuryhmien muodostumiseen.

Edellisessä esitetyn tarkastelun yhteydessä todettiin kuitenkin eräs käyttökelpoinen sarjojen laadinnan mahdollisuus, joka sitten voitiinkin toteuttaa, joskin molempiin edellä esitettyihin mahdollisuuksiin verrattuna huomattavasti suppeampana. Sarjojen laadintatapa esitetään lyhyesti seuraavassa.

Pituuteen ja läpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinnassa nojauduttiin pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuviin sarjoihin. Kapenemisen eliminoimiseksi painotettiin eri kapenemisluokista muodostettuja saman d-luokan sarjoja nimenomaan sellaisilla luvuilla, joiden käyttö oli perusteltavissa laajojen alojen puitteissa. Ainoina mahdollisina pidettiin lukuja, joiden mukaisesti koepuut jakaantuivat vastaaviin kapenemisluokkiin jossakin laajassa aineistossa. Edullisimmaksi aineistoksi katsottiin III:n valtakunnan metsien inventoinnin koealaaineisto, josta kerättyjen koepuiden jakaantumia on esitetty myös aineiston tarkastelun yhteydessä. Jo kerätyn aineiston täydentäminen katsottiin kuitenkin aiheelliseksi.

Kun laadinnan mahdollisuuksien tarkastelussa ilmeni, että maan etelä- ja pohjoispuoliskon metsien erilaisuuden johdosta saattoi ilmetä vaikeuksia tarvittavien punnusten määrittämisessä, rajoitettiin sarjojen laadinta eteläpuoliskoon. Uutta lisäaineistoa kerättiin Satakunnan, Etelä-Karjalan ja Keski-Pohjanmaan metsänhoitolautakuntien alueilta mitatuista koepuista yhteensä 3 950 runkoa. Niin kuin edellä on mainittu, aiempi vastaava aineisto, yhteensä 3 134 runkoa, oli kerätty Itä-Hämeen ja Pohjois-Savon metsänhoitolautakuntien alueilta.

Punnusten määrittämiseen käytettävissä olleiden koepuiden suuresta lukumäärästä huolimatta puiden koon vaihtelu oli mainittujen metsänhoitolautakuntien alueilla niin laajaa, että yksityisiin pituus- ja d-luokkiin kertyi usein vain muutamia kymmeniä, toisinaan vain yksittäisiä koepuita. Suppeissa puitteissa tehty vierekkäisten pituus- ja d-luokkien koepuumäärien yhdistäminen katsottiinkin aiheelliseksi, jotta pituus- ja d-luokissa edelleen erotettuihin kapenemisluokkiin saatiin kertymään suuremmat ja ilmeisesti luotettavammat koepuumäärät. Yhdistelyn jälkeen laskettiin sadanneslukuina ilmaistuja jakaantumia, joiden katsottiin osoittavan eri kapenemisluokkiin kuuluvien puiden likimääräiset osuudet tarkastelluissa pituus- ja d-luokissa. Seuraavassa asetelmassa esitetään esimerkkinä 12—15 m:n pituisten ja rinnankorkeudelta 10—14 cm:n vahvuisten puiden kapenemista luonnehtiva jakaantuma:

kapenemisluokka, cm	1—2	3—4	5—6	7+
osuus koepuiden lukumäärästä, %	15	70	15	. [1]

[1]) < 0.5 %.

Taulukko 7. Esimerkki pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvista kapenemissarjoista. Pituusluokka 17 m.
Übersicht 7. Ein Beispiel von den auf die Höhe und den Brusthöhendurchmesser gestützten Ausbauchungsreihen. Höhenklasse 17 m.

d-luokka, cm *d-klasse, cm*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*						
	2	4	6	8	10	12	14
	Kapenemissadannes — *Ausbauchungsprozent*						
13	94	85	78	71	62	50	36
15	94	86	79	72	63	51	36
17	95	87	80	72	63	51	36
19	95	87	80	73	64	51	36
21	95	86	79	72	63	50	36

Luotettavimmiksi katsottuja sadannesjakaantumia punnuksina käyttäen laskettiin eräissä pituusluokissa useita pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvia kapenemissarjoja. Sarjat tasoitettiin graafisesti pituusluokittain. Lisäksi suoritettiin samanlainen täydennystasoitus kuin aiemmin esitettyjen sarjojen laadinnassa. Pituuteen ja läpimittaan perustuvia sarjoja laadittiin kuudesta, 13—18 m:n, pituusluokasta, joissa läpimittaluokat vaihtelivat pituusluokasta riippuen 9:stä 25:een cm:iin. Taulukossa 7 esitetään esimerkkinä 17 m:n pituusluokasta muodostetut d-luokittaiset kapenemissarjat.

Taulukossa esitettyjä kapenemissarjoja tarkasteltaessa ilmenee, että läpimitan suuretessa sarjojen sadannekset aluksi hieman suurenevat, mutta sitten tasaantuvat ja lopuksi pienenevät, lukuun ottamatta aivan tyveä ja latvanhuippua. Tämä viittaa d-luokittaisten sarjojen aiemmin (s. 35) mainittuun »kasaantumiseen», mikä vahvistaa mm. Mitscherlichin (1939, s. 9) toteamaa d-luokittaisten sarjojen suppeaa vaihtelua ko. pituusluokan keskimääräissarjan ympärillä. Saatu tulos erosi kuitenkin selvästi aiemmin yksinomaan tutkimusaineiston avulla saadusta tuloksesta ja oli lisäksi täsmällisemmin perusteltavissa.

Pituus, rinnankorkeusläpimitta ja tuoreen latvuksen alarajan korkeus tunnuksina

Latvussuhteiden yhdistäminen puun runkomuodon kuvaamiseen on kauan esiintynyt ajatus. Niinpä mm. Baur (1891, s. 176—177) mainitsee, että jo vuonna 1800 ylimetsänhoitaja Paulsen esittäessään ilmeisesti ensimmäisenä muotolukujen käyttöä sovelsi luokitusperusteena lehtipuille latvuksen pituutta. Puun latvuksen merkitys tuli edelleen selvästi esiin runkomuodon muodostumista käsittelevissä teorioissa (Schwendener 1874; Metzger 1894; Jaccard 1919; Tirén 1928 b). Myös

yksinomaan runkomuodon määrittämiseen pyrittäessä latvuksen merkitys puun runkomuotoon vaikuttavana tekijänä esiintyi lukuisissa tutkimuksissa selvästi (Schiffel 1899; Jonson 1912; Petterson 1925; Lappi-Seppälä 1936, 1952; Näslund 1947).

Tunnettua on, ettei esim. Ruotsissa Jonsonin (1912) myös käytännön tarkoituksia varten kuutioimistaulukoiden yhteydessä esittämä ns. muotopistemenetelmä osoittautunut riittävän luotettavaksi (vrt. Mattson 1917; Petrini 1919). Ruotsissa myöhemmin yleisen käytön saaneissa Näslundin (1940, 1947) muotoluku- ja kuutioimisfunktioissa sekä niihin perustuvissa kuutioimistaulukoissa (Näslund-Hagberg 1950) onkin käytetty muodon tunnuksena vihreän latvuksen pituuden sadannessuhdetta puun pituuteen ja tuoreen latvuksen alarajan korkeutta (Näslund 1947, s. 13—14). Voidaan todeta, että latvuksen pituuden suurentuminen kuvastuu mainittujen tunnusten välityksellä runkomuodon täyteläisyyden pienentymisenä ja latvuksen pituuden pienentyminen runkomuodon täyteläisyyden lisääntymisenä (vrt. myös mt., s. 36—37).

Esitetty myönteinen käsitys latvussuhteiden merkityksestä runkomuodon kuvaamisessa antoi aiheen tarkasteluun, oliko jotain latvussuhteita kuvaavaa tunnusta käytetty perusteena myös kapenemissarjojen laadinnassa. Suoritetuissa tarkasteluissa ei havaittu esimerkkiä latvussuhteisiin perustuvista kapenemissarjoista. Latvussuhteiden välillistä käyttöä esiintyi edellä jo mainitussa Jonsonin (1912) muotopistemenetelmässä. Lappi-Seppälä (1936, s. 58) on ehdottanut vihreän latvuksen suhteellista pituutta yhdeksi tunnukseksi kuutioimis- ja kapenemistaulukoiden laadinnassa ja, niin kuin aiemmin mainittiin, Näslund (1940, 1947) on sitä käyttänyt tuoreen latvuksen alarajan korkeuden ohella. Edelleen mainittakoon Schwappachin (1905, s. 31—34) tutkimukset rinnankorkeusläpimitan, Schiffelin (1899) muotosuhteen ja latvuksen suhteellisen pituuden vaihtelusta ja keskinäisestä riippuvuudesta.

Edellisessä mainituista latvussuhteisiin perustuvista tunnuksista valittiin lähemmin tarkasteltavaksi tuoreen latvuksen alarajan korkeus. Muiksi tunnuksiksi valittiin pituus ja rinnankorkeusläpimitta. Kapenemissarjojen laadintaa varten muodostettiin mainittujen kolmen tunnuksen mukaisesti ryhmitettyjä koepuueriä ja laskettiin eri mittauskorkeuksien keskimääräiset kapenemissadannekset samalla tavoin ja samanlaisia luokkavälejä käyttäen kuin pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan tai pituuteen ja kapenemiseen perustuvia sarjoja laadittaessa. Latvuksen alarajan korkeudessa luokkaväli oli yleensä sama kuin pituusluokituksessa, siis 1 m, mutta kokeilumielessä sekä osittain koepuiden vähäisen lukumäärän vuoksi eräissä luokissa käytettiin myös 2—3 m:n luokkaväliä. Sarjojen laadinnassa päästiin kuitenkin tyydyttävään ratkaisuun vain muutamassa pituusluokassa, joten myös laskennan täydennyksenä käytetty graafinen tasoitus

Taulukko 8. Esimerkki pituuteen, rinnankorkeusläpimittaan ja tuoreen latvuksen alarajan korkeuteen perustuvista kapenemissarjoista. Pituusluokka 16 m, d-luokka 15 cm.

Übersicht 8. Ein Beispiel für die auf die Höhe, den Brusthöhendurchmesser und die Höhe der Untergrenze der grünen Krone begründeten Ausbauchungsreihen. Höhenklasse 16 m, d-klasse 15 cm.

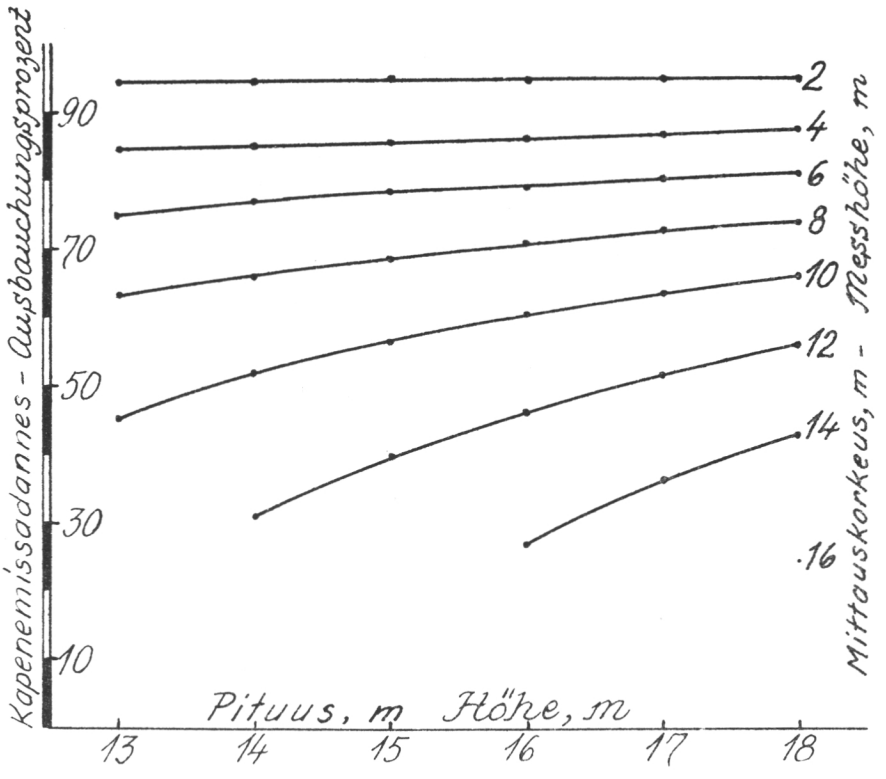
Tuoreen latvuksen alarajan korkeus, m *Höhe der Untergrenze der grünen Krone, m*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*						
	2	4	6	8	10	12	14
	Kapenemissadannes — *Ausbauchungsprozent*						
— 8.5	95	88	81	72	61	44	25
8.6— 9.5	95	88	81	72	62	46	26
9.6—10.5	95	88	81	72	62	47	28
10.6—11.5	95	88	81	72	62	49	29
11.6—	95	88	81	72	63	50	30

suoritettiin vain mainituissa tapauksissa. Taulukossa 8 esitetään esimerkkinä eräästä pituus- ja d-luokasta muodostetut kapenemissarjat. Esimerkiksi on valittu sellainen luokka, jossa lopullisten tulosten edellyttämää graafisen tasoituksen suorittamista pidettiin luotettavimpana.

Taulukossa 8 esitettyjä kapenemissarjoja tarkasteltaessa havaitaan, että sovellettujen ns. latvusluokkien kapenemissadannekset ovat rungon tyvi- ja keskiosissa samoja. Myös muissa tutkituissa luokissa sadannekset olivat likimäärin yhtäsuuret (vrt. myös Lappi-Seppälä 1936, s. 28). Eroja ilmeni kylläkin usein keskiarvon molemmin puolin, mutta niiden ristiriitaisuuden takia ei voitu tehdä varmoja päätelmiä rungon näiden osien suhteen. Rungon latvaosissa ja samalla latvuksen sisässä kapenemissadannekset sen sijaan erosivat toisistaan useammin, mutta silloinkin yleensä aivan ylimmillä mittauskorkeuksilla. Taulukosta ilmenee, että sadannekset silloin keskimäärin suurenivat latvusluokan mukaan, siis tuoreen latvuksen pituuden pienetessä.

Tässä yhteydessä mainittakoon väljässä tilassa kasvaneessa »susipuumännyssä» helposti havaittava voimakas ja ikään kuin hyppäyksittäin tapahtuva kapeneminen oksakiehkurasta toiseen. Toistettakoon Jonsonin (1911, s. 295) kuvaava maininta »att de grofva kvistarna stjäla från stammen».

Suoritettujen tutkimusten yhdistely johti toteamukseen, ettei saatuja tuloksia voinut yleistää. Tuloksissa ilmenevät ristiriitaisuudet saattoivat johtua osittain siitä, että yksityisiin luokkiin kertyi usein liian vähäinen koepuumäärä. Suoritetut tarkastelut antoivat toisaalta aiheen olettaa, että runkomuodon ja latvuksen välinen riippuvuus saattoi metsikön rakenteen mukaan suuresti vaihdella. Käytettävissä oleva aineisto ei kuitenkaan ollut niin laaja, että olisi voitu suorittaa luotettavia riippuvuuslaskelmia.



Kuva 4. Pituuteen perustuvien kapenemissarjojen toinen tasoitusvaihe.
Abb. 4. Die zweite Ausbauchungsphase der auf die Höhe aufgebauten Ausbauchungsreihen.

Yhtenä latvusluokan käyttöön liittyvänä vaikeutena voinee olla latvuksen alkukohdan määrittämisen epävarmuus monessa tapauksessa, esim. arvioitaessa mistä harvahkossa olevista alaoksista siinä on lähdettävä ja erityisesti silloin, kun latvus on alaosassaan pitkälti toispuoleinen.

Pituus tunnuksena

Yksinomaan pituuteen perustuvien kapenemissarjojen laadintaa voitiin ennakoivasti pitää, niin kuin myös pituuteen ja kapenemiseen perustuvien sarjojen osalta oli asian laita, koepuiden suuren, eri suuntiin käyviä poikkeuksia tasoittelevan lukumäärän takia mahdollisena (vrt. s. 14). Aineistoa koskevien tarkastelujen perusteella tiedettiin edelleen, että kukin pituusluokka sisälsi laajan läpimittajakaantuman, vaikkakin jakaantumien muoto yksityiskohdissaan antoi aiheen useihin huomautuksiin (vrt. s. 17). Suoritetuissa koelaskelmissa (pituusluokat 13—22 m) saadut eri mittauskorkeuk-

sien keskimääräiset kapenemissadannekset muodostivat kuitenkin säännöllisiä sarjoja, kuten kuvassa 4 esitetystä esimerkistä ilmenee. Sarjojen tasoituksen suorittamisen voitiin siten katsoa olevan luotettavalla pohjalla.

Pituuteen perustuvien kapenemissarjojen laadintaa tutkittiin myös muulla tavoin kuin tutkimusaineistoon nojautuen. Perusteeksi pyrittiin löytämään jokin matemaattinen lauseke. Lisäpyrkimyksenä oli edelleen sellaisen matemaattisen lausekkeen löytäminen, jota voitaisiin käyttää muullakin tavoin kuin yksinomaan pituuteen perustuvien kapenemissarjojen laadintaan. Perusajatuksena oli kuitenkin, että ko. lausekkeen avulla määritetään eri pituusluokille kapenemissarjat. Vertailemalla saatuja sarjoja jo laadittuihin oli mahdollista tutkia sovelletun lausekkeen käyttökelpoisuutta. Tutkimuksilla pyrittiin edelleen selvittelemään matemaattisen tasoituksen mahdollisuuksia.

Tutkimukset käsittivät useita matemaattisia lausekkeita. Niistä mainittakoon lähinnä potenssilausekkeet ja lausekkeet $y = x^3$, $y = \log x$ ja $y = \cos x$. Kaikkien tarkastelussa ilmeni mielenkiintoisia yksityiskohtia, mutta minkään lausekkeen avulla ei päästy käytännön kannalta merkittäviin tuloksiin. Tästä syystä ja laajentamisen välttämiseksi tutkimusten ja niiden tulosten lähempi selostaminen sivuutetaan tässä.

Eri perustein laadittujen kapenemissarjojen vertailu

Vertailtavat kapenemissarjat

Kapenemissarjojen laadintaa koskeneiden tarkastelujen perusteella voidaan todeta, että, otettaessa huomioon yksinomaan aineiston määrä ja rakenne sekä laadinnan teknilliset edellytykset, esitetyistä viidestä vaihtoehdosta kolmen laadintaan ja keskinäiseen vertailuun on mainittujen perusvaatimusten puolesta ainakin kohtuullisessa määrin mahdollisuudet. Nämä kolme vaihtoehtoa ovat pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan, pituuteen ja kapenemiseen sekä pituuteen perustuvat kapenemissarjat. Myös pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinta todettiin mahdolliseksi, vaikkakin edellisiä suppeammissa puitteissa. Vain latvussuhteisiin nojautuvien kapenemissarjojen laadintaa ei voitaisi perustellusti puoltaa ilman lisäaineiston keruuta ja huomattavia lisätutkimuksia.

Vertailtaviksi otettiin näin ollen neljä ensin mainittua sarjaa, joiden perusteina ovat siis vielä toistuvasti mainiten seuraavat puun tunnukset:

1. pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta (merkinnät: h, d—d_6 ja d);
2. pituus ja kapeneminen (h ja d—d_6);
3. pituus ja rinnankorkeusläpimitta (h ja d);
4. pituus (h).

Seuraavassa suoritetussa vertailussa esitetään tulokset mainitussa järjestyksessä ja sarjat ilmaistaan esitettyjä merkintöjä tai järjestyslukuja käyttäen.

Vertailu eräiden tilastollisten tunnuslukujen perusteella

Tarkasteltaviksi vertailuperusteiksi on valittu kapenemissadannesten hajonta (standardipoikkeama) ja vaihteluväli, joiden tunnuslukujen tilastolliset perusteet voidaan tässä sivuuttaa.

Taulukosta 9 nähdään esimerkki kapenemissadannesten hajonnasta eri vaihtoehdoissa. Laskennassa mukana olleet koepuut on poimittu runsaan koepuumäärän käsittävästä 18 m:n pituusluokasta. Ensimmäisessä vaihto-

Taulukko 9. Esimerkki eri tunnusten mukaan ryhmitettyjen kapenemissadannesten hajonnasta. Pituusluokka 18 m.

Übersicht 9. Ein Beispiel über die Streuung der nach verschiedenen Merkmalen eingeteilten Ausbauchungsprozente. Höhenklasse 18 m.

Tunnukset *Merkmale*	Koepuiden lukumäärä *Probestämmenanzahl*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*						
		2	4	6	8	10	12	14
		Hajonta (σ), % — *Streuung* (σ), *in* %						
h, d—d_6 ja — *und* d .	33	1.8	2.4	2.6	3.0	3.6	5.2	5.5
h ja — *und* d—d_6 ..	112	2.5	3.2	3.1	3.1	3.4	4.1	5.2
h » d	46	2.2	3.6	4.6	4.6	4.7	5.9	5.8
h	187	2.3	3.3	3.6	4.0	4.6	6.0	6.6

ehdossa ovat mukana mainitun pituusluokan 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokkaan kuuluvat 23 cm:n d-luokan koepuut. Toinen vaihtoehto käsittää kaikki mainitun 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokan puut. Kolmanteen laskentavaiheeseen on poimittu kaikki ko. pituusluokan 23 cm:n d-luokkaan kuuluvat puut ja viimeinen vaihtoehto käsittää pituusluokan kaikki koepuut. Laskennan yhteydessä poistettiin kuitenkin yhteensä 10 koepuuta niissä ilmenneiden poikkeuksellisten mittauskorkeuksien takia. Taulukosta nähdään koepuiden lukumäärä kussakin laskennassa.

Taulukon tarkastelusta ilmenee, että Ilvessalon käyttämien kolmen tunnuksen yhdistelmän soveltaminen on johtanut koepuiden suhteellisesti pienestä määrästä huolimatta pienimpiin hajontalukuihin alemmilla, kapenemisen tarkastelussa käytännöllisesti tärkeimmillä mittauskorkeuksilla, mikä seikka korostaa kapenemisen huomioon ottamisen merkitystä. Siihen viittaavat myös toisessa vaihtoehdossa saadut hajontaluvut, jotka ovat pienempiä kuin kolmannen ja neljännen vaihtoehdon luvut, lukuun ottamatta 2 m:n mittauskorkeutta, jossa siinäkin erot ovat pienet. Pituuden ja rinnankorkeusläpimitan mukaan ryhmitettyjen kapenemissadannesten hajontalukuihin on vaikuttanut myös koepuiden pienehkö lukumäärä toiseen ja neljänteen vaihtoehtoon verrattuna. Lukumäärä on kuitenkin suurempi kuin ensimmäisessä vaihtoehdossa, jonka hajontaluvut ovat kaikilla mittauskorkeuksilla pienemmät, ja usein huomattavastikin pienemmät, kuin kolmannen vaihtoehdon luvut.

Kuvasta 5 nähdään esimerkki kapenemissadannesten vaihteluvälistä. Siinä pystysuorat viivat kuvaavat toiseksi esimerkiksi valitun 14 m:n pituusluokan edellisessä mainittujen neljän vaihtoehdon kapenemissadannesten vaihteluvälejä esitetyillä mittauskorkeuksilla. Havaitaan, että vaihteluväli on suppein kolmen tunnuksen mukaisesti muodostetussa luokassa ja 2 m:n mittauskorkeutta lukuun ottamatta laajin yksinomaan pituuteen perustuen muodostetussa luokassa. Vaihteluvälin suppeus ensimmäisessä vaihtoehdossa johtuu tunnusten suuremman lukumäärän ohella osittain myös



Kuva 5. Esimerkki eri tunnusten mukaan ryhmitettyjen kapenemissadannesten vaihteluvälistä. Pituusluokka 14 m, kapenemisluokka 2.6—4.5 cm ja d-luokka 11 cm.

Abb. 5. Ein Beispiel über die Weite der Variation der nach verschiedenen Merkmalen eingeteilten Ausbauchungsprozente. Höhenklasse 14 m, Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm und d-klasse 11 cm.

siitä, että nyt on valittu esimerkiksi suuren koepuumäärän käsittävä pienehkö, 11 cm:n, d-luokka. Luokan pienuus on jossain määrin myös syynä siihen, että pituuden ja läpimitan mukaisesti ryhmitettyjen kapenemissadannesten vaihteluvälit ovat 2 ja 6 m:n mittauskorkeuksilla samat ja 4, 8 ja 10 m:n korkeuksilla pienemmät kuin kolmannen vaihtoehdon vaihteluvälit.

Vertailu tarkistuslaskelmiin nojautuen

Niin kuin aiemmin on ilmennyt, muodostettiin kapenemissarjojen laadinnan mahdollisuuksia tutkittaessa esimerkeiksi eri tunnuksiin perustuvia sarjoja. Laadittujen sarjojen avulla suoritettiin tarkistuslaskelmia. Saadut tulokset muodostavat merkittävän vertailuperusteen, vaikkakin kolmannen vaihtoehdon, pituuteen ja läpimittaan perustuvien sarjojen, suppean laadinnan takia tarkistuslaskelmiin voitiin ottaa mukaan vain tiettyihin d-luokkiin kuuluvia koepuita. Vertailut tehtiin seuraavassa esitetyllä tavalla.

Taulukko 10. Esimerkkejä eri tunnuksiin perustuvien kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen keskimääräisistä eroista tutkimusaineistosta poimituissa koepuuerissä.

Übersicht 10. Beispiele über die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den mit Hilfe der auf Grund verschiedener Merkmale aufgestellten Ausbauchungsreihen gewonnenen und den wirklichen Durchmessern in einigen aus dem Untersuchungsmaterial aufgelesenen Probestämmenmengen.

Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Koepuiden lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	Kapenemissarjan tunnukset *Merkmale der Ausbauchungsreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*				
			2	4	6	10	12
			Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % *Unterschied gegenüber dem wirklichen Durchmesser im Durchschnitt, %*				
13	26	h, d—d_6 ja — *und* d.	—1.0	—2.6	—1.5	—4.5	
		h ja — *und* d—d_6 ..	—0.9	—2.9	—2.1	—2.2	
		h » d	—1.4	—4.0	—4.1	—8.1	
		h	—1.1	—3.7	—2.9	—5.6	
15	25	h, d—d_6 ja d	—0.9	+0.4	+0.1	—0.8	—3.7
		h ja d—d_6	+1.7	+1.8	+2.7	+1.1	—2.4
		h » d	+1.1	+1.1	+1.1	+1.1	—1.7
		h	+1.8	+1.7	+1.7	—1.6	—5.3
17	25	h, d—d_6 ja d	+0.7	+0.3	—0.4	—1.2	—1.6
		h ja d—d_6	+1.0	+2.2	+1.4	+0.5	+0.6
		h » d	+0.5	+0.2	—0.9	—1.2	—3.2
		h	+1.0	+1.0	+0.1	—1.6	—1.1

Tarkistuslaskelmia suoritettiin ensin tutkimusaineistosta poimittujen koepuiden avulla. Useista pituusluokista, joissa koepuut oli järjestetty kapenemis- ja d-luokan mukaan, poimittiin koepuita tasavälistä poimintaa soveltaen 10—30 kpl. Kuhunkin ryhmään pyrittiin saamaan 2—3 eri kapenemisluokkiin ja 3—4 eri d-luokkiin kuuluvia puita. Eri perustein laadittujen kapenemissarjojen sadannesten avulla määritettiin sitten kustakin koepuusta eri mittauskorkeuksien ns. lasketut läpimitat. Näitä verrattiin puu puulta vastaaviin todellisiin, mittauksiin perustuviin läpimittoihin. Lisäksi laskettiin molemmilla eri tavoilla saadut läpimitat ryhmittäin yhteen ja laskettujen läpimittojen summia verrattiin todellisten läpimittojen summiin. Näin laskien määritettiin keskimääräiset erot.

Taulukosta 10 nähdään esimerkkejä edellä esitetyllä tavalla suoritettujen tarkistuslaskelmien tuloksista. Kapenemissarjojen järjestys on sama kuin taulukossa 9. Taulukon lukujen perusteella voidaan todeta, että huomattava osa eroista on kohtuullisen pieniä, mikä viittaa esimerkiksi otettujen sarjojen laadinnan onnistumiseen. Erojen yksityiskohtainen tarkastelu osoittaa, että pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvilla sarjoilla on päästy keskimäärin pienimpiin eroihin. Lähinnä niitä ovat ehkä pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan ja sitten pituuteen ja kapenemiseen

perustuvat sarjat, joskin johtopäätösten teko näiden ja pituuteen perustuvien sarjojen keskinäisestä järjestyksestä on hieman epävarmaa, koska erot vaihtelevat suuresti sekä pituusluokittain että edelleen eri mittauskorkeuksilla. Pituuteen perustuvilla sarjoilla saatuja eroja tarkasteltaessa on myös syytä ottaa huomioon, että näitä sarjoja tuskin voidaan suositellakaan käytettäviksi yhtä pienille puuerille kuin kolmea muuta vaihtoehtoa.

Puu puulta suoritettu tarkastelu vahvisti tehtyä johtopäätöstä, että sarjojen tasoitus oli ilmeisesti onnistunut verraten hyvin. Tarkastelussa oli kyllä otettava huomioon, että tarkistuslaskelmissa mukana olleista koepuista paksuimmat kuuluivat 25 cm:n d-luokkaan. Siten koepuuryhmät saattoivat edustaa etenkin pituuteen ja kapenemiseen sekä pituuteen perustuvien kapenemissarjojen luotettavuuden kannalta tarkastellen verraten keskeisiä, siis edullisia, kapenemis- ja d-luokkia. Toisaalta voitiin todeta, että verraten pienet virheet yksityisissä kapenemissadanneksissa olisivat aiheuttaneet merkittäviä eroja, joten tarkistuslaskelmien tuloksien arvostelussa ei ollut syytä liiallisesti korostaa aineiston ominaisuuksia.

Taulukossa 11 esimerkkeinä esitettyjä yksityisiä puita koskevia tuloksia voitaneen siten pitää tyydyttävinä. Taulukosta ilmenee, kuinka kahden taulukossa 10 esitetyn pituusluokan koepuiden erojen itseisarvot eräillä mittauskorkeuksilla jakaantuvat sovellettuihin eroavuusluokkiin. Koepuiden lukumäärä on molemmissa pituusluokissa 25 ja erot on ilmaistu millimetreinä. Nähdään, että kaikilla laadituilla sarjoilla saaduista eroista huomattava osa on jäänyt pienimpään, alle 5 mm:n luokkaan, ja sinänsä täysin mahdollisia yli 1 cm:n eroja on suhteellisen vähän. Tulokset korostavat myös kapenemisluokituksen merkitystä. Varsinkin pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan (sarja 1), mutta myös pituuteen ja kapenemiseen (2) perustuvat sarjat osoittavat eniten pieniä ja vähiten suuria eroja.

Tarkasteltaessa yksityisten koepuiden erojen etumerkkejä voitiin todeta, että kaikissa vaihtoehdoissa esiintyi eroja sekä + että — suuntaan. Taulukoissa 10 ja 11 esitetyt koepuut kuuluvat kolmeen (alle 2.5, 2.6—4.5 ja 4.6—6.5 cm) kapenemisluokkaan ja neljään tai viiteen (11—25 cm) d-luokkaan. Tästä syystä johtopäätösten tekoa mahdollisesta systemaattisuudesta tarkastelluissa koepuuerissä ei pidetty täysin mahdollisena, vaan on tyydytty esittämään vain keskimääräistulokset. Kuitenkin voitiin perustellusti katsoa, etteivät ne tarkistuslaskelmat, joiden tuloksia taulukot 10 ja 11 luonnehtivat, viitanneet ainakaan merkittäviin systemaattisiin eroihin. Mutta kun tarkasteltiin pituuteen ja kapenemiseen, pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan sekä pituuteen perustuvien kapenemissarjojen luotettavuutta niiden koepuuerien perusteella, joilla tutkittiin lähinnä pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien sarjojen tasoituksen onnistumista, päädyttiin hyvin usein taulukossa 10 esitetyistä eroista poik-

Taulukko 11. Tarkistuslaskelmien tuloksia yksityisten koepuiden erojen valossa kahdessa tutkimusaineiston koepuuerässä.

Übersicht 11. Ergebnisse der Kontrollausrechnungen im Licht der Unterschiede einzelner Probestämme in zwei Probestämmengruppen des Untersuchungsmaterials.

Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Koepuiden lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	Mittauskorkeus, m *Messhöhe, m*	Ero todellisesta läpimitasta, ± mm *Unterschied von dem wirklichen Durchmesser, ± mm*	Kapenemissarja [1]) — *Ausbauchungsreihe* [1])			
				1	2	3	4
				Koepuiden jakaantuminen eron suuruuden mukaan *Einteilung der Probestämme nach der Grösse des Unterschiedes*			
15	25	4	— 5	20	16	14	14
			6—10	4	7	6	7
			11+	1	2	5	4
		6	— 5	22	19	16	17
			6—10	3	4	5	4
			11+	—	2	4	4
		10	— 5	19	17	15	13
			6—10	5	5	5	9
			11+	1	3	5	3
17	25	4	— 5	22	17	17	17
			6—10	3	7	6	6
			11+	—	1	2	2
		6	— 5	23	21	16	18
			6—10	2	4	7	6
			11+	—	—	2	1
		10	— 5	21	22	16	15
			6—10	4	3	6	7
			11+	—	—	3	3

[1]) Kapenemissarjan tunnukset, ks. s. 42. — *Merkmale der Ausbauchungsreihe, s. S. 99.*

keaviin tuloksiin. Seuraavassa asetelmassa esitetään tulokset yhdestä mainitulla perusteella suoritetusta tarkistuslaskelmasta. Laskelmassa mukana olleet 10 koepuuta on poimittu esimerkiksi valitun 15 m:n pituusluokan pienimmästä (alle 2.5 cm) kapenemisluokasta ja siinä edelleen 13 cm:n d-luokasta.

Kapenemissarja *Ausbauchungsreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*					
	2	4	6	8	10	12
	Ero keskimäärin, % — *Unterschied im Durchschnitt, %*					
1	—0.8	+0.7	—0.8	+0.4	+0.4	— 4.6
2	—0.8	—0.5	—0.8	+0.4	—1.2	— 2.2
3	—2.9	—5.0	—6.9	—5.1	—7.7	—11.1
4	—1.9	—3.9	—5.7	—6.4	—9.3	—13.5

Nähdään, että pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan (sarja 1) perustuvat sarjat ovat johtaneet hyviin ja samalla sekä pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan (3) että pituuteen (4) perustuviin sarjoihin verrattuna selvästi parempiin tuloksiin. Kun ko. kapenemisluokassa on suppea d-luokkajakaantuma, ovat kapenemisluokan keskimääräissarjan sadannekset joko samoja tai miltei samoja kuin tarkasteltavassa d-luokassa. Tämän takia keskimääräiset erot ensimmäisessä ja toisessa vaihtoehdossa ovat kolmella mittauskorkeudella samat ja poikkeavat muilla mittauskorkeuksilla toisistaan paljon vähemmän kuin ensimmäisen ja kolmannen sekä ensimmäisen ja neljännen vaihtoehdon väliset erot. Kun 13 cm:n luokan puita esiintyy yleisemmin suuremmissa, pääasiallisesti kuitenkin seuraavassa, 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokassa, luonnehtii ko. d-luokan keskimääräissarja parhaiten yli 2.5 cm kapenevia puita. Kapenemissadannekset ovat siten pienempiä kuin ensimmäisessä vaihtoehdossa ja erot muodostuvat aina negatiivisiksi. Samoin on osittain pituuteen perustuvien kapenemissarjojen laita. Tässä esimerkissä on myös huomattava, että sarjan laadinta perustuu pääasiassa läpimitaltaan yli 13 cm:n puihin, joiden kapenemissadannekset eroavat enemmän tai vähemmän ensimmäisen vaihtoehdon sadanneksista. Edelliset ovat kuitenkin ensimmäisen vaihtoehdon sadanneksia siinä määrin pienempiä, että erojen etumerkki tulee kaikilla mittauskorkeuksilla negatiiviseksi. Kolmannessa ja neljännessä vaihtoehdossa on siis päädytty systemaattisiin eroihin. Ensimmäisessä ja etenkin toisessa vaihtoehdossa useat keskimääräiset erot ovat kyllä myös negatiivisia, mutta huomattavasti pienempiä kuin kolmannessa ja neljännessä vaihtoehdossa. Puu puulta suoritettu tarkastelu ei myöskään viitannut ainakaan merkittävään systemaattisuuteen kahdessa ensimmäisessä vaihtoehdossa.

Edellä esitetyssä esimerkissä koepuut kuuluivat pienimpään kapenemisluokkaan. Jos kapeneminen on ko. luokkaan kuuluvien puiden keskimääräistä kapenemista suurempi, päädytään samoin systemaattisiin, mutta suunnaltaan vastakkaisiin eroihin. Seuraavassa asetelmassa esitetään erään toisen, samoin 10 koepuuta käsittäneen tarkistuslaskelman tulokset. Koepuut on poimittu edelleen 15 m:n pituusluokasta, mutta nyt 4.6—6.5 cm:n kapenemisluokasta ja siinä edelleen 21 cm:n d-luokasta.

Kapenemissarja *Ausbauchungsreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*					
	2	4	6	8	10	12
	Ero keskimäärin, % — *Unterschied im Durchschnitt, %*					
1	+0.2	—2.0	—1.2	+0.5	—1.5	+ 1.8
2	+0.2	—0.8	+0.1	+2.1	+0.3	+ 4.6
3	+1.3	+1.5	+2.7	+5.1	+4.0	+10.0
4	+1.3	+1.5	+2.7	+3.5	+4.0	+ 7.2

Pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvat sarjat ovat kyllä johtaneet osittain suurehkoihinkin eroihin, mutta erot eivät ilmeisesti ole systemaattisia. Sen sijaan kolmannessa ja neljännessä vaihtoehdossa erot ovat systemaattisia, suunnaltaan positiivisia ja myös keskimäärin suurempia kuin ensimmäisessä ja toisessa vaihtoehdossa.

Viimeksi esimerkkeinä esitettyjen ja muiden vastaavanlaisten laskelmien tulokset luonnehtivat tasoituksen onnistumista lähinnä pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien sarjojen laadinnassa. Samalla ne kuitenkin vahvistavat aiempien tarkistuslaskelmien yhteydessä tehtyä havaintoa, että kaikilla laadituilla sarjoilla saatetaan saavuttaa kohtuullisen hyviä tuloksia, jos tarkasteltava puuerä kulloinkin edustaa laadintaan kerättyjen koepuiden vaihtelualuetta. Tarkistuslaskelmat osoittivat edelleen, että kaikkia eri vaihtoehtoja sovellettaessa vähäisellä koepuumäärällä päädytään usein merkittäviinkin eroihin. Suoritettujen laskelmien valossa on kuitenkin ilmeistä, että pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien sarjojen käyttöön riittää muihin verrattuna pienin koepuumäärä.

Tarkistuslaskelmia tehtiin myös Metsäntutkimuslaitoksen arvioimisosaston pysyviltä koealoilta kerättyjen koepuiden mittaustietojen perusteella. Laskenta ja vertailu suoritettiin samalla tavalla kuin edellisissä tarkistuslaskelmissa. Saaduista tuloksista esitetään esimerkkejä taulukossa 12. Voidaan todeta, että saadut erot ovat huomattavalta osalta pieniä, mutta systemaattisia piirteitä esiintyy ehkä enemmän kuin taulukossa 10. Puu puulta suoritetussa tarkastelussa ilmeni, että syynä on lähinnä koepuiden pienehkö lukumäärä. Otettaessa huomioon kaikki erot 2—10 m:n mittauskorkeuksilla havaitaan, että pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvilla sarjoilla ero ylittää 1 %:n vain kolmessa tapauksessa kahdestatoista. Toisessa vaihtoehdossa vastaava luku on 8, kolmannessa 6 ja viimeisessä 7. Pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan sekä pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvilla sarjoilla saadut erot 17 m:n pituusluokassa viittaavat näiden sarjojen tarkkuuden yhtäsuuruuteen, mutta syynä on se, että kapenemissadannekset, joilla laskelmat on suoritettu, ovat olleet miltei samoja, kuten seuraavassa esimerkkinä esitetyt 17 cm:n d-luokan sarjat osoittavat.

Kapenemissarja *Ausbauchungsreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*					
	2	4	6	8	10	12
	Kapenemissadannes — *Ausbauchungsprozent*					
1	95	86	80	72	63	52
3	95	87	80	72	63	51

Taulukko 12. Esimerkkejä eri tunnuksiin perustuvien kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen keskimääräisistä eroista pysyviltä koealoilta kerätyissä koepuuerissä.

Übersicht 12. Beispiele über die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den mittels der auf Grund verschiedener Merkmale angefertigten Ausbauchungsreihen erhaltenen und den wirklichen Durchmessern in einigen aus den festen Versuchsflächen zusammengebrachten Probestämmenmengen.

Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Koepuiden lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	Kapenemissarjan tunnukset *Merkmale der Ausbauchungsreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*				
			2	4	6	10	12
			Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % *Unterschied gegenüber dem wirklichen Durchmesser im Durchschnitt, %*				
13	12	h, d—d_6 ja — *und* d	+0.6	+2.6	+2.6	+0.7	
		h ja — *und* d—d_6	+1.0	+2.9	+4.0	+3.8	
		h » d	—0.4	0.0	—3.3	—5.8	
		h	+0.6	+1.4	+2.2	—1.2	
15	16	h, d—d_6 ja d	+0.6	+0.7	+0.6	—1.3	
		h ja d—d_6	+0.7	+1.0	+1.1	+0.3	
		h » d	—1.7	—0.7	—2.3	—2.5	
		h	+0.4	—0.1	—1.4	—4.7	
17	18	h, d—d_6 ja d	+0.7	+0.9	+0.2	+0.6	—1.6
		h ja d—d_6	+1.5	+3.8	+3.1	+3.3	+2.0
		h » d	+0.5	+1.1	—0.2	+0.3	—3.8
		h	+1.2	+2.1	+1.0	+0.3	—1.3

Edellinen (1) kapenemissarja luonnehtii rinnankorkeudelta 17 cm:n vahvuisten puiden keskimääräistä kapenemista ko. pituusluokan 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokassa ja jälkimmäinen on ko. d-luokan keskimääräissarja. Yhdenmukaisuus johtuu siitä, että kapenemisen painopiste 1. jälkimmäisen sarjan laadinnassa käytetty ylivoimaisesti suurin paino on sattunut 2.6—4.5 cm:n kapenemisluokkaan. Saatu tulos vahvistaa pikemminkin kapenemisluokituksen merkitystä, sillä pääosa pituusluokan koepuista kuuluu mainittuun kapenemisluokkaan. Toisaalta voitaneen olettaa, että mikäli punnusten määrittäminen saatetaan suorittaa jokaisen pituus- ja d-luokan osalta kohtuullisen tarkasti, esitettyä pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadintatapaa voidaan perustella merkittävässä määrin.

Taulukossa 12 esitetyistä esimerkeistä ilmenee edelleen, että yksinomaan pituuteen perustuvilla sarjoilla on päädytty verraten pieniin eroihin, mikä antaisi aiheen olettaa, että sarjat ovat tarkkuudeltaan lähes muihin verrattavissa. Kaikkien tarkistuslaskelmien tulokset huomioon ottaen oli kuitenkin todettava, että pituuteen perustuvien sarjojen käyttö edellyttää muihin vaihtoehtoihin verrattuna suurempia puueriä. Viitattakoon myös edellä esitettyyn kuvaan 5, joka vakuuttavasti osoittaa, että kapenemissadannes-

ten laajan vaihtelumahdollisuuden takia näillä sarjoilla saatetaan päätyä yksittäistapauksissa hyvinkin suuriin ja samalla systemaattisiin eroihin. Sarjojen käyttömahdollisuus on kuitenkin ilmeinen vähemmän vaativissa likimääräistehtävissä. Kun tarkistuslaskelmien perusteella voitaneen muita vaihtoehtoja suuremmalla syyllä suositella käytettäviksi käytännön mittaus- ja arvioimistehtävissä, katsottiin kaikkien tarkasteltujen kapenemissarjojen laadinnan ottamisen tutkimusohjelmaan olevan perusteltavissa. Tässä tutkimuksessa rajoitutaan kuitenkin vain sellaisten kapenemissarjojen laadintaan, jotka parhaiten täyttävät johdannossa määritetyn tutkimustehtävän.

Kapenemisen määrittämisestä

Kun tarkasteltavat vaihtoehdot edellyttävät yhden, kahden tai kolmen tunnuksen määrittämistä, oli syytä tutkia, mitä käytännöllisiä hankaluuksia ja millaisia virhemahdollisuuksia saattaa ilmetä, kun tunnusten lukumäärää lisätään yhdestä ainoasta kahteen tai kolmeen. Koska kaikki vaihtoehdot edellyttävät pituuden määrittämistä, voidaan sen tarkastelu tässä sivuuttaa. Samoin on rinnankorkeusläpimitan laita. Se on tunnuksena kahdessa (1 ja 3) vaihtoehdossa, ja myös molempia muita (2 ja 4) vaihtoehtoja sovellettaessa joudutaan määrittämään rinnankorkeusläpimitta. Tunnusten lukumäärän lisäämisestä mahdollisesti syntyvät lisähankaluudet ja virheet liittyvät siten lähinnä kapenemisen määrittämiseen.

Tutkimustehtävissä kapenemisen mittaus käsittää kokonaistyöstä hyvin pienen osan. Puuttumatta tässä yhteydessä tutkimustehtäviin liittyviin erilaisiin työvaiheisiin todettakoon vain, että nykyisin pyritään yhdistämään samaan tehtävään useita tarpeellisia mittauksia ja siten hankkimaan tietyssä tehtävässä entistä monipuolisempia tietoja. Kapenemisen määrittämiseen kuluvan ajan osuus kokonaisuuteen verrattuna supistuu siten entisestään. Kun monissa tutkimustehtävissä käytetään Ilvessalon kuutioimistaulukoita, on niihin tunnuksena sisältyvän kapenemisen määrittäminen yleensä välttämätöntäkin.

Käytännön tehtävissä aiheutuu kapenemisen määrittämiseen tarvittavasta mittatangosta hankaluutta lähinnä silloin, kun mittaus- tai arvioimisryhmä on pieni. Tietynlaisissa arvioinneissa pyritään sitä paitsi vain puuston kuutiomäärän määrittämiseen, jolloin kapenemismittauksiin kuluvan ajan osuus koko työajasta on huomattavasti suurempi kuin tutkimustehtävissä. Toisaalta on huomattava, että kuutiomäärän määrittämiseen liittyy tavallisesti perusteena pituusmittauksia. Käytännön tehtävissä ne suoritetaan yleensä tarkoituksen mukaisen kevyeksi kehitettyä aputankoa edellyttävällä pituusmittarilla, jolloin kapenemisen määrittäminen samaan tankoon kiinnitetyn mittakaulaimen avulla tapahtuu nopeasti.

Kaulaimen sovittaminen männyn rungon 6 m:n korkeudelle on tavallisesti helppoa. Läpimitan tarkka lukeminen tältä korkeudelta edellyttää tietenkin huolellisuutta, mutta se on välttämätöntä kaikissa mittauksissa. Vuokila (1960, s. 24) on todennut mittausvirheen olevan männyssä keskimäärin 3—3.5 %. Jos tällainen virhesadannes otetaan kaksinkertaisena, merkitsee se d_6:n ollessa 10 cm n. $\pm$ 0.65 cm:ä ja d_6:n ollessa 20 cm n. $\pm$ 1.3 cm:ä.

Vuokilan tarkoitukseen luovuttaman 159 koepuuta käsittävän tutkimusaineiston perusteella on tätä tutkimusta varten tarkasteltu, millaisia mittausvirheitä ilmenee, jos mittaustietojen perusteella määritetään kustakin koepuusta tässä tutkimuksessa sovellettu kapenemisluokka. Mainittuja mittauksia oli suorittanut kaksi apulaista, joten laskelmat voitiin tehdä molempien osalta erikseen. Tulokseksi saatiin, että oikein määritettyjen kapenemisten lukumäärä oli toisella 71 % ja toisella 81 % kaikista mittauksista. Muissa tapauksissa virhe oli enintään yhden luokan suuruinen. Lisäksi voitiin ainakin likimäärin todeta, että virheellisissä määrityksissä ero todellisesta kapenemisesta supistui yleensä $\pm$ 1 cm:iin. Tämän rajan sisäpuolelle jäi toisella apulaisella 77 % ja toisella 87 % kaikista virheellisistä mittauksista; niissä ei todettu systemaattisuutta. Koepuiden kapeneminen vaihteli 2.3 cm:stä 8.9 cm:iin, siis huomattavan laajalla alalla. Kun mittauksissa kuitenkin esiintyi myös yli 1 cm:n ja muutamissa tapauksissa jopa lähes 2 cm:n suuruisia virheitä, on selvää, että kapenemisen määrittäminen on vaikeampaa kuin rinnankorkeusläpimitan mittaus, jonka huolellisessa suorituksessa virheet ovat yleensä pieniä ja helpommin vältettävissä (vrt. Vuokila 1952; Heiskanen ja Tiihonen 1958).

Kapenemisen määrittämistä tutkittaessa pidettiin myös puun rungon poikkileikkauksen eksentrisyyden suppeaa tarkastelua aiheellisena. Kun varsinkin d_6:n mittaus merkittävästi helpottuu, jos se suoritetaan vain yhdessä suunnassa, on tarkasteltu, kuinka suuria kahden toisiaan vastaan kohtisuoraan mitatun läpimitan erot tämän tutkimuksen aineistossa ovat rungon eri korkeuksilla. Läpimittojen eroja verrattiin eksentrisyyden määrittämiseksi pienempään läpimittaan ja saadut sadannekset ryhmitettiin taulukosta 13 nähtäviin luokkiin.

Mainitulla tavalla ilmaistu eksentrisyys näyttää olevan yleensä suurin puun tyvessä ja latvassa ja pienin rungon keskiosissa, johon myös 6 m:n korkeus voidaan lukea. Useimmilla mittauskorkeuksilla eroavuuksista vähintään n. 80 % ja mm. 6 m:n korkeudella yleisesti enemmänkin on jäänyt pienimpään, alle 4 %:n luokkaan. Kun aputangon päähän asetettua latvakaulainta voidaan ainakin hieman kääntää, pienenee 6 m:n korkeudella ilmenevän vähäisen eksentrisyyden haitallinen vaikutus edelleen. Täydellä syyllä voidaan myös olettaa, että vain yhdessä suunnassa suoritetuissa

Taulukko 13. Männyn rungon eksentrisyys eri mittauskorkeuksilla.
Übersicht 13. Die Exzentrizität des Stammes der Kiefer in verschiedenen Messhöhen.

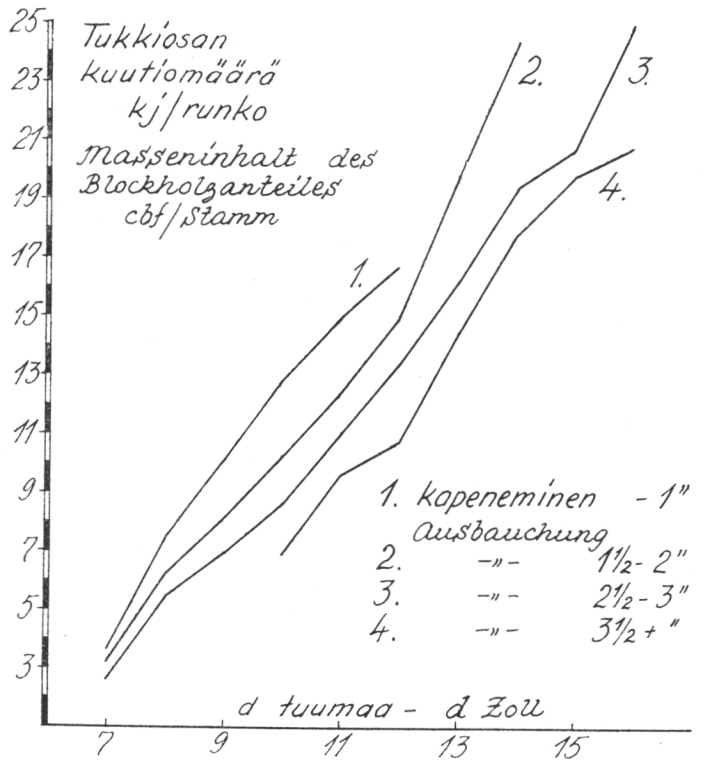
Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Koepuiden lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	Eroavuusluokka, [1]) % *Streuungsstufe, [1]) %*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*									
			1.3	2	4	6	8	10	12	14	16	18
			Havaintojen lukumäärä kaikista, % — *Von allen Beobachtungen, %*									
13	124	< 4	74	82	88	88	84	80	76			
		4.1— 8	21	13	11	12	14	14	13			
		8.1—12	2	4	1		1	5	8			
		12.1+	3	1			1	1	3			
15	133	< 4	76	86	86	89	89	91	80	77		
		4.1— 8	20	14	11	10	11	8	15	14		
		8.1—12	3		2	1		1	3	6		
		12.1+	1		1				2	3		
17	70	< 4	76	83	89	80	91	81	90	80	75	
		4.1— 8	21	14	11	20	9	16	10	17	17	
		8.1—12	3	3				3		2	8	
		12.1+								1		
19	38	< 4	71	81	79	84	87	84	89	87	79	81
		4.1— 8	24	16	18	16	13	16	8	8	18	19
		8.1—12	5	3	3				3	5		
		12.1+									3	

[1]) Luokituksen perusteena vastakkaissuuntaisten läpimittojen erotuksen sadannessuhde pienempään läpimittaan. — *Der Klassenbildung liegt zugrunde die prozentuale Beziehung des Unterschiedes zwischen den aufs Kreuz erhobenen Durchmessern zu dem kleineren Durchmesser.*

d_6:n mittauksissa erot tasoittavat toisiaan, mikäli mittausten lukumäärä ei ole aivan pieni.

Jatkotutkimusten suorittamisen mahdollisuuksista

Viimeisenä vertailuperusteena oli johdantoluvussa mainitun suunnitellun jatkotutkimuksen, puutavaralajitaulukoiden laadinnan, mahdollisuuksien tarkastelu. Suoritettujen tarkastelujen (vrt. s. 63) perusteella todettiin, että on tarkoituksenmukaista rakentaa ko. täydennystyö parhaiten käytettävissä oleviin kuutioimistaulukkoihin liittyväksi. Tällaisia mahdollisuuksia saatetaan ajatella useita (Osara [Hildén] 1926; Rautanen 1933; Ilvessalo 1937 b, 1947; Heiskanen ja Tiihonen 1958 jne.), vaikka rajoituttaisiin vain Suomessa laadittuihin taulukkoihin. Näihin rajoittuminen on perusteltavissa, sillä laadittaville taulukoille olisi eduksi, jos nekin perustuisivat laajalle pohjalle ja mahdollisimman sopivasti niveltyisivät kotimaisten tutkimusten tuloksiin ja oman käytäntömme menetelmiin sekä yleisesti maamme olosuhteisiin.



Kuva 6. Männyn rungon tukkiosan kuutiomäärän kehitys d- ja kapenemisluokittain. Pituusluokka 55—59 jalkaa.

Abb. 6. Entwicklung des Blockholzmasseninhalts bei Kiefer nach d- und Ausbauchungsklassen. Höhenklasse 55—59 Fusse.

Otettaessa huomioon edellä mainittujen taulukoiden tutkimuksin todettu luotettavuus ja käytön yleisyys, mittausteknilliset seikat, taulukoiden laadinnassa käytetyn aineiston laajuus jne., on etusijalle asetettava Ilvessalon »Pystypuiden kuutioimistaulukot». Taulukoiden etuna on laaja aineisto ja niiden käyttö on yleistä. Edelleen niiden luotettavuus on todettu riittäväksi sekä käytännöllisiin että tieteellisiinkin mittauksiin (vrt. Ilvessalo 1947, s. 34—36; Ollinmaa 1953; Børset 1953 haavalle kokeillen; Nakayama, Nagashima ja Iguchi 1954, sugi-kuusi). Tämän kirjoittajan kaksi kuutiomäärän määrittämisen tarkkuutta koskevaa vertailukoetta, joista toinen käsitti 100 tutkimusaineistosta tasavälein poimittua koepuuta ja toinen 109 Pohjanmaalta ja Lapista mitattua puuta, johtivat + 0.8 ja —0.1 %:n suuruisiin keskimääräisiin eroihin.

Jatkotehtävien kannalta pidettiin tärkeänä myös sellaisten tutkimusten suorittamista, joiden avulla voitaisiin selvittää, kuinka laajaa vaihtelua

saattoi esiintyä erikokoisista rungoista saatavien puutavaralajien määrissä. Tehtävän laajuuden vuoksi rajoitettiin yksityiskohtaiset tutkimukset vain arvokkaimman puutavaralajin, sahapuun osuuteen. Tutkimuksia varten oli käytettävissä mm. aiemmin mainittu Heiskasen ja Tiihosen (1958) sahapuutaulukoiden koepuuaineisto. Viitaten aineiston suhteen mainitussa tutkimuksessa esitettyihin selostuksiin todettakoon vain, että useimmista koepuista oli mitattu, tosin puolen tuuman luokitusta soveltaen, Ilvessalon kapenemisluku, d—d_6.

Mainitun aineiston avulla suoritettujen tutkimusten tuloksista esitetään tyypillisenä esimerkkinä kuva 6. Kuvaan piirretyt murtoviivat esittävät 55—59 jalan pituusluokkaan kuuluneiden mäntyrunkojen tukkiosan suuruuden kehitystä d-luokan mukaan sovelletuissa kapenemisluokissa. Johtopäätösten teko kuvasta varmistuisi, jos murtoviivat tasoitettaisiin. Ilman tasoitustakin voidaan todeta, että tukkiosan kuutiomäärä vaihtelee kapenemisluokasta riippuen hyvin huomattavasti. Erot eri kapenemisluokkien murtoviivojen välillä ovat yleisesti n. 1—2 ½ kj, ja siten esim. taloudellisessa mielessä merkittävän suuria. Mainittakoon, että paperipuuosuutta koskevat koelaskelmat viittasivat samoin merkittäviin eroihin eri kapenemisluokkiin kuuluvien samanvahvuisten runkojen välillä.

Edellä suppeasti kuvattujen tarkastelujen perusteella voidaan todeta, että jatkotutkimusten suorittamisen kannalta on edullisinta laatia kapenemistaulukot pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuen.

Perusteiden valinta tämän tutkimuksen tarpeeseen

Suoritetut vertailut ja erikoistutkimukset johtivat siihen ratkaisuun, että tässä tutkimuksessa laadittavien kapenemistaulukoiden perusteiksi valitaan seuraavat tunnukset: pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta sekä osittain vain pituus ja kapeneminen. Sen johdosta, että perusteiden valinta oli tehtävän tärkein alkuratkaisu, kerrataan seuraavassa vielä valintaan vaikuttaneet syyt.

Edellä esitettyjen tarkastelujen perusteella ilmeni ensiksi, että pituuteen, kapenemiseen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien kapenemissarjojen laadinta oli mahdollista riittävän laajana ilman sellaisia tuloksiltaan epävarmoja lisätutkimuksia, joita olisi pitänyt suorittaa lähinnä esimerkiksi laadittujen pituuteen ja rinnankorkeusläpimittaan perustuvien sarjojen lukumäärän täydentämiseksi. Valittuihin tunnuksiin perustuvien kapenemissarjojen luotettavuus osoittautui suoritetuissa tarkistuslaskelmissa vähintään kohtuullisen hyväksi ja useimmissa tapauksissa suuremmaksi kuin muissa vaihtoehdoissa. Suppealla luokituksella, joka aineiston perusteella

on mahdollinen, voitaneen parhaiten välttää etenkin systemaattisten virheiden syntyminen. Kapenemisen määrittäminen ei aiheuta kohtuuttomia lisähankaluuksia, ja mittausvirheet voidaan välttää noudattamalla mittauksissa riittävää huolellisuutta.

Kun valitut tunnukset eroavat Ilvessalon kuutioimistaulukoiden tunnuksista vain kapenemisen ja rinnankorkeusläpimitan luokkalaajuuden osalta, niveltyvät kapenemistaulukot hyvin mainittuihin yleisen käytön saaneisiin kuutioimistaulukkoihin. Jatkotutkimusten suorittamisen mahdollisuuksia koskevat erikoistutkimukset osoittivat lisäksi, että puutavaralajitaulukoiden laadinta on edullisinta suorittaa Ilvessalon kuutioimistaulukoita perusteena käyttäen. Tällöin yhdenmukaisiin tunnuksiin perustuvat kapenemissarjat ovat edullisin ratkaisu.

Laadittavien kapenemistaulukoiden tunnuksiksi ei kuitenkaan otettu taulukoiden kaikilta osilta Ilvessalon käyttämiä kolmea tunnusta. Aineiston määrää koskeneiden tarkastelujen perusteella todettiin, että mainittuihin kolmeen tunnukseen perustuvien kapenemissarjojen laadinta oli rajoitettava kolmeen kapenemisluokkaan, alle 2.5, 2.6—4.5 ja 4.6—6.5 cm, sekä enintään 24 m:n pituusluokkaan asti. Eräitä vähäisempiä rajoituksia mainitaan vielä jäljempänä. Koska mainittuja kapenemisluokkia ja maksimipituutta suurempia puita myös esiintyy, vaikkakin suhteellisesti vähäisessä määrin (vrt. s. 15), laadittiin niillekin sarjat, mutta vähäisen määrän takia aineiston tältä osalta vain pituuteen ja kapenemiseen perustuen. Yhdenmukaisuuden vuoksi ja taulukoiden käyttömahdollisuuksien laajentamiseksi pidettiin aiheellisena, että myös mainittujen kolmen kapenemisluokan puille laaditaan lisäksi näihin kahteen tunnukseen perustuvat sarjat.

Laaditut kapenemistaulukot ja niiden käyttö

Kapenemistaulukot

Kapenemissarjojen luokitus

Kapenemissarjojen luotettavuutta ja käyttöä koskeneiden tarkastelujen tuloksena oli, että kapenemissarjojen laadinnassa sovellettua luokitusta käytetään sellaisenaan myös kapenemistaulukoissa. Luokkien ja samalla siis kapenemissarjojen määrä antoi kuitenkin aihetta lisätarkasteluun, johon palataan jäljempänä (s. 60). Lopullinen luokitus esitetään seuraavassa.

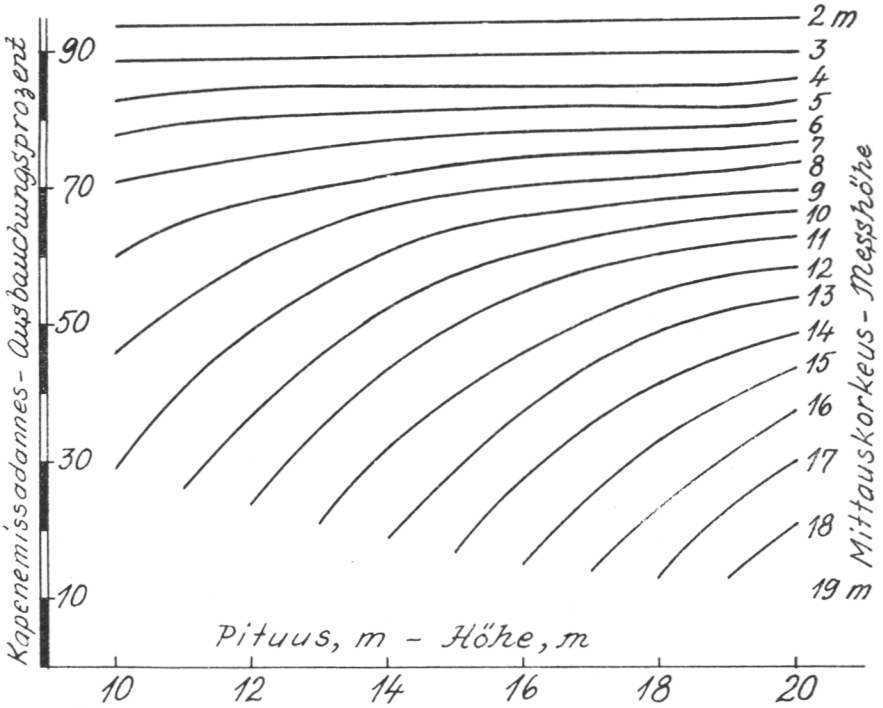
P i t u u s l u o k a t : 8—30 m, metrin luokkavälein.

K a p e n e m i s l u o k a t : < 2.5 cm (1—2), 2.6—4.5 (3—4), 4.6—6.5 (5—6), 6.6—8.5 (7—8), 8.6—10.5 (9—10) ja 10.6—12.5 (11—12) cm. Luokista käytetään jäljempänä suluissa esitettyjä merkintöjä.

d - l u o k a t : 8—24 m:n pituusluokkien kolmessa pienimmässä kapenemisluokassa (1—2, 3—4 ja 5—6) 2 cm:n luokkavälit niin laajalti kuin aineiston perusteella oli mahdollista. Kaikkien mainittujen pituusluokkien suuremmissa kapenemisluokissa, 8 ja 20—24 m:n pituusluokkien pienimmässä kapenemisluokassa sekä 25 + m:n pituusluokissa tyydytään aineiston suppeuden ja näihin luokkiin kuuluvien puiden suhteellisesti vähäisemmän määrän vuoksi d-luokkia erottamatta kapenemisluokittaisiin keskimääräissarjoihin.

Sarjojen tasoitusvaiheen yhteydessä suoritettiin ekstrapolointia niiden kapenemissarjojen osalta, joiden täydennys tällä tavalla katsottiin aiheelliseksi. Täydennyksen tarve ratkaistiin, niin kuin aineiston esittelyn yhteydessä on jo viitattu, III:n valtakunnan metsien inventoinnin koeala-aineiston ja tämän tutkimuksen aineiston pituus-, kapenemis- ja d-luokkien ja niihin kertyneiden koepuiden lukumäärien vertailun perusteella. Ekstrapolointia suoritettiin kaikkiaan 25:n d-luokan ja kolmen kapenemisluokan keskimääräissarjan laatimisessa. Ekstrapolointia voidaan tarvittaessa jatkaa laadittujen kapenemissarjojen avulla.

Pituusluokitus eroaa I l v e s s a l o n (1947) kuutioimistaulukoiden luokituksesta siten, että 8 m:ä lyhyempiä puita ei ole otettu mukaan niiden

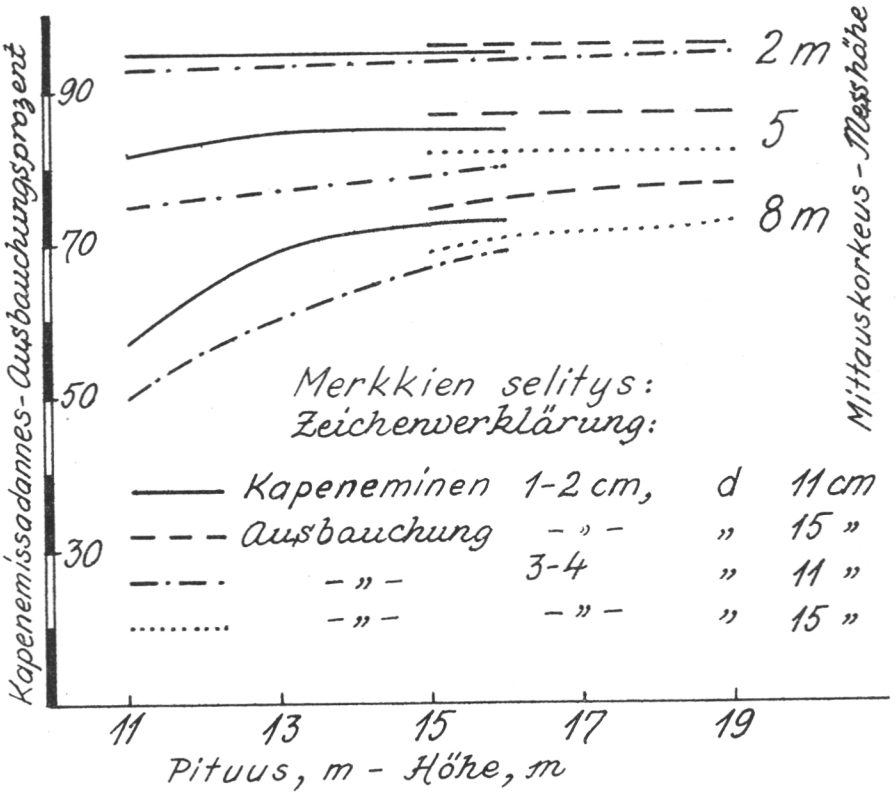


Kuva 7. Esimerkki saman kapenemis- ja d-luokan kapenemissadannesten riippuvuudesta puun pituudesta sekä mittauskorkeudesta. Kapenemisluokka 3—4 cm, d-luokka 15 cm.

Abb. 7. Ein Beispiel über die Abhängigkeit der Ausbauchungsprozente derselben Ausbauchungs- und d-klasse von der Höhe und der Messhöhe. Ausbauchungsklasse 3—4 cm, d-klasse 15 cm.

kapenemissarjojen vähäisen merkityksen takia ja että maksimipituus on 30 m, jonka ylittäviä puita esiintyy hyvin vähän. Kapenemisluokat ovat laajuudeltaan kaksinkertaisia kuutioimistaulukoiden luokkiin verrattuna. Suppeampaan luokkaväliin on kuitenkin mahdollisuus interpoloinnin avulla. Eniten poikkeaa d-luokitus. Kolmessa pienimmässä kapenemisluokassa se on kaksinkertainen kuutioimistaulukoiden luokitukseen verrattuna ja muissa suhteellisesti vähän esiintyvissä kapenemisluokissa d-luokkia ei ole erotettu ollenkaan. Kerrattakoon vielä, että mainittuihin kolmeen kapenemisluokkaan kuuluu valtakunnan metsien inventoinnin mukaan pääosa, 86.5 %, männyistä (vrt. Ilvessalo 1947, s. 19).

Kapenemistaulukoiden luokkien lukumäärä on siis esitetyn luokituksen käytön ja ekstrapoloinnin vähäisen soveltamisen vuoksi huomattavasti pienempi kuin vastaavien tunnusten luokkien lukumäärä Ilvessalon kuutioimistaulukoissa.



Kuva 8. Esimerkki kapenemissadannesten riippuvuudesta puun pituudesta, kapenemisesta ja rinnankorkeusläpimitasta eräillä mittauskorkeuksilla.

Abb. 8. Ein Beispiel über die Abhängigkeit der Ausbauchungsprozente von der Höhe, der Ausbauchung und dem Brusthöhendurchmesser in einigen Messhöhen.

Kapenemissarjojen esittämistapa

Kapenemissarjojen laadinnan jälkeen oli tehtävä ratkaisu, miten sarjat esitetään. Kun kysymys oli perussarjoista, päädyttiin tutkimuksen loppuun liitettyjen taulukoiden esittämiseen. Lähinnä käytännön tarvetta ajatellen kiinnitettiin valinnan yhteydessä erikoista huomiota etenkin seuraavassa tarkasteltaviin seikkoihin.

Valintaa tehtäessä tutkittiin, voidaanko kapenemissarjat kuvata graafisesti riittävän selvästi ja helposti luettavina. Kysymystä valaisevat suppeasti aiemmat kuvat 1 ja 2. Lisäksi esitetään kuvat 7 ja 8. Kuva 7 havainnollistaa myös kapenemissadannesten riippuvuutta puun pituudesta ja mittauskorkeudesta sekä kuva 8 lisäksi kapenemisesta ja rinnankorkeusläpimitasta. Graafisen esityksen sovellutuksista mainittakoon esimerkkinä etenkin Stiellin (1960, s. 8—15) esittämät piirrokset.

Kaikkien mainittujen kuvien perusteella voidaan sanoa, että kapenemissadannesten lukeminen piirroksista täysinä sadanneksina on kyllä mahdollista, mikäli mittakaava on valittu sopivasti. Laadittavien kuvien olisi kuitenkin oltava niiden suuren lukumäärän vuoksi käytännöllisistä syistä verraten pienikokoisia, jolloin sadannesten tarkka lukeminen niistä saattaisi olla vaivalloista ja hidasta. Laadittujen kapenemissarjojen esittämiseen graafisesti riittävän selvästi tarvittaisiin käytännöllisesti katsoen yhtä monta kuvaa kuin numeerisia taulukoita on.

Kuva 7 havainnollistaa myös osaa aiemmin mainitusta varsinaisen tasoituksen täydennysvaiheesta. Tässä yhteydessä on merkittävää, että kuvassa esitettyjen useiden pituusluokkien kapenemissadannekset ovat rungon alaosissa joko täysin tai miltei samat. Kapenemistaulukoita voitaisiin siis tämän mukaan supistaa, lyhyissä pituusluokissa vähemmän, pitkissä huomattavassa määrin. Kapenemissarjat olisi silloin ryhmitettävä muulla tavoin kuin laadituissa taulukoissa on tehty. Taulukoiden supistamisesta olisi kuitenkin aiheutunut käytännöllistä hankaluutta, mm. sadannesten hakemisessa taulukoista, jonka vuoksi lopullisiin taulukkoihin on otettu miltei kaikki sarjat täydellisinä. Ainoa poikkeus on tehty suhteellisesti vähäisessä määrässä esiintyvissä 26 + m:n pituusluokissa, joissa sadannekset esitetään 2 m:n välein, muiden sarjojen 1 m:n asemesta.

Kapenemistaulukoiden käyttö

Laadittujen kapenemistaulukoiden käyttö edellyttää tutkittavan puun pituus-, kapenemis- (d—d_6) ja d-luokan määrittämistä. Määrittäminen olisi suoritettava mittauksiin perustuen seuraavasti. Pituusluokan määrittämiseksi mitataan puun pituus täysin metrein tasaavaa luokitusta käyttäen. Rinnankorkeusläpimitta määritetään kuoren päältä 2 cm:n tasaavaa luokitusta soveltaen ja sitten kahden vastakkaisessa suunnassa mitatun läpimitan keskiarvona, esim. 1 cm:n luokin. Kapenemisluokan määrittämisessä läpimitta 6 m:n korkeudelta mitataan samoin kuoren päältä ja 1 cm:n luokin. Kun mainitut mittaukset suoritetaan käytännön mittaus- ja arvioimistehtävissä joko kokonaan tai ainakin osittain sopivasti valituista koepuista, voidaan kapenemistaulukoita käyttää samoihin koepuutietoihin nojautuen tai niitä tarvittavassa määrin täydentäen.

Tarvittavien tekijäin kokonaan tai osittain perustuessa silmävaraiseen arviointiin, kapenemistaulukoiden käyttö edellyttää suorittajaltaan hyvää koulutusta, taitoa ja perehtyneisyyttä tällaiseen arviointiin ja muodostuu sittenkin vain likimääräiseksi.

Kapenemistaulukot on laadittu ensi sijassa puun runkomuodon kuvaamista varten. Koska taulukoiden kapenemissadannekset

ovat suurehkoon aineistoon perustuvia keskimääräislukuja, yksityisen puun runkomuoto voi poiketa huomattavastikin saadusta runkomuodon kuvasta, samoin kuin asian laita on aina kuutioimistaulukoidenkin suhteen. Tästä syystä taulukot soveltuvat käytettäväksi lähinnä tietyin luokituksin muodostettujen puuryhmien keskimääräisen runkomuodon kuvaamiseen. Suoritettujen tutkimusten mukaan keskimääräinen runkomuoto, so. eri mittauskorkeuksien keskimääräiset läpimitat, saadaan oikein suoritetuin mittauksin kuvatuksi n. 0.5—2 %:n (vrt. s. 88) tarkkuudella, mikäli voidaan käyttää d-luokittaisia kapenemissadanneksia ja luokittaiset runkoluvut käsittävät yleensä vähintään 10—20 puuta. Sama tarkkuus voidaan saavuttaa kapenemisluokkien keskimääräissarjojen perusteella, mutta luokan runkoluvun tulisi silloin olla äsken mainittuun verrattuna n. 2—3 kertainen.

Esim. ympyräkoeala-arvioinnissa, jossa koealat saattavat olla pieniä ja sattuvat myös harvapuustoisiin metsikköihin, taulukot eivät sovellu käytettäväksi kunkin koealan puustolle erikseen, vaan koealojen puustot koko alueelta tai osa-alueittain on yhdistettävä pituus-, kapenemis- ja d-luokkien mukaan sopiviin ryhmiin esim. metsätyypeittäin tai tyyppiryhmittäin, ikäluokittain jne.

Edellä esitetyn ns. taulukkovirheen ohella on luonnollisesti otettava huomioon mahdolliset mittausvirheet. Kun laadittujen kapenemissarjojen käyttö edellyttää yleisesti sovellettujen tunnusten määrittämistä, on taulukoiden ns. käyttötarkkuuden yksityiskohtainen tarkastelu sivuutettu tässä tutkimuksessa. Yleiskuvan saamiseksi on kuitenkin tarkasteltu, miten suuria virheitä tuloksissa likimäärin saattaa esiintyä merkittävien mittausvirheiden vuoksi.

Tarkastelussa todettiin, että suoritettaessa rinnankorkeuden määrittäminen ja läpimitan lukeminen huolellisesti jää mahdollisten virheiden haitallinen vaikutus hyvin pieneksi. Pituuden mittaus edellyttää enemmän harjoittelua; tottunut mittaaja ei yleensä tee 1 m:ä suurempia keskimääräisiä virheitä (vrt. myös Prodan 1951, s. 57; Vuokila 1960, s. 25). Aivan lyhyitä puita lukuun ottamatta aiheutuisi tästä kapenemissadanneksen määrittämisessä huomattavassa osassa runkoa n. 1—3 %:n suuruinen virhe. Kapenemisen mittauksessa syntyneet virheet vaikuttavat tulosten luotettavuuteen eniten. Nojautumalla edellä (s. 52) esitettyihin kapenemisen määrittämistä koskevien tutkimusten tuloksiin saatetaan olettaa, että kapenemisluokan määrittämiseen liittyvä virhe jää huolellisessa mittauksessa n. 1—2 %:een. Yhdistämällä kaikki mainitut virhelähteet, taulukkovirhe mukaan luettuna, saataisiin virhearvioksi $\pm \sqrt{2^2 + 2^2 + 2^2} \approx \pm 3.5$ %. Virhe voi kuitenkin vaihdella yksityistapauksissa huomattavasti, minkä johdosta taulukoiden edellyttämät mittaukset on suoritettava huolellisesti.

Koko puun runkomuodon tutkimista kapenemissarjan avulla tarkastellaan lähemmin jäljempänä. Tämän käyttömahdollisuuden ohella kapenemissarjan perusteella voidaan tutkia myös yksityisten läpimittojen suuruutta ja sijaintikorkeutta. Molemmat kysymykset ovat tunnetusti tärkeitä käytännön mittauksissa, esim. pystyyn apteerauksessa. Tällöinkin on tietysti muistettava sarjojen keskimääräisluonne. Seuraavassa tarkastellaan ensin tällaisia taulukoiden käyttömahdollisuuksia.

Tietyn mittauskorkeuden läpimitan määrittämiseksi haetaan taulukoista aiemmin mainitun luokituksen mukaisesti puun pituusluokka ja sen taulukosta kapenemisluokka, sekä edelleen, mikäli ko. kapenemisluokassa on d-luokitus, tarvittava d-luokka, mutta muulloin käytetään kapenemisluokan keskimääräistä sarjaa. Haluttaessa voidaan käyttää inter- ja ekstrapolointia. Kun tarvittava kapenemissarja on löydetty, haetaan ko. mittauskorkeuden sarake. Näin saadaan se kapenemissadannes, jonka mukaisesti rinnankorkeusläpimitta on kerrottava, jotta päästäisiin vastaavaan määrälliseen läpimittaan. Milloin läpimitta on täysistä metreistä poikkeavalla korkeudella, voidaan suorittaa tavanomainen interpolointi.

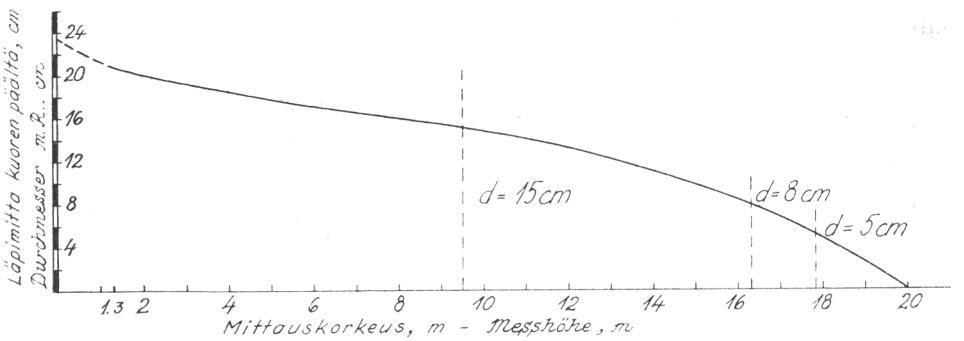
Haluttaessa tietää, kuinka korkealla tietyn suuruinen läpimitta sijaitsee, voidaan tehtävä ratkaista kahdella eri tavalla.

1. Lasketaan, kuinka monta sadannesta ko. läpimitta on tutkittavan puun rinnankorkeusläpimitasta, ja haetaan puun pituuden, kapenemisen ja rinnankorkeusläpimitan perusteella taulukoista puuluokan keskimääräistä kapenemista osoittava rivi sekä siltä lasketun kapenemisluvun suuruinen luku tai luvut, joiden väliin laskettu luku jää. Taulukon yläosasta luetaan mittauskorkeus joko suoraan tai interpoloimalla.

2. Haetaan tutkittavaa puuta vastaava kapenemissarja, lasketaan läpimitan suuruus sopivilta korkeuksilta ja saatujen määrällisten läpimittojen sekä tunnetun läpimitan vertailun perusteella arvioidaan ko. mittauskorkeus.

Koko puun runkomuodon kuvaaminen edellyttää läpimittojen määrittämistä 1 m:n välein tai harkinnan mukaan. Haetaan taulukoista tutkittavaa puuta vastaavan puuluokan kapenemissarja. Eri mittauskorkeuksien kapenemissadannesten perusteella lasketaan vastaavat määrälliset läpimitat. Sopivaa mittakaavaa käyttäen sijoitetaan läpimitat millimetripaperilla pisteinä akselistoon ja piirretään, tarvittaessa tasoittaen, puun runkoviiva. Läpimittojen asemesta voidaan käyttää myös vastaavia säteitä. Määrällisten läpimittojen perusteella esimerkkinä tehty runkomuodon piirros nähdään kuvasta 9. Oletettu tyvilaajenema on piirretty siihen katkoviivalla. Kuvan perusteella voidaan määrittää puun jokainen haluttu läpimitta tai määräsuuruista läpimittaa vastaava pituus.

Kuvassa 9 esitetyn puun kuorellisen runkomuodon avulla on mahdollista tutkia, millaisia puutavaralajeja esimerkiksi otetun kokoisesta



Kuva 9. Esimerkki kapenemissarjan perusteella piirretystä puun runkomuodosta sekä sen avulla suoritetusta eri puutavaralajien minimiläpimittojen (d) korkeuksien määrittämisestä.
Abb. 9. Ein Beispiel über die auf Grund der Ausbauchungsreihe gezeichnete Stammform eines Baumes sowie die mit Hilfe deren durchgeführte Bestimmung der Höhen von Mindestdurchmessern (d) bei verschiedenen Holzsortimenten.

puusta saatetaan valmistaa. Tutkimuksessa voi olla eduksi määrittää ensin ne korkeudet, joita ylempää tiettyä puutavaralajia ei voida enää valmistaa. Nämä kohdat on merkitty kuvaan pystysuorilla katkoviivoilla olettaen, että tukkien minimiläpimitta kuoren päältä on 15 cm, siis likimäärin 6″, paperipuiden 8 cm ja halkojen 5 cm (merkinnät d = 15, 8 ja 5 cm). Nämä rajakohdat sattuvat kuvan mukaan 9.5, 16.3 ja 17.8 m:n korkeuksille. Tukiksi kelpaava runkopituus on siis enintään 9.5 m eli n. 30′. Tasausvara huomioon ottaen tukkiosasta voitaisiin tehdä kaksi lyhyttä tukkia, esim. 14—15′ × 7″ ja 14′ × 6″. Paperipuuosuuden pituus olisi n. 7 m, joten siitä voitaisiin valmistaa 6—7 kpl 1 m:n pituisia paperipuita. Latvaosasta saataisiin todennäköisesti vain yksi halko ja vajaat 3 m jäisi hakkuutähteeksi.

Jos puutavaralajit määritetään käytännössä yleisesti sovellettujen mittojen mukaisesti ja erotetut kappaleet kuutioidaan samoina yksikköinä, joita totunnaisesti sovelletaan, kapenemissarjojen avulla voidaan laatia p u u t a v a r a l a j i t a u l u k o t. Koska kapenemissarjojen luokitus on aiemmin mainitun mukaisesti huomattavasti väljempi kuin I l v e s s a l o n kuutioimistaulukoiden luokitus ja ainespuun määrittämisessä jouduttaisiin käyttämään joka tapauksessa muuntolukuja, on syytä harkita ainespuiden osalta myös seuraavaa menetelmää. Laskemalla edellisessä esitetyllä tavalla esimerkkeinä erotettujen osien kiintokuutiomäärät yhteen saadaan koko rungon kuutiomäärä. Siihen verrataan paperipuiden, halkojen ja hakkuutähteiden kuutiomääriä, jolloin saadaan vastaavat suhteelliset osuudet. Kun yhdistetään suhteelliset osuudet pituus-, kapenemis- ja d-luokittain ja käytetään graafista tasoitusta, muodostuu puutavaralajitaulukoiden laadinnassa tarvittava inter- ja ekstrapolointi ilmeisesti luotettavammaksi kuin määrällisten kuutiomäärien perusteella. Suhdelukujen tarkkuutta voi-

taisiin tutkia myös aiemmin suoritettujen vastaavien tutkimusten avulla (esim. Jonson 1929; Aro 1935).

Seuraava asetelma valaisee esimerkkinä edellisessä mainitulla tavalla suoritettujen koelaskelmien tasoittamattomia tuloksia. Tuloksia on verrattu asetelmaan otettuihin Aron (1935, s. 79) esittämiin Etelä-Suomen vastaavien d-luokkien keskimääräislukuihin. Laskelmissa käytetyt kapenemissarjat on valittu asetelmasta ilmenevistä kapenemisluokista. Pituusluokat olivat d-luokittaisessa suuruusjärjestyksessä seuraavat: 9, 11, 12, 13, 15, 16 ja 17 m. Laskelmien yksinkertaistamiseksi on kannon pituudeksi oletettu 10 cm. Tulokset on ilmaistu Aron soveltamalla ½ %:n tarkkuudella.

Laskentaperuste	Minimiläpimitta, cm	d, cm 11	13	15	17	19	21	23
		Käyttöpuusadannes						
Aro (1935), Etelä-Suomi		95	96	96.5	96.5	96.5	97	97
Kapenemissarja, kapenemisluokka 3—4 cm	5	95.5	96.5	97	97	97.5	97.5	97.5
Kapenemissarja, kapenemisluokka 5—6 cm		94.5	95.5	95.5	97.5	97.5	97.5	97.5
Aro (1935), Etelä-Suomi		35	58.5	76.5	85.5	90	92	93.5
Kapenemissarja, kapenemisluokka 3—4 cm	10	41	60.5	85	86.5	89	94	95
Kapenemissarja, kapenemisluokka 5—6 cm		30	68	79	81	87.5	92.5	92.5

Asetelmasta ilmenee, että minimiläpimitan ollessa 5 cm yhdenmukaisuus on vähintään tyydyttävä. 10 cm:n minimiläpimitan osalta voidaan todeta eräitä suuriakin eroja, lähinnä kuitenkin pienissä d-luokissa. Ottamalla huomioon etenkin aineistojen erot näyttäisikin ilmeiseltä, että edellä suppeasti hahmotellun menetelmän käyttömahdollisuuksia on syytä yksityiskohtaisesti tutkia.

Kun saatujen suhdelukujen avulla määritetään pystypuiden kuutioimistaulukoiden luvuista edellä mainitut kolme osuutta kiintokuutiometreinä, nojaudutaan yksikkökuutiomäärien määrittämisessä lukuihin, joiden luotettavuus on jo ennakoivasti selvillä. Siirtyminen pinomittoihin, mikä edellyttää tarvittavien muuntolukujen määrittämistä, tapahtuu vuorostaan samojen runkomuotoa esittävien piirrosten avulla, joista »pölkyttäminen» suoritetaan. Kuvista nähdään näet pölkkyjen koot, joiden avulla muuntolukujen valinta voi tapahtua mahdollisimman luotettavalla tavalla.

Laadittujen kapenemistaulukoiden laajempaa käyttöä ajatellen valmistetaan niihin liittyvät keskimääräistä kuoren paksuutta eri mittauskorkeuk-

Taulukko 14. Keskimääräislukuja kuoren paksuudesta männyn rungon eri korkeuksilla.

Übersicht 14. Durchschnittszahlen über die Rindenstärke in verschiedenen Messhöhen bei Kiefer.

Mittauskorkeus, m *Messhöhe, m*	d-luokka, cm — *d-klasse, cm*										
	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31
	Kuoren kaksinkertainen paksuus, mm — *Doppelte Rindenstärke, mm*										
4	6	7	8	9	10	10	11	12	13	14	15
6	5	6	6	7	8	8	8	9	9	10	11
8	4	5	6	6	7	7	8	8	8	8	8
10	4	4	5	6	6	7	7	7	7	7	8
12		4	4	5	5	6	6	6	6	7	7
14			4	4	5	5	6	6	6	6	7
16				4	4	5	5	5	6	6	6
18					4	5	5	5	5	6	6
20						4	4	5	5	5	5

silla osoittavat taulukot. Kun niiden laadinnan loppuun saattaminen samanaikaisesti tämän tutkimuksen kanssa ei ole ollut mahdollista, on jo suoritettuihin laskelmiin nojautuen valmistettu likimääräistaulukko (taulukko 14). Taulukossa millimetreinä ilmaistut luvut ovat keskimääräislukuja, jotka on saatu yhdistämällä yleisimmin esiintyviin pituus- ja kapenemisluokkiin kuuluvien koepuiden kuoren paksuutta koskevat mittaustiedot d-luokittain. Taulukko perustuu siis vain rinnankorkeusläpimittaan, jonka määrittämisen jälkeen taulukosta voidaan lukea kaksinkertaisen kuoren paksuus esitetyillä mittauskorkeuksilla. Tarvittaessa on ekstrapolointi ainakin suppeissa puitteissa mahdollista.

Kuoritaulukoiden käytön suhteen todettakoon edelleen, että esitetyt keskimääräisluvut perustuvat eri puolilla maata suoritettuihin mittauksiin. Seuraava asetelma osoittaa 6 m:n korkeuden kuorilukujen osalta, miten suuria eroja todennäköisesti saattaa esiintyä maan eri osien välillä.

Kuoritaulukko	d, cm										
	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31
	2 × kuoren paksuus 6 m:n korkeudella, mm										
Aro (1935), Etelä-Suomi	5	5	6	6	6	7	7	8	8	9	9
Taulukko 14	5	6	6	7	8	8	8	9	9	10	11
Aro (1935), Pohjois-Suomi	—	6	7	8	9	10	11	13	14	15	16

Verrattaessa 6 m:n korkeuden kuorilukuja Aron (1935, s. 108) vastaavalta korkeudelta esittämiin lukuihin ilmenee etenkin, että taulukon 14 luvut ovat Pohjois-Suomen järeille männyille ilmeisesti keskimäärin liian pieniä. Vertailussa on kuitenkin otettava huomioon, ettei taulukossa 14

esitettyjen keskimääräislukujen laskennassa ole ollut mukana voimakkaasti (yli 6.5 cm) kapenevia runkoja. Tällaisissa rungoissa tyviosan kuori on yleensä paksuhko, mikä seikka todennäköisesti olisi hieman tasoittanut asetelmassa ilmeneviä eroja taulukon 14 ja Aron maan eri osille esittämien keskimääräislukujen välillä. Valmisteilla olevan yksityiskohtaisemman tutkimuksen yhteydessä voitaneen lähemmin selvittää, missä määrin on mahdollista laatia eri kuoritaulukot maan eri osia varten.

Kapenemistaulukoiden luotettavuus

Mahdolliset mittausvirheet aineiston keruussa

Tässä samoin kuin jäljempänä esitetyillä tarkasteluilla pyritään täydentämään aiemmin suppeasti ja vain vertailumielessä suoritettuja tutkimuksia laadittujen kapenemistaulukoiden luotettavuudesta. Otsikon mukaisesti ensimmäisenä tarkastelukohteena ovat mahdolliset mittausvirheet aineiston keruussa.

Aineiston keruuseen liittyvien mittausten tarkkuus riippuu työssä käytettävien välineiden ja vallitsevien olosuhteiden ohella ensi kädessä tutkimusaineiston keruun suorittajien henkilökohtaisista ominaisuuksista. Mittausvirheiden täydellinen välttäminen lienee harvinainen poikkeus, mutta virheiden laatu ja määrä on huomattavassa määrin hallittavissa. Kokemusperäisesti voidaan todeta, että luotettavilla työvälineillä varustetun tutkijan tai tutkimusryhmän henkilökohtainen panos voi painaa mittausvirheiden haitallisesti vaikuttavan osuuden aivan vähäiseksi verrattuna esim. luonnon moninaisesta vaihtelusta aiheutuvaan systemaattisten virheiden vaaraan.

Tämän tutkimuksen aineiston ovat keränneet kokeneet metsänarvioimisen ammattimiehet, joten on täysi syy olettaa, että mittaukset on suoritettu huolellisesti ja tarkoin. Vikaisia puita ei ole otettu koepuiksi eikä läpimittoja ole mitattu oksien tai niiden aiheuttamien paksunnosten kohdalta. Puun runkomuodon jatkuva kapeneminen tyvestä latvaan auttaa aina karkeiden mittausvirheiden paljastumista jo mittaustilaisuudessa. Vastakkaisten läpimittojen erotuksena ilmenevä poikkileikkauksen eksentrisyys sekä sen suuruuden ja suunnan muuttuminen tyvestä latvaan päin tarjoavat tiettyä apua poikkeuksellisten ja yleensä virheellisten mittausten paljastamisessa.

Läpimittojen mittaukseen oli syytä kiinnittää erityistä huomiota, koska lopulliset tulokset perustuvat juuri siihen. Niin kuin aiemmin on mainittu, läpimitat on mitattu millimetrin tarkkuudella, jota yleensä on noudatettu varhemmissakin tutkimuksissa (esim. Jonson 1910, 1911; Eide ja Langsaeter 1928—30; Edgren-Nylinder 1950). Tämän tutkimuksen yhteydessä tehtyjen havaintojen mukaan mahdolliset mittaus-

virheet olivat yleensä 1—2 mm, siis hyvin pieniä. Rinnankorkeudelta yli 10 cm:n paksuisissa puissa mahdollisten mittausvirheiden suuruus on jäänyt siten 1—2 %:een. Koska mittausvirheissä ei havaittu mitään systemaattisia piirteitä, voidaan olettaa virheiden tasoittaneen toisiaan ainakin siinä määrin, että niiden haitallinen vaikutus lopputuloksiin on jäänyt hyvin vähäiseksi.

Aineistoon ja sen ryhmittelyyn liittyvät virhemahdollisuudet

Aineiston keruuta ja käsittelyä selostettaessa ilmeni, että jokaista yksityistä koepuuta on jouduttu käsittelemään erikseen. Täten oli mahdollista saada tarkka kuva aineiston laadusta ja ominaisuuksista. Kuvaa täydensivät lukuisat koepuiden määriä valaisevat taulukot, joista osa on näytteeksi liitetty aineiston esittelyn yhteyteen. Suoritetut lisätutkimukset osoittivat, että saattoi olla sellaisia virhemahdollisuuksia, joista osa liittyi itse aineistoon ja sen ryhmittelyyn.

Kun huomattava osa aineistoa oli kerätty luonnonnormaaleista metsiköistä ja pysyviltä harvennuskoealoilta (Ilvessalo 1947, s. 8), oli olemassa mahdollisuus, että näiden koepuiden kapeneminen saattoi olla luokittain keskimäärin vähäisempää kuin muissa olosuhteissa kasvaneiden puiden (vrt. myös Petterson 1926, s. 118). Kysymystä tutkittiin aluksi koepuulomakkeista, joista latvuskerroksen ja -luokan perusteella saatettiin tehdä päätelmiä, mikä on koepuun asema metsikössä. Pistokokeena tutkitut 531 koepuuta jakaantuivat latvuskerroksiin seuraavasti:

latvuskerros	koepuiden lukumäärästä %
I	48
II	32
III	17
IV	3
yhteensä	100

Jakaantumasta nähdään, että tutkituista koepuista 4/5 on ollut pää- ja lisävaltapuita. Välipuita on silti runsaasti, mutta selvästi alle jääneiden puiden osuus on aivan vähäinen. Mittausten keskittymistä valtapuihin on pidettävä edullisena, koska etenkin männiköt ovat yhä yleisemmin siten hakkuilla käsiteltyjä, että puuston pääosa koostuu valtapuista (vrt. Nyyssönen 1954, s. 46—51). Koepuulomakkeiden perusteella voitiin edelleen päätellä, että pääosa koepuista oli kerätty niin lukuisista eri tavoilla käsitellyistä metsiköistä eri puolilta maata, ettei vähäinen määrä poikkeuksellisia runkoja voinut vaikuttaa merkittävästi lopputuloksiin.

Edelleen katsottiin aiheelliseksi tutkia koepuiden todellisia rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen aritmeettisia keskiarvoja niissä kapenemisluokissa, joissa oli erotettu d-luokkia. Esimerkkeinä keskiarvoista esitetään taulukossa 15 muutaman pituusluokan tulokset. Nähdään, että luokittaiset rinnankorkeusläpimittojen keskiarvot poikkeavat kyllä sekä + että — suuntaan luokan keskuksesta, mutta erot ovat yleensä pieniä. Kun erot olivat muissakin luokissa vastaavanlaiset, voidaan todeta, että aineiston ryhmittelyssä on onnistuttu hyvin d-luokituksen osalta. Osittain samoin on keskimääräisen kapenemisen laita, mutta on huomattava, että se yleisesti suureni läpimitan suuretessa ja pienimmässä kapenemisluokassa kallistui poikkeuksetta luokan ylärajaan päin.

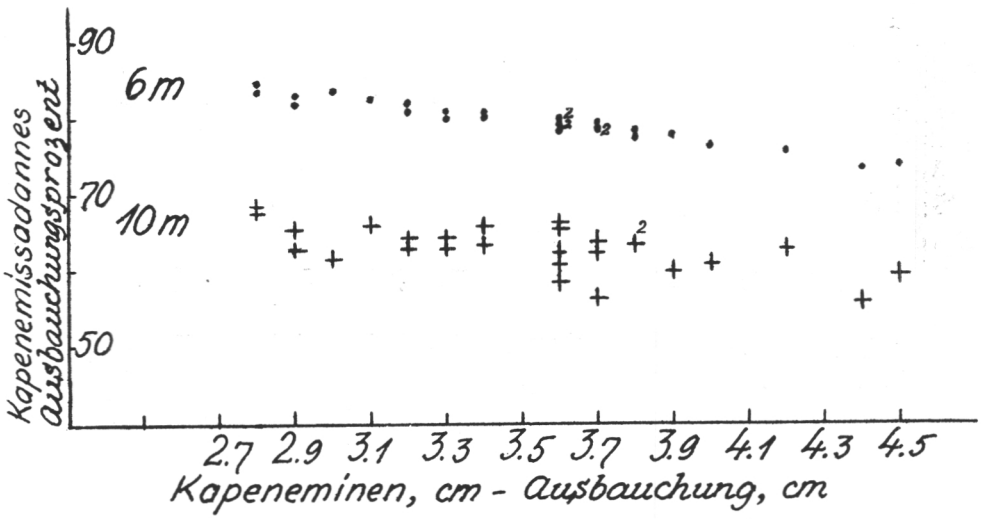
Pienimmän kapenemisluokan keskiarvojen suuruus on ymmärrettävää, koska luokan alarajaa lähestyttäessä rungon alaosan muoto lähenisi lieriötä, jota se tunnetusti muistuttaa vain poikkeustapauksissa. Tämän kapenemisluokan puita on metsissä suhteellisesti vähän (vrt. s. 15) ja nekin kuuluvat useimmiten luokkaan 2 cm (1.6—2.5 cm), kun taas kapenemisluokkiin 3—4 ja 5—6 cm kuuluvia puita esiintyy aivan yleisesti ja eniten. Pienimmän kapenemisluokan koepuiden keskimääräisen kapenemisen poikkeaminen ylöspäin luokan keskuksena pidettävästä arvosta, 1.25:stä, vaikuttaa siis varsin luonnolliselta.

Voidaan olettaa, että metsikön rakenne on osittain syynä siihen, että kapenemisluokan 3—4 cm pienissä läpimittaluokissa kapeneminen on jäänyt luokan keskimääräistä kapenemista pienemmäksi. Etenkin Suomen eteläpuoliskon olosuhteissa pieniläpimittaisia mutta yli 10 m pitkiä puita esiintyy enemmän tiheissä metsiköissä, joissa puun rungosta kehittyy hyvin solakka, so. vähän kapeneva. Tiheissä metsiköissä suoritetut harvennukset ovat tarjonneet edullisen mahdollisuuden runsaan koepuumäärän keruuseen. Koepuulomakkeista voidaan kuitenkin todeta, että keskittyminen ei ole ollut merkittävää, mikä johtuu siitä, että koepuita on koottu toistuvissa harvennuksissa väljentyvistä metsiköistä.

Taulukosta 15 voidaan myös todeta, että enimmin koepuita sisältävissä kapenemisluokissa, 3—4 ja 5—6 cm, kapenemisen keskiarvot keskimäärin pienenevät pituusluokan suuretessa. Tähän kiinnitettiin huomiota myös kapenemissarjojen esittämisen tapaa tutkittaessa. Koska pieneneminen oli yleistä kaikissa luokissa, oli syytä tutkia, johtuiko se sattumasta, aineiston keruun systemaattisuudesta vai oliko kapenemisen pieneneminen pituuden suuretessa runkomuodon keskimääräiselle kehitykselle ominainen piirre. Kysymystä yksityiskohtaisesti tutkittaessa saatettiin päätellä, etteivät kaksi ensin mainittua mahdollisuutta olleet todennäköisiä, koska havaintojen lukumäärä oli suuri. Kysymystä tutkittiin mm. runkoanalyysien (Ilvessalo 1937 a, s. 106—109) avulla ja todettiin, että pituuden suuretessa ilmenevää lievää keskimääräistä »solakoitumista» oli pidettävä täysin mahdollisena ilmiönä.

Taulukko 15. Rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen keskiarvot eräissä muodostetuissa luokissa.
Übersicht 15. Mittelwerte des Brusthöhendurchmessers und der Ausbauchung in einigen von dem Untersuchungsmaterial herausgebildeten Klassen.

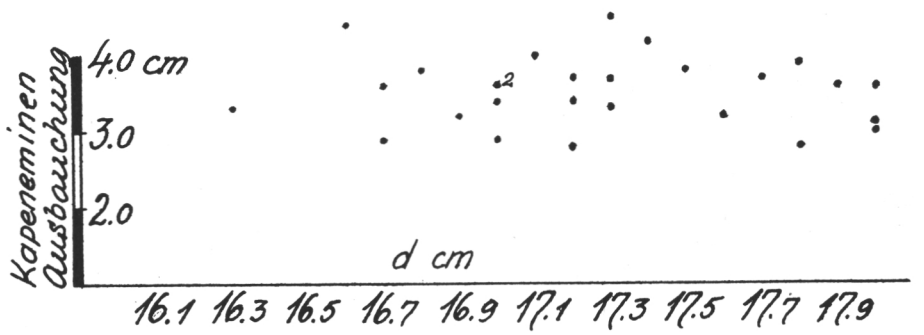
Pituusluokka, m *Höhenklasse, m*	Tunnus *Merkmal*	Kapenemisluokka, cm — *Ausbauchungsklasse, cm*															
		1—2					3—4						5—6				
		d-luokka, cm — *d-klasse, cm*															
		7	9	11	13	15	9	11	13	15	17	19	17	19	21	23	25
		Rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen keskiarvo, cm — *Mittelwerte des Brusthöhendurchmessers und der Ausbauchung, cm*															
9	d	6.9					9.0	11.0									
	Kapeneminen *Ausbauchung*	2.3					3.6	4.0									
13	d		9.2	11.0			9.4	11.2	13.1	15.1	17.2	18.8	16.8	19.2			
	Kapeneminen		2.2	2.3			2.9	3.1	3.4	3.6	3.8	3.9	5.0	5.2			
15	d			10.9	13.0	14.8		11.4	13.2	15.0	17.1	19.1		18.3	21.0	22.6	
	Kapeneminen			2.0	2.3	2.3		3.0	3.2	3.4	3.7	3.8		4.9	5.4	5.3	
17	d				13.0	14.8			13.0	15.2	17.3	19.0		18.9	21.0	23.2	24.9
	Kapeneminen				2.3	2.3			3.1	3.3	3.5	3.6		5.0	4.9	5.2	5.4
19	d					15.0				15.1	16.9	19.0				22.4	25.1
	Kapeneminen					2.2				3.1	3.4	3.6				5.0	5.3



Kuva 10. Kapenemissadanneksen riippuvuus kapenemisesta eräässä tutkimusaineiston luokassa 6 ja 10 m:n mittauskorkeudella. Pituusluokka 17 m, kapenemisluokka 3—4 cm, d-luokka 17 cm.
Abb. 10. Die Abhängigkeit des Ausbauchungsprozentes von der Ausbauchung in einer der Klassen des Untersuchungsmaterials bei Messhöhen von 6 und 10 m. Höhenklasse 17 m, Ausbauchungsklasse 3—4 cm, d-klasse 17 cm.

Edellisessä esitetyn johdosta oli syytä tutkia, missä määrin laadittuihin sarjoihin oli suoritettava »tasokorjauksia». Kapenemistaulukoiden luokitusta valittaessa kävi ilmi, että sovellettaessa 2 cm:n kapenemis- ja d-luokkia keskimääräissarjojen välillä voitiin todeta selvät erot. Mikäli tiettyyn luokkaan kuuluvien koepuiden lukumäärä ei ole aivan pieni, ilmenee kapenemisen vaikutus jo luokan sisässäkin, so. 2 cm:n luokkalaajuudella, kuten kuvassa 10 esitetystä esimerkistä nähdään. Kuvassa esitetyt 6 ja 10 m:n kapenemissadannekset muodostavat todella verraten säännöllisen pistejonon, joka laskeutuu lievästi kapenemisluokan alarajalta (2.6 cm) sen ylärajaa (4.5 cm) kohti.

Kapenemisen merkitystä tutkittaessa on kuitenkin otettava huomioon, että tietyn mittauskorkeuden kapenemissadanneksen suuruuteen vaikuttaa kapenemisen ohella myös rinnankorkeusläpimitan suuruus. Aiemmin (s. 27) suoritetun tarkastelun yhteydessä todettiin, että jos kaksi läpimitaltaan erilaista puuta kapenee täsmälleen yhtä paljon, niin suurempiläpimittaisen kapenemissadannes on, ainakin 6 m:n korkeudella ja sen läheisyydessä, suurempi kuin pienemmän puun. Rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen keskinäisissä suhteissa esiintyy luonnossa kuitenkin suurta vaihtelua. Vaihtelun huomioon ottaminen laadittujen kapenemistaulukoiden jokaisen yksityisen keskimääräisen sadanneksen osalta olisi hyvin hankalaa. Kuvasta 11 nähdään edellä esimerkiksi valitun luokan koepuiden kapenemisen vaih-

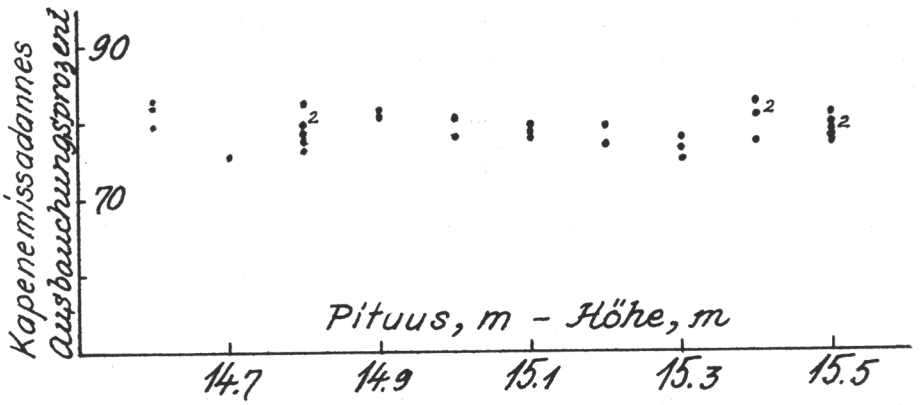


Kuva 11. Kapenemisen (d—d_6) riippuvuus rinnankorkeusläpimitasta eräässä tutkimusaineiston luokassa. Pituusluokka 17 m, kapenemisluokka 3—4 cm, d-luokka 17 cm.
Abb. 11. Die Abhängigkeit der Ausbauchung (d—d_6) von dem Brusthöhendurchmesser in einer der Klassen des Untersuchungsmaterials. Höhenklasse 17 m, Ausbauchungsklasse 3—4 cm, d-klasse 17 cm.

telu läpimitan mukaan. Pistejoukon perusteella ei voida ainakaan selvästi todeta, että rinnankorkeuden ja kapenemisen keskinäinen suhde olisi vaikuttanut luokan keskimääräisen kapenemissadanneksen suuruuteen.

Useiden vierekkäisten d-luokkien kapenemissarjojen yksityiskohtainen tarkastelu osoittikin kuvan 11 luonnehtiman rinnankorkeusläpimitan ja kapenemisen vaihtelun aiheuttavan sen, että vierekkäisten luokkien sarjat olivat ikään kuin limittäin asettuneet toistensa viereen (vrt. myös s. 44). Tämä on hyvin ymmärrettävää. Sovellettu kapenemis- ja d-luokitus on keinotekoinen luokitus. Koepuut kootaan määrämittojen osoittamiin luokkiin, jolloin jonkin puun rinnankorkeusläpimitta kasvuolosuhteiden vaihtelusta riippuen voi olla aivan luokan ylärajan läheisyydessä ja kapeneminen taasen luokan alarajalla. Toisen puun rinnankorkeusläpimitta voi olla luokan alarajalla ja kapeneminen suurin mahdollinen jne. Samoin on yksityisten puiden pituuden laita. Pituuden vaihtelun vaikutus jää kuitenkin, niin kuin aiemmin (s. 28) on mainittu, 1 m:n luokkaväliä sovellettaessa vähäiseksi verrattuna monista muista syistä johtuvaan vaihteluun. Niin voidaan myös päätellä esimerkkinä esitetyn kuvan 12 perusteella. Luokituksessa sovelletut tunnukset, pituus, kapeneminen ja rinnankorkeusläpimitta, vaihtelevat siis eri tavoin.

Kapenemissadannesten jakaantumien muoto antoi myös aihetta tarkasteluun. Voitiin todeta, että jakaantumien muoto saattoi vaikuttaa merkittävästikin keskiarvon suuruuteen. Vaikutuksen yksityiskohtainen huomioon ottaminen laajan aineiston lukuisten mittauskorkeuksien osalta olisi kuitenkin ollut hyvin hankalaa. Suoritetuissa laskelmissa lisäksi todettiin, että mahdollinen korjaus jäisi usein merkityksettömän pieneksi. Sen johdosta, että tätä koskevien algebrallisten laskelmien ja aineiston selostaminen vaatisi suuren tilan, kysymyksen lähempi tarkastelu on tässä sivuutettava.



Kuva 12. Kapenemissadanneksen riippuvuus puun pituudesta eräässä tutkimusaineiston luokassa 6 m:n mittauskorkeudella. Pituusluokka 15 m, kapenemisluokka 3—4 cm, d-luokka 15 cm.

Abb. 12. Die Abhängigkeit des Ausbauchungsprozentes von der Höhe des Baumes in einer der Klassen des Untersuchungsmaterials bei Messhöhe von 6 m. Höhenklasse 15 m, Ausbauchungsklasse 3—4 cm, d-klasse 15 cm.

Edellisessä esitettyjen tarkastelujen perusteella päädyttiin vähäisiin tasokorjauksiin eräissä luokissa. Korjausten lukumäärää pienensi ennen kaikkea käytetty tasoitusmenetelmä sekä se käytännöllinen näkökohta, että kapenemissadannekset päätettiin ilmaista kokonaislukuina. Suoritettujen vähäistenkin korjausten luotettavuutta tutkittiin jäljempänä esitettävän tasoituksen tarkistuksen yhteydessä. Myös tällöin voitiin todeta, että korjauksia oli syytä suorittaa hyvin varovaisesti.

Aineiston käsittelyvaiheeseen liittyvien virhemahdollisuuksien välttäminen

Kapenemissarjojen laadintaa selostettaessa ilmeni, että aineiston käsittelyssä voidaan erottaa kolme työvaihetta: sadannesten laskeminen kullekin koepuulle, eri mittauskorkeuksien vastaavien kapenemissadannesten yhdistäminen luokan keskiarvoksi ja graafinen tasoitus. Näiden kolmen työvaiheen ohella suoritettiin joukko erikoistutkimuksia, joista osaa on selostettu jo aiemmin. Tässä yhteydessä rajoitutaan esittämään suppeasti niitä toimenpiteitä, joita on sovellettu mainittuihin kolmeen tärkeimpään käsittelyvaiheeseen liittyvien mahdollisten virheiden poistamiseksi.

Kun läpimittojen keskiarvot laskettiin kulloinkin vain kahdesta luvusta, joiden ero oli yleensä pieni, supistui virhemahdollisuus hyvin vähäiseksi. Siitä huolimatta suoritettiin lukuisa joukko tarkistuslaskelmia, joissa tutkittiin, olivatko mitattujen läpimittojen ja lasketun keskiarvon väliset erot

yhtä suuria. Sadannesten laskennan tarkistaminen tapahtui suorittamalla laskennat osittain kahteen kertaan sekä osittain seuraavanlaista kaavaa soveltaen.

$$\Sigma p_m = \frac{100}{d} \Sigma d_m$$

Puuttumatta kaavan yksityiskohtiin todettakoon, että siihen nojautuen verrattiin tutkitun puun eri mittauskorkeuksien kapenemissadannesten summaa (Σp_m) kaavan oikealla puolella esiintyvään vastaavien läpimittojen summan (Σd_m) ja rinnankorkeusläpimitan sadannessuhteeseen. Jos summat eroavat vain sadannesten pyöristämisestä mahdollisesti aiheutuneen 0.1—0.2 %, voidaan olettaa, että kaikki sadannekset on laskettu oikein.

Muodostettujen luokkien keskimääräissarjojen laskennassa tarkistus tapahtui siten, että eri mittauskorkeuksien vastaavat sadannekset laskettiin yhteen kahteen kertaan ja tarkistettiin samalla keskiarvon laskenta. Tarkistus suoritettiin huomattavalta osalta vielä uudelleen kapenemissadannesten hajonta- ja keskivirhelaskelmien yhteydessä. Tällöin sovellettiin tosin 2 %:n laajuisia luokkia, mutta laskennan perusteella voitiin kuitenkin todeta, ettei lopullisissa laskelmissa käytettyihin keskiarvoihin sisältynyt ainakaan merkitseviä laskuvirheitä.

Graafisesta tasoituksesta on esitetty aiemmin (s. 29) esimerkki. Tasoitukseen voi tietenkin aina vaikuttaa subjektiivinen harkinta. Käytännöllisistä näkökohdista johtunut kokonaisten sadannesten käyttö on osaltaan voinut aiheuttaa vähäistä virhemahdollisuutta. Tasoitus aloitetaan tavallisesti alimmasta tai ylimmästä pisteestä tai pisteryhmästä, tässä vaaka-akselia lähinnä tai siitä kauimpana olevasta keskimääräissarjasta. Kun tämän äärimmäisen sarjan koepuiden lukumäärä oli usein pieni muihin luokkiin verrattuna ja se saattoi näin ollen sisältää runsaammin sattumasta johtuvaa epäsäännöllisyyttä, oli sarjan painottamiseen syytä kiinnittää erityistä huomiota. Tasoituksen tarkistamiseksi suoritettiin lisäksi suuri joukko tarkistuslaskelmia.

Hajonta- ja keskivirheluvut

Laadittujen kapenemissarjojen luotettavuutta tavanomaisiin hajontalukuihin nojautuen on jo tarkasteltu muutamien esimerkkien avulla aiemmin suoritetun eri perusteisiin rakentuvien kapenemissarjojen vertailun yhteydessä (s. 43). Tarkastelun täydentäminen useampien esimerkkien sekä hajontalukuihin perustuvien keskivirhelaskelmien tulosten valossa katsottiin aiheelliseksi. Tässä mielessä laskettiin mainitut molemmat tilastolliset tunnusluvut kaikista luokista, joissa koepuiden lukumäärä katsottiin tähän tarkoitukseen riittäväksi ja joissa kapenemissadannesten jakaantuma ei

Taulukko 16. Esimerkkejä kapenemissadannesten hajonnasta.
Übersicht 16. Beispiele für die Streuung der Ausbauchungsprozente.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*								
pituus- *Höhen-* luokka — *klasse*	kapenemis- *Ausbauch-ungs-* *der Probestämme*	d-	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	2	4	6	8	10	12	14	16	18
m	cm	cm		Hajonta (σ), % — *Streuung* (σ), %								
14	1—2	9	15	2.7	2.9	2.2	2.9	3.3	4.1			
		11	20	2.4	2.4	2.6	3.1	4.0	7.0			
		Keskimäärin *Im Durchschnitt*	35	2.6	3.1	3.1	3.7	4.6	5.7			
16	3—4	15	41	2.0	2.7	2.9	3.3	3.5	4.1	5.1		
		17	32	2.3	3.0	2.7	3.3	4.1	5.6	6.1		
	5—6	Keskimäärin	51	2.4	3.2	3.9	4.4	5.7	5.8	4.6		
18	3—4	17	29	2.3	2.1	2.9	2.9	3.2	3.0	4.2	5.3	
		21	33	1.8	2.4	2.6	3.0	3.6	5.2	5.5	4.3	
		Keskimäärin	112	2.5	3.2	3.1	3.1	3.4	4.1	5.2	5.2	
	5—6	Keskimäärin	42	1.8	2.8	3.0	3.7	4.7	5.7	5.8	5.2	
20	3—4	17	19	2.6	3.7	3.0	3.3	3.1	3.3	4.4	4.8	5.1
		23	26	2.4	2.0	1.7	1.9	3.0	3.9	5.5	6.8	5.4
	5—6	Keskimäärin	38	2.3	2.8	3.0	3.3	3.8	4.4	5.3	5.1	5.4

ollut aivan epäsäännöllinen. Voitiin todeta, että jakaantumien »säännöllisyys» riippui yleensä ko. luokkaan kuuluvien koepuiden lukumäärästä. Epäsäännöllisten jakaantumien osuus jäi kuitenkin kaikkiin verrattuna jokseenkin vähäiseksi. Koepuiden lukumäärä oli d-luokittaisissa laskelmissa miltei poikkeuksetta yli 20 ja kapenemisluokittaisten keskimääräislukujen laskennassa n. 25—200. Taulukosta 16 nähdään ensiksi lisäesimerkkejä kapenemissadannesten hajonnasta. Taulukkoon on otettu vertauksen vuoksi myös kaksi aiemmin esitettyä esimerkkiä. Taulukon supistamiseksi on rajoituttu 13 + m:n pituisiin koepuihin (pituusluokat 14, 16, 18 ja 20 m), joissa rinnankorkeuden yläpuolella olevat mittauskorkeudet ovat parillisia metrilukuja. Voidaan todeta, että tulokset ovat yhdenmukaisia aiemmin saadun kuvan kanssa.

H a j o n t a l u v u t suurenevat selvästi mittauskorkeuden mukaan. Joskin on vaikeaa tarkalleen määrittää, miten suurta hajontaa on pidettävä vielä kohtuullisena, saatetaan rungon ala- ja keskiosien hajontalukuja pitää tyydyttävinä. Kun hajontaluvut on ilmaistu yksinkertaisina, ne osoittavat, että saman mittauskorkeuden läpimittojen vaihtelu on suppeaakin luokitusta sovellettaessa yleensä verraten laaja. Kapenemistaulukoiden käyttöä

Taulukko 17. Esimerkkejä kapenemissadannesten keskivirheistä.
Übersicht 17. Beispiele für die Mittelfehler der Ausbauchungsprozente.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*								
pituus- *Höhen-*	kapenemis- *Ausbauch-ungs-*	d-	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	2	4	6	8	10	12	14	16	18
luokka — *klasse der Probestämme*				Keskivirhe [ε (M)], % — *Mittelfehler [ε (M)], %*								
m	cm	cm										
14	1—2	9	15	0.7	0.8	0.6	0.8	0.9	1.1			
		11	20	0.5	0.6	0.6	0.7	0.9	1.6			
		Keskimäärin *Im Durchschnitt*	35	0.4	0.5	0.5	0.6	0.8	1.0			
16	3—4	15	41	0.3	0.4	0.5	0.5	0.6	0.6	0.8		
		17	32	0.4	0.5	0.5	0.6	0.7	1.0	1.1		
	5—6	Keskimäärin	51	0.3	0.4	0.6	0.6	0.8	0.8	0.7		
18	3—4	17	29	0.4	0.4	0.6	0.5	0.6	0.6	0.8	1.0	
		21	33	0.3	0.4	0.5	0.5	0.6	0.9	1.0	0.8	
		Keskimäärin	112	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.4	0.5	0.5	
	5—6	Keskimäärin	42	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.9	0.9	0.8	
20	3—4	17	19	0.6	0.9	0.7	0.8	0.7	0.8	1.0	1.1	1.2
		23	26	0.5	0.4	0.3	0.4	0.6	0.8	1.1	1.3	1.1
	5—6	Keskimäärin	38	0.4	0.5	0.5	0.5	0.6	0.7	0.9	0.8	0.9

selostettaessa mainittiinkin, että laadittuja kapenemissarjoja tulisi käyttää ensi sijassa puuryhmien keskimääräisen runkomuodon kuvaamiseen.

Taulukosta 17 nähdään vastaavat keskivirheet, nekin yksinkertaisina. Koska kapenemissadannesten riippuvuus rinnankorkeusläpimitasta on pituus- ja kapenemisluokittain aiemmin esitetyn kuvan 8 ja kapenemistaulukoiden tarkastelun perusteella todeten ilmeinen, saatetaan päätellä, että taulukossa 17 esitetyt keskivirheet luonnehtivat ainakin likimäärin myös niiden d-luokittaisten kapenemissadannesten luotettavuutta, joille ei ole laskettu keskivirheitä ko. luokan vähäisen koepuumäärän vuoksi. Samoin on laita kapenemisluokittaisten keskimääräissadannesten, joiden hajonta- ja keskivirhelaskelmat voitiin suorittaa suhteellisesti useammasta luokasta kuin d-luokkien osalta.

Keskivirheiden avulla tutkittiin kapenemissarjojen välisten erojen tilastollista merkitsevyyttä kolmessa vaiheessa. Ensin tutkittiin kunkin pituusluokan eri kapenemisluokkien keskimääräissarjojen eroja, sitten saman pituus- ja d-luokan mutta vierekkäisten kapenemisluokkien välisiä eroja ja lopuksi d-luokittaisten sarjojen eroja samassa pituus- ja kapenemisluokassa. Seuraavassa tarkastellaan tuloksia mainitussa järjestyksessä.

Taulukko 18. Esimerkkejä saman pituusluokan eri kapenemisluokkien keskimääräissarjoista (1.) keskivirheineen (2.).

Übersicht 18. Beispiele für die durchschnittlichen Reihen (1.) mit ihren Mittelfehlern (2.) in verschiedenen Ausbauchungsklassen derselben Höhenklasse.

Koepuiden			Lukusarja *Zahlreihe*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*							
pituus- *Höhen-* luokka *klasse der* m	kapenemis- *Ausbauch-ungs-* *Probestämme* cm	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*		2	4	6	8	10	12	14	16
				Kapenemissadannes ja vastaava keskivirhe [ε (M)], % *Ausbauchungsprozent und entsprechender Mittelfehler* [ε (M)], %							
13	1—2	55	1.	95	87	79	67	49	24		
			2.	0.3	0.4	0.4	0.4	0.6	0.8		
	3—4	174	1.	94	84	75	63	46	20		
			2.	0.2	0.3	0.3	0.4	0.4	0.4		
	5—6	26	1.	93	82	73	61	43	18		
			2.	0.3	0.8	0.9	1.2	1.3	0.9		
16	1—2	25	1.	96	90	84	76	65	52	31	
			2.	0.5	0.7	0.8	0.7	1.0	1.4	1.4	
	3—4	169	1.	95	87	80	72	61	47	29	
			2.	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.4	0.4	
	5—6	51	1.	94	84	76	68	58	43	25	
			2.	0.3	0.4	0.6	0.6	0.8	0.8	0.7	
18	1—2	12	1.	97	90	84	78	71	61	48	29
			2.	0.7	0.9	1.0	1.1	0.8	1.2	1.2	1.1
	3—4	112	1.	96	88	82	75	67	57	44	26
			2.	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.4	0.5	0.5
	5—6	42	1.	95	86	79	72	64	54	41	23
			2.	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.9	0.9	0.8

Taulukossa 18 on esitetty, jälleen vain muutamaan esimerkkiin tyytyen, kolmen pituusluokan ja niistä edelleen kolmen kapenemisluokan keskimääräissarjat ja vastaavat keskivirheet. Taulukkoon on otettu tarkoituksellisesti pääasiassa sellaisia sarjoja, joiden keskivirheitä ei ole esitetty taulukossa 17 ja samoin tarkoituksellisesti ko. sarjat eikä niiden välisiä eroja, koska täten voidaan samalla havainnollistaa keskivirheiden suuruutta vastaaviin kapenemissadanneksiin verrattuna.

Verrattaessa sadannesten eroja vastaaviin keskivirheisiin voidaan todeta, että keskivirhe on yleisesti hyvin pieni. Kun vastaavien mittauskorkeuksien kapenemissadannesten erot ovat saman pituusluokan vierekkäisten kapenemisluokkien välillä aivan tyviosaa lukuun ottamatta keskimäärin 2—4 %, voidaan helposti todeta, että erot ovat pääosalta suurempia kuin kaksin-

Taulukko 19. Esimerkkejä saman pituusluokan vierekkäisten kapenemisluokkien sadannesten eroista ja erotuksen keskivirheistä 6 ja 10 m:n mittauskorkeudella.
Übersicht 19. Beispiele über die Unterschiede der Ausbauchungsprozente nebeneinander liegenden Ausbauchungsklassen innerhalb derselben Höhenklasse sowie über die mittleren Fehler des Unterschiedes bei Messhöhen 6 und 10 m.

Pituusluokka, *Höhenklasse*, m	Kapenemisluokat, *Ausbauchungsklassen*, cm	Mittauskorkeus — *Messhöhe*	
		6 m	10 m
		Ero ja erotuksen keskivirhe, % *Unterschied und der mittlere Fehler des Unterschiedes*, %	
13	1—2 ja — *und* 3—4	4 ± 0.5	3 ± 0.7
	3—4 » 5—6	2 ± 0.9	3 ± 1.4
16	1—2 » 3—4	4 ± 0.8	4 ± 1.0
	3—4 » 5—6	4 ± 0.6	3 ± 0.8
18	1—2 » 3—4	2 ± 1.0	4 ± 0.8
	3—4 » 5—6	3 ± 0.6	3 ± 0.8

kertainen ja usein suurempia kuin kolminkertainen keskivirhe. Samoin on likimäärin erotuksen keskivirheen laita, mitä esimerkiksi valituilta 6 ja 10 m:n mittauskorkeuksilta valaisee taulukko 19. Kaikki erot ovat kaksinkertaisen ja miltei kaikki yli kolminkertaisen keskivirheen suuruiset.

Taulukosta 20 nähdään esimerkkejä saman pituus- ja d-luokan mutta vierekkäisten kapenemisluokkien sarjojen sadannesten erojen suuruudesta. Alinta esitettyä mittauskorkeutta lukuun ottamatta erot ovat keskimäärin 5—8 %, siis huomattavan suuria. Verrattaessa eroja taulukossa 17 esitettyihin keskivirheisiin, jotka likimäärin luonnehtivat ainakin kapenemisluokille 1—2 ja 3—4 laskettuja keskivirheitä, voidaan todeta, että taulukossa 20 esitetyt kahden mainitun kapenemisluokan sadannesten erot ovat niin suuria, että niitä yleisesti voidaan pitää tilastollisesti todella merkitsevinä. Vain osa 2 m:n mittauskorkeuden eroista on katsottava pieniksi. Erojen suuruuden takia ei katsottu laajempaa erotuksen keskivirheen laskentaa tarpeelliseksi tässä yhteydessä. Kapenemisluokkien 3—4 ja 5—6 erojen merkitsevyys voidaan arvioida vain likimäärin, koska viimeksi mainitun kapenemisluokan d-luokkien sarjoille ei ole laskettu keskivirheitä koepuiden vähäisen lukumäärän vuoksi. Esitettyjen d-luokkien ja niiden kapenemisluokittaisten keskimääräissarjojen vertailun perusteella on kuitenkin otaksuttavissa, että kapenemisluokkien 3—4 ja 5—6 d-luokittaisten sarjojen erot ovat myös tilastollisesti merkitseviä.

Tässä yhteydessä kiinnitettiin huomiota siihen yllättävältä vaikuttavaan seikkaan, että kapenemisluokittaisten keskimääräissarjojen erot ovat keskimäärin pienempiä kuin viimeksi tarkasteltujen d-luokittaisten sarjojen erot. Tämä johtuu ensiksi siitä, että kapenemisen suuretessa myös keskimääräinen

Taulukko 20. Esimerkkejä saman pituus- ja d-luokan mutta vierekkäisten kapenemisluokkien sadannesten eroista.

Übersicht 20. Beispiele für die Differenz der denselben Höhen- und d-klassen, aber zwei sich nebeneinander befindlichen Ausbauchungsklassen angehörenden Prozente.

Pituus- *Höhen-* luokka — *klasse* m	d- cm	Kapenemisluokat *Ausbauchungs-klassen* cm	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m* 2	4	6	8	10	12	14	16	18
			Kapenemisluokkien sadannesten ero (%) *Differenz zwischen den Prozenten der Ausbauchungsklassen* (%)								
8	9	3—4 ja — *und* 5—6	1	7	13						
9	7	1—2 » 3—4	2	7	11	10					
	9	3—4 » 5—6	1	7	10	8					
11	11	1—2 » 3—4	2	6	8	8	7				
	15	3—4 » 5—6	1	4	8	9	6				
13	11	1—2 » 3—4	2	7	8	7	7	5			
	15	3—4 » 5—6	1	4	7	7	3	3			
16	17	1—2 » 3—4	2	5	5	5	5	6	5		
	19	3—4 » 5—6	2	4	7	8	9	8	6		
18	17	1—2 » 3—4	2	5	5	5	5	5	7	6	
	23	3—4 » 5—6	2	5	6	7	7	7	8	6	
20	25	3—4 » 5—6	2	5	6	6	7	6	7	6	4
23	27	3—4 » 5—6	2	6	7	7	6	6	5	4	5

rinnankorkeusläpimitta suurenee. Eri mittauskorkeuksien kapenemissadannekset suurenevat edelleen d-luokan mukaan. Molemmat seikat aiheuttavat, että kapenemisluokittaisten keskimääräissarjojen erot jäävät yleensä pienemmiksi kuin vierekkäisiin kapenemisluokkiin kuuluvien samanvahvuisten puiden keskimääräissarjojen erot.

Lopuksi esitetään taulukossa 21 d-luokittaisten sarjojen eroja eräissä pituus- ja kapenemisluokissa. Kun kapenemissadannekset on ilmaistu kokonaislukuina, erot vaihtelevat perättäisillä mittauskorkeuksilla jossain määrin epäsäännöllisesti. Erojen pienuus tai se, että ero on nolla, johtuu ensi sijassa luokituksen suppeudesta. Etenkin tyvi- ja latvaosissa läheisten d-luokkien runkomuodon kuvaajat ovat likimain yhdensuuntaiset. Koska kapenemissadannekset ovat suhteellisia lukuja, osa niiden eroista voi, jopa osittain niiden täytyykin jäädä laskennallisista syistä verraten pieniksi tai olla nolla. Näin on etenkin kahden vierekkäisen d-luokan tyvi- ja latvaosien kapenemissadannesten erojen laita. Voidaan näet otaksua, että saman pituus- ja kapenemisluokan kahden vierekkäisen ja pienen luokkavälin erottaman d-luokan puiden keskimääräinen runkomuoto on rinnankorkeuden

Taulukko 21. Esimerkkejä d-luokittaisten kapenemissadannesten eroista eräissä pituus- ja kapenemisluokissa.

Übersicht 21. Beispiele für die Differenzen der Ausbauchungsprozente nach d-klassen in einigen Höhen- und Ausbauchungsklassen.

Pituus- *Höhen-* luokka — *klasse* m	Kapenemis- *Ausbauch- ungs-* cm	d-luokat, *d-klassen*, cm	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m* 2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
			d-luokittaisten sadannesten ero (%) *Differenz der Prozente nach d-klassen (%)*									
9	3—4	7 ja — *und* 9	0	3	4	3						
12	1—2	9 » 11	0	2	2	1	1					
	3—4	15 » 17	1	1	2	2	2					
	5—6	17 » 19	0	1	3	2	2					
14	1—2	11 » 13	1	1	1	1	1	1				
	3—4	15 » 17	1	1	2	1	1	1				
	5—6	19 » 21	1	0	2	2	2	1				
18	1—2	15 » 17	1	1	1	2	2	2	2	1		
	3—4	19 » 21	1	1	1	1	1	1	1	1		
	5—6	23 » 25	1	1	2	2	2	1	2	1		
21	3—4	25 » 27	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	5—6	27 » 29	1	1	1	1	1	1	1	2	1	0

läheisyydessä niin huomattavassa määrin samanlainen, että geometristen sääntöjen mukaan sadannekset lähenevät toisiaan. Läpimitan suuretessa pienet erot eivät myöskään ilmene kokonaisluvuissa. Latvaosissa, joissa runkomuoto usein lähenee kartiota, vastaavien läpimittojen suhteet voivat noudattaa likimäärin samaa säännönmukaisuutta.

Aineiston tarkastelu osoitti, että tehty olettamus oli usein perusteltavissa. Toisaalta oli esimerkkejä, jolloin kahdesta puusta läpimitaltaan suuremman kapenemissadannekset olivat latvaosissa pienempiä kuin pienemmän puun sadannekset. Suoritetuissa tutkimuksissa ilmeni, että mainitunlainen kapeneminen oli täysin mahdollinen, mutta tällaisten havaintojen lukumäärä oli verraten vähäinen. Yleensä suuremman läpimittaluokan kapenemissadannekset olivat ainakin keskimäärin yhtäsuuria kuin vastaavat pienemmän läpimittaluokan sadannekset. Mittauskohdan sattuminen oksan läheisyyteen on aiheuttanut osan havaituista poikkeuksista, jotka tietyissä puuluokissa voivat olla hyvinkin vaikuttavia. Rungon ohuimman latvaosan käytännöllisen merkityksen vähäisyyden vuoksi näiden havaittujen erojen vaihtelun yksityiskohtaisempaa tutkimista ei pidetty tarpeellisena.

Verrattaessa taulukossa 21 esitettyjä eroja aiemmin esitettyihin keskivirheisiin voidaan todeta, että osa eroista on tilastollisesti merkitseviä, osa ei. Varsinkaan tyvi- ja latvapäissä erot eivät yleensä ole merkitseviä.

Syynä on osittain käytetyn luokituksen suppeus, osittain aineistossa todetut melkoiset vaihtelumahdollisuudet ja koepuiden pienehkö lukumäärä. Jos läpimittaluokituksessa olisi käytetty laajempaa luokkaväliä, merkitsevyys olisi ilmeisesti voimakkaampi. Sovellettu d-luokitus on kuitenkin käytännön kannalta siksi edullinen, että muutosten tekoa ei pidetty asiallisena. Edelleen on todettava sekä teoreettisten laskelmien että d-luokkien eri mittauskorkeuksien kapenemissadannesten keskiarvojen erojen osoittaneen, että vierekkäisten d-luokkien kapenemissadannekset oli mahdollista tasoittaa graafisesti eri lukusarjoiksi. Tilastollisen merkitsevyyden osittaista puuttumista ei siten pidetty ratkaisevana tekijänä, varsinkaan otettaessa huomioon edellä aineiston rakenteesta ja laadusta mainitut seikat.

Edellisen mukaan siis hajonta- ja keskivirhelaskelmien ja niiden yhteydessä suoritettujen tutkimusten perusteella voidaan todeta, että sovelletun luokituksen avulla on ollut mahdollista muodostaa keskimääräisiä kapenemissarjoja, joiden välisten erojen suuruus osoittaa sarjojen erikseen esittämisen olevan tarpeen. Suuri osa eroista on tavanomaisten keskivirhelaskelmien valossa myös tilastollisesti merkitseviä. Sarjojen erojen pienuuden tai säännöllisyyden takia olisi ehkä toisaalta ollut mahdollista suorittaa sarjojen yhdistelyjä joko puhtaasti graafisin keinoin tai tilastollisia menetelmiä soveltaen. Kun mittaukset on suoritettu kaikista koepuista tasavälein, olisi kuitenkin ainakin eri pituusluokkien sarjojen yhdistely aiheuttanut paljon hankaluutta.

Tasoituksen tarkistamiseksi suoritetut lisälaskelmat

Käytännön kannalta oli tärkeintä saada selville laadittujen sarjojen luotettavuus mahdollisimman laajamittaiseen tarkasteluun nojautuen. Tässä mielessä katsottiin aiheelliseksi täydentää aiemmin esitettyjä koelaskelmia kapenemissarjojen tasoituksen onnistumisesta. Laskelmia täydennettiin etenkin tutkimusaineiston ja pysyviltä koealoilta, mutta myös Pohjanmaalta ja Pohjois-Suomesta kerättyjen lisäaineistojen avulla.

Aiemmin esitettyjen tarkistuslaskelmien täydennykseksi suoritetuissa laskelmissa kiinnitettiin päähuomio d-luokittaisiin sarjoihin. Lisäksi tehtiin tarkistuslaskelmia suurissa kapenemisluokissa, joissa ei ollut sovellettu d-luokitusta. Tutkimusaineiston avulla tehdyissä tarkistuslaskelmissa sovellettiin samaa tasavälistä poimintamenetelmää kuin aiemminkin. Koepuita poimittiin luokista 10 tai 20 kpl siten, että tarkistuslaskelmiin tuli vaihtelevasti ko. luokan joka toinen, kolmas, neljäs jne. puu. Eräissä suuremmista pituusluokista olivat tarkistuslaskelmissa mukana luokan kaikki koepuut, koska koepuiden lukumäärä oli vähäinen.

Laskelmissa kiinnitettiin erikoista huomiota systemaattisten erojen esiintymiseen. Tässä mielessä kapenemissarjojen avulla laskettuja läpimit-

Taulukko 22. Esimerkkejä 12 m:ä lyhyempien puiden kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen keskimääräisistä eroista eräissä tutkimusaineiston luokissa.

Übersicht 22. Beispiele für die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den durch Ausbauchungsreihen erhaltenen und den wirklichen Durchmessern der Stämme mit der Höhe unter 12 m in einigen Klassen des Untersuchungsmaterials.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*							
pituus- *Höhen-* luokka — *klasse der Probestämme*	kapenemis- *Ausbauch-ungs-*	d-	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	7.5	8.5
				Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % *Durchschnittlicher Unterschied in % gegenüber dem wirklichen Durchmesser*							
m	cm	cm									
8	3—4	7	20	—0.7	+1.1	[1]) ·	—0.7	+0.5	+0.9	+3.3	
		9	20	+0.6	—0.6	—0.6	+0.3	—0.3	—0.5	+1.2	
	5—6	9	20	—0.6	—0.5	—0.4	+0.6	—2.3	+0.8	+8.6	
		11	13	—0.2	+0.6	+0.5	—0.8	+0.5	+2.1	—1.2	
9	1—2	7	10	—0.8	+0.3	+0.7	+0.6	+1.3	+0.5	—0.4	+2.6
	3—4	7	20	+0.5	·	+0.6	+0.2	—0.7	—0.7	+0.4	—2.8
		9	20	—0.2	+0.1	+0.5	—0.2	—0.6	—1.2	+0.4	—6.2
		11	10	—0.5	—0.4	+0.3	—0.2	+1.5	—0.3	—0.4	—3.3
	5—6	11	20	—0.2	+0.8	—0.8	·	—1.6	—0.1	+2.3	—3.6
		13	10	—0.1	+0.2	+0.4	+0.2	+0.1	+0.9	+0.2	—1.3

[1]) < 0.05 % (kaikissa taulukoissa — *in allen Übersichten*).

toja verrattiin puu puulta todellisiin, so. mittausten perusteella saatuihin läpimittoihin, jolloin selvisi yksityisten erojen suuruus ja lasketun läpimitan eroavuuden + tai — suunta. Voitiin havaita, että erot suurenivat miltei poikkeuksetta puun pituuden lisääntyessä. Erojen suuruus vaihteli ± 1—2 millimetristä ± 1—2 cm:iin, mikä keskimääräissarjoja sovellettaessa oli hyvin odotettavissa. d-luokittaiset sarjat johtivat kuitenkin yleensä alle senttimetrin eroihin (vrt. s. 47).

Yksityisten erojen ohella tutkittiin myös tarkasteltujen koepuuryhmien keskimääräisiä eroja. Saaduista tuloksista nähdään esimerkkejä taulukoissa 22, 23 ja 24. Kun koepuiden läpimittojen mittaukset rinnankorkeuden yläpuolella oli suoritettu alle 12 m:n pituisista puista 1.5, 2.5 . . . jne. metrin korkeuksilta ja pitemmistä puista parillisin metrivälein, esitetään d-luokittaisia tuloksia kahdessa eri taulukossa (22 ja 23). Suurten kapenemisluokkien keskimääräissarjojen avulla saaduista tuloksista esitetään esimerkkejä vain taulukossa 24. Lyhyiden puiden laskettujen läpimittojen määrittämiseen tarvittavat kapenemissadannekset luettiin graafisista tasoituskäyristä, ei siis laadituista taulukoista interpoloimalla.

Taulukko 23. Esimerkkejä 12 m:ä pitempien puiden kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen keskimääräisistä eroista eräissä tutkimusaineiston luokissa.

Übersicht 23. Beispiele für die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den durch Ausbauchungsreihen erhaltenen und den wirklichen Durchmessern der Stämme mit der Höhe über 12 m in einigen Klassen des Untersuchungsmaterials.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*									
pituus- *Höhen-*	kapenemis- *Ausbauchungs-*	d-	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
luokka *klasse*				Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % *Durchschnittlicher Unterschied in % gegenüber dem wirklichen Durchmesser*									
m	cm	cm											
15	1—2	11	10	—1.4	+0.1	—1.1	—0.6	—2.4	—3.1	—5.0			
		13	10	·	—0.7	—0.9	+0.4	—1.1	—4.6	+3.0			
	3—4	13	20	+0.3	—0.2	·	+0.4	—0.9	—1.1	—5.9			
		15	20	—0.1	—0.1	+0.4	+0.4	+0.4	—0.1	+1.7			
		17	20	—0.6	+0.1	·	+0.8	+1.4	+2.2	+1.6			
	5—6	21	8	—1.4	—1.3	—0.7	+0.2	+0.1	+2.2	—0.2			
17	3—4	15	18	—0.5	—0.2	+0.5	—0.9	+0.5	+0.6	+3.0	—13.5		
		17	20	—0.2	—0.7	—0.8	—0.1	—0.3	—1.0	—0.9	— 2.5		
		19	19	—0.7	—0.7	+0.2	—0.8	—0.9	—0.3	+1.5	— 0.6		
19	1—2	15	6	+0.1	+0.6	—0.3	—0.1	·	—1.0	—1.9	— 0.9	+10.1	
	3—4	17	15	+0.3	+0.3	·	+0.7	—0.1	—0.2	—2.4	— 0.5	—13.9	
		19	15	+0.7	+0.4	—0.4	—0.1	—0.6	+0.5	—1.0	— 0.8	— 4.8	
		21	8	—0.3	—0.7	—1.1	—0.5	+0.3	+0.3	+2.9	+ 3.1	—18.3	
	5—6	25	6	—0.5	—2.3	—1.1	—0.8	+0.6	—1.0	+7.1	+ 4.3	—12.0	
21	3—4	19	14	—0.6	+0.1	—0.5	+0.3	—1.2	—0.2	—0.3	— 0.2	— 0.6	+0.3
		21	11	+0.3	+0.7	—0.5	+0.6	—0.7	—0.1	+0.5	— 1.2	— 1.5	—4.4

Suoritetut lisälaskelmat vahvistivat aiemmin saatua kuvaa laadittujen kapenemistaulukoiden luotettavuudesta. Taulukoista 22 ja 23 nähdään, että kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen erot ovat hyvin usein alle 1 %:n. Suurimmat erot ovat yleensä latvassa, mutta määrällisesti erojen suuruus on, kuten usein muillakin mittauskorkeuksilla, vain muutama millimetri. Vierekkäisten d-luokkien erojen suuruus ja suunta vaihtelee samoin eri mittauskorkeuksilla. Edelleen huomataan, että jos suoritettaisiin yhden sadanneksen suuruinen korjaus niissä luokissa, joissa erojen etumerkki on sama useilla perättäisillä mittauskorkeuksilla, päädyttäisiin likimäärin samansuuruisiin, mutta suunnaltaan vastakkaisiin eroihin. Eräissä luokissa tarkistuslaskelmat osoittivat vähäisen tasokorjauk-

Taulukko 24. Esimerkkejä suurten kapenemisluokkien keskimääräissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen eroista eräissä tutkimusaineiston luokissa.
Übersicht 24. Beispiele für die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den durch Mittelreihen der grossen Ausbauchungsklassen erhaltenen und den wirklichen Durchmessern in einigen Klassen des Untersuchungsmaterials.

Koepuiden pituus-*Höhen-* luokka — *klasse der Probestämme* m	kapenemis-*Ausbauchungs-* cm	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m* 2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
			Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % *Durchschnittlicher Unterschied in % gegenüber dem wirklichen Durchmesser*										
15	7— 8	8	+0.2	+0.8	+2.1	+1.4	+2.2	·	+8.7				
17	7— 8	9	—1.1	—2.4	—1.2	—1.2	—5.5	—5.3	—0.9	—15.0			
19	7— 8	12	·	—0.7	—1.1	—3.7	—0.8	+0.3	—0.1	+ 1.1	—2.1		
21	7— 8	20	—0.3	—1.6	—0.9	—1.9	—1.1	—2.0	—2.8	— 3.0	—2.1	—16.3	
	9—10	8	+0.2	—1.0	+0.3	—0.2	+0.6	+2.3	+2.3	+ 6.4	+9.1	+ 0.5	
23	7— 8	15	·	—1.4	—2.2	—1.9	—1.2	—1.0	—0.6	+ 0.7	+3.5	+ 3.5	+6.1

sen aiheelliseksi. Samoin korjattiin eräissä luokissa muutamien mittauskorkeuksien sadanneksia. Syynä oli osittain ko. luokan koepuiden lukumäärän pienuus, mutta yleensä koepuiden rinnankorkeusläpimittojen ja kapenemislukujen poikkeuksellinen jakaantuma, mihin seikkaan aiemmin (s. 72) on kiinnitetty huomiota.

Taulukossa 24 esitetyt esimerkit suurten kapenemisluokkien keskimääräissarjojen avulla saaduista tuloksista osoittavat erojen olevan yleisesti suurempia kuin d-luokittaisissa laskelmissa saadut erot. Suoritettujen tutkimusten perusteella katsottiin eräät korjaukset aiheellisiksi myös tällaisten kapenemisluokkien keskimääräissarjoissa.

Tutkittaessa erojen suuruutta Pohjanmaalta ja Pohjois-Suomesta kerätyn lisäaineiston perusteella voitiin todeta, että vaihtelua + ja — suuntaan oli siinäkin selvästi havaittavissa. Latvaosissa ilmeni kuitenkin useammin + kuin — suuntaisia eroja. Tältä osin tulokset lienevät myös yleistettävissä, sillä etenkin Pohjois-Suomen männyn runko kapenee latvaosissa usein hyvin voimakkaasti. Tutkituissa koepuissa tyvilaajenema oli hyvin voimakas, mutta paksuhkon kaarnan ulottuminen usein 4—6 m:n korkeuteen lievensi sen vaikutusta rinnankorkeuden yläpuolella. Pohjanmaan koepuiden keskimääräinen runkomuoto poikkesi laadittujen kapenemissarjojen luonnehtimasta runkomuodosta myös tyvi- ja keskiosissa, kuten seuraavat 22 koepuun keskimääräiset erot osoittavat.

Koepuiden keskimääräinen		Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*			
pituus — *Höhe*	18.0 m	3	5	7	9
kapeneminen — *Ausbauchung*	4.2 cm	Ero todellisesta läpimitasta keskimäärin, % — *Unterschied gegenüber dem wirklichen Durchmesser im Durchschnitt, %*			
d	23.3 cm	+0.4	—1.4	—1.6	—2.2

Taulukko 25. Kapenemissarjojen avulla saatujen ja todellisten läpimittojen keskimääräiset erot pysyviltä koealoilta kerättyjen koepuiden eräillä mittauskorkeuksilla.
Übersicht 25. Die durchschnittlichen Unterschiede zwischen den mit Hilfe der Ausbauchungsreihen erhaltenen und den wirklichen Durchmessern in einigen Messhöhen aus den festen Probeflächen angesammelten Probestämmen.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*				
pituus *Höhe*	kapeneminen *Ausbauchung*	d	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	2	4	6	10	12
keskimäärin *der Probestämme, im Durchschnitt*				Ero, % — *Unterschied, %*				
m	cm	cm						
13.1	2.9	11.1	12	+0.6	+2.6	+2.6	+0.7	
14.0	2.5	11.1	7	—0.1	+0.6	—0.2	+1.2	
15.1	2.9	13.8	16	+0.6	+0.7	+0.6	—1.3	
16.2	3.8	17.5	14	+0.8	.	—0.3	+1.0	
17.0	3.1	15.1	18	+0.7	+0.9	+0.2	+0.6	—1.6
18.0	3.8	18.4	14	+1.2	+1.1	+0.9	+3.7	+2.8
19.0	4.0	20.6	15	+0.5	+0.7	.	—0.3	—0.8
20.2	3.7	22.0	20	+1.3	.	—0.7	—2.1	—2.6
21.0	4.0	23.9	10	+0.9	.	—0.7	—1.1	—0.4

Erojen perusteella voidaan päätellä, että 5—9 m:n korkeuksien välillä koepuiden runkomuoto on ollut kapenemissarjojen osoittamaa runkomuotoa keskimäärin täyteläisempi. Koepuiden vähäisen lukumäärän vuoksi tuloksia ei voida yleistää. Otettaessa huomioon, että koepuut ovat kasvaneet täystiheissä luonnonmetsiköissä, voidaan pikemmin olettaa, että erot luonnehtivat lähinnä Pohjanmaan männyn runkomuodossa esiintyviä äärimmäisyyksiä. Pohjois-Suomen koepuissa erot olivat myös rungon alaosissa yleensä negatiivisia ja voimakas kapeneminen alkoi usein puun pituuden puolivälin tienoilla. 56 koepuun keskimääräiset erot olivat seuraavat:

koepuiden keskimääräinen		mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*			
pituus — *Höhe*	16.6 m	2	4	6	10
kapeneminen — *Ausbauchung*	5.1 cm	ero keskimäärin, % — *Unterschied gegenüber dem wirklichen Durchmesser im Durchschnitt, %*			
d	27.6 cm	—0.8	—1.9	—1.7	+3.5

Pohjanmaan ja Pohjois-Suomen koepuiden osalta havaitaan siis systemaattisuutta selvemmin kuin aiemmin esitetyissä vertailuissa. Eroja voitaneen kuitenkin pitää kohtuullisina otettaessa huomioon koepuiden suuri keskimääräinen koko.

Taulukossa 25 esitetään vielä tuloksia niistä tarkistuslaskelmista, joita suoritettiin Etelä-Suomen pysyviltä koealoilta mitattujen koepuiden avulla.

Taulukko 26. Pysyviltä koealoilta kerättyjen koepuuryhmien perusteella suoritettujen tarkistuslaskelmien tulokset.

Übersicht 26. Ergebnisse der auf Grund der aus den festen Probeflächen angesammelten Probestämmengruppen durchgeführten Kontrollausrechnung.

Koepuiden				Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*			
pituus *Höhe*	kapeneminen *Ausbauchung*	d	lukumäärä *Anzahl der Probestämme*	3	6	9	12
keskimäärin *der Probestämme, im Durchschnitt*				Ero keskimäärin, % *Unterschied im Durchschnitt, %*			
m	cm	cm					
16.9	3.8	17.8	8	+0.2	—0.3	—1.3	+2.3
17.2	3.7	17.7	8	+0.7	+1.3	+0.8	+0.6
17.1	4.0	19.1	8	+1.8	+2.2	+3.1	+6.6
17.5	3.7	18.9	8	+0.5	+0.6	—1.3	—3.1
20.2	3.6	18.9	10	+1.9	+0.7	—1.3	—2.3
20.3	3.7	22.1	12	+0.1	—0.4	—2.1	—1.4

Taulukkoon on otettu myös aiemmin (s. 50) esitetyt kolmen pituusluokan tulokset. Voidaan todeta, että laskelmissa saadut erot ovat keskimäärin pienempiä kuin Pohjanmaan ja Pohjois-Suomen koepuissa, mutta taas hieman suurempia kuin tutkimusaineistosta poimituissa koepuissa. Systemaattisuutta ilmenee lähinnä tyviosassa, mutta se on hyvin lievää. Erot ovat joka tapauksessa kohtuullisen pieniä, mikä vahvistaa tutkimusaineiston rakenteen sopivuutta ja tasoituksen onnistumista. Tarkistuslaskelmat osoittivat jälleen, että kapenemistaulukoiden käyttö soveltuu lähinnä puuryhmien keskimääräisen runkomuodon määrittämiseen. Edelleen ilmeni, että mikäli taulukoissa ei ollut esitetty jonkin koepuun d-luokan mukaista sarjaa, ekstrapolointi johti useimmiten tarkempiin tuloksiin kuin käytettäessä kapenemisluokan keskimääräissarjaa. Edellä on myös viitattu interpoloinnin mahdollisuuteen.

Lopuksi esitetään taulukossa 26 tulokset niistä tarkistuslaskelmista, joissa eroja voitiin tutkia metsiköittäin (vrt. N ä s l u n d 1947, s. 22—23), joskin koepuiden lukumäärät olivat verraten pienet. Laskennassa mukana olleet koepuut on mitattu Etelä-Suomen pysyviltä koealoilta ja ovat osa niistä koepuista, joihin perustuen aiemmin (s. 52) on tutkittu kapenemisluokan määrittämistä. Taulukon supistamiseksi esitetään koepuista jälleen vain keskimääräistiedot. Koepuuerien keskimääräiset erot ovat nytkin huomattavalta osalta pieniä ja ainakin keskimäärin tyydyttäviin tuloksiin viittaavia. Erojen etumerkki vaihtelee, alinta mittauskorkeutta lukuun ottamatta, sekä eri mittauskorkeuksilla että eri ryhmissä. Tyviosissa ilmenee pientä positiivista systemaattisuutta, mikä kuitenkin muuttuisi suunnaltaan vastakkaiseksi, jos suoritettaisiin 1 %:n tasokorjaus. Koepuuerien pienuuden takia korjaus ei ole myöskään perusteltavissa.

Tehdyt tarkastelut viittasivat siihen, että erillinen kapenemissarjojen laadinta maan eri osia varten olisi todennäköisesti merkinnyt tiettyjä etuja. Tästä tehtävästä oli kuitenkin luovuttava, sillä käytettävissä ollut koepuuaineisto moniin luokkiin jaettuna olisi ollut tarkoitukseen aivan liian pieni. III:n valtakunnan metsien inventoinnin koeala-aineistosta kerätyn koepuuaineiston perusteella oli lisäksi otaksuttavissa, että yksityisten koepuiden runkomuodoissa mahdollisesti ilmenevien keskimääräisten erojen ohella olisi syytä ehkä tarkastella myös Etelä- ja Pohjois-Suomen metsiköiden rakenteellisia eroja. On mahdollista, että laaditut kapenemistaulukot joudutaan vastaisuudessa tarkistamaan kokonaisuudessaankin, sillä metsien käsittelyn kehittyessä puuston rakenne todennäköisesti muuttuu ja myös puiden keskimääräinen muoto voi silloin muuttua. Epäilystä ei voine olla siitä, että nykyisin havaittavat runkomuodon »päämuodot» löydetään kuitenkin myös tulevaisuudessa kasvavista metsistä.

Kapenemistaulukoiden luotettavuuden vertailua

Tulosten luotettavuuden viimeisenä tarkasteluna suoritettiin eräitä vertailuja tässä tutkimuksessa ja varhemmin laadittujen kapenemissarjojen luotettavuuden välillä. Vertailussa nojauduttiin niihin tuloksiin, joita eri tutkijat ovat esittäneet laatimiensa kapenemissarjojen luotettavuudesta. Samalla kiinnitettiin huomiota eri kapenemissarjojen käytön edellyttämien tunnusten määrittämistapoihin. Muissa maissa laadittujen kapenemissarjojen luotettavuuden vertailevasta tutkimisesta tämän tutkimuksen aineiston avulla päätettiin luopua tehtävän edellyttämän hyvin suuren työn ja siihen liittyvien epävarmuutta aiheuttavien interpolointilaskelmien vuoksi.

Kapenemissarjojen luotettavuus on ilmaistu yleensä esittämällä eri mittauskorkeuksien todellisten läpimittojen ja kapenemissarjojen avulla saatujen läpimittojen keskimääräiset eroavuudet. Erot on ilmaistu tavallisesti sadanneksina (esim. Edgren-Nylinder 1950), mutta usein on esitetty myös määrälliset erot tai ne on laskettu suhteellisten erojen perusteella (esim. Jonson 1910, 1911). Luotettavuutta on useimmiten tutkittu kapenemissarjojen laadintaan käytetyn aineiston avulla. Tämä on varsin ymmärrettävää, sillä uuden riittävän suuren aineiston hankkiminen vain vertailua varten olisi aiheuttanut hyvin huomattavan lisätyön.

Kapenemissarjojen luotettavuudesta on jo aiemmin esitetty esimerkkinä mm. Edgrenin ja Nylinderin (1950, s. 10—14) suorittamien tarkistuslaskelmien tulokset. Mainittakoon vielä, että ko. yhteydessä esitettyihin eroihin, keskimäärin n. 0.5—1.5 %, on päästy useimmiten 20 koepuuta käsittävien tarkistuslaskelmien perusteella. Krenn ja Prodan (1944, s. 144—145) esittävät keskimääräisen eron vaihdelleen eräässä kokeessa 1.8:sta 5.1 %:een. Suhteelliset erot ovat suurentuneet ilmeisesti

tyvestä latvaan, koska mainitussa yhteydessä todetaan, että erot merkitsevät keskimäärin 4—5 mm:n epävarmuutta. Vastaavaan tarkkuuteen näkyy päädytyn myös muissa tarkistuslaskelmissa (mt., s. 143—144). Yleensä on korostettu eron keskimääräisyyttä. Niinpä esim. Davey (1942, s. 181) korostaa laatimiensa kapenemistaulukoiden hajontaa, jonka suuruudeksi hän esittää ± 5 %. Mitscherlich (1939) vuorostaan korostaa d-luokittaisten sarjojen suppeaa, ± 2 %:n, vaihtelualuetta pituusluokittaisten keskimääräissarjojen ympärillä (vrt. s. 21).

Niin kuin aiemmin on mainittu, keskimääräinen runkomuoto saadaan kuvatuksi tässä tutkimuksessa laadittujen kapenemissarjojen avulla n. 0.5—2 %:n tarkkuudella, mikäli mahdollisia mittausvirheitä ei oteta huomioon. Edellä esitetyt muiden kapenemistaulukoiden luotettavuusluvut ovat saman arvoisia. Tähän tarkkuuteen on päädytty yhdistämällä kaikki tehdyt tarkistuslaskelmat, joista esityksen supistamiseksi vain osa on otettu aiemmin suoritettuun tarkasteluun. Verrattaessa mainittua tarkkuutta muista tutkimuksista esitettyihin saatetaan siis päätellä, että tässä tutkimuksessa laadittujen kapenemissarjojen luotettavuus on keskimäärin ainakin hyvin tyydyttävä.

Edelleen on muistettava, että tässä tutkimuksessa sovelletun Ilvessalon kapenemisluvun edellyttämä 6 m:n korkeuden läpimitta on mahdollista määrittää pystypuista, lyhyitä lukuun ottamatta, huomattavasti helpommin ja tarkemmin kuin esim. Jonsonin muotoluvun edellyttämä ylempi läpimitta, joka jo n. 11 m:n pituisista puista lähtien on mitattava 6 m:n korkeudelta. Asian laita on sama otettaessa muotosuhteen perusteeksi jokin muu läpimitta rungon keskivaiheilta. Myös tämä huomioon ottaen saatetaan olettaa, että tässä tutkimuksessa laadittujen kapenemistaulukoiden avulla voidaan saavuttaa käytännön toiminnassa tuloksia, joiden tarkkuus todennäköisesti ei jää ainakaan aiemmin laadittujen vastaavanlaisten taulukoiden tarkkuutta pienemmäksi.

Kirjallisuusluettelo

Altherr, E. 1953. Vereinfachung des Hohenadl'schen Massenermittlungsverfahrens durch Verwendung des »echten» Formquotienten. — Mitt. der Württembergischen Forstlichen Versuchsanstalt. Band X. H. 2.

Aro, Paavo. 1935. Tutkimuksia rinnankorkeus- ja katkaisuläpimitan vaikutuksesta käyttöpuun ja hakkuutähteiden määrään. *Referat:* Untersuchungen über den Einfluss des Brusthöhen- und Minimaldurchmessers auf die Menge des Gebrauchsholzes und der Hiebsreste. — MTJ 20.

Baur, Franz. 1891. Die Holzmesskunde. Berlin.

Behre, C. Edward. 1923. Preliminary notes on studies of tree form. — Journal of Forestry. XII.

Burckhardt, H. 1852. Forstliche Hülfstafeln. I. Abteilung. Hannover.

—»— 1856. Forstliche Hülfstafeln. II. Abteilung. Hannover.

Børset, Ola. 1953. Kubering av osp på rot. *Summary:* Volume computation of standing aspen. — Medd. fra det Norske Skogforsøksvesen. Bind XII. H. 3.

Cajanus, Werner. 1911. Puun rungon muotoa koskevia tutkimusmetodeja. *Referat:* Über zahlenmässige Darstellung der Stammformen der Waldbäume. — Eripainos Suomen Metsänhoitoyhd. Julk. XXVII.

Davey, Reginald. 1942. Measurement of trees. Nutley, Sussex.

Dittmar, O. 1958. Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen der Hohenadl'schen echten Schaftholzformzahl $\lambda_{0.9}$ dem echten Formquotienten $\eta_{0.5}$ und echter Ausbauchungsreihe in mittel- und nordostdeutschen Waldbeständen. — Archiv f. Forstw. 7. Band.

Edgren, Wilhelm — Nylinder, Per. 1950. Funktioner och tabeller för bestämning av avsmalning och formkvot under bark för tall och gran i norra och södra Sverige. *Summary:* Functions and tables for computing taper and form quotient inside bark for pine and spruce in northern and southern Sweden. — MS 38.

Eide, Erling og Langsaeter, Alf. 1928—30. Avsmalningstabell för granskog. Table of Taper for Norway Spruce Forests. — Medd. fra det Norske Skogforsøksvesen. Bind III.

Ericson, O. 1903. Uppslagsbok vid värdeberäkning af timmerskog, timmer och sågade trävaror. Norrköping.

Heiskanen, Veijo ja Tiihonen, Paavo. 1958. Rinnankorkeusläpimittaan perustuvat sahapuiden kuutioimistaulukot. *Summary:* Volume tables for saw timber stems based on breast height diameter. — MTJ 49.

Hildén, N. A. katso Osara, N. A.

Hohenadl, W. 1922. Neue Grundlagen der Holzmessung. — Forstwiss. Centralbl.

—»— 1931. Alte und neue Verfahren von Bestandsberechnungen. — Ibid.

Holmerz, C. G. — Örtenblad, Th. 1886. Om Norrbottens skogar. Bihang till domänstyrelsens underdåniga berättelse rörande skogsväsendet år 1885. *Résumé:* Sur les forêts de la Norrbothnie. Stockholm.

Höjer, A. G. 1903. Tallens och granens tillväxt. Bihang till Fr. Lovén: Om våra barrskogar. Stockholm.

Ilvessalo, Yrjö. 1923. Tutkimuksia yksityismetsien tilasta Hämeen läänin keskiosissa. Sahalahden ja Kuhmalahden pitäjien metsät. *Referat:* Untersuchungen über den Zustand der Privatwälder in den mittleren Teilen des Regierungsbezirkes Häme (Tavastland). Die Wälder der Kirchspiele Sahalahti und Kuhmalahti. — AFF 26.

—»— 1937 a. Perä-Pohjolan luonnon normaalien metsiköiden kasvu ja kehitys. *Summary:* Growth of natural normal stands in central North-Suomi (Finland). — MTJ 24.

—»— 1937 b. Puutavaralajitaulukot. Tapion Taskukirja.

—»— 1947. Pystypuiden kuutioimistaulukot. *Summary:* Volume tables for standing trees. — MTJ 34.

—»— 1956. Suomen metsät vuosista 1921—24 vuosiin 1951—53. Kolmeen valtakunnan metsien inventointiin perustuva tutkimus. *Summary:* The forests of Finland from 1921—24 to 1951—53. A survey based on three national forest inventories. — MTJ 47.

International Union of Forest Research Organizations. 1959. The standardization of symbols in forest mensuration.

Jaccard, Paul. 1919. Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Lausanne et Genève.

Jonson, Tor. 1910. Taxatoriska undersökningar om skogsträdens form. I. Granens stamform. — ST. H. 11.

—»— 1911. Taxatoriska undersökningar öfver skogsträdens form. II. Tallens stamform. — Ibid. H. 9—10.

—»— 1912. Taxatoriska undersökningar öfver skogsträdens form. III. Formbestämning å stående träd. — Ibid. H. 4.

—»— 1929. Massatabeller för träduppskattning. 5:te upplagan. Stockholm.

Krenn, K. — Prodan, M. 1944. Die Bestimmung der echten Schaftholzformzahl und Ausbauchungsreihe aus dem echten Formquotienten. — Mitt. d. Akad. der deutschen Forstwesen. Band VIII.

Lappi-Seppälä, M. 1936. Tutkimuksia männyn ja koivun runkomuodosta. *Referat:* Untersuchungen über die Stammform der Kiefer und Birke. — Eripainos AFF 44.

—»— 1952. Männyn sydänpuusta ja runkomuodosta. *Referat:* Über Verkernung und Stammform der Kiefer. — MTJ 40.

Lovén, F. A. 1892. Tallens och granens tillväxt i Wermland samt dessa skogars ekonomiska mogenhetstid och behandling. Filipstad.

Lönnroth, Erik. 1912. Kapenemistaulukoista. Tapio, vihko 12.

—»— 1917. Tavasta arvioida tukkipuita. — Esitelmä Suomen Metsätieteellisen Seuran kokouksessa 19. 4. 1916. Pöytäkirjaselostus AFF 7.

—»— 1919. Ohjeita metsätalouden järjestelyssä. I. — Moniste.

—»— 1927. Über Stammkubierungsformeln. — AFF 31.

Maass, Alex. 1908. Kubikinnehållet och formen hos tallen och granen inom Särna socken i Dalarna. — MS 5.

—»— 1913. Avsmalningen i stammens nedersta delar hos tallen och granen. — Ibid. 10.

Mattsson, L. 1917. Formklasstudier i fullslutna tallbestånd. Eine Studie über die Formklassen der dichtgeschossen Kiefernbeständen. — MS 13—14.

Metzger, C. 1894. Studien über den Aufbau der Waldbäume und Bestände nach statischen Gesetzen. — Münd. Forstl. Hefte VI.

Mitscherlich, G. 1939. Sortenertragstafeln für Kiefer, Buche und Eiche. — Sonderabdruck aus Mitt. aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft. Hannover.

Nakayama, H., Nagashima, I. and Iguchi, Sh. 1954. On the applicability of the various tree volume tables for Sugi *(Chriptomeria japonica* D. Don) grown in Tenryu district. — Journal of Japanese Forestry Society, 63th special volume.

Nyyssönen, Aarne. 1954. Hakkauksilla käsiteltyjen männiköiden rakenteesta ja kehityksestä. *Summary:* On the structure and development of Finnish pine stands treated with different cuttings. — AFF 60.

Näslund, Manfred. 1940. Funktioner och tabeller för kubering av stående träd. Tall, gran och björk i norra Sverige. *Referat:* Funktionen und Tabellen zur Kubierung stehender Bäume. Kiefer, Fichte und Birke in Nordschweden. MS 32.

»— 1947. Funktioner och tabeller för kubering av stående träd. Tall, gran och björk i södra Sverige samt i hela landet. *Summary:* Functions and tables for computing the cubic volume of standing trees. Pine, spruce and birch in Southern Sweden and in the whole of Sweden. — Ibid. 36.

Näslund, Manfred och Hagberg, Erik. 1950. Skogsforskningsinstitutets större tabeller för kubering av stående träd. Tall, gran och björk i södra Sverige. Stockholm.

Ollinmaa, Paavo J. 1953. Kuutioimiskaavojen ja kuutioimistaulukoiden tarkkuudesta kokonaisten runkojen kuutioimisessa. *Summary:* The accuracy of some volume formulas and volume tables in the cubing of entire trunks. — Erip. Metsätal. Aikakausl. N:o 1—2.

Osara, N. A. 1926. Koivun kuutioimisesta massataulukoiden avulla, Pohjois-Karjalasta kootun aineiston nojalla. *Referat:* Über die Kubierung der Birke mittels Massentafeln. Basiert auf Material aus Nord-Karjala. — AFF 32.

Petrini, Sven. 1919. Om formpunktsbedömning. *Summary:* The form-point as an expression of the trunk form. — MS 16.

»— 1928. En närmeformel för kubering av träd. *Resümee:* Eine Näherungsformel für Stammkubierung. — Ibid. 24.

Petterson, Henrik. 1925. Sambandet mellan kronan och stamformen. — ST.

»— 1926. Studier över stamformen. *Resümee:* Studien über die Stammform. — MS 23.

Prodan, M. 1944. Statistische und mechanische Untersuchungen über die Schaftform. — Forstw. Centralbl.

»— 1951. Messung der Waldbestände. Frankfurt/M.

Rautanen, Kalle. 1933. Kuutiolukuja metsän rungoittaista kuutioimista varten. — Metsämiehen taskukirja.

Schiffel, A. 1899. Form und Inhalt der Fichte. — Mitt. aus dem forstlichen Versuchswesen Österreichs. XXIV. Heft.

»— 1905. Form und Inhalt der Lärche. — Ibid. XXXI. Heft.

Schwappach, Adam. 1905. Formzahlen und Massentafeln für die Eiche. Berlin.

Schwendener, S. 1874. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen, mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig.

Stiell, W. M. 1960. Taper curves and volume tables for plantation red pine. Forest Research Division, Canada, Technical Note No. 90.

Tirén, Lars. 1922. Om en ekvation för stamkurvan. — ST.

—»— 1928 a. Till frågan om tallstammens avsmalning och volymberäkning. *Summary:* To the question of tapering and volume calculation of pine trunks. — MS 24.

—»— 1928 b. Einige Untersuchungen über die Schaftform. *Resumé:* Några undersökningar över stamformen. — Ibid. 24.

Vuokila, Yrjö. 1952. Havaintoja puiden luvussa esiintyvistä virheellisyyksistä. *Summary:* Observations on inaccuracies in the callipering of trees. — Metsätal. Aikakausl. N:o 12.

—»— 1960. Lehtikuusen kuutioimisyhtälöt ja -taulukot. *Summary:* Tree volume functions and tables for larch. — MTJ 51.

Zimmerle, H. 1933. Beiträge zur Biologie der Kiefer in Württemberg. — Mitt. der Württembergischen Forstlichen Versuchsanstalt.

—»— 1941. Beiträge zur Biologie der europ. Lärche in Württemberg. — Ibid.

Örtenblad, Th. (Katso myös Holmerz, C. G. ja Örtenblad, Th.). 1894. Om skogarna och skogshushållning i Norrland och Dalarna. Bihang till domänst. underd. berättelse rörande skogsväsendet år 1893. Stockholm.

LYHENNYKSIÄ — *ABKÜRZUNGEN*

AFF = Acta forestalia fennica.
MS = Meddelanden från Statens Skogsforskningsinstitut (Skogsförsöksanstalt).
MTJ = Metsätieteellisen tutkimuslaitoksen (koelaitoksen) julkaisuja, Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja, Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae Editae, Communicationes Instituti Forestalis Fenniae.
ST = Skogsvårdsföreningens tidskrift.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE AUFSTELLUNG DER AUSBAUCHUNGS-TAFELN FÜR KIEFER

Deutsches Referat

Einleitung

In Untersuchungen über die Waldbestandesmessung ragen allgemein bekannt die Massentafeln und die damit zusammenhängenden Tafeln hervor, die sich dazu eignen, die über den Gesamtmasseninhalt hinausgreifende Schilderung, Ermittlung und Abschätzung des Baumstammes zu erleichtern.

Die eigentlichen Massentafeln stehender Bäume wurden in Finnland i. J. 1947 von Ilvessalo aufbereitet. Das den Tabellen zugrunde liegende Material, umfangreich und auf umständliche Erhebungen gestützt, war auch dazu angetan, als Grundlage für die über den Gesamtmasseninhalt hinausgreifenden Untersuchungen zu dienen. Ferner hat Ilvessalo (1947) festgestellt, dass die Stammform durch die von ihm angewandte Ausbauchungszahl ($d—d_6$ bzw. $d—d_{3.5}$) in grösster Annäherung zum Ausdruck gebracht wurde. Ilvessalo hatte auch die Absicht, an seine Massentafeln anzuschliessende Tafeln zur Darstellung der Stammform aufzustellen. Die Arbeit betreffs der Ausbauchungstafeln war in Angriff genommen worden, um jedoch wegen anderer belangvollen Aufgaben unterbrochen zu werden.

Das Bedürfnis solcher Tabellen hat sich beim Zunehmen der Aufträge, denen sie zur Voraussetzung waren, immer mehr geltend gemacht. Dem Verfasser war es zugetraut, diese Arbeit auszuführen, wobei es galt, das Material der Massentafeln von Ilvessalo ausnützen zu lassen, wodurch es dem Verfasser zum Vorteil entfiel, über eine beträchtliche Probestämmenanzahl verfügen zu können.

Bald hat es sich aber als zweckmässig erwiesen, den Ausbauchungstafeln als Zusatz sog. Sortimententafeln beizubringen, d.h. Tafeln, die dazu dienen, aufzuweisen, wie sich verschieden grosse Hölzer in meistens aufzubereitende Holzsortimente scheiden lassen. Doch ist es möglich, diese Aufgabe erst durch die in Tafeln zusammenzusetzenden Ausbauchungsreihen in Angriff zu nehmen.

Aus diesen Gründen soll sich die vorliegende Untersuchung auf die Aufstellung der Ausbauchungstafeln einschränken. Indessen ist es darauf abgesehen, die Tabellen auf die Weise herzustellen, dass sie später den Holzsortimententafeln zugrunde liegen könnten. Demzufolge, dass der Schaft je danach, ob mit oder ohne Rinde, bei verschiedenen, ja sogar derselben Holzart, einer Variation gerade in der Beziehung, worum es sich hier handelt, unterworfen ist, und dass der Rahmen der vorliegenden Abhandlung durch die Berücksichtigung aller darauf ankommenden Fragen gesprengt wäre, soll die Betrachtung im folgenden auf Kiefer, und zwar auf Kiefer mit Rinde beschränkt werden.

Weiter war man bestrebt, die Ausbauchungstafeln auf die Art aufzustellen, dass sie in möglichst weitem Umfang neben den Massentafeln von Ilvessalo angewandt werden könnten. Dazu würde man am besten gekommen sein, wäre es nur möglich gewesen, die Tabellen auf den Merkmalen der Massentafeln, nämlich der Gesamthöhe, der Ausbauchungszahl und dem Brusthöhendurchmesser aufzubauen. Bevor man jedoch auf dieser Grundlage irgendwelche Tabellen aufstellen kann, muss man die Anwendungsmöglichkeiten der auf die obenerwähnten Merkmale gestützten Ausbauchungsreihen gegenüber denjenigen auf anderen Klassifizierungsunterlagen fussender Ausbauchungsreihen klarlegen. Vorliegende Untersuchung lässt sich in folgende drei durch die Aufgabenstellung bestimmte Hauptteile zerlegen.

Erstens heisst es Rücksicht auf die Grundlagen der Untersuchung nehmen, und das Untersuchungsmaterial sowie die Aufstellung der Ausbauchungsreihen im allgemeinen Sinne ans Licht ziehen. Zweitens werden die Merkmale ausgewählt, die dazu geeignet sind, den Ausbauchungsreihen vorliegender Untersuchung als Klassifizierungsunterlage zu dienen, und die darauf dringen, eingehend erforscht zu werden. Es werden fünf Alternativen gewählt, wovon drei schon vorher zur Anwendung gebracht worden sind. Ein Vergleich betreffs der respektiven Vorzüglichkeit zwischen den Alternativen wird nur für vier von ihnen angestellt, indem es vor allem darauf ankommt, die Zuverlässigkeit der verschiedenen Verfahren zu prüfen. Auf Grund des Vergleichs werden die Merkmale festgesetzt, die dazu dienen sollen, den Ausbauchungsreihen zugrunde gelegt zu werden. Drittens werden die Ausbauchungsreihen in Tabellen angeführt. Auch die Anwendung der Tafeln wird kurz erklärt. Es soll dazu mit der vorher nur vergleichsweise angeführten Betrachtung über die Genauigkeit der Tafeln fortgefahren werden.

Bezeichnungen der in der Untersuchung verwendeten Merkmale

In der Untersuchung werden folgende, von dem Internationalen Verband der Forstlichen Forschungsanstalten (1959) empfohlene Bezeichnungen verwendet.

d = Durchmesser in 1.3 m Höhe

d_6 = Durchmesser in 6 m Höhe

$d_{0.1\,h}$ = Durchmesser in 0.1 der Gesamthöhe

$d_{0.2\,h}$ = Durchmesser in 0.2 der Gesamthöhe

$k = \frac{d_{0.5\,h}}{d}$ = unechter Formquotient, basiert auf Durchmessern in halber Höhe und in Brusthöhe

$k_{0.5\,h/0.1\,h} = \frac{d_{0.5\,h}}{d_{0.1\,h}}$ = echter Formquotient, basiert auf Durchmessern in 0.5 und 0.1 der Gesamthöhe

$k_a = \frac{d\,\frac{1}{2}\,(h-1.3)}{d}$ = absoluter Formquotient, basiert auf Durchmessern in der Mitte zwischen Brusthöhe und Gipfel sowie in Brusthöhe

h = Höhe

Dazu wird die Bezeichnung $d—d_6$ = Ausbauchung = Unterschied zwischen den Durchmessern in Brusthöhe und in 6 m Höhe benützt.

In vorliegender Untersuchung laufen die Bezeichnungen auf Durchmesser mit Rinde hinaus, und der Ausgang ihrer Messhöhe wird an den niedrigstmöglichen, durch den Wurzelanlauf bedingten Punkt festgesetzt, an dem der Baum zugeschnitten werden soll. Gilt dies nicht, so wird die Bestimmung der Messhöhe im Text erklärt oder auf die betreffende Quelle hingewiesen.

Untersuchungsmaterial

Die kleinste Höhenklasse ist die 8 m Klasse, worin der obere Durchmesser für die Bestimmung der Ausbauchungszahl ($d—d_6$) in 6 m Höhe gemessen wird (Ilvessalo 1947). Die grösste Höhenklasse ist die 30 m Klasse.

Die Probestämme sind nach folgenden Merkmalen gemessen worden.

1. Gesamthöhe;
2. Brusthöhendurchmesser m. R.;
3. Durchmesser m. R. in Höhen von 0.5, 1.5, 2.5 . . . uzw. mit Abstand von 1 m bei einer Gesamthöhe $\leqq$ 12 m, und in Höhen von 0.5, 2, 4 . . . uzw. mit Abstand von 2 m bei einer Gesamthöhe $>$ 12 m;
4. Durchmesser in 6 m Höhe auch an Stämmen von einer Gesamthöhe $\leqq$ 12 m;
5. Untergrenze der grünen Krone.

Bei Bäumen von über 12 m war die Höhe auf dm genau und bei denen unter 12 auf $\frac{1}{2}$ dm genau gemessen. Der Durchmesser in jeder Messhöhe war übers Kreuz auf mm genau gemessen. Für die Ausbauchungsreihen sind Mittelwerte der Durchmesser angewandt worden.

Das Untersuchungsmaterial umfasst 3 660 Stämme. Die Verteilung auf Höhen- und Ausbauchungsklassen ist aus der Übersicht 1 (S. 14) ersichtlich. Wenigstens in den häufigsten Ausbauchungsklassen, und zwar unter 2.5, 2.6—4.5 und 4.6—6.5 cm, sind die Stammzahlen zureichend gross.

Die Übersicht 2 (S. 15) bringt die proportionale Aufteilung des Materials in Ausbauchungsklassen. Zum Vergleich sind in der Tabelle die von Ilvessalo (1947) auf Grund des Materials der II. Reichswaldaufnahme angeführte Aufteilung und die für diese Untersuchung dem Material der III. Reichswaldabschätzung entnommenen Ergebnisse angeführt. Es ergibt sich aus den Verteilungen — die Übersichten 2, 3, 5 und 6 (S. 15—18) —, dass das Untersuchungsmaterial und das aus einem weiten Gebiet zusammengebrachte Probestämmenmaterial sich durch ausgeprägt gemeinsame Züge kennzeichnen lassen. Die d-klassenverteilungen sind ziemlich ausgedehnt (vrgl. Übersicht 4, S. 16), aber die Variation beim Durchmesser ist etwas geringer als im Fall weitrer Waldgebiete (vrgl. Übersichten 5 und 6, S. 17—18).

Über die Grundlagen der Aufstellung von Ausbauchungsreihen

Allgemeine Grundlagen

Zuerst gilt es die allgemeinen Grundsätze der Aufstellung von Ausbauchungsreihen klarzumachen. In diesem Sinne wird der Begriff der Ausbauchungsreihe zunächst festgesetzt. Darunter versteht man eine Zahlenreihe, deren Glieder dazu dienen, die Durchmesser verschiedener Messhöhen als entweder absolute oder relative Zahlen

auszudrücken. Die Aufstellung einer Ausbauchungsreihe basiert auf einer Messung von mehreren Durchmessern. Die Objekte der Messung sind gewählt entweder mit gleichen Abständen (z.B. Schwappach 1905) oder im Hinblick auf die proportionalen Messhöhen (z.B. Krenn-Prodan 1944).

Die Verwendung von relativen Zahlen setzt die Wahl eines Grunddurchmessers voraus. Am häufigsten wird diese Rolle von dem Brusthöhendurchmesser übernommen. Sie kann auch dem Durchmesser einer beliebigen Höhe am Baum (z.B. Krenn-Prodan 1944; Edgren-Nylinder 1950) zufallen. Die mit relativen Zahlen zum Ausdruck gebrachten Ausbauchungszahlen werden allgemein als Ausbauchungsprozente bezeichnet.

Eine ausgiebigere Verwendungsmöglichkeit der Ausbauchungsreihe basiert auf einer Verwendung von Durchschnittsreihen. Die Ausbauchungsreihen einzelner Versuchsbäume werden gemäss gewissen Gründen klassifiziert. Der Klassifizierung werden verschiedene Merkmale des Baumes zugrunde gelegt. In den so gebildeten Gruppen werden von den Ausbauchungszahlen, im allgemeinen von den Ausbauchungsprozenten, die Mittelwerte berechnet, die ausserdem durch die Verwendung einer dazu geeigneten Methode ausgeglichen werden.

Verwendung der Merkmale des Baumes als Gründe

Die vorliegende Untersuchung enthält einen kurzen Bericht über die bei der Aufstellung der Ausbauchungsreihen früher angewandten Merkmale. Man bemerkt, wie für die wahrscheinlich als erste zur Herausgabe gekommenen Ausbauchungsreihen (Burckhardt 1852) nur ein Merkmal, und zwar die Höhe, ausgenützt war. Das gilt auch u.a. von Zimmerle (1933, 1941) und Mitscherlich (1939). Vielleicht am wenigsten sind Ausbauchungsreihen aufgestellt worden, die sich an einen einzigen Durchmesser anlehnen. Als Beispiel dafür seien die Ausbauchungsreihen für Kiefer und Lärche von Zimmerle (1933, 1941) erwähnt.

In verschiedenen Weisen bestimmte Formquotienten, insbesondere sog. echte Formquotienten, sind bei der Aufstellung der Ausbauchungsreihen angewandt worden (z.B. Krenn-Prodan 1944; Edgren-Nylinder 1950; Dittmar 1958). Die Einführung zweier Merkmale tritt allgemein hervor. Dabei hat man sich der Höhe und des Formquotienten (z.B. Maass 1908; Jonson 1910, 1911) sowie der Höhe und des Durchmessers (z.B. Lönnroth 1919; Eide und Langsaeter 1928—30) bedient.

Ausgleichungsmethoden als Gründe

Bei der Ausgleichung der Ausbauchungsreihen sind zwei verschiedene Grundverfahren angewandt worden, und zwar das graphische (z.B. Burckhardt 1856; Mitscherlich 1939) und das mathematische (z.B. Höjer 1903; Jonson 1910, 1911; Behre 1923; Petterson 1925, 1926; Edgren-Nylinder 1950). Da die Verwendung der graphischen Ausgleichung allgemein war, insbesondere in den in Finnland veröffentlichten Forstabschätzungsuntersuchungen, sind in erster Linie die Gründe und Verwendungsmöglichkeiten der mathematischen (analytischen) Ausgleichung bei der Aufstellung der Ausbauchungsreihen geprüft worden. Die Prüfung ergab, dass es vorteilhafter war, in dieser Untersuchung eine graphische Ausgleichung zu verwenden. Ihre detaillierte Ausführung wird später dargelegt werden.

Aufstellung der Ausbauchungsreihen auf Grund verschiedener Merkmale

Auswahl der Merkmale

Auf Grund der früheren Ausbauchungsreihen, der Verfahren zur Schilderung der Stammform und der vorbereitenden Betrachtung des Untersuchungsmaterials wurden als zu vergleichende Ausbauchungsreihen die auf folgende Merkmale begründeten Reihen ausgewählt:

1. Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser;
2. Höhe und Ausbauchung;
3. Höhe und Brusthöhendurchmesser;
4. Höhe, Brusthöhendurchmesser und Untergrenze der grünen Krone;
5. Höhe.

Im folgenden wird die Aufstellung jeder Ausbauchungsreihe in obenerwähnter Ordnung behandelt werden. Es wurde beschlossen, die Reihen als Prozentenreihen auszudrücken.

Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser als Merkmale

Zuerst galt es die Ausbauchungsprozente für jeden Probestamm in verschiedenen Messhöhen zu berechnen. Als Grunddurchmesser (vrgl. S. 96) wurde der Brusthöhendurchmesser festgesetzt. Sämtliche Durchmesser sind berindete Durchmesser.

Danach sollte die Stufenweite gewählt werden. Auf Grund der gemachten Untersuchungen wurde die Stufenweite bei Klassifizierung der Höhe an 1 m, bei der von Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser an 2 cm festgesetzt.

Man begann die eigentliche Aufstellung der Ausbauchungsreihen mit einer Einteilung der Probestämme in Gruppen gemäss den drei erwähnten Merkmalen. Für diese Gruppen wurden die durchschnittlichen Ausbauchungsprozente der verschiedenen Messhöhen berechnet (vrgl. S. 96). Die erhaltenen Durchschnittszahlen wurden auf graphischem Wege mittels des von Ilvessalo (1937 a) angewandten Zweiphasenverfahrens ausgeglichen. Dieses Verfahren wird an Hand der Abbildungen 1 und 2 (S. 29 und 31) im Hinblick auf eine dem Untersuchungsmaterial angehörende Klasse erläutert. Die sog. Grundausgleichung wurde durch die Aufteilung der aus der zweiten Phase hergeleiteten, derselben Ausbauchungsklasse angehörenden Reihen zuerst in Höhen- und d-klassen und dann in Ausbauchungs- und d-klassen nach der Höhe vervollständigt. Die Unterschiede sowie die durchschnittliche Abhängigkeit der Reihen wurde sowohl zahlenmässig als auch graphisch untersucht. Zugleich wurden einige Beschaffenheiten des Stoffes geprüft. Auf Grund der Untersuchung konnten Unregelmässigkeiten in nebeneinanderliegenden Reihen, im allgemeinen nur in einzelnen Prozenten der Reihen, beseitigt werden.

Zwecks Stützung der ersten Phase des Ausgleichs wurden Untersuchungen über den Wendepunkt und die Abhängigkeit zwischen der sog. Stockendenkurve und der eigentlichen Stammkurve unter Anwendung des von Lappi-Seppälä (1936) eingeführten Verfahrens angestellt.

Höhe und Ausbauchung als Merkmale

Für die auf den in der Aufschrift mitgeteilten sowie weiter unten anzuführenden Merkmalen beruhenden Ausbauchungsreihen wurden hauptsächlich die obenange-

führten Methoden verwandt. In der Abbildung 3 (S. 34) wird ein Beispiel für die erste Phase der Ausgleichung der Durchschnittsreihen von vier aus einer Höhenklasse abgeformten Ausbauchungsklassen vorgeführt.

Höhe und Brusthöhendurchmesser als Merkmale

Die Aufstellung der auf Höhe und Brusthöhendurchmesser gestützten Ausbauchungsreihen stellte sich etwas aussergewöhnlich gegenüber den letzteren heraus. Sie wurde wohl in gleicher Weise, und zwar mit Einteilung der Probestämme in Höhenklassen nach d-klasse und mit Berechnung der durchschnittlichen Ausbauchungsprozente angefangen. Als die Berechnung vieler Höhenklassen aber ausgeführt war, konnte festgestellt werden, dass zwischen den durchschnittlichen Ausbauchungsprozenten der aus einer Höhenklasse gestalteten d-klassen in verschiedenen Messhöhen und der d-klasse keine ausgeprägte Abhängigkeit vorzufinden war, wie es sich in den Abbildungen 1 und 2 (S. 29 und 31) bei Klassifizierung nach den in Frage stehenden Merkmalen ersehen liess. Ferner waren sämtliche nach d-klassen ausgeformten Reihen einer gegebenen Höhenklasse dazu geneigt, gewissermassen eine Verlagerung aufzuzeigen. Es wurde darauf geschlossen, dass dies wahrscheinlich auf die Struktur des Materials zurückzuführen war. Darum galt es, die Aufstellung der Reihen anders zu unternehmen.

Bei der Überprüfung anderer Möglichkeiten wurde folgendes Verfahren gewählt. Den Reihen lagen die auf Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser basierten Reihen zugrunde. Zur Eliminierung der Ausbauchung wurden die aus verschiedenen Ausbauchungsklassen in einer d-klasse zusammengefassten Reihen mit solchen Zahlen abgewogen, deren Anwendung in bezug auf weite Gebiete motiviert werden konnte. Als Gewicht dienten die auf Grund des Probeflächenmaterials der III. Reichswaldaufnahme berechneten Prozentenstreuungen. Durch diese Streuungen wurde die Verteilung der Probestämme verschiedener Höhen- und d-klassen auf Ausbauchungsklassen erwiesen. Das Probestämmenmaterial zählte 7 084 auf dem Gebiete der Bezirksforstausschüsse der südlichen Hälfte Finnlands gemessene Bäume. Die folgende Zusammensetzung stellt beispielsweise die Streuung der Ausbauchung der Stämme von 12—15 m Höhe und 10—14 cm Brusthöhenstärke dar:

Ausbauchungsklasse, cm	1—2	3—4	5—6	7
Anzahl der Probestämme, v. H.	15	70	15	—

Die Reihen bezogen sich auf sechs (13—18 m) Höhenklassen, in denen die Durchmesser je nach der Höhenklasse von 9 bis 25 cm abwechselten. Aus der Übersicht 7 (S. 37) sind zum Beispiel die der Höhenklasse von 17 m nach d-klassen aufgestellten Ausbauchungsreihen ersichtlich.

Höhe, Brusthöhendurchmesser und Untergrenze der grünen Krone als Merkmale

Aus den vorher angewandten mit den Kronenverhältnissen zusammenhängenden Merkmalen haben die Höhe und Untergrenze der grünen Krone (vrgl. Näslund 1947, S. 13—14) es verdient, an dieser Stelle näher erörtert zu werden. Es fiel der Höhe und dem Brusthöhendurchmesser zu, als andere Merkmale zu dienen. Dabei wurde die Stufenweite gleich derjenigen bei den obenangeführten Reihen verwendet. Bei Höhe der Kronenuntergrenze fiel die Stufenweite mit derjenigen der Höhen-

aufteilung, und zwar 1 m, zusammen, aber zum Teil wurde auch von einer Abstufung 2—3 m Gebrauch gemacht. Bei der Aufstellung der Reihen erzielte man indessen nur in einigen Höhenklassen ein befriedigendes Ergebnis. In der Übersicht 8 (S. 39) werden zum Beispiel die von einer Höhen- und d-klasse ausgebildeten Ausbauchungsreihen angeführt. Als Beispiel zog man eine Klasse heran, in der die von endgültigen Ergebnissen vorausgesetzte graphische Ausgleichung als am zuverlässigsten anzusehen war.

Aus Untersuchungen sollte darauf geschlossen werden, dass sich die erhaltenen Resultate nicht verallgemeinern liessen. Zum Teil dürften die mit den Ergebnissen behafteten Widersprüche darauf zurückzuführen sein, dass einzelne Klassen nur eine geringe Probestämmenanzahl enthielten. Es konnte auch angenommen werden, dass die Korrelation zwischen der Stammform und der Krone je nach dem Bestandesaufbau fähig war, einer weitgehenden Variation unterworfen zu werden. Eine der Schwierigkeiten, die sich an die Verwendung der Kronenklassen anschliessen, dürfte unter Umständen durch eine Unsicherheit im Fall praktischer Vermessungen bei Bestimmung des Ausgangspunktes der Krone hervorgerufen sein.

Höhe als Merkmal

Die ausschliesslich auf der Höhe beruhenden Ausbauchungsreihen wurden für die Höhenklassen 13—22 m aufgestellt. Daraus ergaben sich regelmässige Reihen, wie es aus den in Abbildung 4 (S. 40) angeführten Beispielen zu ersehen ist. Demzufolge konnte man annehmen, dass die Ausgleichung der Reihen auf festem Boden stand.

Man versuchte, die Aufstellung der auf der Höhe begründeten Reihen auch mit Hilfe einiger mathematischen Sätze vorzunehmen. Dabei treten vor allem die Potenzformeln und die Ausdrücke $y = x^3$, $y = \log x$ und $y = \cos x$ hervor. Kein Satz aber hat es erlaubt, zu einem in dieser Beziehung beachtenswerten Resultat zu kommen.

Vergleich zwischen den auf verschiedenen Merkmalen basierten Ausbauchungsreihen

Den Vergleich zu unterziehende Ausbauchungsreihen

Zu Vergleichszwecken wurden aus den fünf Alternativen vier Reihen gewählt, denen folgende Merkmale zugrunde liegen:

1. Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser (h, d—d_6, d);
2. Höhe und Ausbauchung (h, d—d_6);
3. Höhe und Brusthöhendurchmesser (h, d);
4. Höhe (h).

Wo der Vergleich sich auf alle diese Reihen bezieht, sollen die Ergebnisse in obenerwähnter Ordnung vorgetragen werden. Die Reihen werden durch Zeichen oder Ordnungsnummern ausgedrückt.

Vergleich auf Grund einiger statistischen Merkmalszahlen

Dem Vergleich sind Streuung und Variationsbreite zugrunde gelegt. Die Übersicht 9 (S. 43) bringt ein Beispiel für die Streuung der Ausbauchungsprozente bei verschiedenen Alternativen. Die Probestämme, die in die Berechnung eingeschlossen

waren, wurden aus der eine grosse Probestämmenanzahl enthaltenden Höhenklasse von 18 m zusammengetragen. An die erste Alternative wurden die der Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm und der d-klasse 23 cm gehörenden Probestämme der erwähnten Klasse angeschlossen. Der zweiten Alternative wurden alle Stämme der erwähnten Ausbauchungsklasse 2.6—4.5 cm zugezählt. Die dritte Phase nimmt sämtliche innerhalb der betreffenden Höhenklasse zur d-klasse 23 cm gehörenden Stämme auf, und die letze Alternative umfasst sämtliche Probestämme der Höhenklasse. Die Anzahl der Probestämme ist aus der Übersicht für eine jede Berechnung ersichtlich.

Aus der Betrachtung der Übersicht geht hervor, dass die Anwendung der Zusammensetzung von drei Merkmalen nach Ilvessalo, ungeachtet der verhältnismässig geringen Probestämmenzahl, zu kleineren Streuungszahlen in den unteren, in bezug auf die Ausbauchung am wichtigsten Messhöhen, führte, was geeignet ist, die Bedeutsamkeit der Ausbauchung hervorzuheben. Darauf weisen auch die durch die zweite Alternative gewonnenen Streuungszahlen hin.

Die Abbildung 5 (S. 44) bringt ein Beispiel für die Variationsbreite der Ausbauchungsprozente. Darin stellen die senkrechten Linien die Variationsbreite bei Ausbauchungsprozenten, berechnet für die als zweites Beispiel vorgerückte Höhenklasse 14 m der obengenannten vier Alternativen in angeführten Messhöhen, dar. Es kann festgestellt werden, dass die Variationsbreite am engsten in der nach drei Merkmalen abgebildeten Klasse ist, indem sie aber am weitesten, doch unter Ausnahme der Messhöhe von 2 m, in der ausschliesslich auf einem Merkmal aufgebauten Klasse ausfällt. Zum Teil wird die Enge der Variationsbreite bei der ersten und dritten Alternative etwa durch die als Beispiel dienende ziemlich kleine d-klasse 11 cm herbeigeführt.

Vergleich auf Grund der Kontrollberechnungen

Mittels der nach verschiedenen Merkmalen beispielsweise aufgestellten Ausbauchungsreihen wurden Kontrollberechnungen durchgeführt, deren Ergebnisse eine vorzügliche Vergleichsbasis ergaben. Die Kontrollberechnungen haben sich auf Grund des Untersuchungsmaterials und der aus den festen Versuchsflächen der Abschätzungsabteilung an der Forstlichen Forschungsanstalt Finnlands entsprungenen Probestämme unternehmen lassen. Durch die Hundertstel der nach verschiedenen Merkmalen angefertigten Ausbauchungsreihen wurden bei jedem Stamm die sog. ausgerechneten Durchmesser in verschiedenen Messhöhen festgesetzt. Für jeden Baum wurden sie dem wirklichen, durch die Kluppung erhobenen Durchmesser gegenübergestellt. Dazu wurden die auf beide Weisen erhaltenen Durchmesser gruppenweise addiert, und die Summen der ausgerechneten Durchmesser wurden mit denjenigen der wirklichen Durchmesser verglichen. Diese Berechnungen dienten dazu, die durchschnittlichen Unterschiede zu bestimmen.

Aus der Übersicht 10 (S. 45) sind einige Beispiele für die Ergebnisse der auf Grund des Untersuchungsmaterials ausgeführten Kontrollberechnungen ersichtlich. Es kann konstatiert werden, dass die Unterschiede zum grossen Teil ziemlich gering sind, was darauf hindeutet, dass die als Beispiele gewählten Reihen mit gutem Erfolg aufgestellt worden sind. Aus einer gründlichen Betrachtung der Unterschiede geht hervor, dass es mit den auf Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser fussenden Reihen möglich ist, zu durchschnittlich kleineren Unterschieden zu kommen.

Die Übersicht 11 (S. 47) zeigt, wie sich die Eigenwerte der Unterschiede bei Probestämmen zweier in der Übersicht 10 dargestellten Höhenklassen in einigen Messhöhen in verwandte Unterschiedenklassen zerfallen lassen. Man kann feststellen, dass sich die Unterschiede sämtlicher Reihen in grossem Ausmass in der kleinsten

Klasse, und zwar unter 5 mm, zusammengefunden haben. Auch durch diese Resultate wird Nachdruck auf die Bedeutung der Ausbauchung gelegt.

Die Kontrollberechnungen, deren Resultate durch die Übersichten 10 und 11 charakterisiert werden, haben keine, wenigstens ansehnlichen systematischen Differenzen aufgewiesen. Als aber die Zuverlässigkeit der auf Höhe und Ausbauchung, Höhe und Brusthöhendurchmesser sowie Höhe aufgebauten Ausbauchungsreihen einer Überprüfung auf Grund der Probestämmengruppen unterzogen wurde, mit Hilfe deren der Ausfall der Ausgleichung der zunächst auf Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser fussenden Reihen erforscht wurde, hat man sehr oft Resultate erzielt, die von den Angaben in der Übersicht 10 abwichen. Die durch die drei erwähnten Reihen erhaltenen Ergebnisse waren oft mit systematischen Fehlern (vrgl. Zusammensetzungen, S. 47—48) behaftet.

Für die Ergebnisse der Kontrollberechnungen, die auf Grund der aus den festen Versuchsflächen der Abschätzungsabteilung an der Forstlichen Forschungsanstalt zusammengebrachten Probestämme ausgeführt waren, werden einige Beispiele in der Übersicht 12 (S. 50) angeführt. Die Unterschiede, zu welchen man gekommen ist, lassen sich zum grössten Teil als belanglos beurteilen. Durch die auf Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser gestützten Reihen — unter Beachtung aller Unterschiede — hat man im Durchschnitt geringere Unterschiede erzielt.

Über Bestimmung der Ausbauchung

In vorliegender Untersuchung wurde geprüft, welche praktische Schwierigkeiten und Fehlerquellen sich bei Bestimmung der Ausbauchung ergeben können.

Es konnte festgestellt werden, dass die Arbeit, die bei der Ermittlung der Ausbauchung geleistet wird, nur einen geringen Teil der Gesamtarbeit darstellt. Jedoch in der Praxis bedeutet es eine Lästigkeit, und zwar in kleineren Abschätzungsgruppen, die unbequeme, aber zur Erhebung der Ausbauchung unabweisbare Messstange mit sich führen zu müssen.

Die Kluppung des Durchmessers in 6 m Höhe lässt sich bei der Kiefer ziemlich genau durchführen. V u o k i l a (1960, S. 39) hat konstatiert, dass der Fehler der Kluppung bei der Kiefer im Durchschnitt 3—3.5 % beträgt. Falls man einen solchen Fehler verdoppelt, würde er sich bei d_6 zu 10 cm auf ungefähr $\pm$ 0.65 cm und bei d_6 zu 20 cm auf ungefähr $\pm$ 1.3 cm belaufen.

Auf Grund des von V u o k i l a zu diesem Zweck zur Verfügung gestellten Untersuchungsmaterials wurde an den Tag gebracht, welche Messfehler hervortreten, wenn unter Zugrundelegung der Verkluppungsangaben für jeden Stamm (insgesamt 159) die in vorliegender Untersuchung angewandte Ausbauchungsklasse festgesetzt wird. Die obenerwähnten Messungen wurden von zwei Kluppführern durchgeführt, so dass die Berechnungen getrennt für beide vollzogen werden konnten. Es ergab sich, dass der Anteil richtig gemessener Ausbauchungen bei dem einen 71 % und beim anderen 81 % von sämtlichen Vermessungen betrug. Bei fehlerhaften Kluppungen hat die Abweichung von wirklichen Ausbauchungen im allgemeinen nicht $\pm$ 1 cm überschritten. Innerhalb dieser Grenze sind bei dem einen Kluppführer 77 % und bei dem anderen 87 % von allen fehlerhaften Kluppungen entfallen.

Im Zusammenhang mit der Bestimmung der Ausbauchung wurde eine kürzere Untersuchung über die Exzentrizität der Querfläche am Baumschaft angestellt. Deren Ergebnisse sind aus der Übersicht 13 (S. 53) ersichtlich. Es lässt sich feststellen, dass die von der Tabelle auf diese Weise zum Ausdruck gebrachte Exzentrizität in 6 m Höhe keineswegs auffallend ist.

Über Möglichkeiten mit der Untersuchung fortzufahren

Als letzter Grund zum Vergleich war die Betrachtung über die Möglichkeiten, die Untersuchung fortzusetzen, worauf schon in der Einleitung hingewiesen wurde, und zwar mit dem Ziel der Aufstellung von Holzsortimententafeln. Als Resultat der vorgenommenen Untersuchungen wurde zunächst festgestellt, dass es zweckmässig war, den in Frage stehenden Auftrag im Zusammenhang mit den besten zur Verfügung stehenden Massentafeln auszuführen. Es wurde konstatiert, dass die Massentafeln für stehende Bäume von Ilvessalo dazu am besten geeignet waren.

Weiter wurde untersucht, wie gross die Abwandlung sein konnte, die sich bei Mengen von aus verschieden grossen Hölzern aufzubereitenden Holzsortimente ergab. Zufolge der Vielfältigkeit der Aufgabe wurden die eingehenden Untersuchungen auf das wertvollste Sortiment, und zwar auf das Sägeholz, beschränkt. Die Untersuchungen wurden auf Grund des Probestämmenmaterials, das den Sägeholztafeln von Heiskanen und Tiihonen (1958) zugrunde lag, durchgeführt. Die Abbildung 6 (S. 54) dient dazu, ein typisches Beispiel für die Resultate zu bieten. Auf Grund der in der Abbildung gezogenen Bruchlinien ist zu erkennen, dass der Blockholzmasseninhalt je nach der Ausbauchungsklasse einer beträchtlichen Schwankung unterworfen ist.

Mit Rücksicht auf eine Fortsetzung der Untersuchung liesse es sich mithin empfehlen, die Ausbauchungstafeln auf Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser aufzubauen.

Wahl der Gründe für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung

Zufolge der angestellten Vergleichungen und Spezialuntersuchungen beschloss man, folgende Merkmale als Gründe für die in der vorliegenden Untersuchung aufzustellenden Ausbauchungstafeln zu wählen: Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser sowie zum Teil nur Höhe und Ausbauchung. Über die Klassifizierung wird im folgenden eingehend berichtet.

Die aufgestellten Ausbauchungstafeln und ihre Anwendung

Die Ausbauchungstafeln

Klassifizierung der Ausbauchungsreihen

Die Ausbauchungsreihen der aufgestellten Ausbauchungstafeln sind wie folgt eingeteilt worden:

Höhenklassen: 8—30 m, Stufenweite 1 m;

Ausbauchungsklassen: < 2.5 (1—2), 2.6—4.5 (3—4), 4.6—6.5 (5—6), 6.6—8.5 (7—8), 8.6—10.5 (9—10) und 10.6—12.5 (11—12) cm. Für die Ausbauchungsklassen werden die in Klammern eingesetzten Bezeichnungen verwendet;

d-klassen: In den drei kleinsten Ausbauchungsklassen (1—2, 3—4 und 5—6) von den Höhenklassen 8—24 m die Stufenweite von 2 cm in so grossem Umfang wie es auf Grund des Materials möglich war. In den grössten Ausbauchungsklassen der erwähnten Höhenklassen, in der kleinsten Ausbauchungsklasse der Höhenklassen von 8 und 20—24 m sowie in den Höhenklassen von über 25 m galt es, mit Rücksicht auf die Knappheit des Materials und die geringe Anzahl der zu diesen Klassen gehörenden Stämme, sich mit den über Ausbauchungsreihen aufgetragenen Durch-

schnittsreihen zu begnügen. Um den Tafeln eine weitere Anwendung verschaffen zu können, sind die nach Ausbauchungsklassen ausgeformten Durchschnittsreihen auch in den Ausbauchungsklassen angeführt, in denen die Reihen über d-klassen aufgestellt worden sind.

Darstellungsweise von Ausbauchungsreihen

Da es sich in der vorliegenden Untersuchung um grundlegende Reihen handelte, wurde beschlossen, die Ausbauchungsprozente in den am Ende der Untersuchung befindlichen Tabellen anzuführen. Zunächst wurde unter Berücksichtigung der Bedürfnisse der Praxis erforscht, ob die Ausbauchungsreihen graphisch genügend klar und leicht ablesbar dargestellt werden könnten. Diese Frage ist in den Abbildungen 1 und 2 und ferner in den Abbildungen 7 und 8 (S. 58—59) erläutert worden. Es konnte festgestellt werden, dass die Darstellung der Reihen in Tabellenform der Anwendung von graphischen Zeichnungen vorzuziehen war.

Die Prozente der Reihen sind in den Ausbauchungstafeln mit Abständen von 1 m, jedoch in den Höhenklassen von 26—30 m mit Abständen von 2 m, eingetragen worden.

Über die Anwendung der Ausbauchungstafeln

Die Ausbauchungstafeln sind in erster Linie zur Darstellung der Schaftform des Baumes aufgestellt worden. Da die Ausbauchungsprozente Durchschnittszahlen sind, kann die Schaftform eines einzelnen Baumes in hohem Grad von dem gewonnenen Bild abweichen. Aus diesem Grunde sind die Tafeln zunächst dazu angebracht, zur Darstellung der durchschnittlichen Schaftform der nach gewissen Merkmalen zusammengebrachten Baumgruppen angewandt zu werden. Laut den angestellten Untersuchungen, lässt sich die durchschnittliche Schaftform, d.h. die Durchmesser in verschiedenen Messhöhen, unter Voraussetzung von sorgfältigen Erhebungen mit einer Genauigkeit von 0.5—2 % beschreiben, sofern es möglich ist, sich der Ausbauchungsprozente nach der d-klasse zu bedienen und die klassenmässigen Stammzahlen im allgemeinen wenigstens 10—20 Stämme umfassen. Eine gleiche Genauigkeit kann auf Grund der durchschnittlichen Reihen von Ausbauchungsklassen erzielt werden, aber dann sollte die Stammzahl der Klasse im Vergleich mit der obenerwähnten eine zwei- oder dreifache sein.

Nebst den oben behandelten sog. Tabellenfehlern sind auch etwaige Erhebungsfehler selbstverständlich in Betracht zu ziehen. Da die Anwendung der aufgestellten Ausbauchungsreihen im allgemeinen die Bestimmung der in Frage stehenden Merkmale voraussetzt, hat man auf die umständliche Betrachtung über die sog. Anwendungsgenauigkeit der Tafeln in vorliegender Untersuchung verzichtet. Zur Gewinnung eines Allgemeinbildes wurde jedoch eine kürzere Untersuchung über die eventuellen Fehler bei der Messung angestellt. Durch eine Zusammensetzung aller Fehlerquellen wurde ein Fehlerwert von ungefähr $\pm$ 3.5 % bestimmt. Jedoch hat der Fehler eine Tendenz, in einzelnen Fällen ansehnlich zu variieren, weshalb es wichtig ist, die von den Tafeln vorausgesetzten Vermessungen sorgfältig auszuführen.

Die Anwendung der Ausbauchungstabellen setzt eine Kluppung der Bäume gemäss der angeführten Klassifizierung voraus. Zur Bestimmung der Ausbauchungsklasse sind die Brusthöhendurchmesser übers Kreuz und die Durchmesser in 6 m Höhe auf 1 cm genau zu messen. Die okulare Abschätzung der Ausbauchung setzt eine

gute berufliche Geschicklichkeit und Ausbildung voraus. Über die Anwendung der Tafeln mögen folgende Beispiele angeführt werden:

Zur Bestimmung des Durchmessers in gegebener Messhöhe werden der Tabelle die Höhenklasse des Baumes je nach der Klassifizierung und aus deren Tabelle die Ausbauchungsklasse entnommen, und weiter, wenn die betreffende Ausbauchungsklasse eine d-klasseneinteilung enthält, die erforderliche d-klasse, andernfalls aber wird eine durchschnittliche Reihe verwendet. Nach Belieben kann eine Inter- oder Extrapolation zur Anwendung gebracht werden. Nachdem die erforderliche Ausbauchungsreihe gefunden ist, wird die betreffende Kolumne der Messhöhe gesucht. Auf diese Weise bekommt man das Ausbauchungsprozent, mit dem der Brusthöhendurchmesser zu multiplizieren ist, um den entsprechenden absoluten Durchmesser zu erhalten. Ist der Durchmesser in einer Höhe gelegen, die von ganzen Metern abweicht, so kann die gewöhnliche Interpolation angewandt werden.

Wenn man erfahren will, wie hoch am Baum ein gegebener Durchmesser liegt, lässt sich die Aufgabe auf zwei verschiedene Weisen ausführen.

1. Man hat den Prozentensatz der in Frage stehenden Durchmesser gegenüber dem Durchmesser des zu untersuchenden Baumes auszurechnen, und daraufhin mit Hilfe von Höhe, Ausbauchung und Brusthöhendurchmesser die Zeile, die durchschnittliche Ausbauchung der Stammklasse angibt, sowie die daraus berechneten, in bezug auf die Grösse der Ausbauchungszahl gleichkommenden Zahlen, zwischen denen die berechnete Zahl bleibt, zu ermitteln. Dem oberen Teil der Tafel kann die Messhöhe entweder direkt oder durch Interpolation abgelesen werden.

2. Man hat die Ausbauchungsreihe, die dem zu untersuchenden Baum entspricht, zu ermitteln, die Stärke des Durchmessers in angemessenen Höhen auszurechnen und durch einen Vergleich der erhaltenen absoluten Durchmesser mit dem bekannten Durchmesser die betreffende Messhöhe abzuschätzen.

Die Darstellung der vollständigen Schaftform eines Baumes setzt die Bestimmung der Durchmesser entweder mit Abständen von 1 m oder mit beliebig gewählten Abständen voraus. Unter Anwendung einer geeigneten Skala werden die Durchmesser auf dem Netzpapier in Koordinatengestell eingetragen, um die Stammkurve von dem Baume, nötigenfalls von Ausgleich Gebrauch machend, ziehen zu können. Eine als Beispiel dienende Aufzeichnung der Stammform ist aus der Abbildung 9 (S. 63) zu ersehen. Der angenommene Wurzelanlauf ist darin durch eine gebrochene Linie dargestellt.

Mittels der in der Abbildung 9 (S. 63) angeführten Stammform m. R. kann festgestellt werden, welche Sortimente sich aus dem als Beispiel dienenden Baum herstellen lassen. Aus der Untersuchung kann geschlossen werden, dass es möglich ist, den Stamm in zwei kurze Sägeblöcke, beispielsweise 15′ × 7″ und 14′ × 6″, zu teilen. Die Länge des Anteils von Zellstoffsholz wäre ungefähr 6.8 m. Dabei würde man ein Scheit Brennholz erhalten, indem knapp 3 m als Hauungsabfall zurückbliebe.

Das in der Abbildung 9 angeführte Diagramm und die auf Grund dessen ausgeführte Holzsortimentaushaltung dienen dazu, das wichtigste Fundament zu später anzustellenden Untersuchungen, und zwar das zur Aufstellung von Holzsortimententafeln, zu beleuchten. Die bisher angestellten Untersuchungen ergeben, dass es vorteilhaft ist, sich auf die Massentafeln von Ilvessalo (1947) zu stützen, weil die Zuverlässigkeit der Einheitsmasseninhalte seiner Tabellen im voraus klargelegt worden ist. Die Aufgabe setzt auch Tafeln voraus, die dazu dienen, die durchschnittliche Dicke der Rinde in verschiedenen Höhen anzugeben. Die Tafeln sind unter Arbeit, aber auf Grund der Untersuchungen, die bereits ausgeführt worden sind, hat man

die Durchschnittstafeln für die am häufigsten vorkommenden Ausbauchungsklassen, nämlich 3—4 und 5—6 cm, angehörenden Bäume aufstellen können. Diese Rindentafeln sind in der Übersicht 14 (S. 65) angeführt worden.

Zuverlässigkeit der Ausbauchungstafeln

Über eventuelle Messfehler beim Zusammenbringen des Materials

An dieser Stelle wie auch später wird das Ziel verfolgt die früher nur kurz und vergleichsmässig angeführten Untersuchungen über die Zuverlässigkeit der Ausbauchungstafeln zu vervollständigen. Als erstes Objekt werden der Betrachtung etwaige Messfehler bei der Beschaffung des Stoffes zugrundegelegt.

Da das Material von Fachleuten, die mit der Waldabschätzung vertraut sind, angesammelt worden war, hat man guten Grund anzunehmen, dass die Messungen mit aller Sorgfalt unternommen worden sind. Die Durchmesser sind nach mm genau ermittelt worden, wie es auch allgemein in den vorhergehenden Untersuchungen (z.B. Jonson 1910, 1911; Eide und Langsaeter 1928—30; Edgren-Nylinder 1950) geschehen ist. Auf Grund der gemachten Beobachtungen stellte sich heraus, dass die Messfehler im allgemeinen nur 1—2 mm betrugen, was als sehr unbedeutend anzusehen ist. Dazu kann angenommen werden, dass die Fehler einander in einem so hohem Grad ausgeglichen haben, dass sie nur einen geringen Einfluss auf die Endresultate haben ausüben können.

Über die an das Material und dessen Gruppierung geknüpften Fehlermöglichkeiten

Man war in der Lage, über den Aufbau des Materials eine genaue Auffassung zu gewinnen, da ja jedem Baum eine individuelle Behandlung zuteil wurde. Das Bild ergänzten mehrere Tafeln, die die Mengen der Probestämme veranschaulichten. Weiter sind die Form der Verteilung und die Mittelwerte der Ausbauchung und des Brusthöhendurchmessers in den geformten Klassen untersucht worden. Von den zwei zuletzterwähnten Gegenständen der Untersuchung werden einige Beispiele in der Übersicht 15 (S. 70) angeführt. Es kann festgestellt werden, dass in diesem Hinblick das Material als sehr befriedigend anzusehen ist. In diesem Zusammenhang ist auch die Korrelation zwischen den Ausbauchungsprozenten und der Ausbauchung (Abb. 10, S. 71) und der Höhe (Abb. 12, S. 73) sowie die Korrelation zwischen der Ausbauchung und dem Brusthöhendurchmesser (Abb. 11, S. 72) untersucht worden.

Auf Grund der vorgenommenen Untersuchungen wurden einige kleinere Korrekturen in gewissen Klassen vorgenommen. Die angewandte Ausgleichungsmethode, sowie der von der Praxis aufgedrängte Beschluss, die Ausbauchungshundertstel in ganzen Zahlen auszudrücken, hat die Anzahl der Berichtigungen herabgesetzt.

Vermeidung von Fehlermöglichkeiten, die im Zusammenhang mit der Behandlungsphase des Materials stehen

Da die Behandlung des Materials viel Rechnungsarbeit in Anspruch nahm, war es ratsam, Kontrollberechnungen zur Eliminierung von möglichen Fehlern auszuführen. Die Überprüfung der mittleren Reihen erfolgte zu einem grossen Teil zweimal im Zusammenhang mit den Mittelfehlernberechnungen der Ausbauchungshundertstel. Bei der Überprüfung der graphischen Ausgleichung wurde eine besondere Auf-

merksamkeit den Reihen gewidmet, deren Berechnung auf einer geringen Probestämmenanzahl basiert war. Zwecks Prüfung des Ausgleichs wurde noch eine Menge von Kontrollberechnungen unternommen.

Streuung und Mittelfehlerzahlen

Ausser den früher (S. 39) angeführten Beispielen werden noch einige Beispiele über die Streuung der Ausbauchungsprozente in der Übersicht 16 (S. 75) angeführt. Obwohl es schwierig ist, genau anzugeben, welche Spannweite die Streuung aufweisen darf, um noch als mässig zu gelten, kann man mit den Streuungszahlen der unteren und mittleren Teile am Stamm zufrieden sein. Sind die Streuungszahlen als einfach ausgedrückt worden, zeigen sie, dass die Variation in derselben Messhöhe auch bei einer eingeengten Klassifizierung ziemlich ausgedehnt ist.

Aus der Übersicht 17 (S. 76) sind die entsprechenden Mittelfehler — auch sie als einfach ausgedrückt — ersichtlich. Mit deren Hilfe wurde die statistische Bedeutung der Unterschiede zwischen den Ausbauchungsreihen in drei Phasen untersucht. Zuerst wurden die Unterschiede der Durchschnittsreihen in verschiedenen Ausbauchungsreihen aus jeder Höhenklasse (Übersicht 18, S. 77) erforscht, darauf die Differenzen von derselben Höhen- und d-klasse und den nebeneinanderliegenden Ausbauchungsklassen (Übersicht 20, S. 79) und zum Schluss diejenigen der Reihen nach d-klassen in derselben Höhen- und Ausbauchunsgklasse (Übersicht 21, S. 80). Es kann festgestellt werden, dass ein grosser Teil der Unterschiede im Licht der üblichen Mittelfehlerberechnungen auch statistisch von Bedeutung ist. Eine Ausnahme wird vor allem durch einen Teil von den in der Übersicht 21 angeführten Unterschieden ausgemacht. Dies ist jedoch teils auf die eingeengte Klasseneinteilung zurückzuführen, teils ist es auch verständlich, dass die Differenzen aus rechnerischen Gründen ziemlich klein oder gleich Null sind. Wäre die Stufenweite bei der Klassifizierung von Durchmessern grösser gewesen, so würde die statistische Bedeutung in höherem Ausmass zur Geltung gekommen sein. Vom Gesichtspunkt der Praxis her ist jedoch die angewandte d-klassifizierung so nützlich, dass es nicht als nötig angesehen wurde, daran eine Änderung vorzunehmen.

Die zur Überprüfung der Ausgleichung durchgeführten Zusatzberechnungen

Die vorher (S. 45) zunächst vergleichsmässig angeführten Kontrollberechnungen wurden in bedeutendem Ausmass ergänzt. Die Übersichten 22, 23 und 24 (S. 82—84) bringen einige Ergebnisse von den mit Hilfe des Untersuchungsmaterials ausgeführten Kontrollberechnungen. Die erzielten Resultate waren in der Hauptsache durchaus befriedigend. In einigen Klassen erwiesen die Kontrollberechnungen allerdings, dass eine kleine Plankorrektur angebracht war.

Aus der Übersicht 25 (S. 85) sind ergänzende Angaben in bezug auf die Kontrollberechnungen ersichtlich, welche mittels der auf den Probeflächen der Forstlichen Forschungsanstalt gemessenen Probestämme ausgeführt wurden. In die Tafel sind die früher (S. 50) dargelegten Ergebnisse betreffend die drei Höhenklassen aufgenommen worden. Die Unterschiede sind relativ gering. Als systematisch treten sie zunächst am unteren Ende des Stammes hervor, aber verbreitet ist diese Erscheinung nicht.

In der Übersicht 26 (S. 86) werden die Ergebnisse der Kontrollberechnungen dargelegt, bei denen die Unterschiede bestandesweise (vrgl. Näslund 1947,

S. 22—23) behandelt wurden, obgleich die Probestämmemengen ziemlich gering waren. Die Probestämme sind gleich denjenigen der Übersicht 25 auf den ständigen Versuchsflächen des südlichen Finnlands gemessen worden. Auch hier sind die mittleren Unterschiede zum grossen Teil als anspruchslos zu bezeichnen.

Die Kontrollberechnungen, die auf Grund der aus Osterbotten und dem nördlichen Finnland zusammengebrachten Probestämmengruppen durchgeführt wurden (Zusammensetzungen, S. 84—85), haben Unterschiede ergeben, die allerdings für mässig gehalten werden können, die aber ein deutlicheres System aufweisen als in den anderen Kontrollberechnungen. Es geht aus den gemachten Untersuchungen hervor, dass sich wahrscheinlich ein Vorteil daraus hätte ziehen lassen, wenn die Ausbauchungsreihen getrennt für die verschiedenen Teile des Landes aufgestellt worden wären. Man hatte jedoch darauf verzichten müssen, denn das zur Verfügung stehende, in viele Klassen eingeteilte Probestämmenmaterial würde zu diesem Zweck zu klein gewesen sein.

Vergleich betreffend die Zuverlässigkeit der Ausbauchungstafeln

Die letzte Untersuchung über die Zuverlässigkeit der Ergebnisse galt einigen Vergleichen in bezug auf die respektive Genauigkeit der in der vorliegenden Untersuchung angeführten Ausbauchungsreihen mit den früher angefertigten Reihen (u.a. Jonson 1910, 1911; Mitscherlich 1939; Davey 1942; Krenn-Prodan 1944; Edgren-Nylinder 1950). Man konnte auf Grund der Resultate des Vergleichs annehmen, dass die Zuverlässigkeit der Ausbauchungstafeln, die in der vorliegenden Untersuchung angeführt worden sind, im Durchschnitt wenigstens befriedigend sind und dass man mit Hilfe der Tafeln in der praktischen Betätigung Resultate erzielen kann, deren Genauigkeit aller Wahrscheinlichkeit nach nicht hinter derjenigen der früher zusammangestellten Tafeln dieser Art zurücksteht.

Männyn kapenemistaulukot

Taulukot sisältävät luokittain ryhmitettyjä sadanneslukuina ilmaistuja kapenemissarjoja. Luokitus on seuraava:

p i t u u s, luokkaväli 1 m;

k a p e n e m i n e n (d—d_6), luokkaväli 2 cm paitsi pienimmässä kapenemisluokassa, johon on luettu puut 2.5 cm:n kapenemiseen asti;

r i n n a n k o r k e u s l ä p i m i t t a, pituusluokkien 8—24 m kolmessa pienimmässä kapenemisluokassa luokkaväli 2 cm, muissa kapenemisluokissa vain keskimääräissarja.

Kapenemissadannekset ilmaisevat, kuinka monta % kuorellinen läpimitta esitetyillä rungon korkeuksilla keskimäärin on kuorellisesta rinnankorkeusläpimitasta. Mittauskorkeus on laskettu juurenhaarojen määrittämältä puun alimmalta mahdolliselta kaatokorkeudelta lukien.

Ausbauchungstafeln der Kiefer

Die Tafeln enthalten klassenweise eingeteilte und in Prozenten ausgedrückte Ausbauchungsreihen. Die Klassifizierung ist wie folgt:

H ö h e, Stufenweite 1 m;

A u s b a u c h u n g (d—d_6), mit Stufenweite von 2 cm, aber der kleinsten Ausbauchungsklasse sind Bäume bis auf die Ausbauchung von 2.5 cm zugezählt worden;

B r u s t h ö h e n d u r c h m e s s e r, Stufenweite 2 cm in den drei kleinsten Ausbauchungsklassen von den Höhenklassen 8—24 m, in anderen Ausbauchungsklassen aber nur eine Durchschnittsreihe.

Die Ausbauchungsprozente geben in Prozenten den Durchmesser m. R. in angeführten Höhen am Baum im Durchschnitt von dem berindeten Brusthöhendurchmesser an. Der Ausgangspunkt zur Messhöhe ist an die durch den Wurzelanlauf bedingte niedrigstmögliche Fällungsstelle am Stamm festgesetzt worden.

Pituusluokat 8 m ja 9 m — *Höhenklassen 8 m und 9 m*

Kapenemisluokka [1] (d—d_6), cm *Ausbauchungsklasse* [1] (d—d_6), *cm*	Rinnankorkeusläpimittaluokka, kuoren päältä [1], cm *Brusthöhendurchmesserklasse, m. R.,* [1] *cm*	Mittauskorkeus, m — *Messhöhe, m*						
		2	3	4	5	6	7	8
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, % *Durchmesser in % vom Brusthöhendurchmesser*						
Pituus 8 m — *Höhe 8 m*								
1—2	Keskimäärin *Im Durchschnitt*	94	87	79	68	54	36	
3—4	5	91	82	71	59	44	27	
	7	92	84	74	63	49	32	
	9	92	85	78	68	54	37	
	11	93	87	80	71	58	41	
	Keskimäärin	93	85	76	64	49	32	
5—6	9	91	81	71	57	41	24	
	11	92	84	75	63	49	30	
	Keskimäärin	92	83	72	59	44	28	
7—8	Keskimäärin	91	80	68	53	38	22	
Pituus 9 m								
1—2	5	93	87	80	72	62	48	31
	7	94	88	82	74	65	52	35
	Keskimäärin	94	88	81	73	64	49	32
3—4	5	91	82	73	62	50	36	21
	7	92	84	75	66	54	41	25
	9	92	85	78	69	58	45	28
	11	93	87	80	72	63	49	31
	13	94	88	82	74	67	53	32
	Keskimäärin	93	86	78	69	58	44	27
5—6	9	91	82	71	60	48	35	20
	11	92	84	75	64	52	38	23
	13	93	85	78	68	56	42	25
	15	93	86	80	70	60	45	27
	Keskimäärin	92	84	75	66	53	40	24
7—8	Keskimäärin	91	82	73	63	50	37	22
9—10	Keskimäärin	90	80	70	59	47	34	20

[1] Kapenemisen määrittämistapaa ja merkintää »kuoren päältä» ei toisteta seuraavissa taulukoissa. — *Die Bestimmungsart der Ausbauchung und die Zeichung »m. R.» werden nicht in den folgenden Tabellen ausgedrückt.*

Pituusluokat 10 m ja 11 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeusläpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m								
		2	3	4	5	6	7	8	9	10
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %								
Pituus 10 m										
1—2	7	94	88	83	76	68	58	45	29	
	9	95	90	85	80	72	62	50	34	
	Keskimäärin	94	89	84	77	69	59	47	30	
3—4	7	92	84	77	70	60	49	35	20	
	9	92	86	79	72	63	52	38	22	
	11	93	87	81	74	66	55	41	25	
	13	94	88	82	77	69	58	44	27	
	15	94	89	83	78	71	60	46	29	
	Keskimäärin	93	87	81	73	65	54	42	25	
5—6	11	92	84	76	66	55	43	30	18	
	13	93	85	78	70	59	47	33	20	
	15	93	86	80	72	63	50	37	22	
	17	93	86	81	74	66	53	40	24	
	Keskimäärin	93	86	79	71	62	51	38	23	
7—8	Keskimäärin	92	84	77	68	58	47	34	21	
9—10	Keskimäärin	91	83	75	66	56	44	32	19	
11—12	Keskimäärin	90	81	73	64	53	41	30	18	
Pituus 11 m										
1—2	7	94	88	83	78	71	63	54	41	26
	9	95	90	86	81	74	66	57	44	28
	11	95	92	88	82	76	68	58	46	30
	Keskimäärin	95	90	85	80	73	65	56	43	28
3—4	7	92	84	78	72	63	55	45	33	21
	9	92	86	80	73	66	58	47	35	22
	11	93	87	82	75	68	60	50	37	23
	13	94	88	83	78	71	63	52	39	25
	15	94	89	84	80	73	66	54	41	26
	17	95	90	85	81	74	67	56	42	26
	Keskimäärin	93	88	82	76	68	60	50	38	24
5—6	13	93	85	78	71	62	51	41	30	18
	15	93	86	80	74	65	55	45	33	20
	17	93	86	82	76	68	59	48	36	23
	19	93	87	83	78	72	63	52	39	25
	Keskimäärin	93	86	80	74	66	57	46	35	22
7—8	Keskimäärin	92	85	78	70	62	54	44	33	20
9—10	Keskimäärin	91	84	76	68	60	51	40	29	17
11—12	Keskimäärin	90	81	73	65	56	47	37	27	16

Pituusluokat 12 m ja 13 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeus-läpimitta-luokka, cm	Mittauskorkeus, m										
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %										
		Pituus 12 m										
1—2	7	94	89	85	80	74	68	60	51	38	22	
	9	95	91	87	82	76	70	62	52	40	23	
	11	95	92	89	83	78	72	63	54	41	25	
	13	96	93	90	85	80	73	65	55	43	26	
	Keskimäärin	95	90	86	82	76	70	62	52	39	24	
3—4	9	92	86	80	74	69	63	55	45	33	19	
	11	93	87	82	76	71	64	57	47	35	20	
	13	94	88	83	78	73	66	58	48	36	23	
	15	94	89	85	80	74	68	60	50	37	24	
	17	95	90	86	82	76	70	62	52	39	25	
	19	95	91	87	83	78	72	64	53	40	26	
	21	95	91	88	84	79	74	65	54	41	26	
	Keskimäärin	94	89	84	78	72	65	57	48	36	23	
5—6	13	93	86	80	73	65	56	47	37	26	15	
	15	93	86	81	75	68	60	52	41	30	18	
	17	93	86	82	76	69	63	56	45	35	20	
	19	93	87	83	78	72	66	58	47	37	21	
	Keskimäärin	93	87	82	75	68	61	53	42	31	18	
7—8	Keskimäärin	93	86	79	72	65	57	48	39	29	17	
9—10	Keskimäärin	92	84	77	69	62	54	44	34	23	13	
11—12	Keskimäärin	90	82	74	66	58	50	41	31	20	11	
		Pituus 13 m										
1—2	7	95	90	86	82	78	73	65	57	47	34	22
	9	95	91	87	83	79	74	67	59	49	36	23
	11	95	92	89	84	80	75	68	60	50	37	25
	Keskimäärin	95	91	87	83	79	74	67	59	49	36	24
3—4	9	92	86	81	76	71	66	60	52	42	31	18
	11	93	87	82	77	72	67	61	53	43	32	20
	13	94	88	83	79	74	68	62	54	44	33	20
	15	94	89	85	81	76	70	64	55	45	34	21
	17	95	90	86	82	78	72	66	57	46	35	22
	19	95	91	87	83	79	74	68	58	47	36	22
	21	96	92	88	84	80	76	69	60	49	37	24
	Keskimäärin	94	89	84	80	75	69	63	56	46	34	20
5—6	15	93	86	81	75	69	63	57	51	42	31	18
	17	93	86	82	76	70	65	59	52	43	32	18
	19	93	87	83	78	72	67	62	54	45	34	20
	21	94	88	83	79	74	70	64	57	47	36	22
	23	94	89	84	80	75	71	65	58	48	37	23
	Keskimäärin	93	88	82	78	73	67	61	53	43	32	18
7—8	Keskimäärin	93	87	81	76	69	63	57	48	37	27	16
9—10	Keskimäärin	92	85	79	72	66	59	50	41	32	22	13

Pituusluokat 14 m ja 15 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeus-läpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m												
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %												
Pituus 14 m														
1—2	9	95	91	87	84	80	76	70	63	55	43	33	20	
	11	95	92	89	85	81	77	71	64	57	45	34	21	
	13	96	93	90	86	82	78	72	66	58	47	35	22	
	Keskimäärin	95	91	88	84	81	76	70	63	56	45	33	21	
3—4	9	93	87	82	77	72	67	62	57	50	42	31	17	
	11	93	88	83	78	73	69	64	59	51	43	31	18	
	13	94	89	84	80	75	71	66	60	52	44	32	18	
	15	94	90	85	81	77	72	68	61	53	45	33	19	
	17	95	90	86	83	79	74	69	63	54	46	34	19	
	19	95	91	87	84	80	76	71	64	55	47	35	20	
	21	96	92	88	85	81	77	72	66	57	47	36	20	
	23	96	92	89	86	82	78	73	67	58	48	36	21	
	Keskimäärin	94	89	85	81	77	72	66	60	53	44	32	18	
5—6	17	93	87	82	77	71	66	61	55	47	38	27	14	
	19	93	87	83	78	73	68	63	57	48	40	29	15	
	21	94	88	83	79	75	70	65	58	50	41	30	15	
	23	94	89	84	80	76	72	66	60	51	42	31	17	
	25	95	89	85	81	77	72	67	61	52	43	32	18	
	Keskimäärin	93	88	83	79	74	69	64	57	49	40	29	16	
7—8	Keskimäärin	93	87	82	76	71	66	60	53	45	36	26	14	
9—10	Keskimäärin	92	85	79	73	67	62	56	48	41	33	23	12	
11—12	Keskimäärin	90	82	76	69	63	56	49	43	35	27	18	9	
Pituus 15 m														
1—2	11	95	92	89	85	81	77	72	66	60	51	42	31	19
	13	96	93	90	86	82	78	73	68	62	53	43	33	20
	15	96	93	90	87	84	80	75	69	63	55	45	34	21
	Keskimäärin	96	92	89	85	82	78	73	68	61	53	44	33	20
3—4	11	94	88	83	79	75	71	67	62	55	48	38	28	16
	13	94	89	84	81	76	73	68	63	56	49	39	29	17
	15	94	90	85	82	78	74	69	64	57	50	40	29	17
	17	95	90	86	83	79	75	70	65	58	51	41	30	18
	19	95	91	87	84	80	76	71	66	59	52	42	30	18
	21	96	92	88	85	81	77	72	67	60	52	42	30	19
	23	96	92	89	86	82	78	73	68	61	53	43	31	19
	Keskimäärin	95	90	86	83	79	75	70	64	58	50	40	30	17
5—6	17	93	87	82	77	71	67	62	57	50	43	34	24	13
	19	93	87	83	78	73	69	64	58	52	45	36	26	14
	21	94	88	83	79	75	71	66	60	53	46	37	26	14
	23	94	89	84	80	76	72	67	61	55	47	39	28	14
	25	95	89	85	81	77	73	68	63	56	48	40	31	16
	27	95	90	86	83	79	75	70	65	58	50	42	32	18
	Keskimäärin	94	88	84	80	76	71	67	60	54	46	38	28	16
7—8	Keskimäärin	93	87	82	77	73	67	62	56	49	42	34	25	14
9—10	Keskimäärin	92	85	80	75	69	63	57	51	44	37	29	21	12

Pituusluokat 16 m ja 17 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeusläpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m														
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %														
		Pituus 16 m														
1—2	11	95	92	89	85	81	77	73	68	64	58	51	42	30	18	
	13	96	93	90	86	82	78	74	70	65	59	52	43	31	18	
	15	96	93	90	87	84	80	76	71	66	60	53	44	33	19	
	17	97	94	91	88	85	81	77	72	67	61	54	46	34	20	
	Keskimäärin	96	93	90	87	84	80	76	71	65	59	52	43	31	18	
3—4	11	94	88	83	80	76	73	69	64	59	53	46	37	27	15	
	13	94	89	84	81	77	74	70	65	60	54	47	38	28	15	
	15	94	90	85	82	78	75	71	66	61	55	47	39	29	15	
	17	95	90	86	83	80	76	72	67	62	56	48	39	29	16	
	19	95	91	87	84	81	77	73	68	63	57	49	40	29	16	
	21	96	92	88	85	81	78	74	69	64	58	50	40	29	16	
	23	96	92	89	86	82	78	74	70	64	58	51	41	30	16	
	25	96	92	89	86	83	79	75	71	65	59	52	42	31	17	
	Keskimäärin	95	90	87	83	80	76	72	67	61	56	47	39	29	16	
5—6	17	93	87	82	77	72	68	63	58	53	47	40	31	22	12	
	19	93	87	83	78	74	70	65	60	54	48	41	32	23	13	
	21	94	88	83	79	75	71	66	61	56	49	43	34	24	13	
	23	94	89	84	80	76	72	68	63	58	51	44	36	25	13	
	25	95	89	85	81	78	74	70	65	59	52	45	37	26	15	
	27	95	90	86	83	79	75	71	66	60	54	47	38	27	16	
	29	96	91	87	84	80	75	72	67	61	55	48	39	28	16	
	Keskimäärin	94	88	84	80	76	72	68	63	58	51	43	34	25	13	
7—8	Keskimäärin	93	87	82	78	74	69	65	60	54	47	39	30	21	12	
9—10	Keskimäärin	92	85	80	76	71	66	61	56	50	43	36	27	18	9	
11—12	Keskimäärin	91	84	79	73	68	63	57	52	46	39	32	24	16	8	
		Pituus 17 m														
1—2	13	96	93	90	86	82	78	74	70	66	61	55	48	39	28	14
	15	96	93	90	87	84	80	77	73	68	63	57	49	40	29	15
	17	97	94	91	88	85	82	79	74	70	64	58	50	41	30	16
	Keskimäärin	96	93	90	87	84	80	77	72	68	62	56	49	40	29	15
3—4	13	94	89	84	81	77	74	70	65	62	57	50	43	35	25	14
	15	94	90	85	82	78	75	71	67	63	58	51	44	36	26	14
	17	95	90	86	83	80	76	72	68	63	59	52	45	37	27	15
	19	95	91	87	84	81	77	73	69	64	59	52	45	37	28	15
	21	96	92	88	85	82	78	74	70	65	60	53	46	38	29	16
	23	96	92	89	86	82	79	75	71	66	61	54	47	39	29	16
	25	96	93	89	87	83	80	76	72	67	62	55	48	40	30	17
	27	96	93	90	87	84	81	77	73	68	63	56	48	40	30	18
	29	97	94	91	88	85	82	77	73	68	64	56	49	41	30	18
	Keskimäärin	95	91	88	84	81	77	73	69	64	59	53	45	37	27	15
5—6	19	93	87	83	79	75	71	66	62	58	53	47	40	32	23	12
	21	94	88	83	79	76	72	67	63	59	54	48	40	32	23	13
	23	94	89	84	80	77	73	69	65	60	55	49	42	33	24	13
	25	95	89	85	82	78	74	71	67	62	56	50	43	34	25	14
	27	95	90	86	83	80	76	72	68	63	57	51	44	35	26	15
	29	96	91	87	84	81	77	73	69	64	58	52	45	35	26	15
	Keskimäärin	94	89	85	82	78	74	71	66	61	56	49	42	34	24	13
7—8	Keskimäärin	93	88	84	80	77	73	69	64	58	53	46	38	30	21	11
9—10	Keskimäärin	92	87	82	78	75	70	66	61	54	48	41	33	25	18	9

Pituusluokat 18 m ja 19 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeus-läpimitta-luokka, cm	Mittauskorkeus, m															
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %																
		Pituus 18 m																
1—2	13	96	93	90	86	82	78	75	71	67	63	58	53	47	39	27	14	
	15	96	93	90	87	84	80	77	73	69	65	59	54	48	40	29	15	
	17	97	94	91	88	85	82	79	75	71	66	61	56	50	42	30	16	
	19	98	95	93	90	87	84	81	77	73	68	63	58	52	43	32	17	
	Keskimäärin	97	93	90	87	84	81	78	75	71	66	61	55	48	40	29	15	
3—4	15	94	90	85	82	79	76	72	69	65	61	55	50	42	34	24	13	
	17	95	90	86	83	80	77	74	70	66	62	56	50	43	34	24	13	
	19	95	91	87	84	81	78	75	71	67	63	57	51	44	35	25	14	
	21	96	92	88	85	82	79	76	72	68	64	58	52	45	36	26	14	
	23	96	92	89	86	83	80	77	73	69	65	59	53	46	37	27	14	
	25	96	93	90	87	84	81	78	74	71	66	60	54	46	38	28	15	
	27	97	93	91	87	85	82	78	75	72	67	61	55	47	38	29	15	
	29	97	94	91	88	85	82	79	75	72	68	62	55	47	38	29	15	
	Keskimäärin	96	91	88	85	82	78	75	71	67	63	57	51	44	36	26	14	
5—6	21	94	88	83	79	76	72	68	65	61	56	51	44	37	30	21	11	
	23	94	89	84	81	77	73	70	66	62	57	52	45	38	31	21	11	
	25	95	89	85	82	79	75	72	68	64	58	53	47	40	32	22	12	
	27	95	90	86	83	80	76	73	69	65	60	55	48	41	33	24	13	
	29	96	91	87	84	81	78	74	71	67	61	56	49	42	33	25	13	
	31	96	92	88	85	82	78	75	71	67	62	56	50	43	34	25	14	
	Keskimäärin	95	90	86	83	79	76	72	68	64	59	54	48	41	33	23	12	
7—8	Keskimäärin	94	89	85	81	78	74	70	66	61	56	50	43	36	28	19	11	
9—10	Keskimäärin	93	87	83	80	76	72	67	63	58	53	47	39	31	24	16	9	
11—12	Keskimäärin	92	86	81	77	72	68	63	58	53	48	41	34	27	20	13	8	
		Pituus 19 m																
1—2	15	96	93	90	87	85	81	78	75	72	68	63	58	53	46	38	28	15
	17	97	94	92	89	86	83	80	77	73	69	65	60	54	47	39	29	16
	Keskimäärin	97	93	90	88	85	82	79	76	72	68	64	59	53	46	38	28	15
3—4	15	95	90	85	82	79	76	73	69	66	62	57	52	46	39	31	24	13
	17	95	90	86	83	80	77	74	70	67	63	59	53	47	40	33	24	13
	19	95	91	87	84	81	78	75	72	68	64	60	54	48	41	34	25	14
	21	96	92	88	85	83	79	76	73	70	66	61	55	49	42	34	26	14
	23	96	92	89	86	84	80	77	74	71	67	62	56	50	43	35	26	14
	25	96	93	90	87	84	81	78	75	72	68	63	57	51	44	36	27	14
	27	97	94	91	88	85	82	79	76	73	69	64	58	52	45	37	27	15
	29	97	94	92	89	86	83	80	77	73	70	65	59	53	46	38	28	16
	Keskimäärin	96	91	88	85	82	79	76	73	69	65	60	54	48	42	34	25	14
5—6	21	94	88	83	80	77	73	69	66	62	58	53	48	42	36	28	20	10
	23	94	89	84	81	77	74	71	68	64	59	54	49	43	36	28	20	10
	25	95	89	85	82	79	76	73	69	65	60	56	50	44	37	29	20	11
	27	95	90	86	83	80	77	74	70	66	62	57	51	45	38	30	21	11
	29	96	91	87	84	81	78	75	71	68	63	58	53	46	39	31	22	11
	31	96	92	88	85	82	79	76	72	69	65	60	53	47	40	32	22	12
	33	96	92	88	85	82	79	76	73	70	65	60	54	48	40	33	23	12
	Keskimäärin	95	90	86	83	80	77	74	71	67	62	58	52	46	39	30	21	11
7—8	Keskimäärin	94	89	85	82	79	76	72	69	64	60	55	50	44	36	28	19	10
9—10	Keskimäärin	93	87	83	80	77	73	69	66	62	57	52	46	40	33	25	17	9

Pituusluokat 20 m ja 21 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeusläpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m																	
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %																		
Pituus 20 m																				
1—2	Keskim.	97	93	91	89	86	83	81	78	75	71	67	63	59	53	47	39	29	15	
3—4	15	95	90	86	83	80	77	74	70	67	63	58	54	49	44	38	30	21	10	
	17	95	90	87	84	81	78	75	71	68	64	60	55	50	45	39	31	22	11	
	19	95	91	88	84	82	79	76	72	69	66	62	57	52	47	40	32	22	12	
	21	96	92	89	85	83	80	77	74	71	67	63	58	53	48	41	33	23	12	
	23	96	92	89	87	84	81	78	75	72	68	64	60	55	49	42	34	24	12	
	25	97	93	90	88	85	82	79	76	73	69	65	61	56	50	43	35	24	12	
	27	97	94	91	89	86	83	80	76	73	70	66	62	57	51	44	36	24	13	
	29	98	95	92	90	87	84	81	77	74	71	67	63	58	51	45	36	25	13	
	Keskim.	96	91	88	85	82	80	77	74	71	67	63	58	53	47	41	33	24	12	
5—6	21	94	88	83	80	77	73	70	67	64	60	56	51	46	41	35	28	19	9	
	23	94	89	84	81	78	75	72	69	65	61	58	53	48	42	36	29	20	9	
	25	95	89	85	82	79	76	73	70	66	62	59	54	49	43	37	29	20	10	
	27	95	90	86	83	80	77	74	71	67	64	60	55	50	44	37	30	20	10	
	29	96	91	87	84	81	78	75	72	69	65	61	57	51	45	38	30	21	10	
	31	96	92	88	85	82	79	76	73	70	67	63	58	52	46	39	31	21	12	
	33	96	92	89	85	83	80	76	73	71	68	64	59	53	46	39	31	22	12	
	Keskim.	95	90	87	83	80	77	74	71	68	64	60	55	49	43	37	29	21	11	
7—8	Keskim.	94	89	85	82	79	76	72	69	66	62	57	52	47	41	34	27	19	10	
9—10	Keskim.	93	87	83	80	77	74	71	68	64	60	56	50	45	39	32	24	17	9	
Pituus 21 m																				
1—2	Keskim.	97	94	92	89	87	84	82	79	76	73	70	66	62	57	51	45	37	28	15
3—4	17	95	90	87	84	81	78	76	73	69	66	63	59	55	51	46	40	32	23	11
	19	95	91	88	85	82	80	77	74	71	68	65	61	56	52	47	40	32	23	11
	21	96	92	89	86	83	81	78	75	72	69	66	62	57	53	48	41	33	24	11
	23	96	92	89	87	84	82	79	76	73	70	67	63	58	54	49	42	34	24	12
	25	97	93	90	88	85	83	80	77	74	71	68	64	59	55	49	43	35	25	12
	27	97	94	91	89	86	84	81	78	75	72	69	65	60	56	50	43	35	25	12
	29	98	95	92	90	87	85	82	78	76	73	70	66	61	56	50	44	35	25	12
	Keskim.	96	92	89	86	83	81	78	75	72	69	66	62	57	53	47	41	33	24	12
5—6	23	94	89	84	81	78	75	72	69	66	63	60	56	52	47	41	35	29	20	9
	25	95	89	85	82	79	76	73	70	67	64	60	57	53	48	42	35	29	20	10
	27	95	90	86	83	80	77	74	71	68	65	62	58	54	49	42	36	29	20	10
	29	96	91	87	84	81	78	75	72	69	66	63	59	55	50	44	37	30	21	10
	31	96	92	88	85	82	79	76	73	71	68	65	60	55	50	45	38	30	22	11
	33	96	92	89	85	83	80	77	74	72	69	65	61	56	51	45	39	31	22	11
	Keskim.	95	90	87	84	81	78	75	72	69	66	62	58	53	48	43	36	29	21	10
7—8	Keskim.	94	89	85	82	79	76	73	70	67	64	60	56	51	45	40	34	27	19	10
9—10	Keskim.	93	87	83	80	77	74	71	68	65	62	58	54	49	43	38	32	25	17	9
11—12	Keskim.	92	87	82	78	75	72	69	66	63	60	56	52	47	42	36	30	24	17	8

Pituusluokat 22 m ja 23 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeusläpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m																			
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %																				
Pituus 22 m																						
1—2	Keskim.	97	94	92	90	87	85	82	79	76	74	71	68	64	60	55	49	42	34	25	14	
3—4	19	95	91	88	85	82	80	78	75	72	69	66	62	58	54	49	43	37	29	20	10	
	21	96	92	89	86	83	81	79	76	73	70	67	63	59	55	50	44	38	30	21	10	
	23	96	93	90	87	85	83	80	77	74	71	68	64	60	56	51	45	39	31	21	10	
	25	97	93	91	88	86	84	81	78	75	72	69	65	61	57	52	46	39	31	21	10	
	27	97	94	92	89	87	85	82	79	76	73	70	66	62	58	53	47	40	32	22	11	
	29	98	95	93	90	88	86	83	79	77	74	71	67	63	59	54	47	40	32	22	11	
	31	98	95	93	91	89	86	84	80	78	75	71	68	64	59	55	48	41	33	22	11	
	Keskim.	96	92	89	87	84	82	80	77	74	71	68	64	60	56	51	45	38	31	21	10	
5—6	25	95	89	85	82	79	76	73	71	68	65	61	58	55	50	45	39	34	27	19	10	
	27	95	90	86	83	80	77	75	72	69	66	63	59	56	51	46	40	34	27	19	10	
	29	96	91	87	84	81	79	76	73	70	67	64	61	57	52	47	41	35	28	20	10	
	31	96	92	88	85	83	80	77	74	72	69	66	62	58	53	48	42	36	29	20	11	
	33	96	92	89	85	83	81	78	76	73	70	67	63	59	54	48	43	37	29	20	11	
	Keskim.	95	90	87	84	81	78	76	73	70	67	64	60	56	52	47	41	34	27	19	10	
7—8	Keskim.	94	89	86	83	80	77	74	72	68	65	62	58	54	49	44	39	33	26	18	10	
9—10	Keskim.	93	88	84	80	77	74	71	69	65	63	59	56	52	47	42	37	31	25	17	8	
11—12	Keskim.	92	88	83	79	76	73	70	68	65	62	58	55	50	46	41	36	30	24	15	6	
Pituus 23 m																						
1—2	Keskim.	97	94	92	90	88	86	83	80	77	75	72	69	65	61	56	52	45	39	33	26	14
3—4	19	95	91	88	85	82	80	78	75	73	70	67	64	60	57	53	48	43	37	30	21	10
	21	96	92	89	86	83	81	79	76	74	71	68	64	61	57	53	49	44	37	30	21	10
	23	96	93	90	87	85	83	80	77	74	71	68	65	62	58	54	49	44	38	30	21	10
	25	97	93	91	88	86	84	81	78	75	72	69	66	62	58	54	49	44	38	31	21	10
	27	97	94	92	89	87	85	82	79	76	73	70	67	63	59	54	49	45	38	31	22	11
	29	98	95	93	90	88	86	83	79	77	74	71	68	64	60	55	50	45	39	31	22	11
	Keskim.	96	92	89	87	84	82	80	77	75	72	68	65	62	58	54	49	44	38	31	22	10
5—6	25	95	89	85	82	79	77	74	71	69	66	63	60	57	53	49	44	39	34	27	20	10
	27	95	90	86	83	80	78	75	72	70	67	64	61	58	55	50	45	40	34	27	20	10
	29	96	91	87	84	81	79	76	74	71	68	65	62	59	55	50	45	40	35	28	20	10
	31	96	92	88	85	83	80	77	75	72	70	67	63	60	56	51	46	41	35	28	20	11
	33	96	92	89	86	83	81	78	76	73	70	67	64	61	57	52	46	42	35	29	20	11
	Keskim.	95	91	87	84	82	79	77	74	72	69	66	63	59	55	51	46	41	34	28	20	10
7—8	Keskim.	94	89	86	83	80	77	74	72	69	66	63	60	56	52	48	43	38	32	24	18	10
9—10	Keskim.	93	88	84	80	77	74	71	69	66	63	59	56	53	49	45	40	35	29	23	16	8
11—12	Keskim.	92	88	84	80	77	73	70	68	65	62	58	55	51	47	43	38	32	27	21	15	6

Pituusluokat 24 m ja 25 m

Kapenemisluokka, cm	Rinnankorkeusläpimittaluokka, cm	Mittauskorkeus, m																						
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
		Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %																						
Pituus 24 m																								
1—2	Keskimäärin	98	95	92	90	88	86	83	80	77	75	72	69	66	63	58	53	48	42	36	29	20	14	
3—4	21	96	92	89	86	83	81	79	76	74	71	68	65	62	58	54	50	46	41	36	29	21	10	
	23	96	93	90	87	85	83	80	77	74	72	69	66	63	59	55	51	47	42	36	29	21	10	
	25	97	93	91	88	86	84	81	78	75	73	70	67	64	60	56	52	48	43	37	29	21	10	
	27	97	94	92	89	87	85	82	79	77	74	71	68	65	61	57	52	48	43	38	30	21	11	
	29	98	95	93	90	88	86	83	80	78	75	72	69	66	62	58	53	49	44	38	30	21	11	
	Keskimäärin	96	92	89	87	84	82	80	77	75	72	69	66	63	59	56	51	47	42	36	29	21	10	
5—6	25	95	89	85	82	79	77	74	72	70	67	64	62	59	56	52	49	44	39	34	26	19	10	
	27	95	90	86	83	81	78	76	73	71	68	65	63	60	57	54	50	45	40	34	26	19	10	
	29	96	91	87	84	82	79	77	75	72	70	67	64	61	58	55	51	46	41	34	26	19	10	
	31	96	92	88	85	83	80	78	76	73	71	68	65	62	59	56	52	47	41	34	26	19	10	
	Keskimäärin	95	91	87	84	82	79	77	75	72	70	67	64	61	57	53	49	44	39	34	26	19	10	
7—8	Keskimäärin	94	89	86	83	80	77	75	73	70	67	65	62	58	55	51	46	41	36	31	24	18	9	
9—10	Keskimäärin	93	88	84	80	77	74	71	69	66	63	60	56	53	49	46	41	37	32	27	21	15	8	
Pituus 25 m																								
1—2	Keskimäärin	98	95	92	90	88	86	83	81	78	76	73	71	67	64	61	56	52	47	41	34	28	21	12
3—4	Keskimäärin	96	93	89	87	84	82	80	78	75	72	70	67	64	61	58	54	50	45	40	35	27	20	10
5—6	Keskimäärin	95	91	87	84	82	80	78	75	73	70	68	65	62	58	55	51	47	43	38	32	26	18	10
7—8	Keskimäärin	94	90	86	83	80	78	75	73	71	68	66	63	60	57	53	49	45	40	35	30	24	16	9
9—10	Keskimäärin	93	89	84	81	78	75	72	70	67	64	61	58	55	52	49	45	40	36	31	25	20	13	8

Pituusluokat 26—30 m

Kapenemisluokka, cm	Mittauskorkeus, m													
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28
	Läpimitta rinnankorkeusläpimitasta, %													
Pituus 26 m														
1—2	98	92	88	84	78	73	67	62	54	44	32	19		
3—4	96	89	85	81	76	71	65	60	52	43	31	18		
5—6	95	88	83	78	74	69	64	58	50	41	30	16		
7—8	94	86	80	75	71	66	61	55	48	38	28	15		
9—10	93	84	78	72	68	62	57	51	45	36	26	13		
Pituus 27 m														
1—2	98	92	89	85	79	74	68	63	57	47	38	28	10	
3—4	96	89	85	81	76	72	66	61	54	46	37	25	10	
5—6	95	88	83	78	74	69	65	59	52	45	35	24	9	
7—8	95	86	80	75	72	67	62	56	50	43	33	22	8	
Pituus 28 m														
1—2	98	92	89	85	81	76	70	65	61	52	44	34	20	
3—4	96	89	86	82	78	73	68	63	58	50	42	32	18	
5—6	95	88	83	78	74	70	65	60	55	47	39	28	15	
7—8	95	87	81	76	73	68	63	58	52	45	35	25	13	
Pituus 29 m														
3—4	97	90	86	82	78	74	69	65	60	53	45	36	23	10
5—6	95	88	83	79	76	72	67	62	56	50	43	33	22	8
7—8	95	87	82	76	73	68	64	59	53	46	38	28	17	6
Pituus 30 m														
3—4	97	91	87	83	79	75	71	66	61	55	47	39	28	15
5—6	96	88	84	80	77	72	68	63	58	52	45	37	26	14
7—8	95	87	82	77	74	69	64	59	54	48	41	33	23	12

METSIKKÖKOEALAN VAIPAN LEVEYS

AARNE NYYSSÖNEN ja YRJÖ VUOKILA

WIDTH OF ISOLATION STRIP AROUND SAMPLE PLOTS

SUMMARY IN ENGLISH

HELSINKI 1960

Helsinki 1961. Valtioneuvoston kirjapaino

Sisällysluettelo

Sivu

Johdanto 5

Tutkimusmenetelmä 6

Tutkimusaineisto 7

Puuston kehitys metsikön reunaosissa 9

- Kuutiomäärä 9
- Keskiläpimitta 10
- Pohjapinta-alan kasvu 12
- Keskipituus 14
- Latvuksen suhteellinen pituus 15

Päätelmiä 16

Kirjallisuusluettelo 17

Summary in English 18

Johdanto

Kasvu- ja rakennetutkimukset suoritetaan tavallisesti joko pysyviä tai tilapäisiä koealoja käyttämällä. Niitä sijoitettaessa kiinnitetään huomiota siihen, että ne tulisivat asianomaisia metsiköitä edustaviksi. Poikkeavat metsikön osat pyritään siis jättämään tutkimuksen ulkopuolelle. Sellaisia ovat esim. aukkoihin rajoittuvat metsikön reunat, missä puuston kehityksen edellytykset ovat erilaiset kuin metsikön muissa osissa. Käytännössä tämä merkitsee sitä, että aukean alan ja koealan väliin jätetään ns. vaippa, joka suojelee koealan puustoa paitsi kokeen tarkoituksen kannalta häiritseviltä vaikutuksilta myös suoranaisilta ulkoisilta vaaroilta. Vaippoja ei kuitenkaan käytetä ainoastaan aukon laidassa, vaan esim. harvennuskokeissa myös eri tavoin käsiteltävien koealojen välissä. Kun kasvu- ja rakennetutkimuksissa on nykyisin usein pyrkimyksenä toistoperiaatteen soveltaminen ja kun meikäläiset metsikkökuviot ovat pienialaisia, on vaipan minimileveyden tunteminen saanut enenevää merkitystä koealasarjoja suunniteltaessa. Jossain määrin tällä seikalla on merkitystä myös aiemmin mitattujen koealojen tarkastelussa, koska niitä on toisinaan perustettu ilman vaippaa.

Kirjallisuudesta tavataan varsin erilaisia mainintoja vaipan leveydestä. Ainakin osaksi tämä johtuu erilaisista olosuhteista. Esim. Ruotsissa jätettiin kestokoealoja aiemmin perustettaessa sekä koko koealasarjan ympärille että osakoealojen väliin 5—15 m leveä vaippa (S c h o t t e 1912). Tilapäiskoealoja mitattaessa on siellä viime aikoina käytetty vaipan leveytenä suurin piirtein puolta puuston keskipituudesta (E k l u n d 1952). W i e d e m a n n i n (1931) ohje on, että peltoaukeamia ja teitä vastaan olisi varattava ainakin 5 m leveä vaippa. I l v e s s a l o n (1932) mukaan taas koealasarjan ympärille on mikäli mahdollista jätettävä 10—20 m leveä vaippa. Erityisesti hän mainitsee, että koeala tulee vähintään n. 10 m:n levyisellä vaipalla erottaa aukean alan laidasta ja että myös osakoealojen väliin on asetettava vähintään 10 m:n vaippa. Yhdysvalloissa (U. S. F o r e s t S e r v i c e 1935) vaipan leveys määritetään puiden pituuden perusteella siten, että koealasarjaa ympäröivän vaipan leveyden tulee olla vähintään niin suuri kuin puuston valtapituus kokeen lopussa; osakoealojen väliin jätetään kaksi kertaa tämän levyinen vaippa. Kanadalaisten ohjeiden mukaan (R o b e r t s o n ja M u l l o y 1946) taas 2/3 valtapuiden pituudesta on riittävä vaipan leveydeksi.

Kokonaisuutena on kysymys vaipasta ja puuston erilaisuudesta metsikön laitaosissa laaja. Suuret aukeat, kuten meret ja järvet, vaikuttavat luonnollisesti niiden reunamilla kasvavaan puustoon aivan toisin kuin vähäalaisemmat aukot. Suurten aukeiden vaikutus tulee tähänastisten tutkimusten mukaan selvästi näkyviin esim. puiden pituuskasvun alentajana 20—35 m:n, jopa 50—60 m:n päässä metsikön reunasta (M ü n c h 1923; F r i t z s c h e 1929; B a r t h 1934; S t r a n d 1955). Tämä suurten aukeiden vaikutus muodostaa oman ongelmansa, jonka selvittäminen ei ole nyt tarkoituksena. Sen sijaan tässä tutkimuksessa pyritään selvittämään, mikä on esim. pienehköjen peltoaukeamien, teiden ja voimalinjojen muodostamien aukkojen vaikutus niiden reunamilla kasvavan puuston kehitykseen, ts. miten leveä vaippa tarvitaan tämänkaltaisia suppea-alaisia aukkoja vastaan. Aiempia tämänkaltaisten aukkojen vaikutusta koskevia tutkimuksia on niukasti. Todettakoon kuitenkin, että K r a m e r (1958) on havainnut vain uloimman kaistan poikkeavan mainittavasti muista vertaillessaan 10 m:n levyisiä kaistoja keskenään.

Tutkimus on valmistettu kirjoittajien yhteistyönä siten, että tutkimussuunnitelma on Aarne Nyyssösen tekemä ja kaikista kenttätöistä on huolehtinut Yrjö Vuokila, kun taas aineiston käsittely ja tulosten esittäminen ovat tapahtuneet yhteisesti. Suomen Akatemian jäsen, professori Y r j ö I l v e s s a l o on ottanut työn Metsäntutkimuslaitoksen metsänarvioimisen osaston työohjelmaan, mistä kirjoittajat lausuvat hänelle parhaat kiitoksensa.

Tutkimusmenetelmä

Tutkimusta varten pyrittiin löytämään sellaisia tasaikäisiä puhtaita metsiköitä, jotka yhdeltä reunaltaan olivat rajoittuneet ainakin 30—40 vuoden ajan senkaltaiseen aukkoon, mistä johdannossa mainittiin. Tullakseen hyväksytyksi tällaisen reunan tuli lisäksi olla jotakuinkin suora ja 40—120 m:n pituinen puuston koosta riippuen. Lisäksi asetettiin vaatimukseksi, että puuston käsittely oli kantojen perusteella arvosteltuna ollut jokseenkin yhtenäistä koko sillä alueella, jolle mittaukset ulotettiin. Pääpaino tutkimuskohteita etsittäessä asetettiin varttuneille metsiköille. On näet tärkeää tuntea vaipan tarve siinä loppuvaiheessa, johon saakka esim. harvennuskoealoja mitataan.

Hyväksytyissä reunoissa suoritettiin puuston tutkiminen yleensä 2 m levein kaistoin reunasta alkaen. Tällaisia kaistoja mitattiin yleensä 15, ja tutkimukset ulottuivat poikkeuksetta 30 m:n syvyyteen metsikön sisään.

Kaikista puista mitattiin läpimitta rinnankorkeudelta, pituus, latvuksen alareunan korkeus maasta ja rungon kapeneminen. Lisäksi joka kolmannesta puusta mitattiin kuori rinnankorkeudelta kahdelta vastakkaiselta puolelta,

talletettiin rinnankorkeudelta aukon puolelta kairattu, ytimen sisältävä lastu ja arvioitiin 5:n viime vuoden keskimääräinen pituuskasvu. Jokaisesta kairatusta puusta tehtiin vihdoin havaintoja kantoläpimitan ja rinnankorkeusläpimitan erotuksesta.

Pystypuuston tultua tutkituksi mitattiin kaikkien kantojen läpimitat kaistoittain, jolloin kannot lisäksi luokiteltiin hakkuusta kuluneen ajan perusteella 5 v:n luokkiin. Kantomittausten avulla pyrittiin muodostamaan käsitys siitä, ovatko kaikki kaistat olleet yhdenmukaisen käsittelyn kohteena.

Tutkimusaineisto

Tutkituista 12 metsiköstä, jotka kaikki rajoittuivat aukkoon ja sen laidassa olleeseen ojaan, oli 9 männikköä, 2 kuusikkoa ja 1 koivikko. Pääpaino tutkimusaineistossa on varttuneiden metsiköiden osalla, kuten seuraava aineiston ryhmittely osoittaa.

Ryhmä *Group*	Valtapituus, m *Dominant height, m.*	Metsiköitä, kpl *Number of sample stands*
I	22—28	4
II	18—22	4
III	14—17	4

Aineiston ensi käsittelyn muodosti puuston tasaikäisyyden ja hakkuutoimenpiteiden yhtenäisyyden toteaminen. Edellinen tapahtui tarkastelemalla kutakin metsikköä erikseen ja toteamalla kairausten perusteella lasketut ikävaihtelut. Kantomittausten nojalla tapahtunut hakkuutoimenpiteiden yhtenäisyyden tarkastelu oli taas tarkoitettu osoittamaan, ovatko eri kaistoilla kasvavien puiden väliset erot selitettävissä hakkuutoimenpiteiden erilaisuudella ja voidaanko reunan vaikutusta koskevat päätelmät suorittaa yksinomaan pystypuustoa tarkastelemalla.

Taulukosta 1 nähdään kaistoittain puuston keski-ikä, millä tarkoitetaan rinnankorkeudelta kairausten perusteella määritettyä vuosilustojen lukumäärää. Samassa taulukossa on lisäksi esitetty jokaisesta metsiköstä pääpuulaji, metsätyyppi ja valtapituus. Samoin käy taulukosta ilmi tutkimusmetsiköiden sijainti.

Kaikissa tutkimusmetsiköissä esiintyy keski-ikäluvuissa tuntuvaa vaihtelua. Todellisuudessa metsiköt eivät kuitenkaan ole niin eri-ikäisiä kuin taulukosta ehkä saattaisi päätellä. Niinpä Valkeala 1 on istutusmetsikkö ja sellaisena täysin tasaikäinen. Kuitenkin rinnankorkeudelta suoritettujen kairausten perusteella puuston keski-ikä on vaihdellut rajoissa 30—37 v. Tämä on osoitus siitä, että tasaikäisissäkin metsiköissä puut saavuttavat

Taulukko 1. Tutkimusmetsiköiden tasaikäisyys.
Table 1. Age relations of sample stands.

Metsikön sijainti ja numero *Location and no. of sample stand*	Puulaji *Tree species*[1]	Metsätyyppi *Forest site type*	Valtapituus, m *Dominant height, m.*	Kaistan järjestysnumero reunasta alkaen — *Number of the strip starting from the edge*														
				1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.
				Puuston keski-ikä rinnankorkeudella, v — *Mean breast-height age of growing stock, years*														
Ryhmä — *Group* I																		
Vilppula 2	mänty	MT	28	96	98	99	99	98	97	99	95	99	100	99	98	100	98	99
Lammi 1	mänty	VT	25	97	104	105	102	104	105	95	104	106	104	103	104	106	106	103
Tuusula 3	kuusi	OMT	24	40	45	50	45	41	54	51	52	49	55	47	55	51	54	57
Hyvinkää 1	mänty	VT	22	62	62	63	63	65	63	65	64	64	64	63	63	64	63	62
Ryhmä — *Group* II																		
Tuusula 1	mänty	CT	22	114	103	122	121	119	119	126	119	119	[2])113	—	—	—	—	—
Tuusula 2	koivu	OMT	20	57	58	62	57	61	60	58	58	62	64	56	59	63	60	62
Lapinjärvi 1	mänty	VT	20	50	53	51	51	52	55	50	52	47	48	53	51	51	51	52
Valkeala 1	kuusi	OMT	18	36	34	34	37	37	37	37	30	36	36	37	31	33	34	35
Ryhmä — *Group* III																		
Vilppula 3	mänty	VT	17	47	49	54	53	53	53	51	53	57	59	59	70	72	68	62
Juupajoki 1	mänty	VT	15	57	57	57	61	58	57	59	52	58	58	55	56	58	56	60
Vilppula 1	mänty	CT	14	48	46	50	52	53	53	54	54	56	55	57	55	59	59	61
Tuusula 4	mänty	VT	14	47	54	54	49	51	48	53	53	52	50	51	48	46	50	—

[1]) mänty = *Scots pine*, kuusi = *Norway spruce*, koivu = *birch*.
[2]) Tässä metsikössä on muista poikkeavasti mitattu 3 m leveitä kaistoja 10 kpl. — *In this stand, exceptionally, 10 strips of 3 metres in width have been measured.*

hyvinkin eri ikävaiheissa rinnankorkeuden. Ainakin samoissa suhteellisissa rajoissa muissakin tutkimusmetsiköissä esiintyvä iän vaihtelu on siis sallittava, ellei ikä systemaattisesti muutu metsikön reunasta sisäosiin.

Kuitenkin myös systemaattisia iän muutoksia esiintyy eräissä tutkimusmetsiköissä. Niinpä Tuusula 3:ssa puuston keski-ikä lisääntyy 40 v:sta 57 v:een reunasta sisimmälle kaistalle siirryttäessä. Samoin Tuusula 1:ssä on kahden reunimmaisen kaistan ja niitä seuraavien kaistojen välillä niin suuria ikäeroja, etteivät ne voine olla vaikuttamatta haitallisesti tulosten luotettavaan tarkasteluun. Selvää iän systemaattista lisääntymistä voidaan havaita myös Vilppulan metsiköissä 1 ja 3, edellisessä rajoissa 46—61 v ja jälkimmäisessä 47—72 v reunasta metsään päin siirryttäessä. Kun tasaikäisyyttä koskevasta vaatimuksesta tahdottiin pitää kiinni, on luetellut, taulukossa 1 kursiivilla painetut metsiköt suljettu pois aineiston varsinaisesta tarkastelusta. Pohjapinta-alan kasvua kyseisissä metsiköissä tarkastellaan kuitenkin jäljempänä erikseen.

Viime 10-vuotiskauden kuluessa poistettujen puiden läpimitat selvitettiin toisaalta kantomittausten, toisaalta kairatuista puista suoritettujen kantoläpimitan ja rinnankorkeusläpimitan erotusta koskevien mittausten perusteella (vrt. N y y s s ö n e n 1955). Niin hyvin kaistoittain lasketuissa poistopuiden keskiläpimitoissa kuin lukumäärissäkin esiintyi huomattavaa vaihtelua. Kuitenkaan ei yleensä ollut havaittavissa johdonmukaista käsittelyn muuttumista reunasta sisäänpäin siirryttäessä, vaan vaihtelut olivat satunnaisia. Eräissä metsiköissä tosin poistopuiden keskiläpimitta oli reunimmaisilla kaistoilla selvästi suurempi kuin sisemmillä. Tämä on kuitenkin luonnollista seurausta siitä, että puusto on reunakaistalla kehittyneempää kuin sitä seuraavilla kaistoilla.

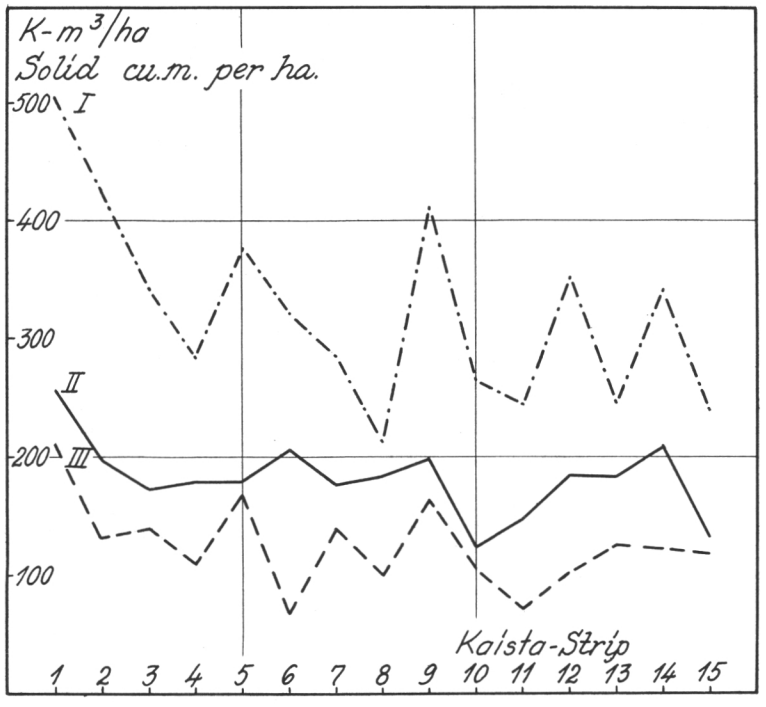
Nimenomaan tasaikäisiksi todetuissa metsiköissä erot poistettujen puiden suuruussuhteissa ja määrissä olivat niin vähäisiä, ettei niillä liene merkitystä nyt suoritettavassa tarkastelussa. Puuston kehitystä metsikön reunaosissa tarkasteltaessa päätelmät niin ollen tehdään mittaushetken pystypuuston perusteella.

Puuston kehitys metsikön reunaosissa

Kuutiomäärä

Kuvassa 1 esitetään sivulla 7 mainittujen ryhmien keskiarvoina kaistojen kuorelliset kiintokuutiomäärät hehtaaria kohti.

Vaihtelu rinnakkaisten kaistojen kesken on suuri, mikä on ymmärrettävää sen johdosta, että kaistojen pinta-alat ovat pieniä vaihdellen 0.8 aarista 3 aariin. Kuutiomäärä on kuitenkin aina uloimmalla kaistalla keskimäärin suurempi kuin muilla kaistoilla.

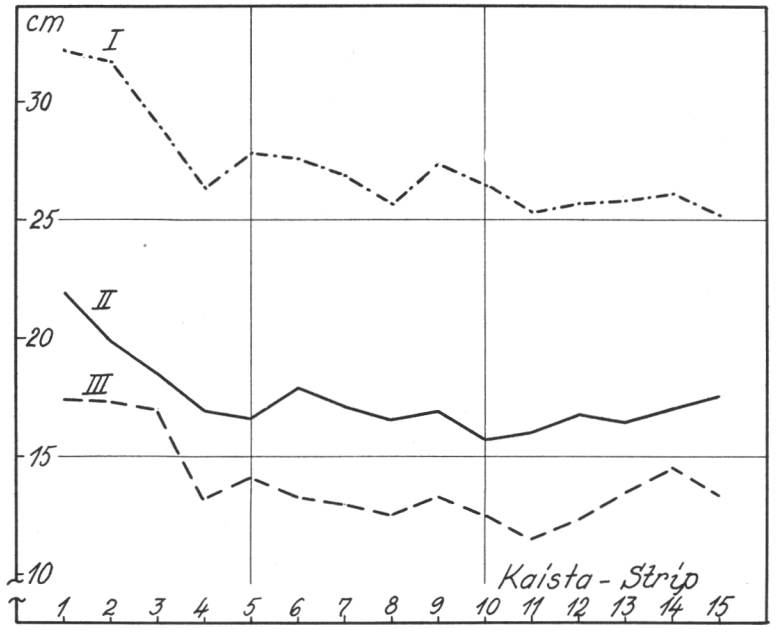


Kuva 1. Puuston kuorellinen kuutiomäärä eri metsikköryhmissä.
Fig. 1. Cubic volume incl. bark of the growing stock in different stand groups.

Kuutiomäärän tarkastelulle ei nyt kysymyksessä olevassa mielessä voida antaa kovin suurta merkitystä, sillä satunnaisen vaihtelun lisäksi kuutiomäärään vaikuttavat herkästi pienetkin erot puuston käsittelyssä. Uloin kaista on sitä paitsi ollut tässä tutkimuksessa tietyssä mielessä erikoisasemassa, koska kaistan kuutiomäärä on jossain määrin riippuvainen kaistan sijoittamistavasta.

Keskiläpimitta

Kuvasta 2 käy ilmi, että puuston keskiläpimitta on kaikissa tutkituissa metsikköryhmissä varsinkin kahdella uloimmalla kaistalla — 4 m leveällä alueella reunasta — huomattavasti suurempi kuin muilla kaistoilla. Niinpä esim. I metsikköryhmässä uloimmalla kaistalla keskiläpimitta on 22 % suurempi kuin kaistoilla 4—15 keskimäärin, ja toisellakin vielä 20 % suurempi. Vastaavat prosentit II metsikköryhmässä ovat 30 ja 18 sekä III ryhmässä 33 ja 32. Vielä kolmannenkin kaistan puuston keskiläpimitta on selvästi suurempi kuin sisempien kaistojen vastaava tunnus: I ja II ryhmässä eroa on 10 %, mutta III ryhmässä peräti 30 %. Puustojen keskiläpimitat kais-

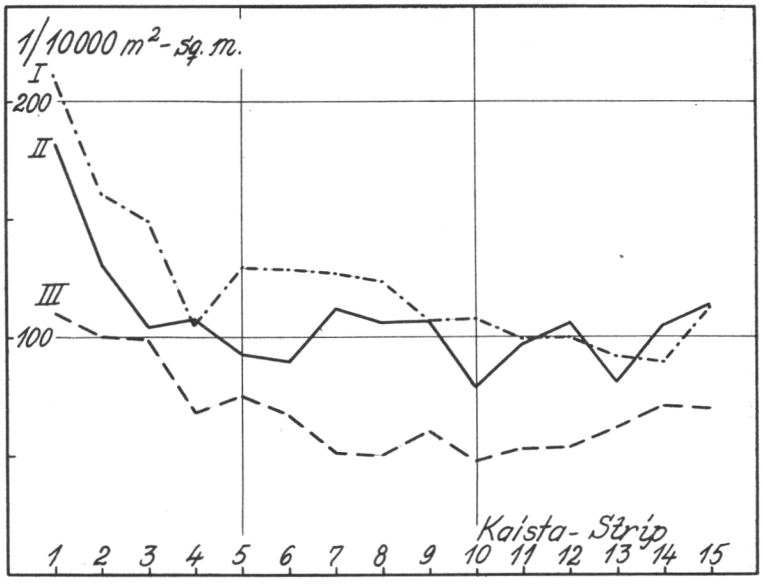


Kuva 2. Puuston keskiläpimitta eri metsikköryhmissä.
Fig. 2. Mean diameter of the growing stock in different stand groups.

toilla 4—15 eivät sitä vastoin poikkea mitenkään johdonmukaisesti toisistaan, vaan erot näyttävät satunnaisilta.

Järeimpien metsiköiden ryhmässä uloimman kaistan keskiläpimitta ei siis poikkea suhteellisesti yhtä paljon sisempien kaistojen keskiläpimitasta kuin muissa ryhmissä. Mutta absoluuttisesti erot ovat I ryhmässä hiukan suurempia kuin II ja III ryhmässä. Se, että erot eivät lisäänny sen selvemmin puuston iän kasvaessa, johtunee aukkojen iästä. Myös järeimpien metsiköiden kohdalla näet on jouduttu tyytymään aukkoihin, jotka ovat olleet vain 30—40 v vanhoja, ts. yhtä vanhoja kuin nuorempienkin metsiköiden kohdalla.

Kaistojen kesken esiintyviä eroja tutkittiin myös varianssianalyysin avulla (vrt. esim. S n e d e c o r 1950, s. 214—252). Tällöin voitiin todeta, että I metsikköryhmässä kahden uloimman kaistan keskiläpimitat poikkeavat erittäin merkitsevästi (1 %:n tasolla) kaistojen 4—15 keskiläpimitoista. II ryhmässä esiintyy vastaavaa eroa vain uloimman kaistan kohdalla, kun taas III ryhmässä eivät kaistojen väliset erot ole erittäin merkitseviä. Kaikissa tutkituissa metsikköryhmissä kuitenkin kaksi ulointa kaistaa poikkeavat merkitsevästi (5 %:n tasolla) mainituista sisemmistä kaistoista.



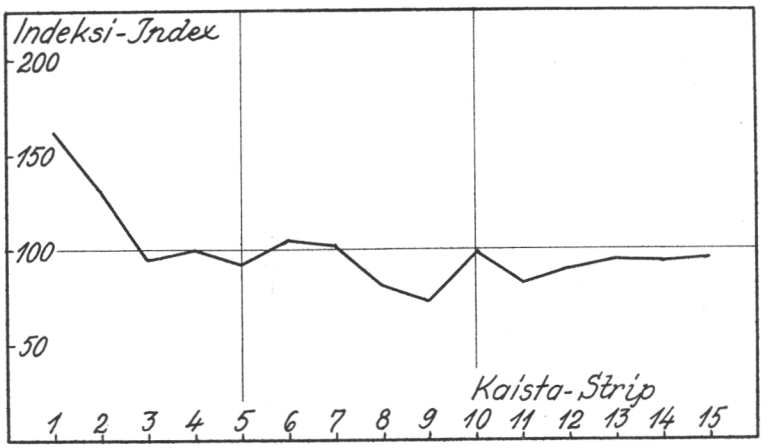
Kuva 3. Pohjapinta-alan kasvu keskimäärin puuta kohti eri metsikköryhmissä.
Fig. 3. Basal area growth per tree in different stand groups.

Pohjapinta-alan kasvu

Kuten keskiläpimitan tarkastelu osoittaa, reunan vaikutus tulee näkyviin puuyksilöiden lisääntyneenä kasvuna. Keskiläpimitta on kuitenkin verraten karkea puuston kasvun kuvaaja. Tästä syystä seuraavassa tarkastellaan vielä kunkin kaistan kairattujen puiden pohjapinta-alan kasvua viime 20-vuotiskauden kuluessa.

Kun kasvun kairaukset oli suoritettu aukon puolelta, oli tarpeen selvittää, saadaanko reunakaistojen puiden kasvusta tällä tavalla liian edullinen kuva. Sen johdosta yhdessä metsikössä suoritettiin viidellä uloimmalla kaistalla kasvun kairaus myös vastakkaiselta puolelta. Verrattaessa saatuja tuloksia todettiin, että neljällä kaistalla viidestä tuli metsän puolelta suoritettujen kairausten antama kasvu suuremmaksi kuin aukon puolelta suoritetuista kairauksista saatu kasvu. Tämän pienen kokeen tulokset viittaavat siihen, että aukon puolelta suoritettujen kairausten nojalla ei saada liian edullista käsitystä reunakaistojen puiden kasvusta.

Kuvassa 3 on esitetty ryhmien keskiarvoina kunkin kaistan puiden pohjapinta-alan kasvu kuoretta viime 20-vuotiskauden kuluessa. Jos verrataan jälleen kolmen uloimman kaistan puiden kasvua kaistojen 4—15 vastaavien puiden kasvuun, käy ilmi, että I metsikköryhmässä uloimman kaistan puiden kasvu viime 20-vuotiskautena on 92 % suurempi kuin



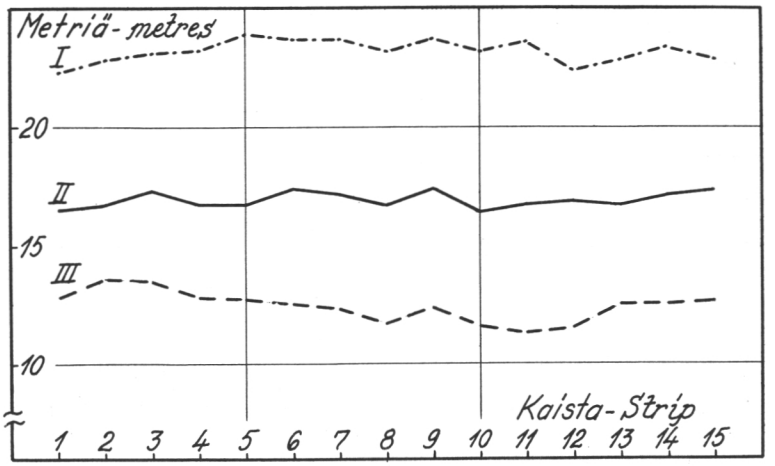
Kuva 4. Pohjapinta-alan kasvun indeksi aineiston eri-ikäisissä metsiköissä.
Fig. 4. Basal area growth index in the uneven-aged stands of the material.

kyseinen keskiarvo. Toisella kaistalla on kasvu ollut 46 % ja kolmannella 35 % parempi kuin niitä seuraavilla kaistoilla keskimäärin. Vastaavat prosentit II metsikköryhmässä ovat 82, 31 ja 4 sekä III ryhmässä 83, 67 ja 65. Erot uloimpien kaistojen ja kaistojen 4—15 välillä ovat siis kasvussa huomattavasti selvemmät kuin keskiläpimitassa. Tämä on luonnollista, koska aukko on ollut olemassa koko sen 20-vuotiskauden, johon kasvun tarkastelu perustuu, kun taas keskiläpimitan lukuarvoon vaikuttaa myös aiempi kehitys. Nimenomaan I ryhmässä aukko on syntynyt suhteellisen myöhään.

Pohjapinta-alan kasvun tarkastelu osoittaa niinikään selvemmin kuin keskiläpimitan vertailu, että vielä kolmaskin kaista poikkeaa sisemmistä kaistoista lukuun ottamatta II metsikköryhmää, missä ero on vain 4 %. Mainittakoon kuitenkin, että tähän ryhmään kuuluu muuan tiheä istutuskuusikko, jossa jo toisen kaistan puiden kasvu on vain sisempien kaistojen kasvun tasolla.

Kuten varhemmin mainittiin, puustojen tasaikäisyyttä tarkasteltaessa jouduttiin hylkäämään varsinaisesta käsittelystä eräitä metsiköitä, joissa havaittiin iän systemaattista muuttumista reunasta metsikön sisään siirryttäessä. On kuitenkin paikallaan lyhyesti tarkastella pohjapinta-alan kasvua näissä metsiköissä käsityksen saamiseksi siitä, tukevatko nämä metsiköt muiden metsiköiden perusteella tehtyjä päätelmiä vai eivät.

Kun nämä eri-ikäiset tutkimusmetsiköt olivat kasvutasoltaan hyvin erilaisia, laskettiin aluksi jokaiselle metsikölle indeksisarjat kaikkien kaistojen keskiarvoon (= 100) nojautuen. Näistä indeksisarjoista laskettiin sitten kaistoittain keskiarvot, jotka on esitetty kuvassa 4.



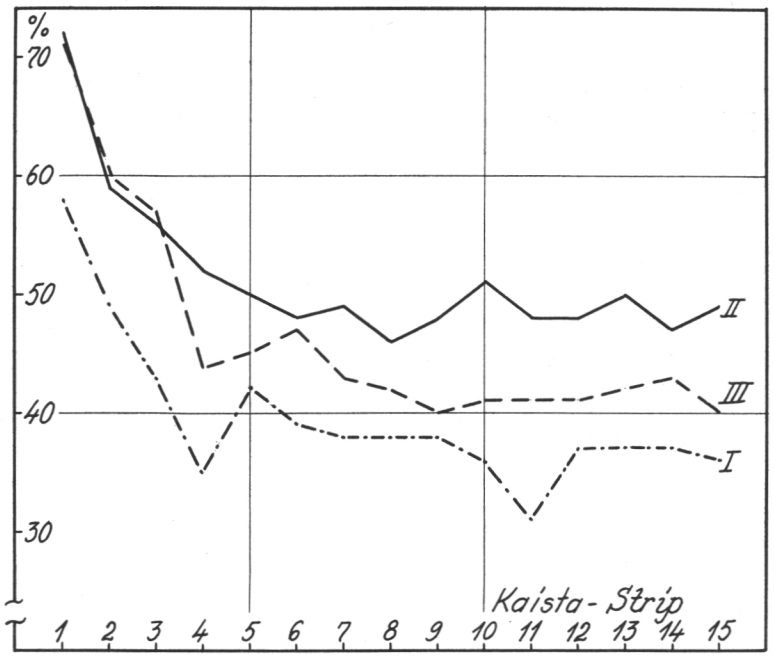
Kuva 5. Puuston keskipituus eri metsikköryhmissä.
Fig. 5. Mean height of the growing stock in different stand groups.

Kuvasta havaitaan, että myös varsinaisesta käsittelystä poistetut metsiköt tukevat aiemmin tehtyjä päätelmiä. Kahdella uloimmalla kaistalla pohjapinta-alan kasvu on näissäkin metsiköissä ollut selvästi suurempi kuin sisemmillä kaistoilla. Sitä vastoin kolmannen kaistan puiden kasvu ei näissä metsiköissä ole poikennut sitä seuraavien kaistojen puiden kasvusta.

Keskipituus

Johdannossa on viitattu tutkimustuloksiin, joiden mukaan suurten aukeiden alojen vähentävä vaikutus näkyy puuston pituuskasvussa ilmansuunnan ja aukon laadun mukaan vaihdellen 20—35 metrin, usein jopa 50—60 metrin päässä aukon reunasta. Tätä taustaa vasten on mielenkiintoista tarkastella, voidaanko vastaavaa kasvua taannuttavaa vaikutusta havaita tämän tutkimuksen piiriin kuuluvien pienempien aukkojen reunamilla. Kuvassa 5 esitetyt puuston keskipituudet kaistoittain ja metsikköryhmittäin perustuvat runkoluvuilla punnittuihin aritmeettisiin keskiarvoihin.

Metsikköryhmässä I puuston keskipituus lisääntyy reunasta lukien viidennelle kaistalle saakka, mutta tasaantuu sitten tai osoittaa laskevaa suuntaa. Uloimmalle kaistalle on saatu pienin keskipituus. II ryhmässä on kaistojen välinen vaihtelu pienempi kuin I ryhmässä, mutta uloimmalla kaistalla on tässäkin tapauksessa pienempi keskipituus kuin muilla keskimääriin. Sen sijaan III metsikköryhmässä reunaa lähinnä olevien kaistojen puuston keski-



Kuva 6. Latvuksen keskimääräinen suhteellinen pituus eri metsikköryhmissä.
Fig. 6. Mean relative length of tree crowns in different stand groups.

pituus on suurempi kuin sisempien kaistojen vastaava tunnus, jos kohta uloin kaista on tässäkin tapauksessa kahta seuraavaa hiukan alempana.

Uloimman kaistan puiden keskipituus on siis tosin keskimäärin hiukan pienempi kuin sisempänä olevien, mutta suoritettu tarkastelu osoittaa kaiken kaikkiaan, etteivät nyt kysymyksessä olevat, yleensä kapeahkot aukot ole tuntuvasti hidastaneet reunapuiden pituuden kehitystä.

Latvuksen suhteellinen pituus

Kuvan 6 mukaan on latvuksen suhteellinen pituus kaikissa metsikköryhmissä reunakaistoilla selvästi suurempi kuin sisemmillä kaistoilla. Vielä kolmannenkin kaistan puiden latvukset ovat johdonmukaisesti pitemmät kuin vertailukaistoilla 4—15, mutta ero ei ole enää suuri. Edellä todettu pohjapinta-alan kasvun lisääntyminen reunakaistoilla on siis melko suorassa riippuvuussuhteessa latvuksen suhteelliseen pituuteen, mikä sinänsä on hyvin luonnollista.

Päätelmiä

Tässä tutkimuksessa on pyritty selvittämään, kuinka leveä metsikkökoealan vaipan tulee olla koealan rajoittuessa sellaisiin aukkoihin kuin peltoaukeamiin, maanteihin tai voimalinjoihin. Siinä mielessä on tutkittu puustoa ja sen kasvua 30 metrin matkalla aukkoon ja sen laidassa olevaan ojaan rajoittuvasta metsikön reunasta. Jakamalla tutkimusmetsiköt valtapituuden perusteella 3 ryhmään on tulokset esitetty kiinnittäen huomiota erikseen puuston kuutiomäärään, keskiläpimittaan, pohjapinta-alan kasvuun, keskipituuteen ja latvuksen suhteelliseen pituuteen. Tämän tarkastelun perusteella voidaan päätellä, että koealamittauksia suoritettaessa on tarpeen jättää kysymyksessä olevia aukkoja vastaan yleensä n. 6 m leveä vaippa. Eräissä tapauksissa, kuten esim. tiheissä istutuskuusikoissa, voi kapeampikin vaippa tulla kysymykseen, mutta ainakaan 4 metriä vähempään ei pidä koskaan tyytyä.

Samaan metsikköön sijoitettavien, eri tavoilla käsiteltävien koealojen väliin jätettävän vaipan tarvetta ei nyt ole ensinkään tutkittu. Ilmeistä kuitenkin on, ettei koealojen väliin tarvitse jättää ainakaan sen leveämpää vaippaa kuin edellä on todettu aukkoa vastaan tarpeelliseksi. Tietyt koealojen sijoitustavat voivat tehdä nämä koealojen väliset vaipat jopa kokonaan tarpeettomiksi (vrt. esim. T h e P u d d e n ... 1960).

Kirjallisuutta

B a r t h, A. 1934. Om vindens produksjonsnedsettende innflytelse i skogen og midlene til å bekjempe den. — Bilag til Tidsskrift for Skogbruk.

E k l u n d, B. 1952. Instruktion för stora produktionsundersökningen. Fältarbetet. Moniste.

F r i t z s c h e, K. 1929. Physiologische Windwirkung auf Bäume. Neudamm.

I l v e s s a l o, Y. 1932. The establishment and measurement of permanent sample plots in Suomi (Finland). Selostus: Pysyvien koealojen perustaminen ja mittaus Suomessa. — Metsätiet. tutkimusl. julk. 17.2.

K r a m e r, H. 1958. Wegebreite und Zuwachs im angrenzenden Bestand. — Allg. Forst- u. Jagdztg., s. 121—133.

M ü n c h. 1923. Windschutz im Walde. — Silva.

N y y s s ö n e n, A. 1955. Hakkuumäärän arvioiminen kannoista. Summary: Estimation of the cut from stumps. — Metsäntutkimusl. julk. 45.5.

R o b e r t s o n, W. M. ja M u l l o y, G. A. 1946. Sample plot methods. Dominion For. Service, Ottawa.

S c h o t t e, G. 1912. Om gallringsförsök. Referat: Über Durchforstungsversuche. — Medd. Stat. Skogsförsöksanstalt 9.

S n e d e c o r, G. W. 1950. Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. Fourth edition. Ames, Iowa.

S t r a n d, L. 1955. Virkningen av vindskjermer. — Tidsskrift for Skogbruk.

T h e P u d d e n clinal plot; thinning experiments without surrounds. — The Empire For. Review 1960, s. 168—171.

U. S. F o r e s t S e r v i c e. 1935. Sample plots in silvicultural research. — U. S. Dept. Agr. Circ. 333.

W i e d e m a n n, E. 1931. Anweisung für die Aufnahme und Bearbeitung der Versuchsflächen der Preussischen Forstlichen Versuchsanstalt. Neudamm.

WIDTH OF ISOLATION STRIP AROUND SAMPLE PLOTS

SUMMARY

The present paper deals with the minimum width of the isolation strip around sample plots against small openings such as small fields, roads and power lines. In 12 stands, also bordered by a narrow ditch, and located in the south of Finland, the growing stock was studied in 2-metre wide strips for a distance of 30 metres from the stand edge. The results are presented by stand groups given in the set-up on p. 7.

In the preliminary treatment of the material it was found that 4 sample stands were too uneven-aged to qualify for the material proper (cf. Table 1, p. 8). These stands, which have been printed in italics in the table, were not entirely excluded but they were handled as a separate group of material. It was further found, e.g. from stump measurements, that all strips had been subjected to adequately equal treatment to justify the presentation of results on the basis of the surviving growing stock.

The stripwise study of cubic volumes (Fig. 1, p. 10) provided no major conclusions. On the basis of analysis of variance it appeared that the mean diameters of the 2 outermost strips were at least significantly different from those of strips 4—15. As a rule, the mean diameter of strip 3 was also found to be somewhat greater than those of the inner strips, but the difference was not statistically significant (cf. Fig. 2, p. 11).

When studying the basal area growth per tree of each strip during the past 20-year period (cf. Fig. 3, p. 12) it was also detected that on the third strip from the edge the growing conditions of trees deviate significantly from those to be encountered on strips 4—15. It was further found (cf. Fig. 4, p. 13) that the uneven-aged stands of the material broadly agree with the results of the material proper. The small opening does not significantly affect the mean height of the border trees (Fig. 5, p. 14).

The mean relative length of tree crowns, expressed in percentages of the total tree height, gave the same results as the basal area growth, i. e. that on the three outermost strips the growing conditions of trees are different than on the remaining strips 4—15 (cf. Fig. 6, p. 15).

On the basis of the above results it can be concluded that the isolation strip to be left against small openings now in question should be, in general, at least 6 m. wide. This is particularly true of pine and birch stands while in dense planted spruce stands the isolation strip may be somewhat narrower but not less than 4 m.

The present material does not yield direct information on the isolation strip requirements of subplots of sample plot series. However, it is rather apparent that the effect of a neighboring plot, even if under different treatment, does not reach as far as that of the small openings.

YKSITYISMETSIEN PUOLIVUOSISATAINEN KEHITYS SAHALAHDEN—KUHMALAHDEN KOEARVIOINTIPITÄJISSÄ

YRJÖ ILVESSALO

SEMICENTENNIAL DEVELOPMENT OF PRIVATE FORESTS
IN THE EXPERIMENTAL SURVEY COUNTIES
OF SAHALAHTI—KUHMALAHTI

HELSINKI 1961

Helsinki 1961. Valtioneuvoston kirjapaino

Sisällysluettelo

Sivu

Johdanto 5

Tutkimuksen suoritus 7

Metsäpinta-ala ja sen jakaantuminen luokkiin 10

Maa- ja metsäpinta-ala 10

Metsämaan luokat 11

Metsien puulajisuhteet 12

Metsien ikäluokkasuhteet 16

Puuston kuutiomäärä 21

Arvioimis- ja laskentamenetelmät 21

Keskikuutiomäärä 22

Kokonaiskuutiomäärä 27

Puiden lukumäärällinen järeyssuhde 32

Puuston kasvu 34

Keskikasvu 35

Kokonaiskasvu 39

Metsien metsänhoidollinen tila ja käsittely 40

Yhdistelmä 46

Summary 50

Johdanto

Suomen metsävarojen selvittämisen tarve oli erityisesti A. G. Blomqvistin aloitteesta 1800-luvun loppupuolella keskustelun aiheena Suomen Metsänhoitoyhdistyksen kokouksissa. Kysymys edistyi ensimmäiseen varsinaiseen suunnitteluvaiheeseen v:n 1907 kokouksessa, johon A. K. Cajander valmisti ehdotuksen metsätilastollisten tietojen keräämiseksi. Tällaisen tehtävän katsottiin parhaiten soveltuvan uudelle, yksityismetsänhoidon edistämiseksi perustettavalle seuralle.

Tämä uusi seura, Suomen Metsänhoitoyhdistys Tapio, anoi — asiantuntijoina A. K. Cajanderia, Werner Cajanusta ja Onni Ollilaa kuultuaan — v. 1910 valtion varoista 22 000 markan suuruista apurahaa »Suomen metsien tuotannon ja kulutuksen» tutkimista varten. Saatuaan tarkoitukseen 19 800 markan apurahan Tapio-yhdistys asetti samana vuonna komitean — Bernhard Ericsson, A. Benj. Helander, J. O. Peurakoski ja sihteerinä Ilmo Lassila — valmistamaan suunnitelman »Suomen yksityismetsien tuotannon ja kulutuksen» arvioimista varten.

Komitean v. 1911 valmistuneen mietinnön mukaan tutkimuksen ensimmäinen vaihe oli suoritettava kokeena kahdessa yksityismetsiä edustavassa pienehkössä pitäjässä, joiksi maan eteläpuoliskon keskiosaa edustavina valittiin Sahalahti ja Kuhmalahti. Sen jälkeen tutkimusta tarkoitettiin jatkettavaksi eteläpuoliskon eteläosassa Orimattilan ja pohjoisosassa Iisalmen pitäjässä. Mikäli kehitettävät menetelmät olisivat osoittautuneet tarkoitustaan vastaaviksi, tutkimus olisi ollut ulotettava koko maan yksityismetsät käsittäväksi.

Tutkimuksen suorittaminen Sahalahden ja Kuhmalahden pitäjissä uskottiin Werner Cajanukselle, jonka avustajina toimivat metsänhoitajat Gunnar Karlsson ja V. E. Lagerstedt. Maastotyö aloitettiin ja saatettiin päätökseen v. 1912. Tutkimuksen valmistaminen pysähtyi kuitenkin miltei alkuvaiheeseen Cajanuksen väitöskirjatyön ja nähtävästi edelleen v. 1914 alkaneen maailmansodan takia sekä jäi kokonaan suorittamatta hänen jouduttuaan maansa viralliseksi edustajaksi ulkomaille. Werner Cajanuksen kuoltua v. 1918 Tapio-yhdistys katsoi, ettei se voinut huolehtia tutkimustyön valmistamisesta ja tarjosi sen Suomen Metsätieteelliselle Seuralle. Seura piti tämän maassamme ensimmäisen suuren alueen suunnitelmallisen metsien koearvioinnin päätökseen saattamista tarkoituksen mukaisena ja suostui ehdotukseen saatuaan v. 1920 O. A. Malmin rahastosta tehtävää

varten 20 000 markan avustuksen. Tehtävä uskottiin tämän kirjoittajalle, joka ennen sen jatkamista perehtyi tutkimusalueen metsiin.

Työn valmistaminen vaati huomattavan ajan sen takia, ettei siihen ollut käytettävissä varhempaa suunnitelmaa. Se oli aloitettava pääasiallisesti uudestaan maastotyössä kertyneistä lomakkeista. Tarkoitettu jatko Orimattilassa ja Iisalmella ei enää ollut tarpeen, sillä I valtakunnan metsien inventointi saatiin alkuun.

Pitkään venynyt tulosten laskenta valmistui v. 1922 ja tulokset julkaistiin Suomen Metsätieteellisen Seuran julkaisusarjassa v. 1923. Sen johdosta että tutkimuksen suoritus maastossa ja tulosten laskenta olivat tarkoin selvillä, oli mahdollista uudistaa tutkimus siten, että uusia tuloksia voitaisiin luotettavasti verrata varhempiin. Kun edelleen Sahalahden—Kuhmalahden metsistä v. 1912 yli 90 % oli yksityismetsiä, pääasiallisesti keskikokoisia maatilametsälöitä, ja niiden osuus sen jälkeen on vielä suurentunut, tarjosi tällainen tutkimuksen uudistaminen ainoalaatuisen mahdollisuuden käsityksen saamiseen näinkin laajan alueen yksityismetsien kehityksestä 1910-luvun alusta lähtien.

Metsäntutkimuslaitos otti Keskusmetsäseura Tapion taholta tehdystä toivomuksesta tutkimuksen uudistamisen valtakunnan metsien inventointiin sopivasti liitettävänä työohjelmaansa v. 1959. Maastotyö suoritettiin tehdyn suunnitelman mukaisesti mainittuna vuotena ja siihen liitettiin tilaisuuden tarjoamana kaivattu metsien inventoinnin menetelmiä selvittelevä erikoistutkimus. Työn johtajana toimi Sahalahdella maatalous- ja metsätiet. lisensiaatti Veikko Mäkinen, jonka osalla on myös sanottu, v. 1960 vielä osittain maastotyönä jatkunut, erikoistutkimus, ja Kuhmalahdella maatalous- ja metsätiet. tohtori Paavo Tiihonen. Tutkimuksen tarpeelliseksi täydentämiseksi suoritettiin samanaikaisesti nykymetsiin kohdistuva vertailututkimus erityisesti metsien puulajikoostumuksen puolesta kokonaan Sahalahdesta ja Kuhmalahdesta poikkeavassa Pertunmaan pitäjässä. Sen maastotyön johtajina toimivat maatalous- ja metsätiet. lisensiaatti Mikko Ilvessalo ja arvioimisosaston metsäteknikko Veikko Puurtinen.

Tässä julkaisussa rajoitutaan suorittamaan vuosien 1912 ja 1959 tulosten vertailu Sahalahden ja Kuhmalahden yhteisesti käsittävästä alueesta niiltä osilta, jotka edellisestä tutkimuksesta on julkaistu. 47-vuotisen asemesta puhutaan pyöristetysti puolivuosisataisesta kehityksestä. Sahalahden ja Kuhmalahden sekä Pertunmaan erilliset vuoteen 1959 kohdistuvat, varhempaa paljon monipuolisemmat tutkimukset jäävät aiemmin mainittujen maastotöiden johtajina toimineiden henkilöiden valmistettaviksi. Laskentatyö on suoritettu metsäntutkimuslaitoksen arvioimisosastossa maastotyön päämiesten ja osaston assistentin fil. maisteri Alli Salovaaran lähimmän johdon alaisena.



Kuva 1. Sahalahden—Kuhmalahden alueen sijainti Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan toiminta-alueessa.

Figure 1. Situation of the survey area of Sahalahti—Kuhmalahti in the Forestry Board district of Pohjois-Häme.

Tutkimuksen suoritus

Tutkimusalueen sijainti nähdään karttakuvasta 1, joka on ulotettu käsittämään eräisiin vertailuihin käytetyn Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan toiminta-alueen. Tutkimusalueen maantieteellistä, maaperällistä ja ilmastollista sekä vesistöjä, kasvillisuutta, viljelystä ja asutusta koskevaa v. 1923 julkaisuun sisältynyttä kuvausta tässä ei toisteta ja uudisteta.

Niin kuin aiemmin mainittiin, alueen metsät ovat miltei kokonaisuudessaan, v. 1912 n. 92 % ja v. 1959 — asutustoiminnassa perustetut ns. hallintasopimustilat mukaan lukien — n. 97 %, yksityis- ja miltei koko-



Kuva 2. Arvioimislinjojen sijoitus 500 m:n välein.
Figure 2. Logation of survey lines; distance 500 metres.

naan maatilametsiä. Ne ovat vuosien 1912 ja 1959 välisenä aikana jakaantuneet entistä pienempiin yksikköihin. Sitä osoittaa, vaikkakin vaillinaisesti, se että tavallisesti huomattavassa määrässä metsää käsittävien 3—50 ha:n suuruisten viljelmien lukumäärä on vuosien 1910 ja 1959—1960 maatalouslaskentojen mukaan miltei kaksinkertaistunut, 239:stä 421:een. Saman tapainen lisäys on ollut pienimpien viljelmien lukumäärässä.

Vuoden 1912 arvioimislinjat on merkitty alkuperäisestä paljon pienennettyyn karttakuvaan 2. Niitä on suurikokoisen kartan mukaisesti mahdollisimman tarkoin seurattu v. 1959 arvioinnissa. Suureksi alueeksi melko tiheään, 500 m:n välein, käydyt arvioimislinjat on pyritty sijoittamaan kaikkialla kohtisuoraan maakuvioiden yleistä pituussuuntaa vastaan.

Arvioimislinjojen pituus oli v. 1912 580 295 m ja v. 1959 erään Kuhmalahden pitäjään Luopioisista liitetyn pienen, metsän puolesta samankaltaisen lisäalueen johdosta vähän suurempi, 587 364 m. Arvioimislinjoilla suoritettiin v. 1959 maakuvioittain samanlaiset mittaukset ja arvioimiset kuin v. 1912, mutta lisäksi valtakunnan metsien inventoinnin menetelmiä noudattaen huomattava määrä muita tutkimuksia, joiden tuloksista tähän vertailujulkaisuun sisällytetään vain eräitä kohtia metsien vastaisen kehittämisen mahdollisuuksien valaisemiseksi.

Pääasiallisena eroavuutena arvioimismenetelmässä oli, että v. 1912 puidenluku rinnankorkeudelta tapahtui yhdenjaksoisesti 10 m:n levyiseltä linjakaistaleelta, mutta v. 1959 300 m:n välein mitatuilta 3 aarin suuruisilta ympyräkoealoilta. Puidenluvun supistaminen koealoihin johtui vanhan menetelmän liian suurista kustannuksista ja siitä, että tiheään mitatuilla koealoilla voidaan saavuttaa samanlainen luotettavuus, mikä nytkin tulosten laskennassa saatettiin todeta.

Metsämaalla mitattiin 1 362 koealaa. Jäljempänä, keskikuutiomäärän yhteydessä, tarkastellaan olisiko koealojen lukumäärä haitatta voitu joltakin osalta supistaa kustannusten vähentämiseksi.

Tulosten laskentaa nopeutettiin siten, että vain erikoistutkimukseen käytettävässä Sahalahden alueessa koealat käsiteltiin jokainen erikseen. Muussa osassa ne käsiteltiin tietynlaisina ryhminä. Tästä oli seurauksena, ettei koko alueelle voitu laskea tuloskeskiarvojen keskihajonta- ja keskivirhelukuja. Kun arvioimislinjat on käyty mahdollisimman tarkoin varhempien kohdalla, saatetaan olettaa, että uusiin tuloksiin voidaan käyttää varhempia keskihajonta- ja keskivirhelukuja. Tarkistusta varten on kuitenkin laskettu vastaavia lukuja siitä alueesta, jonka koealat on käsitelty kukin erikseen.

Metsäpinta-ala ja sen jakaantuminen luokkiin

Maa- ja metsäpinta-ala

Sahalahden ja Kuhmalahden pitäjien maapinta-aloja osoittavat luvut ovat vaihdelleet virallisissa tilastoissa hyvin huomattavasti. V. 1912 arvioinnin tulosten laskennan ja julkaisemisen aikaan, vuoteen 1933, saakka pinta-aloina esitettiin: Sahalahti 80.1 km² ja Kuhmalahti 207.3 km², mutta myöhemmin vastaavasti 142.6 ja 165.1 km² eli yhteensä 30 770 ha. Tämä ei millään tavalla haittaa inventointien tulosten vertailua, sillä pitäjien yhteinen alue on pysynyt samana, kuitenkin lukuun ottamatta aiemmin mainittua pientä siirtoa Luopioisista Kuhmalahteen, mikä tehtävässä vertailussa haittaa aiheuttamatta on pinta-alassa mukana.

Maapinta-ala on siis virallisen tilaston mukaan 30 770 ha, mutta Kuhmalahdella v. 1951 ja Sahalahdella v. 1958 toimitetun veroluokituksen mukaan se on 30 580 ha. Jälkimmäistä lukua voidaan pitää luotettavampana, jonka vuoksi pinta-alalukuna käytetään hieman pyöristäen 30 600 ha.

Maapinta-alasta oli taulukon 1 osoittamasti metsämaata v. 1912 78.8 % eli 24 110 ha ja v. 1959 76.3 % eli 23 350 ha. Väheneminen on johtunut pääasiallisesti metsämaan raivaamisesta viljelysmaaksi, jonka ala v. 1910 ja 1950 maatalouslaskentojen välisenä aikana suureni 33 %. Aivan pieni joutomaa-ala on yhdistetty molemmissa inventoinneissa metsämaahan, jota koskeviin tuloksiin sen vaikutus on jotakuinkin merkityksetön.

Metsämaan osuuden pieneneminen 78.8 %:sta 76.3 %:een on viljelykseen sekä tontti- ja tiealueiksi raivaamisen johdosta luonnollinen. Mainittakoon kuitenkin, että sitä on pidettävä myös tilastollisesti todellisena. Keskiarvosadannekseen liittyvä keskivirhe oli v. 1912 ± 0.66, siis metsäsadannes 78.8 ± 0.66 %. Kun v:n 1959 arvioimislinjat edellisessä mainitusti sijaitsivat mahdollisimman tarkoin samoissa kohdissa kuin v. 1912, voidaan olettaa keskivirheen olevan myös v. 1959 likimäärin ± 0.66 %. Keskiarvosadannesten 78.8 ja 76.3 ero on 2.7 kertaa erotuksen keskivirheen suuruinen.

Taulukko 1. Maa-alan jakaantuminen metsämaan ja muun maan kesken.
Table 1. Distribution of the land area into forest land and other land.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Metsämaata *Forest land*		Muuta maata *Other land*		Yhteensä *Total*	
		ha—*hectares*	%	ha	%	ha	%
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	24 110	78.8	6 490	21.2	30 600	100
	1959	23 350	76.3	7 250	23.7		
Pohj.-Hämeen mhlk.[1])	1952		71.8		28.2		100

[1]) Lyhennetyllä merkinnällä tarkoitetaan kaikissa taulukoissa Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan toiminta-alueen yksityismetsien keskimääriä.

Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan toiminta-alueen yksityismetsien keskimäärään 71.8 %:een verrattuna Sahalahden—Kuhmalahden metsäsadannes 76.3 on vähän suurempi. Ero johtuu pääosalta Pohjois-Hämeen joidenkin osien suuremmasta joutomaiden ja asunto-, tie-, rautatie- yms. alueiden osuudesta. Viljelys- ja metsämaan suhde on molemmissa likimäärin samanlainen, joten Sahalahden—Kuhmalahden alue kuvastaa tässä mielessä Pohjois-Hämettä.

Metsämaan luokat

Taulukossa 2 esiintyy osittain huomattavaa eroa metsämaan jakaantumisessa luokkiin v. 1912 ja 1959. Ero on samantapainen kuin yleisesti vv. 1921—24 ja 1951—53 valtakunnan metsien inventointien tuloksissa, johon todennäköisimpinä syinä ovat olleet metsätyypin määrittämisessä — erityisesti opaskasvijärjestelmän käyttöön oton johdosta — tapahtunut muutos rajatapausten viemisenä entisestä parempaa metsätyyppiä kohti sekä soiden ojitus. Sahalahden—Kuhmalahden alueella voidaan olettaa muutoksen tapahtuneen arviolta suurin piirtein seuraavasti.

OMT:iin on siirtynyt metsittyneitä viljelysmaita 1.0 %, aiemmin korventapaisiksi luettuja, vain kohdittain soistuneita, nyt metsätyypin asteeksi arvioituja maita 1.0 % sekä MT:n rajamailta vielä 7.3 %:n suuruisesta erosta puuttuva 5.3 %. MT:iin on siirtynyt edellisessä mainitunlaisia korventapaisia maita 2.1 % ja VT:n rajamailta vielä puuttuva osa 4.1 %. VT:iin on tullut korventapaisia maita vastaavasti rämeentapaisista maista 2.0 % sekä CT:n rajamailta vielä puuttuva osa 5.0 %. CT:iin lisäystä ei ole tullut. Korpimaista on tapahtunut edellisessä mainitut siirrot ja ojitettuihin soihin siirtymistä 3.4 % sekä rämemaista edellisessä mainittu siirto puolukkatyyppiin ja siirtymistä ojitettuihin soihin 1.1 %. Tapahtuneiden muutosten takia jäljempänä esitettävät puuston metsätyypeittäiset muutokset on käsitettävä varauksin.

Taulukko 2. Metsämaan jakaantuminen metsätyyppeihin.
Table 2. Distribution of the forest area into forest site types.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Lh [1]) + OMT Oxalis-Myrtillust.	MT *Myrtillus type*	VT *Vaccinium type*	CT + Klm [2]) *Calluna type*	Korpia *Spruce*	Rämeitä *Pine swamps*	Ojitettuja soita *Drained*	Metsitt. viljelysmaita *Reforested fields*	Yhteensä *Total*
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	9.0	39.3	21.9	9.1	13.1	6.1	—	1.5	100 %
	1959	16.3	40.2	24.8	4.1	6.6	3.0	4.5	0.5	100 %
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	23.3	37.9	24.5	1.3	6.3	2.1	4.6	—	100 %

[1]) Lh merkitsee yhteisesti kaikkia, alueella aivan pienessä määrässä esiintyviä, lehtometsätyyppejä. — *Lh includes all, very sparsely occurring, grassherb types.*
[2]) Klm merkitsee vaihtelevasti puustoa kasvavia kalliomaita. — *Klm includes rocky grounds growing trees.*

Taulukosta 2 havaitaan, että alueen yleisin metsämaan luokka on mustikkatyyppi ja sitä lähinnä puolukkatyyppi, jotka yhteisesti käsittävät miltei kaksi kolmannesta metsämaan alasta. Näiden, samoin kuin korpien ja ojitettujen soiden sekä vielä rämeidenkin, sadannekset ovat hyvin saman suuruiset kuin Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan alueen yksityismetsissä keskimäärin. Käenkaali-mustikkatyypin ynnä alaltaan hyvin vähäisten lehtojen osalla metsämaasta on tuntuvasti pienempi ja kanervatyypin osalla suurempi sadannes kuin Pohjois-Hämeen yksityismetsissä keskimäärin. Kaiken kaikkiaan eroavuus Pohjois-Hämeen keskiarvosta merkitsee Sahalahden—Kuhmalahden alueen jonkin verran vähäisempää metsämaiden viljavuutta.

Metsien puulajisuhteet

Metsien puulajisuhteita on tarkasteltu molemmissa arvioinneissa puulajivaltaisuuden perusteella erottaen vallitsevan puuston suurimman kuutiomäärän osuuden mukaan mänty-, kuusi-, koivu-, haapa- ja leppävaltaiset metsiköt. Nämä on jaettu edelleen alaryhmiin, mäntyvaltaiset metsiköt: puhtaat mäntymetsiköt, joissa mänty käsittää 90—100 % vallitsevan puuston kuutiomäärästä, mänty-kuusisekametsiköt ja mänty-koivusekametsiköt sekä yhtenä ryhmänä muut mäntyvaltaiset sekametsiköt, joissa männyn lisäksi on vähintään 10 % kahta tai useampaa puulajia kutakin erikseen taikka jotka ovat männyn ja haavan tai männyn ja lepän sekametsiköitä. Samoin on jaettu alaryhmiin kuusi- ja koivuvaltaiset metsiköt, mutta pienessä määrässä esiintyvät haapa- ja leppävaltaiset metsiköt, jotka ovat pääosalta leppävaltaisia, on yhdistetty yhdeksi ryhmäksi.

P u u l a j i v a l t a i s u u d e n kehitystä kuvaavasta taulukosta 3 havaitaan, että v. 1912 mäntyvaltaiset metsät olivat suurimpana ryhmänä, mutta kuusivaltaiset metsät ovat niin suuressa määrässä lisääntyneet, että ne v. 1959 olivat niukasti voitolla. Mäntyvaltaiset metsät ovat kuitenkin säilyttäneet varhemman osuutensa, ja kuusivaltaisten leviäminen on tapahtunut lehtipuu-, pääasiallisesti alle puoleen supistuneiden koivuvaltaisten metsien kustannuksella. Kuusivaltaisten metsien sadannes on huomattavasti pienempi kuin Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan alueen yksityismetsissä keskimäärin ja eroa olisi pysyväkin viimeksi mainittujen suuremman OMT:n sadanneksen mukaisesti. Koivuvaltaisten metsien osuus on Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskimäärän tasalla, mutta mänty- sekä haapa- ynnä leppävaltaisten sitä suurempi.

Taulukosta nähdään edelleen, että mäntyvaltaisten metsien pinta-ala on pysynyt miltei ennallaan, mutta kuusivaltaisten suurentunut puolella entisestä määrästään. Lehtipuuvaltaisten metsien ala on pienentynyt,

Taulukko 3. Puulajivaltaisuus metsätyypeittäin.
Table 3. Dominance of tree species on the different forest site types.

Metsätyyppi tms. *Forest site type etc.*	Vuosi *Year*	Mänty- *Pine*	Kuusi- *Spruce*	Koivu- *Birch*	Leppä- tai haapa- *Alder or aspen*	Paljaita aloja *Clear areas*	Yhteensä *Total*
		valtaisia metsiä — *as dominating species*					
		alasta % — *per cent of the area*					
Lh [1]) + OMT	1912	27.7	26.8	33.2	11.8	0.5	100
(Oxalis-Myrtillust.)	1959	14.3	43.5	25.4	14.5	2.3	100
MT	1912	31.4	33.6	26.7	5.9	2.4	100
(Myrtillust.)	1959	26.7	62.6	8.0	1.3	1.4	100
VT	1912	57.0	25.0	11.0	1.8	5.2	100
(Vacciniumt.)	1959	76.0	20.4	0.5	—	3.1	100
CT + Klm	1912	82.4	5.0	7.8	0.3	4.5	100
(Callunat.)	1959	96.8	1.7	0.8	—	0.7	100
Korvet	1912	9.7	52.2	32.0	3.2	2.9	100
Spruce swamps	1959	8.5	71.1	16.1	—	4.3	100
Rämeet	1912	69.2	1.7	13.3	—	15.8	100
Pine swamps	1959	94.3	1.0	3.4	—	1.3	100
Ojitetut suot + metsitt. vilj. [2])	1912	5.1	—	82.4	12.5	—	100
(Drained swamps and ref. fields)	1959	36.8	34.2	24.9	1.7	2.4	100
Koko metsämaa	1912	41.1	28.6	22.3	4.1	3.9	100
Whole of the forest land	1959	41.2	43.8	9.9	3.1	2.0	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	31.9	56.6	9.2	1.6	0.7	100
		Hehtaareina — *Hectares*					
Koko metsämaa	1912	9 910	6 890	5 380	990	940	24 110
Whole of the forest land	1959	9 620	10 230	2 310	720	470	23 350
		Lisäys (+) tai vähennys (—) — *Increase (+) or decrease (—)*					
		—2.9	+48.5	—57.1	—27.3	—50.0	—3.1

[1]) Vrt. taulukkoa 2. — *See Table 2.*
[2]) V. 1912 vain metsittyneet viljelysmaat. — *In 1912 only reforested cultiv. fields.*

koivuvaltaisten yli puolella sekä leppä- ja haapavaltaisten yli neljänneksen. Puulajisuhteiden kehitys on siis ollut puulajivaltaisuuden kehityksenä edullinen. Oikean käsityksen saamiseksi sitä on kuitenkin tarkasteltava edelleen metsätyypeittäin. Metsätyyppien erottelussa tapahtuneen muutoksen takia metsätyypeittäiset sadannessarjat eivät voi kuvata sitä täydellisesti mutta kuitenkin likimääräisesti, jonka vuoksi sadannessarjat on esitetty taulukossa 3.

Kuusivaltaisten metsien voimakas lisääntyminen on tapahtunut käenkaali-mustikka- ja mustikkatyypeillä sekä korpimailla, siis ns. kuusimailla, joten muutos on ollut oikeata. Puolukkatyypin kuusivaltaisten metsien

huomattavan suuren alan pieni väheneminen ei ole ollut kehityksen tarpeen mukainen. Vähentämiseen on nyt entistä parempia edellytyksiä myös taloudellisesti, sillä jäljempänä havaitaan puolukkatyypin kuusivaltaisten metsien siirtyneen v:sta 1912 v:een 1959 hyvin suuressa määrässä vanhempiin ikäluokkiin ja ainespuun ryhmään.

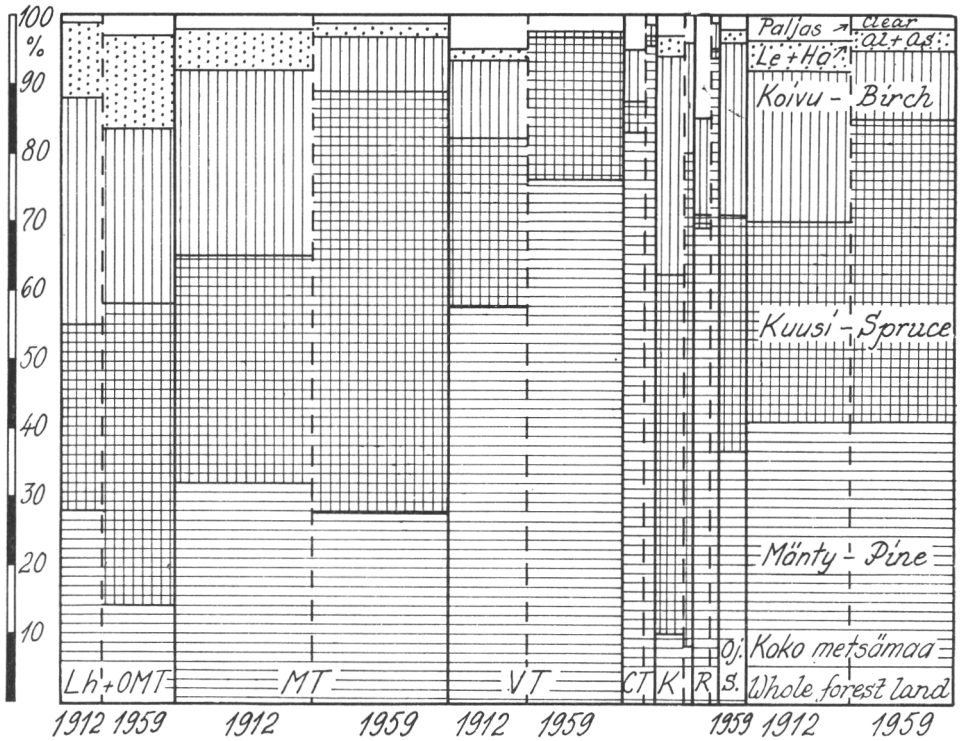
Kuusivaltaisten metsien alan laajenemiseen on edelleen huomattavassa määrässä edellytyksiä, sillä koivuvaltaisilla on vielä liian suuri osa käenkaali-mustikkatyypistä ja merkittävän suuri leppävaltaisten metsien ala olisi siirtyvä kuuselle. Mustikkatyypistä koivuvaltaisten metsien osuus on jo vähäinen, mutta leppävaltaisten osa olisi siirtyvä kuuselle. Ojitetuista soista lehtipuuvaltaiset metsät ovat vallanneet liian suuren osan, josta kuusi myös olisi saava lisäalaa.

Mäntyvaltaiset metsät ovat saaneet varhempaa suuremman osan ns. mäntymaista, kuivanpuoleisista ja kuivista kankaista sekä rämeistä, mutta niiden osuus näistä olisi edelleen suureneva. Käenkaali-mustikkatyyppiä ja korpimaita voisi niiltä edelleen siirtyä kuuselle.

Puulajivaltaisuuden kehitystä valaisee havainnollisesti kuva 3, jossa metsätyyppien tms. alojen muutokset on otettu huomioon.

Edellisessä esitettyä puulajivaltaisuuden edelleen kehittymistä saadaan aikaan sitä silmällä pitävillä hakkuilla sekä metsän viljelyllä. Vuosien 1912 ja 1959 välisenä aikana kuusivaltaisten metsien ala on hyvin todennäköisesti lisääntynyt suurelta osalta muiden puulajien metsiin ajan mittaan syntyneiden k u u s i a l i k a s v o s t e n tullessa hakkuiden vapauttamana vallitsevaksi puustoksi. V. 1959 arvioinnissa tutkittiin kuusialikasvoksen esiintyminen kahtena ryhmänä erottaen sellaiset, joiden tiheys 1.0:lla merkittyyn normaalitiheään taimikkoon verrattuna oli 0.7 ja sellaiset joiden tiheys oli vain 0.6 tai sitä pienempi aina 0.1:een saakka. Edellisistä voidaan olettaa niiden vapautuessa kehittyvän riittävän tiheää kuusivaltaista puustoa. Myös jälkimmäisestä tiheysryhmästä voinee sen yläarajalta tasaharvoista alikasvoksista kehittyä jotenkuten tyydyttävä kuusivaltainen puusto, mutta yleisesti esiintyvien aukkojen takia se on usein epävarmaa.

Ns. kuusimaiden — Lh + OMT, MT, korvet ja osa ojitetuista soista — mänty- ja lehtipuuvaltaisten metsien linjapituudesta esiintyi vähintään tiheysluvulla 0.7 merkittävää kuusialikasvosta 2.1 %:lla, jonka suuruinen osa mänty- ja lehtipuuvaltaisista metsistä siis todennäköisesti tulee vallitsevan puuston hakkuun jälkeen alikasvostietä muuttumaan kasvatettavaksi kuusikoksi. Kuusimaiden mänty- ja lehtipuuvaltaisten metsien linjapituudesta oli 13.1 %:lla sellaista alikasvoskuusta, jota esiintyi 0.1—0.6 tiheyslukujen mukaisesti merkittävänä. Oletettaessa, että näistä sopivin hoitotoimenpitein neljäsosaa voitaisiin kehittää sellaisiksi kuusivaltaisiksi metsiköiksi, jotka eivät olisi liian harvoja ja aukkoisia, merkitsisi se 3.3 %.



Kuva 3. Metsien puulajivaltaisuus v. 1912 ja 1959. Pylväiden leveyden muutos osoittaa metsätyyppien tms. pinta-alan muutosta.

Figure 3. Proportional distribution of forests according to dominating species of tree in 1912 and 1959. The width of the columns shows the change in the area of forest site types etc.

Mikäli edellisessä kaavailtua kehitystä voidaan pitää todennäköisenä, siirtyisi ns. kuusimaiden mänty- ja lehtipuuvaltaisten metsien alasta ajan mittaan yhteisesti n. 5—6 % alikasvostietä kuusivaltaisten metsien ryhmään. Vaikka sadannes olisi vielä vähän suurempikin, alikasvostien lisäksi on erityisesti OMT:llä kuusivaltaisuuden lisäämistä aikaan saatava metsän viljelyllä ja kuusta käsittävissä sekametsiköissä kuusen taimikon syntymistä suosivilla uudistushakkuilla.

Mainittakoon vielä, että kuusialikasvosta esiintyi vähintään 0.7-tiheänä n. 1 %:lla puolukkatyypin mäntyvaltaisten metsien linjapituudesta sekä harvempana ja aukkoisena puolukkatyypin mäntyvaltaisista väljennys- ja uudistusmetsistä ynnä uudistusaloista yhteisesti 8 %:lla. Vajaatuottoisuutta merkitsevä kuusivaltaisten metsien huomattavan suuri osuus puolukkatyypistä siis säilyy ja ehkä lisääntyykin, jollei kuusialikasvokseen kiinnitetä riittävää huomiota uudistushakkuissa.

Taulukko 4. Metsien puulajisuhteet.
Table 4. Proportional distribution of tree species.

Vuosi *Year*	Mäntyvaltaisia metsiä *Forests with pine as dominant species*					Kuusivaltaisia metsiä *Forests with spruce as dominant species*				
	Mäntyä 90—100 % *Pine 90—100 %*	Mänty — Kuusi *Pine — Spruce*	Mänty — Koivu *Pine — Birch*	Muita sekoituksia *Other mixtures*	Yhteensä *Total*	Kuusta 90—100 % *Spruce 90—100 %*	Kuusi — Mänty *Spruce — Pine*	Kuusi — Koivu *Spruce — Birch*	Muita sekoituksia *Other mixtures*	Yhteensä *Total*
	metsäalasta % — *per cent of the area of forest land*									
1912	17.1	3.5	5.8	14.7	41.1	11.5	1.9	5.8	9.4	28.6
1959	19.5	12.7	7.9	1.1	41.2	20.8	12.3	10.1	0.6	43.8

Vuosi *Year*	Koivuvaltaisia metsiä *Forests with birch as dominant species*					Leppä- tai haapavaltaisia *Alder and Aspen as domin. species*	Kaikkiaan		Paljaita aloja *Clear areas*	Yhteensä *Total*
	Koivua 90—100 % *Birch 90—100 %*	Koivu — Mänty *Birch — Pine*	Koivu — Kuusi *Birch — Spruce*	Muita sekoituksia *Other mixtures*	Yhteensä *Total*		havupuuvaltaisia *Total of forests with dominant species* *Conifers*	lehtipuuvaltaisia *Broad-leaved trees*		
	metsäalasta % — *per cent of the area of forest land*									
1912	6.6	2.6	1.5	11.6	22.3	4.1	69.7	26.4	3.9	100
1959	2.3	4.2	2.1	1.3	9.9	3.1	85.0	13.0	2.0	100

Puulajisuhteiden kehitystä kuvaa puulajivaltaisuutta yksityiskohtaisemmin, erilaisten sekametsiköiden esiintymissuhteen muutoksena taulukko 4.

Mäntyvaltaisten metsien ryhmässä havaitaan ns. puhtaiden — mäntyä vähintään 90 % metsikön puuston kuutiomäärästä — männiköiden vähän lisääntyneen ja kuusivaltaisten ryhmässä puhtaiden kuusikoiden osuuden lisääntyneen miltei kaksinkertaiseksi, kun taas puhtaat koivikot ovat vähentyneet. Kuusen vahvaa voimistumista kuvaa männyn ja kuusen sekä kuusen ja koivun sekametsiköiden suuri lisääntyminen. Myös männyn ja koivun sekametsiköt esiintyvät jonkin verran entistä yleisempinä. V:n 1912 arvioinnin »muita» ryhmään luetut usean puulajin sekametsiköt ynnä mänty-, kuusi- ja koivuvaltaiset lepänsekaiset metsiköt ovat vähentyneet entisestä murto-osaan.

Metsien ikäluokkasuhteet

Metsien ikäluokkasuhteissa on tapahtunut hyvin huomattavaa siirtymistä vanhoihin ikäluokkiin päin. Taulukosta 5 käy selville, että kahteen

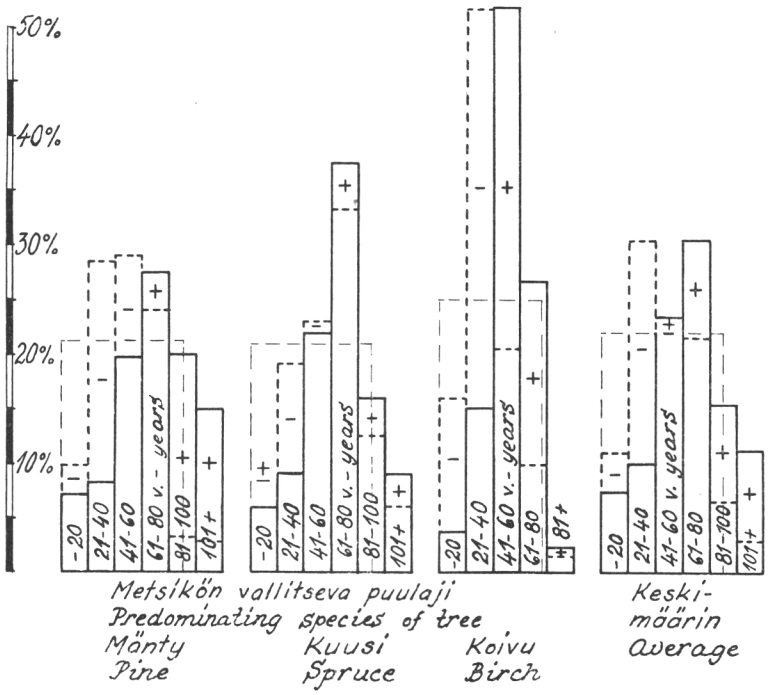
Taulukko 5. Ikäluokkasuhteet metsätyypeittäin ja koko metsämaalla.
Table 5. Distribution of age classes by forest site types and on the total forest land.

Metsätyyppi *Forest site type* [1]	Vuosi *Year*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*						Paljaana *Clear areas*	Yhteensä *Total*
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +		
		alasta % — *per cent of the area*							
Lh + OMT	1912	12.4	47.8	23.8	11.9	3.6	—	0.5	100
	1959	14.6	19.1	34.6	24.9	3.5	1.0	2.3	100
MT	1912	13.6	33.7	24.2	20.6	4.0	1.5	2.4	100
	1959	3.9	10.1	25.0	40.3	14.7	4.6	1.4	100
VT	1912	10.4	29.2	26.7	22.5	4.2	1.8	5.2	100
	1959	8.7	4.0	12.0	25.2	25.0	22.1	3.0	100
CT + Klm	1912	7.8	24.1	25.2	26.4	6.2	5.8	4.5	100
	1959	1.1	3.6	17.0	17.8	21.4	38.4	0.7	100
Korvet	1912	9.2	25.2	17.2	22.5	15.5	7.5	2.9	100
	1959	5.5	8.0	25.9	30.1	13.4	13.9	3.2	100
Rämeet	1912	4.4	11.4	16.5	30.0	15.7	6.2	15.8	100
	1959	2.7	4.4	24.6	20.2	20.7	26.1	1.3	100
Ojitetut suot	1912	—	—	—	—	—	—	—	—
	1959	13.2	19.5	33.8	14.9	8.2	9.1	1.3	100
Koko metsämaa	1912	11.1	30.4	23.4	21.6	6.6	3.0	3.9	100
Whole of forest land	1959	7.4	10.1	23.3	30.5	15.4	11.2	2.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	4.1	11.1	30.5	32.8	14.8	6.0	0.7	100

[1]) *See Table 3.*

ensimmäiseen ikäluokkaan, —20 v. ja 21—40 v., yhteisesti oli luettu v. 1912 41.5 % metsistä mutta v. 1959 enää 17.5 %. Ikäluokka 41—60 v. oli miltei entisen suuruinen, mutta luokka 61—80 v. jo lisääntynyt lähes puolella entisestä sekä 80 v. vanhempien metsien osuus yli kaksinkertaistunut. Ikäluokkasuhteet olivat v. 1959 muuten melkoisen samanlaiset kuin Pohjois-Hämeen yksityismetsissä keskimäärin, paitsi että ikäluokka 41—60 v. oli Sahalahden—Kuhmalahden alueella huomattavasti pienempi ja yli 100-vuotisten sadannes miltei kaksinkertainen.

Taulukon 6 koko metsämaahan kohdistuvat luvut osoittavat, että siirtymistä vanhoihin ikäluokkiin päin on tapahtunut kaikkien puulajien metsissä, joskin huomattavan erilaisesti. Mänty- ja etenkin kuusivaltaisissa metsissä oli nuorinta ikäluokkaa v. 1912 ja 1959 likimain saman verran, mutta koivuvaltaisissa se pieneni neljännekseen entisestä. Seuraava ikäluokka 21—40 v. pieneni hyvin paljon kaikkien puulajien metsissä. Samoin pieneni vielä luokka 41—60 v. mäntyvaltaisissa metsissä, mutta koivuvaltaisissa se suureni n. 2 ½-kertaiseksi. 60 v. vanhemmat metsiköt esiintyvät kaikkien puulajien metsissä ja 80 v. vanhemmat erityisesti mäntyvaltaisissa metsissä paljon varhempaa yleisempinä.



Kuva 4. Ikäluokkasuhteet: lyhyet katkoviivat v. 1912, täydet viivat 1959, pitemmät katkoviivat normaaliksi ajateltu jakaantuma. Väheneminen —, lisääntyminen +.

Figure 4. Proportional distribution of age classes: short broken lines in 1912, continuous lines 1959, longer broken lines assumed normal distribution. Decrease —, increase +.

Ikäluokkasuhteiden muuttuminen nähdään havainnollisesti kuvasta 4. Siihen on hahmoteltu myös suurpiirteinen normaali jakaantuma soveltaen uudistumisaikoineen mänty- ja kuusivaltaisille metsille keskimäärin 90 vuoden ja koivuvaltaisille 80 v. kiertoaikaa. Vertaillen havaitaan, että kahta ensimmäistä ikäluokkaa on kaikkien puulajien metsissä normaaliksi oletettua määrää paljon vähemmän. 40 v. vanhempia, mäntyvaltaisissa metsissä 60 v. vanhempia on yli normaalin.

Kuvasta havaitaan myös selvästi, ettei ikäluokkasuhteiden muuttuminen ole tapahtunut ajan mukana siten, että kukin 20 vuoden pylväs olisi siirtynyt 20 v. kuluttua seuraavan 20 v. pylvään paikalle.

Tämä johtuu osaksi siitä, että vanhoissa ikäluokissa on ollut v. 1912 valtapuuston alla, tai ajan mittaan syntynyt sen alle, sellaista nuorempaa puustoa, joka vapauduttuaan on voinut saada vallitsevan puuston aseman ja lisännyt nuoremman ikäluokan alaa. Tämä on vaikuttanut pääasiallisesti kuusivaltaisten metsien ikäluokkajakaantuman kehitykseen ikäpyl-

Taulukko 6. Ikäluokkasuhteet pääpuulajeittain ja metsätyypeittäin.

Table 6. Distribution of age classes by forest site types and dominating tree species.

Metsätyyppi *Forest site type* [1]	Vuosi *Year*	Mäntyvaltaiset metsät *Forests dominated by pine*						Kuusivaltaiset metsät *Forests dominated by spruce*						Koivuvaltaiset metsät *Forests dominated by birch*					
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +
		alasta % — *per cent of the area*																	
Lh + OMT	1912	9.7	55.2	26.5	8.6	—	—	4.6	34.0	29.2	22.9	9.3	—	17.6	49.0	21.4	8.9	3.1	—
	1959	3.1	24.9	45.9	21.5	4.6	—	13.0	15.3	29.4	34.1	6.0	2.2	2.2	14.7	54.5	27.2	1.1	0.3
MT	1912	11.4	33.2	34.7	17.2	2.4	1.1	9.1	18.8	21.9	37.4	9.3	3.5	15.3	54.3	20.9	8.8	0.7	—
	1959	2.7	13.0	27.9	39.1	13.8	3.5	4.4	8.1	21.2	43.2	17.2	5.9	2.0	10.0	49.6	35.5	2.9	—
VT	1912	10.5	29.6	30.5	24.3	4.6	0.5	4.7	19.0	31.3	32.9	6.0	6.1	—	—	—	—	—	—
	1959	11.1	3.7	11.5	26.2	25.6	21.9	1.4	5.2	14.7	25.3	26.7	26.7	—	—	—	—	—	—
CT + Klm	1912	7.6	23.1	26.4	29.9	6.2	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1959	1.1	3.7	16.9	17.7	21.8	38.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Korvet	1912	—	—	—	—	—	—	1.9	12.5	15.8	30.0	25.7	14.1	14.7	45.4	22.5	13.8	3.1	0.5
	1959	—	—	—	—	—	—	4.6	5.5	22.2	33.8	16.1	17.8	5.7	14.8	51.1	24.1	4.3	—
Rämeet	1912	3.4	8.1	19.2	37.5	23.1	8.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1959	2.7	4.4	24.6	20.2	21.0	27.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ojit. suot	1959	9.9	14.8	28.2	16.5	14.5	16.1	18.7	18.2	28.1	20.1	6.2	8.7	8.9	28.8	53.7	6.5	2.1	—
Koko metsämaa	1912	9.6	28.6	29.0	23.7	6.3	2.8	6.2	19.0	23.1	33.2	12.5	6.0	16.0	51.7	20.5	10.0	1.7	0.1
	1959	7.1	8.1	19.8	27.5	20.0	17.5	6.1	9.1	22.1	37.7	15.9	9.1	3.8	15.2	51.9	26.8	2.2	0.1
Pohj.-Häme	1952	6	10	26	30	18	10	2	7	33	38	15	5	6	30	40	20	4	—

[1]) *See Table 3.*

väiden kaavamaista siirtymistä muuttaen. Mäntyvaltaisissa metsissä oli v. 1912 hyvin vähän vanhoja ikäluokkia, joten valtapuuston alla mahdollisesti ollut nuori puusto ei ole voinut sanottavasti vaikuttaa näiden metsien ikäluokkajakaantuman kehitykseen.

Toiseksi ikäluokkajakaantuman kehitykseen aiheuttaa poikkeusta kaavamaisesta ikäpylväiden siirtymisestä se, että tiettyyn ikäluokkaan luetussa metsikössä puiden ikä yleisesti vaihtelee huomattavasti. Valtakunnan metsien inventointien monituhatlukuiset koealat osoittavat, että suurin osa vallitsevasta puustosta tavallisesti kuuluu nimi-ikäluokkaan, mutta melkoinen osa myös määrältään vaihtelevasti lähinnä nuorempaan ja vanhempaan luokkaan. Metsikön alaa ei ole mahdollista jakaa nimiteluokan ja viereisten luokkien kesken. Näin on asianlaita sekä metsien inventoinnin että S a r v a k s e n tutkimuksen mukaan erityisesti harsinnalla käsitellyissä metsiköissä, joita metsät varhempina vuosikymmeninä sisälsivät ja etenkin perintönä niiltä sisältävät edelleen paljon.

Esitetyistä syistä Sahalahden—Kuhmalahden metsien, niin kuin yleisesti metsiemme, ikäluokkajakaantuman kehityksen kuvittelu nykyisen jakaantuman pylväiden siirtymisenä eteen päin, samoin kuin nykymetsien ikäluokkajakaantuman perusteella jakaantuman kuvittelu ajassa taaksepäin on riittävää pohjaa vailla olevaa kaavamaista kuvittelua. Tästä syystä tutkimusalueen metsien ikäluokkajakaantuman tulevan kehityksen hahmottelulle ei ole vakavaa perustetta.

Vaikka metsätyyppien erottelussa eri arvioinneissa on eroa, esitetään taulukoissa 6 ikäluokkasuhteet myös m e t s ä t y y p e i t t ä i n. Ero ei vie suuresti pohjaa vertailulta. Kaikilla metsätyypeillä puulajeja yhteisesti tarkasteltaessa on huomattavissa ikäluokkajakaantuman siirtymistä vanhempaa ikää kohti, mutta eroavuutta esiintyy paljon.

Käenkaali-mustikkatyypillä nuorin ikäluokka tekee poikkeuksen kuusivaltaisten metsien, ainakin osittain alikasvosten vapautumisesta johtuneen, nuorimman ikäluokan lisäyksenä. Tämän metsätyypin mänty- ja koivuvaltaisissa metsissä sekä kaikilla muilla metsätyypeillä ja joitakin vähäisiä poikkeuksia lukuun ottamatta kaikkien puulajien metsissä ikäluokkajakaantuman siirtyminen vanhempaa ikää kohti on ollut voimakasta.

Sen sijaan, että metsien käsittely v. 1912 arvioinnin mukaan olisi ollut miltei kauttaaltaan aivan pääosalta harvennusta, olisivat uudistushakkuut nyt saavat vahvan sijan. Metsätaloudessa on siis tultu paljon entistä enemmän tuloa tuottavaan ja samalla metsänhoitotaitoa vaativaan vaiheeseen. Uudistusta helpottavaa uuden puuston aluksi tiheytensä puolesta riittävää kuusen taimikkoa tai alikasvosta esiintyy uudistusaloilla ja uudistusmetsissä sen verran, että se vapautuessaan lisää kuusivaltaisten metsien taimikkoluokan sadannesta n. 3—4:llä. Mäntyvaltaisten metsien vastaava lisä on n. 2 %.

Puuston kuutiomäärä

Arvioimis- ja laskentamenetelmät

Puuston kuutiomäärän arvioiminen suoritettiin v. 1912 kahta menetelmää käyttäen: 1. mittaamalla 10 m:n levyisiltä arvioimislinjoilta maa- ja metsikkökuvioittain kaikki vähintään 1.3 m korkeuden saavuttaneet puut, jotka kuutioitiin tarkoitusta varten valmistettujen paikallisten kuutioimistaulukoiden avulla, sekä 2. arvioimalla samoin kuvioittain ja metsiköittäin silmävaraisesti kuutiomäärä ja tarkistaen tulokset tarkoitusta varten mitattujen koealojen perusteella korrelaatio- ja regressiomenetelmää soveltaen. Tässä julkaisussa käytetään vertailuun edellisellä tavalla saatuja kuutiomääriä, jotka osoittautuivat luotettavammiksi. V. 1959 kuutiomäärän arvioiminen tapahtui aiemmin esitetysti 300 m:n välein mitattujen ympyräkoealojen perusteella, joilta vähintään 1.3 m korkeuden saavuttaneet puut mitattiin, kuitenkin vain 10.1 + cm:n läpimittaiset 3 aarin ja tätä pienemmät 1 aarin alalta. Puiden kuutioiminen suoritettiin pystypuiden kuutioimistaulukoiden avulla.

Eräänä perusedellytyksenä vuosina 1912 ja 1959 saatujen kuutiomäärätulosten vertailulle on, että kummallakin kerralla käytetyt kuutioimistaulukot ovat antaneet oikeita yksikkökuutiomääriä. V:n 1912 kuutioimistaulukot oli valmistettu metsätyyppiin, puulajiin ja rinnankork. läpimittaan perustuviksi. Pituus ja muoto oli jätetty pois luottaen siihen, että toisaalta rinnankork. läpimitan ja toisaalta pituuden ja muodon välillä on suurehkon alueen hyvin lukuisien puiden keskimääränä, puulajeittain ja metsätyypeittäin ryhmittäen, riittävä riippuvuussuhde. V. 1959 käytetyt kuutioimistaulukot perustuvat taas rinnankork. läpimittaan, pituuteen sekä 1.3 ja 6 m:n korkeudelta mitattujen läpimittojen erona laskettuun kapenemislukuun.

Molempien taulukoiden rinnankork. läpimitan luokille osoittamia yksikkökuutiomääriä verrattiin keskenään niiden metsätyyppien keskiarvoina, joihin eri puulajien puuston kuutiomäärät pääosalta keskittyivät. Vertailuun yhdistettiin rinnankork. luokat kahteen ryhmään 6.1—18 cm ja 18.1—31 cm, joiden rajalla taulukoiden osoittamien yksikkökuutiomäärien erossa yleisesti esiintyi suunnan muutosta.

V. 1959 käytetyt taulukot osoittivat 6.1—18 cm:n puille keskiarvona: männylle 4 %, kuuselle 10 % ja koivulle 6 % pienemmän tuloksen kuin v. 1912 käytetyt taulukot. 18 cm suurempien puiden ryhmälle v:n 1959 taulukot osoittivat : männylle 5 % suuremman, kuuselle jotakuinkin tasan saman ja koivulle 12 % suuremman tuloksen kuin v. 1912 käytetyt taulukot.

Kuutiomäärän jakaantumista järeysluokkiin osoittavan taulukon 13 mukaan kuutiomäärän paino oli v. 1912 18 cm pienempien puiden osalla. Silloiset kuutioimistaulukot antoivat siis koko puustolle jonkin verran

suuremman tuloksen kuin v. 1959 käytetyt taulukot olisivat antaneet. Tämän mukaan kuutiomäärä ja siihen perustuen kasvu olisivat tulleet arvioiduiksi v. 1912 jonkin verran todellista suuremmiksi, kun oletetaan v. 1959 käytettyjen useampiin tunnuksiin perustuvien kuutioimistaulukoiden olevan luotettavammat.

Eroille on kuitenkin havaittavissa luonnollisia mahdollisen virheen poistavia syitä. Jäljempänä esitettävästä taulukosta 14 nähdään, että männyn runkoluku keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden oli yhteisesti rinnankork. luokissa 5.1—10 ja 10.1—15 cm v. 1912 159 ja v. 1959 91, mutta luokissa 20.1 + cm vastaavasti 24 ja 60. Edellisen ryhmän runkoja oli siis v. 1912 keskimäärin lähes kaksi kertaa niin tiheässä kuin v. 1959. Näin on hyvin todennäköistä, että ne olivat v. 1912 vähemmän kapenevia ja ehkä myös pitempiä kuin v. 1959, mistä seurauksena on suurempi yksikkökuutiomäärä. 20.1 + cm:n läpimittaisia puita oli taas v. 1959 keskimäärin 2.5 kertaa niin tiheässä kuin v. 1912. Yhdessä ensi sijassa hyviin järeisiin puihin kohdistuneiden harsintahakkuiden vähenemisen sekä myös yleisen vanhempiin ikäluokkiin siirtymisen kanssa puuston tihentyminen todennäköisesti on aikaan saanut järeiden runkojen muodon paranemista ja pituuden lisäystä.

Koivun osalta voidaan esittää hyvin samanlainen selitys kuin männylle. 20.1 + cm läpimittaisten koivujen suurempaan yksikkökuutioiden lisäykseen on ilmeisesti ollut syynä ensi sijassa huonomuotoisten koivujen hakkuu haloiksi ja parempimuotoisten säästäminen vanerirunkoja silmällä pitäen.

Kuusen osalta selitys ei voi olla samanlainen, sillä pienikokoista kuusta oli v. 1959 keskimäärin yhtä paljon ja suurikokoista paljon enemmän hehtaaria kohden kuin v. 1912. Sen sijaan voinee taulukon 3 perusteella päätellen olla niin, että kuusi on suuressa määrässä kehittynyt alikasvoksena sekä männyn ja koivun varjostamana niitä lyhyempänä, yleisesti syvälle oksaisena sekapuuna, jolloin etenkin rungon alaosan paksuuskasvu on ollut suhteellisesti nopeampaa kuin pituuskasvu. Tästä olisi ollut seurauksena, että tietyn läpimittaluokan uudet yksilöt ovat saavuttaneet pienemmän pituuden ja heikomman muodon, kunnes ne hakkuiden vapauttamina ovat päässeet paremmin kehittymään.

Voidaan pitää hyvin todennäköisenä, ettei eri kuutioimistaulukoiden käytöstä aiheudu sanottavaa eikä ainakaan mahdollista eroa liioittelevaa haittaa v. 1912 ja 1959 kuutiomäärätulosten vertailuun.

Keskikuutiomäärä

Puuston kuutiomääräksi keskimäärin m e t s ä m a a n hehtaaria kohden, keskikuutiomääräksi, saatiin v. 1912 67.2 m^3 ja v. 1959 101.7 m^3 kuorineen. Lisäys on siis hyvin huomattava, 51.3 %. Sahalahden—Kuhma-

Taulukko 7. Keskikuutiomäärä metsätyypeittäin ja koko metsämaalla.
Table 7. Mean volume by forest site types and on the total forest land.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Metsätyyppi tms. — *Forest site type, etc.*							Metsämaa *Forest land*
		Lh + OMT	MT	VT	CT + Klm	Korvet *Spruce swamps*	Rämeet *Pine swamps*	Ojit. suot *Drained*	
		m³/ha, kuorineen — *cu. m. incl. bark per hectare*							
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	98	77	70	47	62	31	—	67.2
Sahalahti—Kuhmalahti	1959	103	125	87	49	81	61	70	101.7
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	120	112	82	65	77	57	70	100
		Lisäys 1912—1959, % — *Increase 1912—1959, per cent*							
Sahalahti—Kuhmalahti		+5.1%	+62.3%	+24.3%	+4.2%	+30.6%	+96.8%	—	+51.3%

lahden metsät olivat tämän kirjoittajan saamien v. 1912 aikaan kohdistuneiden tietojen ja vielä v. 1920 näissä pitäjissä tekemien tarkastelujen mukaan suurelta osalta puuston määrän ja laadunkin puolesta melkoisen heikkoja. Siihen olivat syynä erityisesti metsien kehittymätön käsittely ja käyttö sekä nuoren lehtipuuston runsaus. Keskikuutiomäärän suurenemiseen on tietenkin vaikuttanut puuston siirtyminen aiemmin esitetysti nuorista ikäluokista vanhempia, suurikuutioisempia ikäluokkia kohti. Tästä syystä on tarkasteltava, onko keskikuutiomäärä muuttunut myös samoissa ikäluokissa, mikä tehdään jäljempänä. V. 1959 keskikuutiomäärä oli likimäärin samalla 100 m³:n tasolla kuin koko Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan toiminta-alueen yksityismetsissä keskimäärin.

V. 1912 todettiin keskikuutiomäärän määrittämisessä keskivirheen olleen ± 1.03 m³ eli 1.5 % keskiarvosta. V. 1959 keskivirheen määrittämiseen oli, suurelta osalta ryhmittäisestä laskentakäsittelystä johtuen, mahdollisuus vain osalla alueesta. Oletettaessa keskihajonnan olevan koko alueella samantapaisen kuin tällä osalla on keskivirhe likimäärin yhtä suuri kuin v. 1912. Keskikuutiomäärien 67.2 ± 1.03 m³ ja 101.7 ± n. 1.1 m³ ero on siis näinkin tarkastellen n. 30 m³:n suuruinen.

Keskikuutiomäärän keskivirheen supistuminen kaksinkertaisena n. 2.2 %:een keskiarvosta antaa ns. ositteluteorian valossa aihetta olettamiseen, että koealojen mittausta olisi voitu tyydyttävää luotettavuutta silmällä pitäen joltakin osalta lukumääräisesti vähentää ja siten ehkä arvioinnin kustannuksia pienentää. On kuitenkin huomattava, että pelkällä keskikuutiomäärällä on vähän merkitystä. Tarvitaan tyydyttävä luotettavuus myös puuston kuutiomäärän puulajeittaiseen sekä ikä- ja läpimittaluokittaiseen selvittelyyn. Tämä edellyttää kaikkiaan — ja erityisesti yleisimpiin luokkiin muiden luokkien tarkastelun tueksi — paljon suuremman

lukumäärän koealoja kuin metsäalueen keskikuutiomäärän tyydyttävän luotettava määrittäminen.

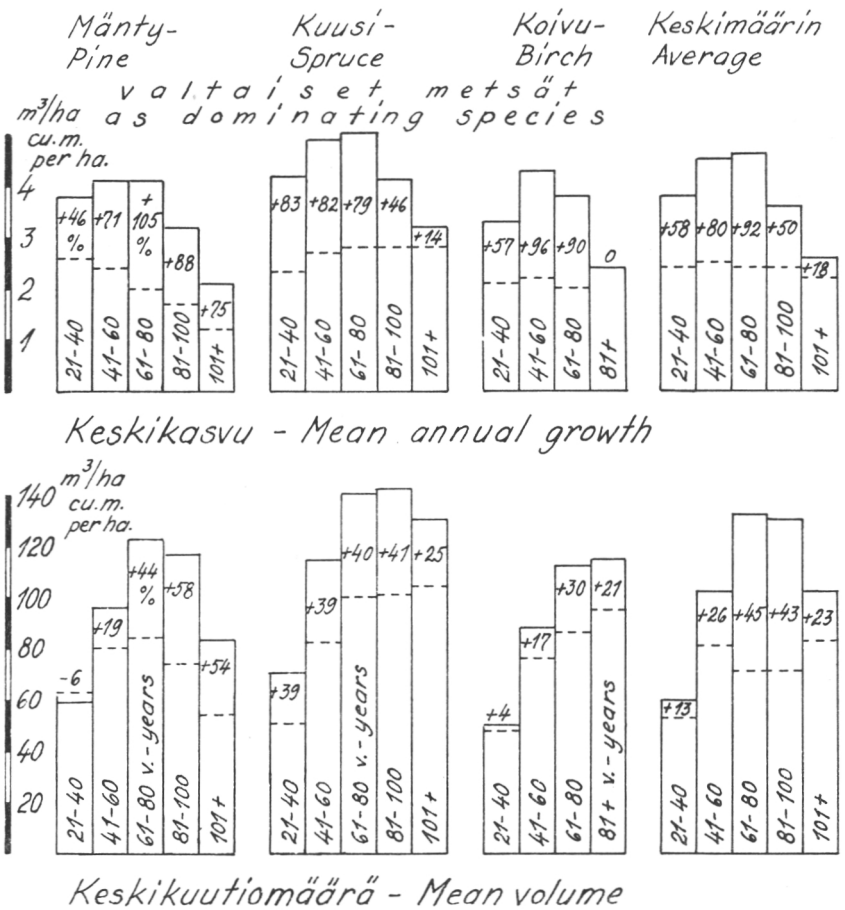
Taulukko 7 osoittaa keskikuutiomäärän metsätyypeittäin. Kun metsätyyppien keskinäisessä suhteessa on tapahtunut s. 11 mainittua muutosta, v. 1912 ja 1959 luvut eivät ole täysin vertauskelpoisia. Muutokset on kuitenkin merkitty taulukkoon 7 myös sadanneksina.

Käenkaali-mustikkatyypin ynnä aivan vähäalaisten lehtomaiden keskikuutiomäärä on ollut ja on edelleen liian pieni. Siihen on erityisesti syynä taulukon 3 osoittama lehtipuuvaltaisten, myös leppävaltaisten, metsien suuri määrä tässä luokassa. Pohjois-Hämeen yksityismetsien vastaava luku on huomattavasti suurempi, eikä sekään ole kyllin suuri tällaisen metsämaan täysitehoisen tuoton aikaan saamiseksi. Mustikka- ja puolukkatyyppien sekä korpi- ja rämemaiden keskikuutiomäärät ovat saman nimisten luokkien entisiä lukuja paljon suuremmat ja ylittävät Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskiarvot. Vain uudessa arvioinnissa entistä vähempään, heikoimpia kivennäismaita käsittäväksi supistuneen kanervatyypin ynnä metsäisten kalliomaiden keskikuutiomäärä on likimäärin sama kuin varhempi luku ja Pohjois-Hämeen keskiarvoa paljon pienempi.

Taulukossa 8 esitetyt kaikkien metsien ikäluokittaiset v. 1912 ja 1959 keskikuutiomäärät ovat vertauskelpoiset. Keskikuutiomäärä oli v. 1959 kaikissa ikäluokissa huomattavasti ja yleensä paljon suurempi kuin v. 1912. Tätä on pidettävä hyvänä kehityksenä, sillä metsien puuntuoton

Taulukko 8. Keskikuutiomäärä ikäluokissa pääpuulajeittain.
Table 8. Mean volume by age classes in the forests of different dominating tree species

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*						Keskimäärin *Average*
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	
		m³/ha, kuorineen — *cu. m. incl. bark per hectare*						
		Mäntyvaltaiset metsät — *Forests dominated by pine*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	22	63	81	84	74	54	68
	1959	18	59	96	121	117	83	91
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	23	54	95	107	101	79	91
		Kuusivaltaiset metsät — *Forests dominated by spruce*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	28	51	82	100	101	104	85
	1959	66	71	114	140	142	130	123
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	49	62	106	125	130	123	113
		Lehtipuuvaltaiset metsät — *Forests dominated by broad-leaved trees*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	19	48	76	86	95	—	51
	1959	19	50	89	112	115	—	76
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	19	50	92	102	113	—	73
		Keskimäärin kaikki metsät — *Average of all forests*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	21	53	81	91	91	83	67
	1959	35	60	102	132	130	102	102
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	29	56	101	118	118	99	100



Kuva 5. Keskikuutiomäärä ja keskikasvu ikäluokittain; katkoviivat v. 1912, täydet viivat 1959.

Figure 5. Mean volume and mean annual increment by age classes; broken lines in 1912, continuous lines in 1959.

kannalta on tärkeätä että tuottava puusto kohoaa kasvuisimmissa ikäluokissa eikä esim. vain vanhoissa metsissä eikä vain sen johdosta, että puusto siirtyy nuorista vanhempia, suurempien keskikuutiomäärien ikäluokkia kohti. Keskikuutiomäärä oli v. 1959 kaikissa ikäluokissa Pohjois-Hämeen yksityismetsien v. 1951—53 keskiarvon yläpuolella. Erilaisesta ikäluokkiin jakaantumisesta johtuu, että kaikkien metsien keskiarvo on jotakuinkin sama kuin Pohjois-Hämeessä keskimäärin.

Taulukosta 8 nähdään keskikuutiomäärän keskimääräiset ja ikäluokittaiset muutokset myös erikseen mänty-, kuusi- ja lehtipuuvaltaisissa metsissä. Nousua havaitaan kaikkialla muualla paitsi nuorissa mäntymetsissä, jotka taulukon 6 mukaan ovat hyvin suuresti alaltaan supistuneet, ja samalla keskittyneet entistä enemmän karummille maille, sekä lehtipuu-

valtaisten metsien nuorimmassa ikäluokassa, joka käsittää suurelta osalta leppävaltaista pienpuustoa. Keskikuutiomäärän poikkeuksellisen suuri nousu kuusivaltaisten metsien nuorimmassa ikäluokassa johtuu uudistamisessa ja pitkähkölle edistyneiden suojuspuuhakkuualojen lukemisesta tähän ikäluokkaan.

Keskikuutiomäärän ikäluokittainen kehitys on niin merkittävä, että on katsottu tarpeelliseksi sen valaiseminen yhä selventävällä piirroskuvalla 5.

Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan alueen yksityismetsiin verrattuna mäntyvaltaisten metsien keskikuutiomäärä oli v. 1959 tasan sama, kuusivaltaisten 10 m³ suurempi ja lehtipuuvaltaisten vähän suurempi. Mäntyvaltaisissa metsissä keskikuutiomäärä oli nuorimmissa ikäluokissa pienempi ja muissa suurempi, kuusivaltaisten kaikissa ikäluokissa suurempi sekä lehtipuuvaltaisissa miltei kaikissa ikäluokissa jotenkin saman suuruinen kuin Pohjois-Hämeessä keskimäärin. Sahalahden—Kuhmalahden metsien keskikuutiomäärään sekä kaikkiaan että ikäluokittain vaikuttavat hyvin huomattavasti puustoltaan vahvistuneet kuusivaltaiset metsät, joiden osuus metsäalasta on paljon lisääntynyt, mutta ei ole taulukon 3 mukaan kuitenkaan niin suuri kuin Pohjois-Hämeessä keskimäärin.

Taulukossa 9 esitetään vielä keskikuutiomäärä ikäluokittain mänty-, kuusi- ja lehtipuuvaltaisten metsien päämetsätyypeillä. Niin kuin metsä-

Taulukko 9. Ikäluokkien keskikuutiomäärät päämetsätyypeillä pääpuulajeittain.
Table 9. Mean volumes in age classes on the main forest site types.

Metsätyyppi tms. *Forest site type etc.*[1])	Vuosi *Year*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*					
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +
		m³/ha, kuorineen — *cu. m. incl. bark per hectare*					
		Mäntyvaltaiset metsät — *Forests dominated by pine*					
MT	1912	24	74	95	108	136	81
	1959	31	52	113	156	152	108
VT	1912	21	56	89	106	102	95
	1959	11	74	107	109	113	93
		Kuusivaltaiset metsät — *Forests dominated by spruce*					
OMT	1912	33	79	123	125	144	—
	1959	59	82	121	169	214	249
MT	1912	28	58	93	108	117	119
	1959	79	73	129	148	156	137
		Lehtipuuvaltaiset metsät — *Forests dominated by broad-leaved trees*					
OMT	1912	26	67	109	128	—	—
	1959	21	53	90	116	—	—
MT	1912	18	52	79	89	—	—
	1959	25	59	105	108	—	—

[1]) *See Table 3.*

tyyppien tarkastelusta kävi selville, niiden erottelussa ja esiintymissuhteessa on tapahtunut muutosta, jonka johdosta keskikuutiomäärät eivät ole suorastaan vertailukelpoisia. Kun yleisesti on siirretty heikompia luokkia parempiin päin ja keskikuutiomäärä siitä huolimatta on enimmissä ikäluokissa — erityisesti parhaiden maiden lehtipuuvaltaisia, vielä suhteellisesti paljon leppää käsittäviä metsiä lukuun ottamatta — kohonnut, on kehityksen suunta ollut hyvä.

Mänty- ja kuusivaltaisten metsien päämetsätyypeillä, joiden osalta vertailua on voitu tehdä, keskikuutiomäärät ovat ikäluokissa yleisesti melkoista pienempiä kuin valtakunnan metsien inventoinnin perusteella lasketut vähintään tyydyttäväpuustoisten metsiköiden keskiarvot. Kuusivaltaisissa metsissä sekä puolukkatyypin mäntyvaltaisissa metsissä saattaa olla nuorehkolla iällä jäljellä kuutiomäärää sanottujen keskiarvojen yli kohottavia suojus- tai ylispuita.

Kokonaiskuutiomäärä

Sen johdosta että Sahalahden—Kuhmalahden alueen metsäpinta-alassa on tapahtunut vuodesta 1912 vuoteen 1959 vain 3.1 %:n eli 760 hehtaarin suuruinen muutos, väheneminen, voi puuston kokonaiskuutiomääräkin valaista kehitystä.

Taulukko 10 osoittaa, että puuston kokonaiskuutiomäärä on mainitusta metsäpinta-alan vähenemisestä huolimatta suurentunut vajaalla puolella, 46.6 %. Lisäyksestä on pääosa kuusta, jonka kuutiomäärä on suurentunut 85.9 %, siis lähes kaksi kertaa niin paljon kuin taulukko 3 osoittaa kuusivaltaisten metsien pinta-alan lisäykseksi. Kuitenkin myös männyn kuutiomäärä on lisääntynyt 53.7 %, vaikka mäntyvaltaisten metsien ala on pienentynyt 2.9 %. Koivun kuutiomäärä on pysynyt koivuvaltaisten

Taulukko 10. Kokonaiskuutiomäärä puulajeittain ja kaikkiaan.
Table 10. Total growing stock by tree species and in all.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Puulaji — *Species of tree*					Yhteensä *In all*
		Mänty *Pine*	Kuusi *Spruce*	Koivu *Birch*	Haapa *Aspen*	Leppä *Alder*	
		m³, kuorineen ja % — *cu. m. incl. bark and per cent*					
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	561 000	612 000	335 000	112 000		1 620 000
		34.6	37.8	20.7	6.9		100
	1959	862 000	1 138 000	323 000	52 000		2 375 000
		36.3	47.9	13.6	1.1	1.1	100
		Lisäys (+) tai vähennys (—) — *Increase (+) or decrease (—)*					
		+53.7%	+85.9%	—3.6%	—53.6%		+46.6%
Pohj.-Hämeen mhlk. %	1952	30.6	54.9	12.7	0.8	1.0	100

Taulukko 11. Puuston kuutiomäärän puulajirakenne metsätyypeittäin v. 1959.
Table 11. Distribution of the growing stock among tree species on the different forest site types in 1959.

Metsätyyppi *Forest site type* [1]	Mänty *Pine*	Kuusi *Spruce*	Koivu *Birch*	Haapa *Aspen*	Leppä *Alder*	Yhteensä *Total*
	Kokonaiskuutiomäärästä, % — *Per cent of the total growing stock*					
Lh + OMT	23.8	45.4	24.1	3.3	3.4	100
MT	27.3	59.7	11.6	0.8	0.6	100
VT	66.2	29.2	4.0	0.5	0.1	100
CT + Klm	88.2	6.0	5.3	0.5	—	100
Korvet	17.4	53.7	26.1	0.3	2.5	100
Rämeet	75.8	13.7	10.5	—	—	100
Ojitetut suot	28.8	29.4	41.1	0.1	0.6	100

[1]) *See Table 3.*

metsien alan suuresta, 57.1 %:n, vähenemisestä huolimatta miltei ennallaan. Leppä- ja haapapuuston, pääosalta edellisen, kuutiomäärä pieneni 53.6 %, vaikka leppä- ja haapavaltaisten metsien ala väheni vain 27.3 %.

Puuston kokonaiskuutiomäärän muutos on erittäin huomattava, varsinkin kun se on suurta havupuuston lisäystä ja siitä huolimatta vielä koivunkin osalla ennallaan pysymistä. Tämä muutos, 1 620 000 m³:stä 2 375 000 m³:iin, merkitsee vallan toisenlaista metsätalouden harjoittamisen mahdollisuutta vuoteen 1912 verrattuna ja samalla yleistä vaurastumista tutkimusalueessa, jonka maapinta-alasta runsaasti kolme neljännestä on metsää. Kokonaiskuutiomäärän jakaantuminen puulajien kesken eroaa Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskimäärästä männyn suurempana ja kuusen pienempänä osuutena, mikä on saman suuntainen kuin ero mänty- ja kuusivaltaisten metsien osuudessa metsäalasta.

Puuston kuutiomäärän kehittämisen kannalta on hyödyllistä tuntea kuutiomäärän puulajeittainen rakenne metsätyypeittäin, jonka vuoksi se vuoden 1959 osalta esitetään taulukossa 11. Verrattaessa taulukon osoittamia sadanneksia taulukosta 4 nähtäviin puulajivaltaisuutta osoittaviin sadanneksiin havaitaan suurelta osalta hyvin huomattavia eroja, joista erityisesti seuraavat piirteet ovat merkittäviä.

Mäntyä on käenkaali-mustikkatyypillä ja korpimailla, siis selvimmillä kuusimailla, melkoista enemmän kuutiomäärästä kuin mäntyvaltaisia metsiä alasta. Kuusta ja koivua on taas ns. mäntymailla melkoista enemmän kuutiomäärästä kuin kuusi- ja koivuvaltaisia metsiä pinta-alasta, koivua ja leppääkin myös suhteellisesti paljon korpien puuston määrästä. Erot johtuvat osaksi eri puulajien metsien erilaisista keskikuutiomääristä, mutta pääasiallisesti niiden erilaisesta esiintymisestä sekapuina muiden puulajien metsissä. Erityisesti ns. mäntymaiden metsien hakkuu on kohdistettava voimakkaampana liialliseen kuuseen ja koivuun kuin mäntyyn.

Huomattava on vielä koivun erittäin vahva sija puuston kuutiomäärässä ojitetuilla soilla, mikä ei voi olla ojituksesta aiheutuneiden kustannusten kanssa sopusoinnussa.

Kokonaiskuutiomäärä puulajeittainkaan eriteltynä ei kuitenkaan ole riittävä puuston määrää ja sen muutosta kuvaamaan. Erittäin merkitseviä ovat puuston kuutiomäärän ikäluokittainen ja läpimittaluokittainen rakenne.

Puuston kokonaiskuutiomäärän ikäluokittainen rakenne on muuttunut sangen suuresti nuorista vanhempia ikäluokkia kohti. Taulukko 12 kuvaa tätä ryhmittäen metsät pääpuulajin mukaan mänty-, kuusi- ja lehtipuuvaltaisiin sekä yhteisesti kaikissa metsissä.

Mainittakoon aluksi, ettei kuutiomäärä jakaannu puulajivaltaisuuden ryhmiin samalla tavalla kuin puulajien kesken. Kokonaiskuutiomäärästä oli taulukon 10 mukaan männyn osalla v. 1912 34.6 % ja mäntyvaltaisten metsien osalla oli 42.2 % sekä v. 1959 vastaavasti 36.3 % ja 37.9 %. Kun mäntyvaltaisten metsien osuus metsämaan alasta taulukon 3 mukaan oli pysynyt ennallaan, oli siis männyn kuutiomäärällinen asema näissä metsissä vähän vahvistunut, seurauksena mäntyvaltaisten metsien entistä suuremmasta keskittymisestä ns. mäntymaille. Kuusen osalla kokonaiskuutiomäärästä oli v. 1912 37.8 % ja kuusivaltaisten metsien osalla 34.7 % sekä v. 1959 vastaavasti 47.9 % ja 51.5 %. Kuusivaltaisten metsien kuutiomäärän osuuden lisääntyminen oli likimäärin sama kuin niiden pinta-alallinen lisääntyminen. Lehtipuiden osalla kokonaiskuutiomäärästä oli v. 1912 27.6 % ja lehtipuuvaltaisten metsien osalla 23.1 %, mutta v. 1959 vastaavasti vain 15.8 % ja 10.6 %, joten kumpikin väheneminen oli sadanneksina jotenkin saman suuruinen.

Puuston ikäluokittainen rakenne oli muuttunut keskimäärin kaikkien puulajien metsissä siinä määrin, että kokonaiskuutiomäärästä esim. 40:een ikävuoteen rajoittuvissa metsissä oli v. 1912 28.4 %, mutta v. 1959 vain 7.8 %, 80 v. vanhemmissa taas vastaavasti 12.4 % ja 29.7 %. Mänty- ja lehtipuuvaltaisissa metsissä muutos oli vielä suurempi. Edellisissä 40 v:een rajoittuvien osuus kuutiomäärästä oli v. 1912 28.8 % ja v. 1959 6.3 %, mutta 80 v. vanhempien vastaavasti 8.9 % ja 39.4 %, joten kuutiomäärä oli siirtynyt erittäin vahvasti vanhoihin ikäluokkiin. Lehtipuuvaltaisissa metsissä 40 v:een rajoittuvat metsät käsittivät niiden kokonaiskuutiomäärästä v. 1912 49.2 % ja sitä vanhemmat 50.8 %, mutta v. 1959 vastaavasti 10.1 % ja 89.9 %. Siirtyminen oli erittäin suuri nuorista ikäluokista luokkiin 41—80 v.

Sahalahden—Kuhmalahden alue eroaa Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskimäärästä siten, että edellisessä yhteisesti 60 vuoteen rajoittuvien ikäluokkien osalla on kokonaiskuutiomäärästä pienempi ja 80 v. vanhempien osalla suurempi sadannes kuin jälkimmäisessä. Puulajeittain esiintyy tästä eroa, mikä selviää taulukosta 12.

Taulukko 12. Kokonaiskuutiomäärän jakaantuminen ikäluokkiin.
Table 12. Distribution of the total growing stock into age classes.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Vallitseva puulaji *Dominating species of tree*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*						Yhteensä *Total*
			—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	
			Kokonaiskuutiomäärästä, % *Per cent of the total growing stock*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Mänty	3.0	25.8	33.7	28.6	6.7	2.2	100
	1959	*Pine*	1.3	5.0	19.7	34.6	24.3	15.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	1	6	27	36	21	9	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Kuusi	2.1	11.7	23.0	40.3	15.3	7.6	100
	1959	*Spruce*	3.3	5.3	20.5	42.9	18.4	9.6	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	1	4	30	41	18	6	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Lehtipuut	5.4	43.8	29.4	18.1	3.1	0.2	100
	1959	*Broad-leaved trees*	1.0	9.1	55.1	31.8	2.9	0.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	Koivu—*Birch*	2	21	46	26	5	0	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Kaikki — *All*	3.3	25.1	29.0	30.2	8.8	3.6	100
	1959	»	2.3	5.5	23.9	38.6	19.0	10.7	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	1.1	6.1	30.5	38.5	17.6	6.2	100

Puuston läpimittaluokittaisessa rakenteessa osoittaa taulukko 13 sadanneksin esitettynä tapahtuneen erittäin suurta muutosta edulliseen suuntaan, pienpuuston osuuden vähenemisenä ja järeän puuston osuuden lisääntymisenä. Rinnankorkeudelta enintään 20 cm läpimittaisten puiden kuutiomäärä käsitti kaikkien puulajien yhteissummasta v. 1912 70.7 % ja tätä suurempien puiden vain 29.3 %, mutta v. 1959 vastaavat luvut olivat 41.4 ja 58.6 %, joten pääpaino oli muuttunut ylivoimaisesta pienpuustosta järeään puustoon. Puuston arvo ja käyttömahdollisuudet ovat siis muuttuneet erittäin edullisesti ja sen mukaisesti metsätalous tullut paljon entistä tuottoisammaksi ja sen merkitys alueen taloudessa suurentunut. Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskimäärään verrattuna Sahalahden—Kuhmalahden alueen puusto oli selvästi järeämpää.

Taulukkoon 13 on merkitty myös kokonaiskuutiomäärät, joista muutoksen merkitys yhä selvemmin käy ilmi. Rinnankorkeudelta enintään 10 cm läpimitan täyttävien puiden kuutiomäärä väheni n. puoleen entisestä. Männyn, koivun ja lepän osalla väheneminen oli paljon yli puolet ja kuusenkin osalla, kuusivaltaisten metsien alan suurenemisesta huolimatta, runsas neljännes, mikä viittaa kuusen levenemisen hidastumiseen. Läpimittaryhmän 10.1—20 cm kuutiomäärä suureni jonkin verran, mikä johtui kuusipuuston lisäyksestä, sillä leppä- ynnä haapapuusto ja mäntypuustokin pienenivät paljon ja koivupuustokin hieman. Läpimittaryhmässä 20.1—30 cm kuutiomäärä suureni miltei kolminkertaiseksi ja lisäystä oli

Taulukko 13. Puuston kokonaiskuutiomäärän jakaantuminen läpimittaryhmiin.
Table 13. Distribution of the growing stock into diameter groups.

Puulaji *Species of tree*	Vuosi *Year*	Rinnankork. läpimittaryhmä, cm *Breast height diameter group, cm* —10	10.1—20	20.1—30	30.1 +	Yhteensä *Total*
		Kokonaiskuutiomäärästä, % — *Per cent of the total growing stock*				
Mänty — *Pine*	1912	12.2	45.4	37.8	4.6	100
»	1959	2.7	25.4	56.7	15.2	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	7.0	34.0	51.0	8.0	100
Kuusi — *Spruce*	1912	21.4	54.8	22.1	1.7	100
»	1959	8.3	37.2	45.4	9.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	11.0	44.0	38.0	7.0	100
Koivu — *Birch*	1912	30.1	47.8	17.8	4.3	100
»	1959	10.2	49.0	35.7	5.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	18.0	53.0	25.0	4.0	100
Leppä+Haapa — *Alder+Aspen*	1912	40.3	43.7	12.0	4.0	100
»	1959	33.3	29.7	31.6	5.4	100
Kaikki — *All*	1912	21.4	49.3	25.8	3.5	100
»	1959	7.1	34.3	47.9	10.7	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	11.0	42.0	40.0	7.0	100
Kokonaiskuutiomäärä, m^3 kuorineen — *Total growing stock, cu. m. incl. bark*						
Mänty — *Pine*	1912	68 000	255 000	212 000	26 000	561 000
»	1959	23 000	219 000	489 000	131 000	862 000
Kuusi — *Spruce*	1912	131 000	335 000	135 000	11 000	612 000
»	1959	95 000	423 000	517 000	103 000	1 138 000
Koivu — *Birch*	1912	101 000	160 000	59 000	15 000	335 000
»	1959	33 000	158 000	115 000	17 000	323 000
Leppä+Haapa — *Alder+Aspen*	1912	45 000	49 000	13 000	5 000	112 000
»	1959	17 000	15 000	17 000	3 000	52 000
Kaikki — *All*	1912	345 000	799 000	419 000	57 000	1 620 000
»	1959	168 000	815 000	1 138 000	254 000	2 375 000

havaittavissa kaikilla puulajeilla, kuusella jopa lähes nelinkertaiseksi ja vähimmin taas haavan ja lepän osalla. Vielä suurempi, runsaasti 4.5-kertainen lisäys oli järeimpien, yli 30 cm, puiden ryhmässä, kuusen osalla miltei kymmenkertaiseksi ja männyn 5-kertaiseksi, koivun osalla se oli pieni.

Puuston järeyden lisääntyminen on suurin männyn osalla, jonka kuutiomäärästä kuului rinnankorkeudelta 20 cm rajoittuviin puihin v. 1912 57.6 % ja v. 1959 28.1 % sekä tätä mittaa paksumpiin puihin v. 1912 42.4 % ja v. 1959 71.9 %. Myös kuusipuustossa muutos oli hyvin suuri: 20 cm:iin rajoittuvia v. 1912 76.2 % mutta v. 1959 45.5 % sekä sitä suurempiin v. 1912 23.8 % ja v. 1959 54.5 %. Koivupuustossa muutos oli edelleen

varsin huomattava: 20 cm:iin rajoittuvien osuus oli v. 1912 77.9 % ja 1959 59.2 % sekä 20 cm suurempien osuus v. 1912 22.1 % ja v. 1959 40.8 %, paino pysyi siis kuitenkin pienpuustossa. Samoin se pysyi leppä- ynnä haapapuustossa, jossa pientä leppää on edelleen runsaasti. Pohjois-Hämeen yksityismetsien keskimääriin verrattuna Sahalahden—Kuhmalahden puusto oli kaikkien puulajien ja erityisesti männyn osalla järeämpää.

Puiden lukumäärällinen järeyssuhde

Vuoden 1912 linja-arvioinnissa suoritetun puidenluvun perusteella arvioitiin puiden lukumäärä rinnankorkeuden täyttäviä pienimpiä yksilöitä myöten sekä lukumäärän jakaantuminen rinnankork. läpimittaluokkiin. Vertailua varten tehtiin sama v. 1959 ympyräkoealojen perusteella.

Keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden saatiin puiden lukumääräksi v. 1912 1 783 ja v. 1959 1 607. Kehityksen vähenevä suunta on luonnollinen, koska ikäluokkajakaantuma on siirtynyt vanhempia metsiä kohti. Taulukko 14 osoittaa 15 cm rinnankork. läpimittaan saakka puiden lukumäärän vähenemistä ja siitä eteenpäin, etenkin sadanneksin laskettuna jyrkkää kohoamista. Enintään 15 cm läpimittaisten puiden lukumäärä keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden oli v. 1912 1 657 eli 92.9 % puiden arvioidusta kokonaislukumäärästä sekä v. 1959 vastaavasti 1 359 ja 84.6 %. 15 cm suurempien puiden lukumäärä oli v. 1912 126 eli 7.1 % ja v. 1959 lukumääränä miltei kaksinkertainen, 248. Erityisesti on huomattava ns. järeiden, yli 20 cm läpimittaisten lukumäärän suureneminen 46:sta 134:ään, siis miltei kolminkertaiseksi.

Puiden lukumäärän ja sen järeyssuhteen vertailu osoittaa metsien puuston ja hakkuissa keskimäärin kertyvän puumäärän suurta arvon kohoamista. Tämä on sitäkin huomattavampi, kun järeän puuston lisäys käsittää aivan pääasiallisesti havupuita. 20 cm läpimitan ylittävien mäntyjen lukumäärä keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden on muuttunut entiseen verrattuna 2.5-kertaiseksi ja kuusten 4.1-kertaiseksi.

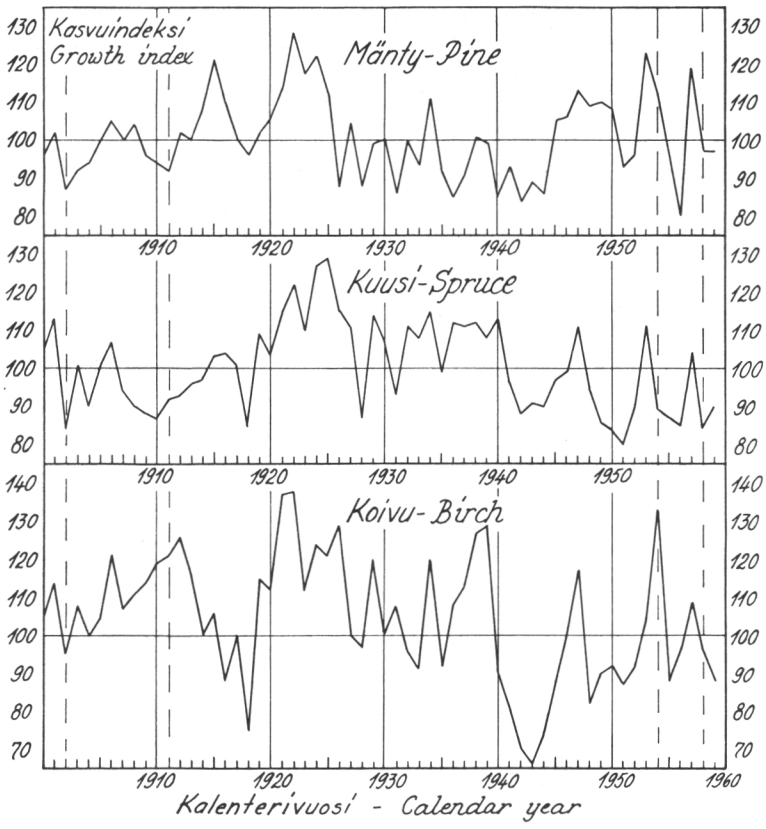
Muutoksen suunta on edellisessä esitetyn tapainen kaikkien puulajien kohdalla. Kuusen osalla esiintyy kuitenkin poikkeus siten, että pienten, enintään 15 cm:n läpimittaisten, pääasiallisesti aivan pienien 0.1—5 cm yksilöiden lukumäärä on suurentunut. Tämän selittää lähinnä kuusivaltaisten metsien voimakas lisääntyminen vahvasti kuusettuneen käenkaali-mustikkatyypin taimikkoikäluokassa. Mustikkatyypin vielä vahvemmin kuusivaltaistuneiden metsien puhtaan taimikkoikäluokan ala on pienentynyt, joten siitä ei ole löydettävissä samanlaista selitystä. Sen sijaan mustikkatyypin suhteellisesti runsaissa vanhoissa metsissä on huomattavassa määrässä alikasvosta tai taimikkoa, milloin riittävän tiheänä uuden

Taulukko 14. Puiden lukumäärällinen jakaantuminen läpimittaryhmiin.
Table 14. Distribution of the number of trees into diameter groups.

Puulaji *Species of tree*	Vuosi *Year*	Rinnankork. läpimittaryhmä, cm *Breast height diameter group, cm* 0.1—5	5.1—10	10.1—15	15.1—20	20.1—25	25.1—30	30.1 +	Yhteensä *Total*
		Keskimäärin metsämaan ha kohden *Average per hectare of forest land*							
		Lukumäärä — *Number*							
Mänty — *Pine*	1912	171	100	59	32	18	5	1	386
»	1959	68	49	42	37	34	19	7	256
Kuusi — *Spruce*	1912	345	195	86	31	13	1	—	671
»	1959	390	201	95	55	37	16	5	799
Lehtipuut *Broad-leaved trees*	1912	423	207	71	17	6	1	1	726
	1959	386	84	44	22	11	4	1	552
Yhteensä — *Total* ..	1912	939	502	216	80	37	7	2	1 783
» ..	1959	844	334	181	114	82	39	13	1 607
		Kokonaislukumäärä tuhansia — *Total number, thousands*							
Mänty — *Pine*	1912	4 114	2 410	1 424	772	447	121	19	9 307
»	1959	1 591	1 148	981	867	795	430	167	5 979
Kuusi — *Spruce*	1912	8 334	4 693	2 088	744	307	16	—	16 182
»	1959	9 107	4 703	2 221	1 288	858	373	112	18 662
Lehtipuut *Broad-leaved trees*	1912	10 201	4 987	1 715	420	140	17	17	17 497
	1959	9 002	1 958	1 030	515	258	90	26	12 879
Yhteensä — *Total* ..	1912	22 649	12 090	5 227	1 936	894	154	36	42 986
» ..	1959	19 700	7 809	4 232	2 670	1 911	893	305	37 520

puuston alkuna, milloin taas siihen liian harvana, mutta kaikki lukumäärässä mukana olevana. Pienikokoisten mäntyjen suuren vähenemisen selittää mäntyvaltaisten metsien nuorten ikäluokkien — puolukkatyypin nuorinta lukuun ottamatta — erittäin vahva supistuminen. Samanlaisesta syystä on johtunut pienikokoisten lehtipuiden hyvin huomattava väheneminen.

Taulukkoon 14 on varhempaan tapaan hahmoteltu myös puiden kokonaislukumääriä osoittavia lukuja tasatuhansiin pyöristäen. V. 1912 arvioinnin mukaan vähintään 1.3 m korkeuden saavuttaneiden puiden kokonaislukumäärä oli 43.0 miljoonaa ja v. 1959 37.5 miljoonaa joten vähennys oli 12.8 %. Männyn lukumäärä väheni 35.8 % ja lehtipuiden 26.4 %, mutta kuusen lisääntyi 15.3 %. 20 cm läpimitan ylittävien puiden lukumäärä suureni, jälleen metsäpinta-alan vähenemisestä huolimatta, 1 084 000:sta 3 109 000:een eli 2.9-kertaiseksi. Männyn osalla oli lisäystä 805 000, kuusen osalla 1 020 000 ja lehtipuiden osalla 200 000 ns. järeätä runkoa.



Kuva 6. Sädekasvun (rinnankork.) vaihtelu kasvuindeksin kuvaamana.
Figure 6. Variation of radial increment at breast height, expressed by growth indices.

Puuston kasvu

Puuston kasvun laskenta suoritettiin molemmissa arvioinneissa rinnankorkeudelta mitatun sädekasvun ja pituuskasvun mittauksen sekä samalla tavalla niihin perustuvan kasvusadannesmenetelmän avulla. Erona oli kuitenkin sädekasvun mittaus v. 1912 10:n ja v. 1959 5:n viimeisen vuosiluston leveytenä.

Saatujen kasvutulosten vertailua varten on tarkasteltava, oliko kasvun päätekijä sädekasvu v. 1912 perusteena olleina vuosina 1902—1911 ja v. 1959 perusteena olleina vuosina 1954—58 ilmastollisista ja niihin liittyvistä tekijöistä johtuen kasvun keskimääräisen vai ehkä sitä korkeamman tai alemman tason aikaa. Kuvassa 6 esitettyjen sädekasvun vuosittaisia vaihteluita graafisesti osoittavien kasvuindeksisarjojen perusteella, joissa

100 merkitsee keskimääräistä tasoa, on saatu tulokseksi, että männyn keskimääräinen kasvuindeksi Suomen eteläpuoliskossa oli vv. 1902—11 97 ja vv. 1954—58 100, kuusen vastaavasti 93 ja 90 sekä koivun 112 ja 107. Viimeksi mainitut on laskettu ottaen v. 1959 tehdyistä mittauksista 2/3:lta perusteeksi varmempien, vv. 1902—11 vähintään n. 30-vuotiaiden koivujen ja 1/3:lta sitä nuorempien, epävarmempien, vv. 1902—11 alle n. 30-vuotiaiden koivujen mittaustulokset.

Männyn ja kuusen kasvuindeksit ovat vaihdelleet paljon kuluvan vuosisadan aikana, mutta sädekasvut ovat sattuneet olemaan vuosien 1902—11 ja 1954—58 keskiarvoina hyvin samanlaisella tasolla. Indeksin 3:n suuruiset, männyllä ja kuusella vastakkaissuuntaiset erot ovat indeksin laskennan aina jommoinenkin epävarmuus huomioon otettaessa niin pienet, että niiden mukainen kasvutulosten korjaus tuskin on tässä tutkimuksessa tehtävässä vertailussa välttämätön. Lehtipuiden kasvuindeksien ero on suurempi, mutta sanottavaa virhettä vertailussa ei tehtäne jätettäessä korjaus suorittamatta, kun otetaan huomioon vuoden 1912 aivan nuoren koivu- ja leppäpuuston suuri väheneminen vuoteen 1959 mennessä. Vuoden 1912 koivun kasvutulosta ei näin meneteltäessä arvioida vertailuun ainakaan liian pieneksi.

Keskikasvu

Puuston vuotuinen kuutiokasvu keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden, ns. keskikasvu, oli v. 1912 arvioinnin tuloksena 2.2 m^3 ja v. 1959 3.8 m^3. Keskikasvu suureni siis 72.7 % ja enemmän kuin keskikuutiomäärä, jonka kohoaminen oli 51.3 %. Tätä eroa ja keskikasvun suurenemista on tarkasteltava lähemmin metsätyypeittäin ja ikäluokittain. Todettakoon vain jo, että keskikasvu mainittujen lukujen mukaan on suurentunut vajaassa puolessa vuosisadassa valtavasti, puuttumatta paljoa kaksinkertaistumisesta. Jäljempänä tarkastellaan, onko vielä näinkin suureen kohoamiseen lisäyksen mahdollisuuksia metsänhoitoa tehostamalla.

Niin kuin aiemmin on esitetty on metsätyyppien erottelussa eri arvioinneissa ollut erilaisuutta. Kun sitä on tapahtunut siirtona heikommista parempiin päin, metsätyypeille saatuja uusia keskilukuja ei voida pitää vertailuun ainakaan liian suurina. Kuitenkin keskikasvu on taulukon 15 mukaan k a i k i l l a m e t s ä t y y p e i l l ä kohonnut enemmän kuin keskikuutiomäärä. Muutamien luokkien vähäisehkön kohoamisen vastapainona metsämaan keskiluvun suureen kohoamiseen vaikuttavat mustikkatyypin ja soiden luvut.

Erityisesti on mainittava käenkaali-mustikkatyypin keskikasvun kohoaminen vain 22.2 %, samoin kuin keskikuutiomäärän kohoaminen oli ainoastaan 5.1 %. Tähän on pääsyynä metsätyypillä vielä melkoinen leppäval-

Taulukko 15. Keskikasvu metsätyypeittäin ja koko metsämaalla.
Table 15. Mean annual growth on the different forest site types and on total forest land.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Metsätyyppi tms. — *Forest site type etc.*							Metsämaa *Forest land*
		Lh + OMT	MT	VT	CT + Klm	Korvet *Spruce*	Rämeet *Pine swamps*	Ojit. suot *Drained*	
		m³/ha, kuoretta — *cu. m. incl. bark*							
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	3.6	2.7	2.0	1.1	1.8	0.5	—	2.2
	1959	4.4	4.6	2.8	1.4	3.2	2.0	—	3.8
		Lisäys 1912—1959, % — *Increase 1912—1959, per cent*							
		+22.2	+70.4	+40.0	+27.3	+77.8	+300	—	+72.7
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	4.7	4.0	2.7	2.2	2.8	2.1	3.2	3.6
		Hyväkuntoisten metsiköiden kasvu — *Growth of stands in good condition*							
		6.3	5.6	4.1	2.6	4.0 [1]	2.5 [1]	4.7	5.0

[1]) Ilman ojituksella saatavaa lisäystä — *The increase to be obtained by draining not included.*

taisten metsien ala. Sitä mukaa kun niiden ja ainakin osaksi runsaiden koivuvaltaisten metsien tilalle saadaan kuusta, tulevat sadannesluvut nousemaan. Toiseksi on mainittava puulajisuhteiden osalta, että yhä suuri suhteellisen heikkokasvuisten kuusivaltaisten metsien ja kuusipuuston määrä puolukkatyypillä vaikuttaa vähentävästi vuoden 1959 keskikasvulukuun ja sen kohoamiseen. Taulukkoon on merkitty vertailua varten hyväkuntoisten metsien kasvu, johon olisi pyrittävä.

Pohjois-Hämeen metsänhoitolautakunnan alueen yksityismetsien keskimäärään verrattuna Sahalahden—Kuhmalahden metsien keskikasvu on vähän suurempi huolimatta jälkimmäisen jonkin verran heikommasta metsätyyppijakaantumasta ja samoin jonkin verran enemmän vanhoihin metsiin kallistuvasta ikäluokkajakaantumasta. Vaikuttavimpana syynä tähän on tutkimusalueen etenkin havupuuvaltaisuuden enemmyydestä johtuva mustikkatyypin suurempi keskikuutiomäärä ja keskikasvu.

Eri puulajien metsistä keskikasvu on kohonnut enimmin, 80 %, lehtipuuvaltaisissa metsissä, enemmän kuin keskikuutiomäärä, 49 %, mikä on seurausta osaksi näiden metsien huomattavasta siirtymisestä aivan nuorista suuremman kasvun ikäluokkiin ja — leppävaltaisten metsien edelleen merkittävästä OMT:n alasta huolimatta — vajaatuottoisten metsiköiden vähenemisestä. Kuusivaltaisten metsien keskikasvun lisäys on 69 % ja myös paljon merkittävämpi kuin 45 %:n suuruinen keskikuutiomäärän lisäys. Mäntyvaltaisten metsien keskikasvu on 45 % ja keskikuutiomäärä 34 % varhempaa suurempi, joten ero ei ole edellisten suuruinen, mihin syy löytyy seuraavassa tehtävästä ikäluokittaisesta tarkastelusta.

Taulukko 16. Keskikasvu ikäluokissa pääpuulajeittain.
Table 16. Mean annual growth in age classes.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*						Keskimäärin *Average*
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	
		m³/ha, kuoretta — *cu. m. excl. bark per hectare*						
		Mäntyvaltaiset metsät — *Forests dominated by pine*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	1.4	2.6	2.4	2.0	1.7	1.2	2.2
	1959	0.8	3.8	4.1	4.1	3.2	2.1	3.2
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	1.7	3.3	3.9	3.4	2.7	1.9	3.2
		Kuusivaltaiset metsät — *Forests dominated by spruce*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	1.9	2.3	2.7	2.8	2.8	2.8	2.6
	1959	3.1	4.2	4.9	5.0	4.1	3.2	4.4
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	2.7	3.7	4.4	4.3	3.6	3.0	4.1
		Lehtipuuvaltaiset metsät — *Forests dominated by broad-leaved trees*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	1.3	2.1	2.2	2.0	(2.4)	—	2.0
	1959	2.1	3.3	4.3	3.8	(2.4)	—	3.6
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	2.1	3.3	4.0	3.7	3.4	—	3.5
		Keskimäärin kaikki metsät — *Average of all forests*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	1.4	2.4	2.5	2.4	2.4	2.2	2.2
	1959	2.0	3.8	4.5	4.6	3.6	2.6	3.8
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	2.1	3.4	4.2	4.0	3.2	2.4	3.7

Keskikasvun muutoksia i k ä l u o k i t t a i n kuvaa taulukko 16. Kaikkien metsien keskimääränä keskikasvu on ikäluokissa 41—60 ja 61—80 enimmin, 80 ja 92 %, varhempaa suurempi. Keskikuutiomäärän kohoaminen on näissä ikäluokissa 26 ja 45 %, siis paljon pienempi. Keskikasvun kohoaminen on likimäärin tällainen sekä mänty-, kuusi- että lehtipuuvaltaisissa metsissä. Se on kaikissa vähintään n. kaksi kertaa niin suuri kuin keskikuutiomäärän nousu. Sitä ei voida selittää muuten, kuin että metsien käsittely on parantunut ja varsinkin kuluvan vuosisadan alkukymmeninä vielä hyvin tavallinen, parhainta puustoa vähentävä harsintahakkuu ajan mittaan supistunut, mikä yleisenä piirteenä selvästi ilmenee I:n ja III:n valtakunnan metsien inventoinnin tuloksia keskenään verrattaessa.

Ikäluokkaan 21—40 v. luetuissa metsissä keskikasvu oli v. 1959 arvioinnin mukaan 58 % suurempi mutta keskikuutiomäärä vain 13 % suurempi kuin v. 1912 arvioinnin tuloksena. Nuorimman ikäluokan metsissä taas kasvu oli v. 1959 43 % mutta kuutiomäärä 67 % suurempi kuin v. 1912. Tällainen suhde johtui siitä, että v. 1959 tämän ikäluokan kuusivaltaisissa metsissä oli paljon kuutiomäärää kohottavaa suojuspuustoa ja mäntyvaltaiset metsät taas olivat pääosalta puolukkatyypin nuoria taimikoita.

Ikäluokittaisten keskikasvulukujen muuttumista valaisee kuva 5, jossa vertailua varten esitetään vastaavat keskikuutiomäärien muutokset. Kuvasta on jätetty pois ylispuita sisältävä nuorin ikäluokka ja vähän esiintyviä vanhoja ikäluokkia.

Taulukko 17. Ikäluokkien keskikasvut päämetsätyypeillä ja pääpuulajeittain.
Table 17. Mean annual growth in age classes on the main forest site types.

Metsätyyppi tms. *Forest site type etc.*[1])	Vuosi *Year*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*					
		—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +
		m³/ha, kuoretta — *cu. m. excl. bark per hectare*					
		Mäntyvaltaiset metsät — *Forests dominated by pine*					
MT	1912	1.8	3.2	3.1	3.0	3.7	2.2
	1959	1.6	3.6	4.8	5.1	4.5	3.1
VT	1912	1.4	2.3	2.6	2.6	2.5	2.3
	1959	0.5	4.4	4.3	3.7	3.0	2.3
		Kuusivaltaiset metsät — *Forests dominated by spruce*					
Lh + OMT	1912	2.3	4.0	4.3	3.6	4.0	—
	1959	2.7	4.7	5.1	6.1	6.3	6.1
MT	1912	2.2	2.5	3.0	3.0	3.2	3.1
	1959	3.8	4.4	5.5	5.2	4.4	3.3
		Lehtipuuvaltaiset metsät — *Forests dominated by broad-leaved trees*					
Lh + OMT	1912	1.9	3.4	3.9	3.7	—	—
	1959	2.2	3.3	4.2	3.9	—	—
MT	1912	1.4	2.3	2.5	2.4	—	—
	1959	1.8	3.3	4.1	3.7	—	—

[1]) *See Table 3.*

Sahalahden—Kuhmalahden alueessa ikäluokittaiset keskikasvuluvut ovat yleisesti jonkin verran suurempia kuin Pohjois-Hämeen alueen yksityismetsissä keskimäärin. Mainittavia poikkeuksia havaitaan vain mäntyvaltaisten metsien v. 1959 nähtävästi ylispuita vailla olleen taimikkoikäluokan sekä vanhojen lehtipuuvaltaisten metsien kohdalla.

Taulukossa 17 esitetään vielä — samoin kuin keskikuutiomäärän tarkastelussa — keskikasvu ikäluokittain mänty-, kuusi- ja lehtipuuvaltaisten metsien päämetsätyypeillä. Huolimatta metsätyyppien erottelussa tapahtuneesta siirrosta heikommista luokista parempiin päin havaitaan keskikasvun yleisesti olevan varhempaa korkeammalla tasolla. Poikkeuksena on näinkin tarkastellen mäntyvaltaisten metsien taimikkoluokka. Käenkaali-mustikkatyypillä erot ovat hyvin vähäisiä lehtipuuvaltaisissa metsissä, joissa aiemmin todettiin keskikuutiomäärän pienentyneen. Keskikasvuluvut ovat — samoin kuin keskikuutioluvut — vain mustikkatyypin vastaavien lukujen tasalla tai sitä pienempiä. Samantapaista suhdetta on osittain havaittavissa kuusivaltaisissa metsissä, kuitenkin keskikasvussa vähemmän kuin keskikuutiomäärässä. Tämä kaikki osaltaan varmistaa aiemmin — taulukoissa 7 ja 15 — todetun käenkaali-mustikkatyypin keskikuutiomäärän ja keskikasvun pienemmyyden mustikkatyyppiin verrattuna ja siis erityisesti parhaan metsämaan luokan edelleen epätyydyttävän tuotollisen tilan.

Taulukko 18. Puuston vuotuinen kokonaiskasvu.
Table 18. Total annual growth of the forests.

Vuosi *Year*	Mänty — *Pine*	Kuusi — *Spruce*	Lehtipuu- *Broad-leaved trees*	Yhteensä *Total*
	valtaiset metsät, m^3 kuoretta ja % *as dominating species, cu. m. excl. bark and per cent*			
1912	22 100	18 100	12 800	53 000
»	41.6	34.2	24.2	100
1959	31 500	46 000	11 200	88 700
»	35.5	51.9	12.6	100
	Lisäys (+) tai vähennys (—), % — *Increase (+) or decrease (—), per cent*			
	+42.5	+154.1	—12.5	+67.4

Kokonaiskasvu

Puuston vuotuinen kokonaiskasvu on kohonnut 53 000 m^3:stä v. 1912 88 700 m^3:iin v. 1959 eli 67.4 %, vaikka metsäpinta-ala on pienentynyt 760 ha ja vaikka puusto on siirtynyt kasvussa väheneviin vanhoihin ikäluokkiin päin. Kokonaiskasvun lisäys (67.4 %) on suhteellisesti paljon suurempi kuin kokonaiskuutiomäärän lisäys (46.6 %). Kun hakkuupoistoa korvaavan kasvun suuren kohoamisen rinnalla aiemmin mainitusti on tapahtunut suurta puuston kuutiomäärän lisäystä ja järeytymistä 60 v. vanhemmissa metsissä, ovat myös hakkuumahdollisuudet ja hakkuista kertyvän puun määrä ja arvo hyvin paljon varhempaa suuremmat.

Kasvun jakaantumista eri puulajien kesken ei ole tiedossa vuoden 1912 arvioinnista, mutta kylläkin sen jakaantuminen mänty-, kuusi- ja lehtipuuvaltaisten metsien kesken. Taulukossa 18 tehty vertailu osoittaa mäntyvaltaisten metsien kokonaiskasvun suurentuneen 42.5 %, johon vanhan mäntypuuston varhempaa suurempi osuus vaikuttaa pienentävästi. kuusivaltaisten metsien kasvu on varhempaan verrattuna n. 2.5-kertainen. Kohoaminen aiheutuu pääosalta kuusivaltaisten metsien sekä pinta-alan että keskikasvun suurenemisesta. Lehtipuuvaltaisten metsien pinta-ala on supistunut niin paljon, ettei niiden aiemmin havaittu keskikasvun suuri kohoaminen ole voinut peittää kokonaiskasvun vähenemistä.

Samoin kuin puuston kuutiomäärä myös sen kasvun määrä jakaantui taulukon 19 mukaan v. 1959 suuressa määrässä toisin ikäluokkiin kuin v. 1912. Niinpä kasvusta oli varhemmin 39.9 % ja myöhemmin vain 12.5 % ikäluokkien —20 ja 21—40 v. osalla. Ikäluokan 41—60 v. sadannekset eivät eronneet paljoa toisistaan, mutta 60 v. vanhemmat metsät käsittivät kokonaiskasvusta varhemmin 33.5 % ja myöhemmin 58.9 %. Kasvu lisäsi näin entistä enemmän vanhemman ja samalla järeämmän puuston arvoa. Tällainen kasvun jakaantuman muutos oli huomattavin mäntyvaltaisissa

Taulukko 19. Kokonaiskasvun jakaantuminen ikäluokkiin.
Table 19. Distribution of the total growth into age classes.

Alue *Area*	Vuosi *Year*	Vallitseva puulaji *Dominating species of tree*	Ikäluokka, v. — *Age class, years*						Yhteensä *Total*
			—20	21—40	41—60	61—80	81—100	101 +	
			Kokonaiskasvusta, % — *Per cent of the total growth*						
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Mänty	6.1	34.0	31.8	21.7	4.9	1.5	100
	1959	*Pine*	1.7	9.3	24.5	34.1	19.3	11.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	3	11	32	33	16	5	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Kuusi	4.5	16.6	23.8	35.4	13.3	6.4	100
	1959	*Spruce*	4.2	8.5	24.2	42.1	14.5	6.5	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	1	7	35	39	14	4	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Lehtipuut	11.2	55.2	21.8	9.7	1.9	0.2	100
	1959	*Broad-leaved trees*	2.3	13.3	56.8	26.1	1.4	0.1	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	Koivu—*Birch*	4	28	44	21	3	0.0	100
Sahalahti—Kuhmalahti	1912	Kaikki — *All*	6.8	33.1	26.6	23.5	7.1	2.9	100
	1959	»	3.1	9.4	28.6	37.1	14.5	7.3	100
Pohj.-Hämeen mhlk.	1952	»	2.2	10.2	34.9	35.4	13.2	4.1	100

metsissä. Kasvun jakaantuminen ikäluokkiin kallistui vanhoihin ikäluokkiin päin sekä kaikkien puulajien metsissä yhteisesti että myös erikseen enemmän kuin Pohjois-Hämeen yksityismetsissä keskimäärin. Ero oli pienin lehtipuuvaltaisten ja suurin mäntyvaltaisten metsien osalla.

Metsien metsänhoidollinen tila ja käsittely

Vuoden 1912 arviointiin ei sisältynyt metsien metsänhoidollisen tilan ja käsittelyn selvittelyä, mikä v. 1959 oli arvioinnin keskeisiä tehtäviä. Tässä suhteessa ei siis voida suorittaa vertailua ja kehityksen tarkastelua. Katsaus vuoden 1959 tuloksiin on kuitenkin toiselta kannalta merkityksekäs. Kun metsien puustossa on tapahtunut erittäin suurta ja suotuisaa muutosta, herää kysymys onko metsien metsänhoidollisessa tilassa vielä siinä määrin puutteellisuuksia, että niitä korjaamalla voidaan odottaa todetun edullisen kehityksen jatkoa siihen tapaan kuin taulukon 15 keskiluvut viittaavat. Tässä mielessä tehdään seuraavassa lyhyeksi supistettu katsaus.

Lähtökohdaksi esitetään taulukossa 20 metsien jakaantuminen k e h i t y s l u o k k i i n, joiden käsitteet pääpiirteissään selitetään taulukon alla. Kaikkien puulajien metsissä yhteisesti on yleisimpänä kehitysluokkana varsinainen harvennusmetsikkö mutta miltei yhtä yleisenä väljennysmetsikkö. Myös uudistusmetsiköiden sadannes, jossa hyvin merkittävänä osana ovat vajaatuottoiset metsiköt, on hyvin huomattava. Niukat ovat

Taulukko 20. Metsien jakaantuminen kehitysluokkiin.
Table 20. Division of the forests according to development stage.

Vallitseva puulaji *Dominating tree species*	Kehitysluokka [1]) — *Development stage*							Yhteensä *Total*
	Taimikko *Seedling stand*	Nuoreikko *Thinning stand, sapling*	Varsinainen harvennusmetsikkö *Thinning stand, ordinary*	Väljennysmetsikkö *Thinning stand, accretion*	Uudistusmetsikkö *Mature for regeneration*	Uudistusala *Regeneration area*	Paljas ala *Clear areas*	
	Metsämaan alasta, % — *Per cent of the area of forest land*							
Mänty — *Pine* ..	7.0	5.3	28.0	32.1	17.9	9.7	—	100
Kuusi — *Spruce* .	6.8	7.7	30.3	24.8	26.5	3.9	—	100
Koivu — *Birch* ..	3.6*)	8.4	51.8	27.2	6.6	2.4	—	100
Leppä+Haapa — *Alder and Aspen*	13.0*)	62.2	15.4	4.1	4.0	1.3	—	100
Kaikki — *All*	6.6	8.3	30.4	26.9	19.8	6.7	1.3	100

*) Yleisesti vesakkoja. — *Generally thickets of sprouts.*

[1]) Määritetty pääpiirtein seuraavasti:

Taimikko: rinnankork. läpimitta yleensä enintään 5 cm, harvennuspuu tavallisesti käyttöä vailla.

Nuoreikko (riukupuusto): edellistä metsätyypin puitteissa vanhempaa ja kookkaampaa puustoa, rinnankork. läpimitta yleensä enintään 10—12 cm; harvennuspuu pienikokoista polttopuuta, osaksi tyvipölkyistä ainespinotavaraa.

Harvennusmetsikkö: edellistä metsätyypin puitteissa vanhempaa ja kookkaampaa puustoa; harvennuspuu erikokoista halkopuuta, ainespinopuuta ja vaihtelevasti yleensä pienikokoisia tukkipuita.

Väljennysmetsikkö: edellistä metsätyypin puitteissa vanhempaa ja kookkaampaa, voimakkaammin, väljentäen, harvennettavaa puustoa; poistopuusta halko- ja ainespinopuuta sekä tavallisesti huomattavassa määrässä myös tukkipuita.

Uudistusmetsikkö: uudistuskypsyyden saavuttanutta uudistushakkuulla käsiteltävää puustoa; tähän liittyy tavallaan vajaatuottoisia nuorempia metsiköitä.

Uudistusala: uudistus on jossakin vaiheessaan tapahtumassa, mutta ala ei ole vielä taimikoksi saakka taimettunut.

taimikkojen ja myös nuoreikkojen osuudet, joita alikasvokset aiemman esityksen mukaan jonkin verran lisäävät. Sellaisetkaan alat, joilla uudistus on menossa, eivät supistu aivan vähään.

Tarkasteltaessa erikseen eri puulajien metsiä havaitaan erilaisuutta. Mänty- ja kuusivaltaisissa metsissä pääpaino on yhteisesti harvennus- ja väljennysmetsiköiden kohdalla, kuusivaltaisissa edelliset ja mäntyvaltaisissa jälkimmäiset voitolla. Myöskään usein vaikeasti täsmälleen toisistaan erotettavien uudistusmetsiköiden ja uudistusalojen yhteisessä määrässä ei ole sanottavaa eroa. Koivuvaltaisissa metsissä varsinaisilla harvennusmetsiköillä on hyvin vahva valtasija ja myös väljennysmetsiköitä runsaasti. Leppä- ja haapavaltaisissa — pääasiallisesti edellisiä käsittävissä — metsissä nuoreikkoluokka on ylivoimaisesti suurin. Vähäalaiset »taimikot» ovat lehtipuuvaltaisissa metsissä yleisesti vesakoita. Etenkin havupuuvaltaisten metsiköiden huomattavan suuri uudistusmetsiköiden ja uudistusalojen määrä merkitsee lähiaikana taimikkoikäluokan täyttymistä, mikäli

uudistusta metsien käsittelyn edellyttämästi suoritetaan. Sitä suurentaa ja jouduttaa luokkaan monesti varhaisemmasta kehitysvaiheestaan huolimatta verrattava vajaatuottoisten, etenkin parhaiden maiden runsaitten leppävaltaisten metsien metsän viljelyin tapahtuva uudistaminen.

Metsien metsänhoidollisen tilan arvioimisessa ryhmitys oli III:ssa valtakunnan metsien inventoinnissa pääasiallisesti Kalelan ehdotuksen mukaisena käytetyn ryhmityksen ja Sarvaksen myöhemmän ehdotuksen perusteella tehtynä yhdistelmänä seuraavanlainen.

Hyvä: metsikön muodostaa nykymetsiä kohtuullisesti arvostellen alkuperäisen puuston paras, kasvukykyisin ja arvokkain osa määrältään riittävänä ja sopivan tasatiheänä, kasvuisana ja kasvupaikalle taloudellisesti soveliaana, taikka metsikön uudistushakkuu on johtanut tai ilmeisesti on johtamassa kunnollisen taimikon nousemiseen.

Tyydyttävä: metsikkö ei täytä edellisessä mainittuja vaatimuksia niin täydellisesti, että sille voitaisiin antaa merkintä »hyvä», mutta se täyttää ne nykymetsiä kohtuullisesti arvostellen tyydyttävästi.

Välttävä: metsikön puuntuotto on puuston puutteellisen kunnon takia olennaisesti »tyydyttävää» heikompi, mutta metsikkö on kuitenkin vielä kehittämiskelpoinen (epäedullisen puulajin ollessa kysymyksessä sen kasvattaminen edullisempiin mittoihin sopivaa ja tarpeellista).

Hoitotehtävä viivästynyt: metsikössä tarpeellinen hoitotehtävä on jäänyt suorittamatta siinä määrin, että puuston kehitys siitä selvästi kärsii, mutta suorittamalla se saadaan metsikkö kunnolliseksi, edellisiin alaryhmiin — usein heti »hyvään» — verrattavaksi.

Huono: metsikköä ei voida arvioida enää kehittämiskelpoiseksi eikä se tarjoa mahdollisuuksia luontaiseen uudistamiseenkaan (jos luontaiseen uudistamiseen on riittävästi kasvupaikalla edullista puulajia sekapuuna, metsikkö luetaan »välttäväksi»), mutta puuston taloudellinen arvo voidaan arvioida kyseessä olevissa menekkioloissa niin suureksi, että hakkuutulo todennäköisesti ainakin riittää peittämään metsän viljelyn kulut.

Hyvin huono: kehitettäväksi kelvoton puusto ei voi peittää hakkuutulolla metsän viljelyn kuluja.

Metsien metsänhoidollinen tila ei ole taulukon 21 mukaan ensinkään sellainen, että se viittaisi metsänhoidolla saavutettavaan metsien tuottavuuden korkeaan tasoon. Metsänhoidollisessa tilassa on päinvastoin hyvin paljon parantamisen tarvetta. Ryhmät »hyvä» ja »tyydyttävä» eivät yhteisestikään käsitä aivan täyttä puolta metsien alasta, mutta niihin on verraten helposti saatavissa merkittävää lisäystä suorittamalla tarvittava toimenpide niissä metsiköissä, joissa välttämätön hoitotehtävä on pahoin viivästynyt. Yhdistettäessä kaikkiin edellisiin metsänhoidollisen tilan puolesta »välttäviksi» arvioidut metsiköt käsittävät kuitenkin kehittämiskelpoisiksi arvioidut metsät yhteisesti 84.9 % metsämaan alasta. Metsänhoidollisesti »huonot» ja »hyvin huonot», yhteisesti kehittämiskelvottomat eli vajaatuottoiset metsiköt käsittävät loppuosan, 15.1 %, metsämaan alasta.

Mänty- ja kuusivaltaisten metsien kesken metsänhoidollisessa tilassa ei ole suurta eroa. Koivuvaltaisissa »hyvien» ja »tyydyttävien» osuus on paljon

Taulukko 21. Metsien metsänhoidollinen tila v. 1959.
Table 21. Silvicultural condition of the forests in 1959.

Vallitseva puulaji Kehitysluokka *Dominating tree species Development stage*	Hyvä *Good* 1.	Tyydyttävä *Satisfactory* 2.	Vältävä *Fair* 3.	Hoitotehtävä viivästynyt *Silvicult. measure delayed* 4.	Huono *Poor* 5.	Hyvin huono *Very poor* 6.	Yhteensä *Total* 7.	5 + 6 = Kehittämiskelvottomia 5 + 6 = *Incapable for development*
	Metsämaan alasta, % — *Per cent of the area of forest land*							
Mänty — *Pine*	15.4	37.1	23.6	16.1	6.5	1.3	100	7.8
Kuusi — *Spruce*	14.7	38.8	17.3	18.8	9.1	1.3	100	10.4
Koivu — *Birch*	8.4	22.7	17.1	14.0	28.4	9.4	100	37.8
Leppä + Haapa — *Alder + Aspen*	2.1	1.7	3.4	9.5	22.2	61.1	100	83.3
Kaikkiaan — *In all*	13.7	34.6	19.1	17.5	10.2	4.9	100	15.1
1. Taimikot — *Seedling stage*	22.6	40.1	13.9	13.5	1.6	8.3	100	9.9
2. Nuoreikot — *Sapling stage*	8.7	19.6	17.2	25.4	7.3	21.8	100	29.1
3. Varsin. harvennusmetsiköt — *Ordinary thinning stage*	10.4	33.0	21.2	18.3	13.7	3.4	100	17.1
4. Väljennysmetsiköt — *Accretion stage*	17.8	42.9	20.4	9.6	8.8	0.5	100	9.3
5. Uudistusmetsiköt — *Stands mature for regeneration*	12.9	33.8	20.2	16.8	14.4	1.9	100	16.3
6. Uudistusalat — *Regeneration areas*	13.3	30.7	11.9	39.5	2.3	2.3	100	4.6

Sarakkeet 5 + 6 = Kehittämiskelvottomat = vajaatuottoiset, pääsyy
The columns 5 + 6 = Incapable for development = deficient in production, the main fault

Kehitysluokka *Development stage*	Harva, aukkoinen, vikainen tms. *Sparse, openings, defects etc.*	Kasvupaikalla epätaloudellinen puulaji *For the site uneconomical tree species*	Harsinnalla pilattu *Spoiled by unskillful selection*	Välttämätön jälkitoimenpide suorittamatta *Additional measures neglected*	Yhteensä *Total*
1. Taimikot	2.7	7.2	—	—	9.9 %
2. Nuoreikot	3.3	23.4	2.4	—	29.1 »
3. Varsin. harvennusmetsiköt	5.4	6.8	4.9	—	17.1 »
4. Väljennysmetsiköt	2.8	3.9	2.6	—	9.3 »
5. Uudistusmetsiköt	2.1	8.3	5.9	—	16.3 »
6. Uudistus- ja paljaat alat	2.0	1.0	1.3	1.6	5.9 »
Kaikki — *All*	3.2	7.2	3.6	1.1	15.1 »

pienempi ja kehittämiskelvottomien osuus paljon suurempi kuin havupuuvaltaisissa metsissä. Leppä- ja haapavaltaiset metsät, jotka aiemmin mainitusti pääasiallisesti kuuluvat ensiksi mainittuihin, ovat yli 4/5:lta

kehittämiskelvottomia, vajaatuottoisia. Huomattavana etuna on merkittävä, että havupuuvaltaisten metsien metsänhoidollinen tila on keskimäärin paljon parempi kuin koivuvaltaisten ja näiden vuorostaan paljon parempi kuin leppä- ja haapavaltaisten.

Kehitysluokkien kesken havaitaan metsänhoidollisessa tilassa huomattavaa eroa. Paras se on keskimäärin taimikkojen luokassa, jossa kehittämiskelvottomat ovat yleisesti luokkaan luettuja lepän ja koivun vesakkoja. Nuoreikkojen keskimäärin heikkoon tilaan vaikuttavat pääosalta tämän luokan suhteellisesti runsaat leppävaltaiset metsät, mutta myös muiden puulajien metsissä on tarpeellinen käsittely suuressa määrässä jäänyt suorittamatta hakkuutuloksen vähäisen arvon takia. Varsinaisten harvennusmetsiköiden tila on huomattavasti parempi, joskin sen keskimäärää vielä painavat heikompaan suuntaan samat syyt kuin nuoreikkoluokassa. Väljennysmetsiköissä näiden syiden heikontava vaikutus on paljon vähäisempi ja tila sen johdosta hyvin huomattavasti parempi. Uudistusmetsiköiden keskimääräiseen tilaan vaikuttaa heikentävästi luokkaan luettujen uudistettavien vajaatuottoisten metsiköiden huomattava määrä. Uudistusalojen tilaan aiheutuu merkittävää heikkoutta tarvittavan toimenpiteen viivästymisestä.

Kehityskelvottomuuden eli vajaatuottoisuuden pääsyynä on yleisimmin kasvupaikalla epätaloudellinen puulaji, leppä ja osaksi koivu sekä puolukkatyypin mailla merkittävässä määrässä puuston huomattavan yleinen kuusivaltaisuus. Puuston harvuus, aukkoisuus ja vikaisuus on ryhmänä likimäärin samassa määrässä esiintyvä syy kuin puuston pilaaminen vahvalla harsinnalla. Uudistusaloilla syynä on usein, niin kuin aiemmin mainittiin, tarvittavan toimenpiteen viivästyminen, mikä yleisesti on ollut välttämättömän jälkitoimenpiteen jääminen suorittamatta.

Metsien metsänhoidollisessa tilassa on siis hyvin paljon korjattavaa, mutta ennen kuin sen mukaisesti tehdään päätelmiä metsävarojen parantamisen ja metsien puuntuoton edelleen kohottamisen mahdollisuuksista tarkastellaan taulukon 22 perusteella, kuinka metsiä on käsitelty vuoden 1959 arviointia edeltäneenä n. 10-vuotiskautena ja minkälainen käsittely olisi oleva n. 10 vuodeksi arvioituna lähiaikana.

Miltei puolella metsäalasta ei ole suoritettu sellaista toimenpidettä, joka arvioinnissa olisi voitu todeta. Jonkin puun hakkuu joistakin kohdista tietenkään ei voi olla aina havaittavissa, mutta se on myös ollut metsän käsittelynä merkityksetöntä. 10-vuotiskausi on niin pitkä aika, että sen kuluessa Sahalahden—Kuhmalahden kaltaisilla kasvullisilla metsämailla useimmiten jokin toimenpide käy tarpeelliseksi. Niinpä arvioinnissa vain 12 % metsämaan alasta on katsottu sellaiseksi, jolla toimenpide n. 10-vuotisena lähiaikana ei olisi tarpeen. Metsien käsittely olisi siis oleva hyvin paljon intensiivisempää kuin se on ollut.

Taulukko 22. Arviointia edeltäneenä n. 10-vuotiskautena suoritetut ja alkavana n. 10-vuotiskautena suoritettavaksi ehdotetut toimenpiteet.

Table 22. Measures carried out during the 10-year period before the survey and those estimated to be carried out during about the 10-year period after the survey.

1. Suoritettu. — *Carried out.*

Vallitseva puulaji *Dominating tree species*	Kylvö tai istutus *Seeding or planting*	Taimiston hoito *Tending of seedling stand*	Nuoreikon harvennus *Thinning of sapling stand*	Varsinainen harvennus *Ordinary thinning*	Väljennyshakkuu *Accretion cutting*	Uudistushakkuu *Regeneration cutting*	Harsinnan luonteinen hakkuu *Selection cutting*	Ei mitään suoritettu *No measure carried out*	Yhteensä *Total*
	Metsämaan alasta, % — *Per cent of the area of forest land*								
Mänty — *Pine* ..	3.6	1.2	1.0	14.2	12.0	9.5	15.8	42.7	100
Kuusi — *Spruce* .	0.4	2.4	1.4	15.6	11.2	5.9	18.6	44.5	100
Koivu — *Birch* ..	—	0.3	1.7	12.4	3.9	2.8	24.9	54.0	100
Leppä t. Haapa— *Alder or Aspen*	0.9	—	1.8	2.4	0.7	1.4	13.3	79.5	100
Paljaat alat — *Clear areas* ...	3.6	—	—	—	—	49.9	—	46.5	100
Kaikki — *All*	1.9	1.6	1.2	14.0	10.2	8.0	17.5	45.6	100

2. Ehdotettu suoritettavaksi. — *Estimated to be carried out.*

Vallitseva puulaji *Dominating tree species*	Kylvö tai istutus *Seeding or planting*	Taimikon perkaus *Cleaning of seedling stand*	Nuoreikon harvennus *Thinning of sapling stand*	Päällis- ja ylispuiden poisto *Removal of overwood*	Varsinainen harvennushakkuu *Ordinary thinning*	Väljennyshakkuu *Accretion cutting*	Uudistushakkuu *Regeneration cutting*	Kunnostusharvennus *Improvement thinning*	Ei välttämätöntä toimenpidettä *No measure necessary*
	Metsämaan alasta, % — *Per cent of the area of forest land*								
Mänty — *Pine* ..	12.2	2.7	3.2	5.6	15.5	18.0	22.8	8.9	16.3
Kuusi — *Spruce* .	12.2	2.5	5.0	11.1	18.4	11.9	28.6	13.0	10.6
Koivu — *Birch* ..	43.8	0.7	4.6	1.6	19.0	10.3	40.3	12.5	5.9
Leppä t. Haapa— *Alder or Aspen*	92.8	—	2.2	2.1	2.4	1.0	89.5	—	0.8
Uud.- ja paljaat alat — *Regener. and clear areas*	92.2	—	—	—	—	—	—	—	1.6
Kaikki — *All*	19.5	2.3	4.0	7.4	16.4	13.6	28.7	10.6	12.0

Metsien käsittely hakkuilla on ollut jäljistä päätellen vielä hyvin merkittävältä osalta hakkuutapana tuomitun joskin varhempaa lievemmän harsinnan luonteista, mikä yleensä heikentää metsien puustoa ja erityisesti

sen laatua ja tuottavuutta. Uudistushakkuut ovat käsittäneet vajaan kolmanneksen siitä kuin tulevana lähiaikana on arvioitu sopivaksi. Kuitenkin on huomattava, että lisääntyminen on luonnollinen jo metsien 10-vuotisenkin vanhenemisen johdosta ja että n. puolet suoritettaviksi arvioiduista uudistushakkuista on vajaatuottoisten metsien uudistamista. Vielä on korostettava, että uudistushakkuu monessa tapauksessa on tarkoitettu lähi 10-vuotiskautena suojuspuuhakkuuna aloitettavaksi ja myöhemmin jatkettavaksi. Kaikki tämä on huomattava uudistushakkuiden suuren sadanneksen arvostelussa. Uudistushakkuihin, etenkin vajaatuottoisten metsiköiden osalta, liittyy pääosa kylvön ja istutuksen yhteisesti suuresta alasta, joten se uudistushakkuiden mukaisesti venyy 10-vuotiskautta pitemmälle ajalle. Kuitenkin metsän viljelyn ala olisi oleva varhempaa paljon suurempi.

Menneen ajan kasvatuksellisen käsittelyn puutteellisuuksiin viittaa kunnostusharvennuksen merkittävä osuus, jolla suunnittelemattoman kasvatushakkuun jäljiltä epätasainen metsikkö olisi parannettava. Varsinaisten harvennushakkuiden ja väljennyshakkuiden tarve ei ole paljoa varhempaa suurempi, mutta niiden suoritustavassa on yleisesti parantamisen varaa. Huomattavassa määrässä edistettäisiin etenkin nuoreikkojen ja taimikoiden kehitystä sitä haittaavien päällis- ja ylispuiden poistamisella. Merkittävältä osalta lepiköitä käsittävien nuoreikkojen harvennuksen liian vähäinen suoritus on ymmärrettävissä näiden pientä puuta antavien hakkuiden vähäarvoisen hakkuukertymän valossa.

Metsien viime 10-vuotiskauden käsittely ei siis ole ollut likimainkaan tyydyttävässä määrässä metsien metsänhoidollista tilaa parantavaa käsittelyä. Se on poikennut paljon arvioidusta käsittelyn tarpeesta ja myös laadusta. Aivan viime vuosina siinä on kuitenkin ollut havaittavissa muutosta, johon on vaikuttanut lisääntyvä metsänhoidon harrastus sekä puun kuljetusta helpottava maanteiden parantaminen ja metsäautoteiden rakentaminen. Tarkastelu viittaa siihen, että suunnitellulla käsittelyllä voidaan paljon parantaa metsien metsänhoidollista tilaa ja tuotollista kuntoa ja kohottaa niiden tuottavuutta sekä taulukon 15 osoittamana kasvun lisääntymisenä että tuotettavan puun puulajeittaisen koostumuksen ja laadun parantamisena.

Yhdistelmä

Sahalahden ja Kuhmalahden pitäjien v. 1959 yhteisesti 23 350 ha:n suuruisella, miltei yksinomaan maatilametsiä ja pääasiallisesti keskikokoisia maatilametsälöitä käsittävällä alueella on v. 1912 ja uudelleen v. 1959 suoritettujen koearviointien mukaan tapahtunut n. puolen vuosisadan aikana yllättävää metsien puuston kehitystä.

Metsien puulajivaltaisuus on muuttunut hyvin paljon. Mäntyvaltaisten metsien osuus metsämaan alasta on pysynyt miltei ennallaan mutta siirtynyt entistä enemmän keskinkertaisten ja sitä heikompien metsämaiden, ns. mäntymaiden puolelle. Kuusivaltaisten metsien osuus on suurentunut puolella varhemmasta määrästään lehtipuuvaltaisten metsien kustannuksella, yleensä hyvänlaatuisilla ns. kuusimetsämailla, mutta säilynyt suuressa määrässä myös puolukkatyypillä. Viimeksi mainittua korjaten ja lehtipuu-, erityisesti parhaiden maiden leppävaltaisten metsien alaa vähentäen puulajivaltaisuutta voidaan edelleen kehittää edullisemmaksi.

Metsien ikäluokkasuhteissa on tapahtunut hyvin huomattavaa siirtymistä vanhoihin ikäluokkiin päin, enimmin mäntyvaltaisissa metsissä. Nuorimpia ikäluokkia on normaaliksi oletettua määrää paljon vähemmän, mitä kuitenkin jonkin verran lieventävät tyydyttävän tiheät kuusialikasvokset. Keski-iän alkuosasta lähtien ikäluokat ylittävät normaaliksi oletetut määrät. Ikäluokkasuhteiden kehityksen mukaisesti metsien käsittely on siirtyvä varhemmin miltei kokonaan harvennusasteelta suuressa määrässä uudistushakkuita kohti.

Puuston kuutiomäärä on suurentunut arviointien välisenä aikana hyvin paljon.

Keskikuutiomäärä kohosi 67.2 m³:stä v. 1912 101.7 m³:iin v. 1959, siis 51.3 %. Se on suurentunut kaikilla metsätyypeillä mutta lehtipuuvaltaisten, erityisesti leppävaltaisten metsien huomattavan osuuden takia vain vähän parhailla metsämailla, joilla lisäämisen tarve on suurin. Keskikuutiomäärä oli v. 1959 kaikissa ikäluokissa — vain suuresti supistunutta mäntyvaltaisten metsien ja pääosalta leppää käsittävien lehtipuuvaltaisten metsien nuorinta ikäluokkaa lukuun ottamatta — huomattavasti ja yleensä paljon suurempi kuin v. 1912.

Kokonaiskuutiomäärä suureni metsäalan 760 ha käsittävästä pienenemisestä huolimatta 1 620 000 m³:stä v. 1912 2 375 000 m³:iin v. 1959. Lisäys oli hyvin suuri, 85.9 %, kuusen osalla, myös männyn osalla 53.7 %. Koivun osalla tapahtui pieni, 3.6 %:n, väheneminen mutta erityisesti lepän osalla suuri, 53.6 %:n väheneminen. Havupuuston osalla tapahtunut valtava muutos merkitsee metsätalouden harjoittamisen kokonaan toisenlaisia mahdollisuuksia varhempaan verrattuna. Puuston kokonaiskuutiomäärän ikäluokittainen rakenne on muuttunut suuresti nuorista ikäluokista vanhempia ikäluokkia kohti. Puuston läpimittaluokittaisessa rakenteessa on tapahtunut suurta muutosta edulliseen suuntaan pienpuuston vähenemisenä ja järeän puuston lisääntymisenä.

Puiden lukumäärällinen järeyssuhde on muuttunut siten, että rinnankorkeudelta enintään 15 cm läpimittaisten puiden lukumäärä väheni huomattavasti mutta sitä suurempien puiden lisääntyi miltei kaksinkertaiseksi,

yli 20 cm läpimittaisten miltei kolminkertaiseksi. Eri puulajien osalla muutoksen suuruudessa on ollut jonkin verran eroavuutta.

Puuston kasvu on suurentunut vielä enemmän kuin kuutiomäärä. Keskimäärin metsämaan hehtaaria kohden laskettu, ns. keskikasvu oli v. 1912 arvioinnin tuloksena 2.2 m^3 ja v. 1959 3.8 m^3, joten lisäys oli 72.7 %. Kohoamiseen vaikutti vähentävästi käenkaali-mustikkatyypin keskikasvun lisääntyminen vain 22.2 %, mihin pääsyynä oli melkoinen leppävaltaisten metsien ala. Puolukkatyypillä vaikutti keskikasvun kohoamiseen hidastavasti sen suhteellisesti suuri kuusivaltaisten metsien määrä. Keskikasvu kohosi kaikissa ikäluokissa ja lisäys oli suurin 41—80-vuotiaissa metsissä, vähintään n. kaksi kertaa niin suuri kuin kuutiomäärän lisäys.

Kokonaiskasvu on suurentunut 53 000 m^3:stä v. 1912 88 700 m^3:iin v. 1959 eli 67.4 %, vaikka metsäpinta-ala on pienentynyt 760 ha ja vaikka puusto on siirtynyt kasvussa väheneviin vanhoihin ikäluokkiin päin. Mäntyvaltaisten metsien kasvu on kohonnut varhemmasta 42.5 % ja kuusivaltaisten n. 2.5-kertaiseksi, mutta lehtipuuvaltaisten pienentynyt niiden alan suuren vähenemisen johdosta. Samoin kuin kuutiomäärä myös kasvu on siirtynyt entistä enemmän keski-iän ja vanhojen ikäluokkien osalle.

Metsien metsänhoidollisen tilan ja käsittelyn selvittelyä ei sisältynyt vuoden 1912 arviointiin, mutta vuoden 1959 arvioinnissa se oli keskeisiä tehtäviä.

Metsissä oli pääpaino harvennus- ja väljennysmetsiköiden osalla ja myös uudistusmetsiköitä oli huomattavan paljon. Niukkoja olivat taimikkojen ja nuoreikkojen — leppävaltaisia lukuun ottamatta — osuudet, joita kuitenkin kuusialikasvokset jonkin verran lisäävät.

Metsänhoidollisessa tilassa oli hyvin paljon parantamisen varaa. Ryhmät »hyvä» ja »tyydyttävä» eivät v. 1959 yhteisestikään käsittäneet täyttä puolta metsäalasta, mutta merkittävää lisäystä on saatavissa suorittamalla tarvittava toimenpide sellaisissa metsiköissä, joissa hoitotehtävä oli pahoin viivästynyt. Kaikki edelliset yhdessä tilaltaan »välttäviksi» arvioitujen kanssa, ns. kehittämiskelpoiset metsät, käsittivät metsäalasta 84.9 % ja kehitettäväksi kelpaamattomat eli ns. vajaatuottoiset 15.1 %.

Vuoden 1959 arviointia edeltäneenä n. 10-vuotiskautena lähes puolet metsäalasta oli todennäköisesti jäänyt kaikkea käsittelyä vaille. Ala oli ilmeisesti aivan liian suuri, koska arviointia seuraavana n. 10-vuotiskautena vain 12 % metsäalasta katsottiin sellaiseksi, jolla toimenpide ei olisi tarpeen. Harsinnan luonteiset, metsänhoidon kannalta yleensä tuomitut hakkuut olivat vielä olleet verraten yleisiä. Etenkin nuoreikkojen harvennus sekä väljennyshakkuut katsottiin uutena n. 10-vuotiskautena jonkin verran ja uudistushakkuut — niihin liittyvine metsän viljelyineen — paljon suuremmassa määrässä tarpeellisiksi kuin niitä oli suoritettu. Aivan viime vuosina metsien käsittelyssä on tapahtunut hyvää kehitystä, mihin ovat

vaikuttaneet kasvava metsänhoidon harrastus sekä puun kuljetusta helpottavat maantien parannukset ja metsäautoteiden rakentamiset.

Metsien metsänhoidollisen tilan ja käsittelyn puutteellisuudet viittaavat siihen, että metsien tuottavuus, jossa vuodesta 1912 vuoteen 1959 on todettu tapahtuneen erittäin suurta paranemista, on metsien kunnostamista ja hoitoa tehostamalla edelleen paljon lisättävissä. Kun keskikasvu oli v. 1912 2.2 ja v. 1959 3.8 m^3/ha, merkitsisi keskikasvun kohoaminen vuoden 1959 määrästä edelleen 0.6 m^3:llä keskikasvua 4.4 m^3/ha, joka olisi kaksinkertainen vuoden 1912 keskikasvuun verrattuna.

SEMICENTENNIAL DEVELOPMENT OF PRIVATE FORESTS IN THE EXPERIMENTAL SURVEY COUNTIES OF SAHALAHTI — KUHMALAHTI

SUMMARY

In the year 1912, an experimental forest survey was made of two Finnish counties, Sahalahti and Kuhmalahti, comprising 30 600 hectares of land mainly in private ownership. (Figs. 1 and 2). The purpose of this survey was that of gathering information on the condition of private forests, and the testing and development of methods for the expected survey of the private forests of the whole country. On the initiative of the Finnish Forestry Association Tapio, established for the promotion of private forestry, the field work was initiated under the leadership of Werner Cajanus, after whose death the author of this publication completed the investigation on behalf of the Society of Forestry in Finland.

The survey was carried out as a continuous line survey, in which parallel lines were run at 500-metre intervals. Inside 10-metre-wide survey lines, all trees higher than 1.3 m. were calipered at breast height, separately for different forest site types, and the necessary samples of tree height, bark thickness and radial growth etc. measured. In the calculations of cubic volume, there were employed local tree volume tables constructed particularly for the present purpose, and the growth was estimated by means of a growth per cent method, factors taken into consideration here being the growth per cent of basal area at breast height, and the growth per cent of form-height, the latter based on the tree height and the growth in height. The reliability of the results was determined by utilisation of the methods of probability calculation.

In the year 1959, a new survey was carried out. As an outstanding opportunity was then offered to get an idea of the semicentennial development of a private forest region which is mainly comprised of medium-sized agricultural holdings. As the survey lines for 1912 had been accurately located on the map, and the methods then applied were known in detail, it was possible to achieve from the new survey results which were comparable with the earlier data. However, to reduce the expenditure entailed in a continuous line survey, the new survey was carried out by means of circular sample plots 3 ares in size (3 ares for dbh. 10 + cm and 1 are for dbh. less than 10 cm), and located at 300-metre intervals along survey lines. The probability calculation showed that this difference in survey method did not impair the reliability of the comparison.

In 1912, the forest land covered 78.8 $\pm$ 0.66 % of the total land area, while in 1959, in consequence of new agricultural cultivations, road construction etc., the corresponding percentage was 76.3 (Table 1). As regards the distribution of forest land into site classes, certain differences could be noticed between the two surveys, but these were principally due to the change in the general concept of forest site types, and to the drainage of swamps (Table 2).

The relations of tree species in the forests had undergone similar changes, as is shown by the National forest inventory for the forests of the southern half of Finland in general. Pine-dominated forests had maintained their earlier proportion of forest land, but they had concentrated more and more on forest sites where the pine is more productive than the other tree species. The spruce-dominated forests had spread appreciably on sites where the spruce is the most productive of the tree species. The forests dominated by birch had lost much ground, and this was also true of the limited, unimportant forests dominated by alder and, very rarely, aspen. As a whole, development of the tree species relations has been very favourable, although there still exists a need for further improvement (Tables 3 and 4; Fig. 3).

As for the age relations of the forests, a considerable shift had taken place towards old age classes. The extent of the change varied in pine, spruce and birch-dominated forests. This is illustrated by Fig. 4, which also shows an approximate normal distribution, based for pine and spruce-dominated forests on an average rotation of 90 years, and for birch-dominated forests on a rotation of 80 years, the regeneration period being included in each instance (Tables 5 and 6).

In 1912, the mean cubic volume of the growing stock was 67.2 ± 1.03 cu. m., and in 1959 101.7 ± 1.1 cu. m., including bark, per ha., the increase thus being 51.3 %. An increase could be noticed on all forest site types, although to different extents; a partial explanation of this is the change in the general notion regarding forest site types, as mentioned earlier (Table 7). The mean volume was considerably higher in all age classes, and particularly so in the most productive age classes, but to different extents in pine, spruce and hardwood-dominated forests. The exceptionally great difference in the youngest age class of the spruce-dominated forests was mainly due to the leaving of mature trees in accordance with the shelterwood method (Tables 8 and 9, main forest site types Table 9, and Fig. 5).

Total cubic volume increased from 1 620 000 cu. m. in 1912 to 2 375 000 cu. m. in 1959 i. e., by 46.6 %, despite the reduction of 760 ha. in the forest area. The spruce growing stock increased by 85.9 %, the pine by 53.7 %, while the birch maintained its earlier volume, despite the 57.1 % decrease in the area of birch-dominated forests (Tables 10 and 11). The age-class structure of the growing stock changed materially towards older classes, but with substantial variations in pine, spruce and hardwood-dominated forests (Table 12). In the diameter relations of the growing stock, considerable progress had been made in a favourable direction, as indicated by the reduction in small-sized dimensions, and the corresponding increase in large-sized (Table 13). A similar large-scale change could be noticed in the distribution of the number of stems into dbh. groups; the number of stems over 20 cm. in dbh. had almost trebled (Table 13).

The comparison of growth figures was initiated by a study of whether the main growth factor, that of radial growth, had kept to a mean, or perhaps a higher or a lower level, due to climatic and related factors during the periods 1902—11 and 1954—58, the periods upon which were based the growth calculations. As is shown by Fig. 6, during the course of the 50 years or so between the two growth calculation periods, the growth had undergone considerable variations, but the mean indices of the two periods are not greatly different from each other: pine 97 in the years 1902—11 and 100 in the years 1954—58; spruce 93 and 90; and birch 112 and 107, respectively. When one takes into account the sources of error involved in calculation of the average growth index series, the rectification of growth results of coniferous species is unnecessary. As regards the birch, the rectification is hardly justified, as

the mean growth index of the years 1902—11 can be ascertained only approximately, owing to the abundance of young birch stands at that time.

The growth of the forests had increased even more than the cubic volume. From the rather small quantity, 2.2 ± 0.07 cu. m. per ha. in 1902—11, the mean growth increased to 3.8 cu. m. in 1954—58, or by 72.7 %. The mean growth increased in all age classes, and exceptionally so in the age classes of 41—80 years, and generally by at least twice as much as the mean volume (Tables 16 and 17 and Fig. 5). Total growth increased from 53 000 cu. m. to 88 700 cu. m., or by 67.4 %, despite the reduction of 760 ha. in the forest area (Tables 18 and 19).

An evaluation of the silvicultural condition and treatment of the forests was not made in the 1912 survey, but it is known that they were on a generally poor level at that time. In 1959, these evaluations were included whith a view to getting an idea of the treatment needs of the forests and of the means of increasing their productive capacity.

The distribution of forests into stages of development shows the predominance of thinning and accretion stands, and also an abundance of regeneration stands, which beside the ordinary mature stands implies an urgent need for the regeneration of younger poor-productive — particularly alder and birch — stands (Table 20).

To avoid subjectivity in the evaluation of the silvicultural condition, the groups were defined as accurately as possible. As regards the silvicultural condition in 1959, there is still great scope for improvement. The groups »good» and »satisfactory» did not in conjunction comprise one half of the forest land, but a considerable addition to them can be effected by carrying out the necessary measures in stands where the silvicultural treatment has so far been badly neglected. Stands which can be estimated as capable of further development comprise 84.9 % of the forest land, and those of distinctly unsatisfactory productivity 15.1 % (Table 21).

During the period of about 10 years preceeding the 1959 survey, nearly one half of the forest area had obviously been left untreated, while for the succeeding 10-year period only 12 % of the forest area was estimated as being in no need of treatment (Table 22). During the last few years positive progress could be noticed in the treatment of forests, but the results were not as yet visible to any noticeable degree.

The deficiencies found in the silvicultural condition and treatment of the forests indicate that there can be made a considerable improvement on the productivity level of 1959 by promotion of the treatment and care of the forests.

INVESTIGATIONS ON THE FLOWERING AND SEED CROP OF PINUS SILVESTRIS

RISTO SARVAS

TUTKIMUKSIA MÄNNYN KUKKIMISESTA JA SIEMENSADOSTA

SUOMENKIELINEN SELOSTUS

HELSINKI 1962

Helsinki 1962. Valtioneuvoston kirjapaino

FOREWORD

The research which will be discussed in this publication is in many respects a direct continuation of the study into the seeding capacity of the forest trees initiated by Professor Dr. Olli Heikinheimo in 1925. A couple of the stands in which Heikinheimo placed his first seed traps when starting his systematic studies are visible only a short distance from where these lines are being written. I am very grateful for the opportunity of participating in this fascinating work and am especially indebted to Heikinheimo whose long-lasting and exhaustive work has formed a firm background for the present studies.

Preliminary findings on birch and spruce have already been published (Sarvas 1952, 1955, and 1957), but pine was left last as it presents more difficult problems. In fact, four years of intensive work mainly on Scotch pine has been necessary to come even this far. Mr. Olavi Helenius, B. F., and Mr. Reino Saarnio have directed most of the field work. Mr. Eino Oinonen, Dr. F., has done the major part of the microscopic study of ovules, the material being prepared primarily by Mr. Veikko Koski. The male flower residue and seeds caught in the seed traps have been sorted and weighed by Mrs. Eeva Seppänen with the assistance of Miss Kaisu Salonen. The petrolatum-coated cellophane strips and globe meters used for catching the pollen have been examined by Messrs. Jussi Hirvola, Matti Kaivos, Pekka Kinnunen, and Matti Saukkonen. The scale-by-scale analysis of the cones has been done by Messrs. Seppo Kajas, Aulis Kausto, Rauno Keskilohko, Matti Knuutila, Jorma Nousiainen, Tapio Pyynönen, Jouko Ristolainen, Jaakko Rokkonen, Sakari Salminen, Matti Saukkonen, Tuomo Siitonen, Veikko Silander, and Seppo Suomalainen. The seed traps have been emptied periodically by Messrs. Mauno Fagerholm, Henrik Heikkinen, Martti Huju, Erkki Leppänen, Tauno Leppänen, Kalevi Louho, Antti Myllymäki, Urpo Nurminen, Viljo Pakasmaa, Matti Salmela, and Viljo Vestala. The work of each of these persons has required great care and has been

essential to the study. All of them deserve my most sincere commendation and gratitude as one of the principal phases of the work is now ending. I am also indebted to Mr. Matti Wilska, M. Sc. Eng., who has been interested in my work and who has helped in developing the construction of the pollen meters.

My special thanks are due to Professor Dr. Viljo Kujala, who has read the manuscript and for Mr. Teivo Pentikäinen, Ph. Dr., with whom I have had the opportunity to consult on some of the mathematical aspects.

The Finnish manuscript has been translated into English by Mr. and Mrs. Pentti Kanerva, for which I express my sincere thanks.

Kymin Osakeyhtiö-Company has permitted one of the main field stations of this investigation to be set up on its forest property in Sippola. For this I wish to express my thanks to the Company and especially to Mr. Bjarne Bützow, Acting Director of the Forestry Department.

The State Natural Sciences Council (Valtion luonnontieteellinen toimikunta) has given its support to this research by granting funds for the wages of assisting personnel and for obtaining research equipment. The author higly appreciates this important help and especially the lasting patience with which the Council has awaited the completion of the investigation beyond the original schedule.

Punkaharju, August 14, 1960.

Risto Sarvas

Table of contents

Page

Introduction 7
The flowering of Scotch pine 9
Male flowering 9
The quantity of male flowers 9
The sample stands 9
The different crown parts 11
The individual trees 14
The stands 18
The geographical regions 24
Annual variations in quantity 25
The seasonal and daily course of male flowering 26
The pollen catch 35
Definition and measurement 35
Catch in relation to pollen crop 48
Variation of pollen catch within a stand 52
Pollen catch in relation to weather 53
Female flowering 54
The quantity of female strobili 54
The annual cycle of female flowering 55
Pollination 57
Pollination mechanism 57
The quantities of pollen received by the ovules 64
The quantities of pollen in pollen chambers 76
The germination of pollen 81
The development of seed in Scotch pine 83
The course of normal development 83
Development during the first growing season 83
Archegonia and syngamy 86
The embryo 95
Deficient ovules 103
Nonpollinated ovules 106
The dropping of conelets 115
Self-fertilization 122
The quantity of pine seed crop 143
Contributing factors 143
Variation in the quantity of seed crop within a stand 143
Variation in the quantity of seed crop between stands 150
Regional differences in the quantity of seed crop 160

The quality of pine seed crop 163
Contributing factors 163
Variation in the quality of seed crop within a stand 163
Variation in the quality of seed crop between stands 168
Regional differences in the quality of seed crop 170
Discussion of the results 172
Practical applications 176
Summary of the main results 180
Bibliography 187
Suomenkielinen selostus 193

Introduction

The seeding habits of forest trees are of great importance in forestry. Both in natural and artificial regeneration we must start from the seed. In using natural regeneration an adequate knowledge of the various aspects of seeding is necessary: we must have an idea of the quantity and quality of seed crop and their annual and stand-by-stand variations, of the period of seed dispersal, of the travel of seed in air and on the ground, of insect and fungus injuries of the seed crop, and so forth. In artificial regeneration our starting position is slightly different. The seed has to be collected, and this adds to the cost. Especially since the wages in forest work have risen considerably during the last couple of decades, growing attention must be given to this cost factor. A basic requirement in rationalizing seed collecting is at least an orientative knowledge of the biology of seed crop formations. The forest genetic research and its practical application in forest tree breeding during the last two decades have also added to our interest in seeding.

The research on the seeding habits of forest trees is quite old in the Northern European countries.

At first the very obvious annual variations in seed crops drew the main interest. Abundant statistical data on the time and location of good seed years were collected. This work was partly based on information given by seed dealers and partly on the observations of field workers. Especially in Finland it was attempted to obtain the information on post good seed years by studying the age structure of naturally-formed seedling stands (L a k a r i 1915, Lauri I l v e s s a l o 1917). As this kind of data accumulated it nevertheless became more and more evident that the methods used were rather uncertain. Especially the information provided by the seed dealers and ocular observations was indefinite. The uncertainty, in turn, reduced the interest in this problem.

The adoption of seed traps was a great advancement in the research on seeding habits of forest trees. The honor for this improvement belongs to Russian forest scientists. The research on seeding of forest trees rose to a high level in Russia around the turn of the century, which is remarkable in view of the general possibilities afforded by forestry sciences at that time. This period is to be noted not only for the adoption of seed traps but also for the wealth of valuable research that was done. The well known investigation by

Soboleff and Fomitzeff (1908, cf. also Morosow 1928) is just one example.

This did not go unnoticed in the Northern European countries. Kiaer (1922), a Norwegian scientist, was the first in these countries to adopt the seed trap method at the Solberg Experimental Station in Löiten. His example was followed by Heikinheimo (1932, 1937, and 1948), who set up his first »seed boxes» in 1925 at the Finnish Forest Research Institute's Punkaharju Experimental Station in a location which now is permanent sample plot No. LIII. In Sweden the seed traps were first used by Hesselman (1934, 1939). Thus far the seed trap studies have given a quite comprehensive knowledge of the seeding habits of forest trees in the Northern European countries. Most of the findings have been general in nature, although important causal relations also have been disvocered.

The choice of the topics for this investigation has been influenced by several considerations. One is the fact that our inadequate knowledge of the pollen crop of forest trees seems to be a great handicap in further research on forest tree seeding. Therefore, relatively much attention has been given to the quantitative determination of the phenomena which determine the success or failure of pollination.

It would seem, in the author's opinion, that the thoughts which Margaret Ferguson (1904, p. 4) expressed in the introduction to her extensive investigation on sporogenesis, development of the gametophyte, and fertilization of pine have again become timely: »What we need today is not more facts regarding unrelated plants, so much as a careful working out of the details of development in representative genera.» Here is the reason for concentrating the present study almost entirely on one tree species, the Scotch pine. In doing so, it is hoped that after the knowledge of one species has been increased it would be relatively easy to attain the same level of knowledge in respect to other tree species.

Because of these goals, the work has often been like the mapping of a fairly unknown area. Confronted with many new phenomena it has not always been possible to take full advantage of statistics. This circumstance has made the author feel it necessary to try to treat as comprehensively as possible most of the different biological aspects which seem to influence the quality and quantity of pine seed crop. The situation can be compared to a picture puzzle: it is possible to fit together two or three pieces even if some basic factors would have gone unnoticed or have been interpreted wrongly, but the more pieces there are the more improbable is an incorrect fitting.

The foregoing can be summarized briefly by stating that the object of the investigation has been to describe the factors influencing the quantity and quality of pine seed crop, paying special attention to the abundance of pollination.

The Flowering of Scotch Pine

Male Flowering

The Quantity of Male Flowers

The Sample Stands

The quantity of male flowers [1]) constitutes an appropriate starting point for the discussion of male flowering because it is related to many other phenomena. There is also special reason to learn how male flowers are distributed within the crown, among trees in a stand, by stands, and by geographical regions, and to describe the year-to-year variations in the quantity of male flowers.

The study of the quantity of male flowers has been carried out in several stands representing different parts of the country. This is true also of many other problems considered in this investigation. The sample stands were selected from mature or nearly mature, pure, large (over 2—3 hectares) pine stands in which the cuttings had been low thinnings. These types of stands seem to be well suited for a study of the flowering and seed crop of pine, and the results can serve as a standard for comparison with other age classes, differently treated stands, and mixed stands of later studies when more information has accumulated.

The most important stand characteristics have been assessed in each sample stand from a quarter-hectare sample plot and are briefly summarized in Table 1. The forest site type in this table refers to Cajander's classification (e. g., Cajander 1949). The dominant height at 100 years is determined by estimating the mean height of the hundred thickest trees per hectare at the age of 100 years. In stands of over 100 years a reduction is made by analyzing previous height growth and in stands under 100 years the yield tables by Ilvessalo (1920) have been used to facilitate estimation. The age of the stand refers to the mean number of annual rings at the root crown (»point of germination»). The number of trees, crown coverage, and

[1]) In this work the term »male flower» refers to a flower formed by one axis with many stamens, and »male strobilus» refers to a cluster of such flowers.

Table 1. General information concerning sample stands.

Taulukko 1. Tietoja tutkimusmetsiköistä.

Sample stand No. *Koealan n:o*	Commune *Kunta*	Geographical *Maantieteellinen*		Elevation m. from sea level *Korkeus meren pinnasta m*	Area of stand ha. *Metsikön pinta-ala ha*	Soil *Maalaji*	Forest site type *Metsätyyppi*	Stand *Puuston*					
		latitude *leveys*	longitude *pituus*					dominant height at 100 years, m. *valtapituus 100-vuotisena m*	year when measured *mittausvuosi*	age yrs. *ikä v.*	trees/ ha. *runkoluku kpl/ha*	crown coverage % *latvusala %*	volume incl. bark cu.m./ha. *kuutiomäärä kuorineen m³/ha*
XXIII	Tuusula	60°22′	25°01′	72	15	Gravel — *Somero*	CT	20.4	1959	123	360	35	213
430	Sippola	60°50′	27°04′	70	11	Sand — *Hiekka*	VT	23.8	1959	107	308	35	227
40	Padasjoki	61°24′	25°02′	113	2	Moraine— *Moreeni*	VT	23.2	1954	112	208	·	205
VI	»	61°25′	25°00′	112	5	» »	VT	25.2	1960	92	196	28	143
XX	Kerimäki	61°52′	29°22′	85	11	» »	OMT	27.3	1959	91	368	53	335
XXXIII	»	61°52′	29°22′	84	10	» »	CT	20.2	1959	143	432	47	208
VII	Vilppula	62°02′	24°22′	130	2	» »	MT	25.5	1959	97	322	38	214
XI	»	62°02′	24°22′	130	3	» »	MT	25.5	1959	120	174	35	197
XXIII	Kuorevesi	62°01′	24°48′	110	11	Sand — *Hiekka*	VT	23.1	1957	113	362	42	202
XXIV d	»	62°01′	24°48′	111	11	» »	CT	21.0	1957	117	336	38	190
XXVI	Rovaniemi	66°30′	25°28′	94	1.5	» »	HMT	15.6	1960	101	524	56	159
I a	» mlk.	66°22′	26°39′	172	7	Moraine— *Moreeni*	EMT	17.3	1959	109	317	41	127
II	» »	66°21′	26°38′	176	3	» »	EMT	18.6	1959	107	552	36	189
VI b	» »	66°21′	26°38′	163	3	» »	EMT	19.1	1959	93	265	40	117
I	Inari	68°29′	27°23′	240	15	» »	EMT	11.6	1958	183	544	43	115
II	»	68°29′	27°22′	300	25	» »	EMT	11.4	1958	190	444	46	108
III	»	68°30′	27°23′	250	30	» »	ErClT	10.3	1958	211	352	·	89
I	Kittilä	68°01′	24°08′	297	10	» »	ErClT	11.7	1959	209	356	36	96
II	»	68°01′	24°08′	380	2	Sand — *Hiekka*	ErClT	13.2	1951	176	460	45	109



Figure 1. General view of sample stand VII at Vilppula. Photograph by R. Saarnio, August 1958.
Kuva 1. Yleiskuva koealalta VII, Vilppula. Valok. R. Saarnio elokuussa 1958.

growing stock are intended to characterize the density of the stand. The number of trees pertains to the main stand only and disregards the undergrowth. Crown coverage has been measured by the point method using Cajanus' cylinder (cf. Sarvas 1953). The growing stock refers to stems including bark.

The Different Crown Parts

The distribution of male flowers within the crown has been determined by binocular observations and by studying the scars left by male flowers.

The results of binocular observations are compiled in Table 2. In analyzing the material four classes were used: the first class contains trees without any male flowers and the fourth trees in which the flowers are very abundant. All trees on the sample plots were studied. Table 2 indicates that, according to the observations, the male flowers are somewhat less numerous on the



Figure 2. General view of sample stand XXVI at Rovaniemi. Photograph by the author, July 14, 1957.

Kuva 2. Yleiskuva koealalta XXVI, Rovaniemen kaupunki. Valok. tekijä 14. 7. 1957.

northern side of the crown than on the southern side, on the northern side averaging about 91 % of the amount estimated for the southern side. Thus the difference is only a slight one. However, mathematical analysis shows the difference to be highly significant.

A more accurate picture of the distribution of male flowers in different parts of the crown has been obtained from a special study made in the early spring of 1958 in an area adjacent to the permanent sample plot No. II on Kokonharju at the Punkaharju Experimental Area. The study consisted of all the 16 trees growing on an area of 25 × 25 meters. The trees were cut and the quantity of male flower scars in the different parts of the crown was studied. The crown was divided into five parts: the highest part, from 1.5 meters to the peak, was defined as the »top»; the »middle crown», which was divided into southern and northern halves, was set at between 1.5 and 3.5 meters from the peak; and the »lower crown», which also was divided into

Table 2. Abundance of male flowers on different sides of the crown.
Taulukko 2. Hedekukkien runsaus latvuksen eri puolilla.

Sample stand No. and flowering year *Koealan n:o ja kukkimis-vuosi*	S-side of crown *Latvuksen S-puolisko*					N-side of crown *Latvuksen N-puolisko*				
	Abundance of male flowers *Hedekukkien runsaus*									
	1	2	3	4	Average am't of male flowers *Hede-kukkia keskim.*	1	2	3	4	Average am't of male flowers *Hede-kukkia keskim.*
	Number of trees *Puita, kpl.*					Number of trees *Puita, kpl.*				
XX/58	5	31	71	58	3.11	3	59	80	22	2.75
XX/59	1	64	60	29	2.75	2	70	55	31	2.74
XXXIII/59	31	146	21	5	2.00	83	96	24	—	1.71
VII/58	18	42	51	45	2.66	23	47	69	17	2.51
VII/59	63	63	60	61	2.48	72	96	69	10	2.07
XXIII/59	146	92	42	5	1.67	146	109	26	1	1.61
XXIII/58	31	68	84	101	2.90	41	83	79	83	2.72
430/58	11	11	16	94	3.46	17	8	12	93	3.39
430/59	19	58	34	28	2.51	27	67	34	11	2.20
II a/58	18	74	38	31	2.51	42	56	37	27	2.30
					2.61					2.40

northern and southern halves, consisted of the rest of the crown. The mean height of the trees was 26.3 meters, dominant height 28 meters, and age 110 years. The top as defined above averaged 14 % of the total height of the crown, the middle crown 18 %, and the lower crown 68 %. From each part of the crown a random sample of at least 100 shoots was taken when possible and the shoots were studied. The number of stamen-sterile and stamen-fertile shoots in the spring of 1957 was counted and the length of the naked parts left by the scars of the flowers was measured. By multiplying the percentage of stamen-fertile shoots and the average length of the scars in each crown part an index (α) was obtained which denotes the abundance of male flowers in each of the crown parts.

The results are seen in Table 3. It, too, indicates that the quantity of male flowers on both sides of the crown has been nearly equal. The result is perhaps somewhat surprising, for it is an established fact that cones, in any case, are more abundant on the southern than on the northern side of the crown. However, similar observations have been recorded by Cajander (1917, p. 304) when he mentions (translated from Finnish): »The formation of female flowers is most profuse in pines grown in full light, whereas those grown in the shade have only a small amount or none at all. Male flowers, on the other hand, are often formed in trees growing in considerable shade.»

At the top of the crown the male flowers are much fewer than in the middle and lower crown parts. In many cases the top bears no male flowers

Table 3. Abundance of male flowers in different crown parts.
Taulukko 3. Hedekukkien runsaus männyn latvuksen eri osissa.

Sample tree No. *Koe-puun n:o*	Length of crown m. *Latvuksen pituus m*	Crown part — *Latvuksen osa*														
		Peak *Huippu*			S-part of middle crown *Keskietelä*			N-part of middle crown *Keskipohjoinen*			S-part of lower crown *Alaetelä*			N-part of lower crown *Alapohjoinen*		
		Shoots with male flowers % *Hedekasvaimia %*	Average length of male flower scars cm. *Arpien pituus keskim. cm*	α	Shoots with male flowers % *Hedekasvaimia %*	Average length of male flower scars cm. *Arpien pituus keskim. cm*	α	Shoots with male flowers % *Hedekasvaimia %*	Average length of male flower scars cm. *Arpien pituus keskim. cm*	α	Shoots with male flowers % *Hedekasvaimia %*	Average length of male flower scars cm. *Arpien pituus keskim. cm*	α	Shoots with male flowers % *Hedekasvaimia %*	Average length of male flower scars cm. *Arpien pituus keskim. cm*	α
I	12.0	0	0	0	22	0.9	20	15	0.8	12	30	0.9	27	38	0.9	34
II	10.5	0	0	0	30	1.1	25	10	1.0	10	13	1.5	19	72	1.2	86
IV	11.0	5	1.0	5	84	0.8	67	57	0.8	45	68	1.0	66	19	0.7	13
V	10.5	2	0.9	2	47	0.8	37	47	0.9	42	50	0.8	40	65	0.8	48
VI	10.0	9	0.9	8	30	1.0	29	37	0.7	28	47	0.8	36	35	0.8	27
VIII	10.0	0	0	0	27	1.2	32	10	1.0	10	15	0.9	14	46	0.9	42
IX	11.0	2	1.1	2	36	0.9	26	38	0.9	33	34	0.9	31	37	0.8	30
X	12.0	5	1.0	5	60	1.1	64	46	1.1	51	39	1.0	40	48	1.0	46
XI	9.5	0	0	0	65	0.9	58	54	0.9	49	18	0.8	13	42	0.7	29
XIII	9.0	1	0.8	1	20	1.0	20	48	1.0	45	17	0.8	14	66	0.9	59
XIV	15.5	3	1.2	4	9	0.9	8	60	1.1	66	·	·	·	62	1.0	62
XV	8.5	1	0.4	0	21	0.8	17	47	0.7	33	15	0.7	10	22	0.7	15
XVI	13.0	6	0.7	4	33	1.1	36	28	1.1	31	37	1.0	37	·	·	·
XVII	14.0	0	0	0	52	1.2	63	45	1.1	50	58	1.2	69	80	1.3	104
XVIII	10.0	0	0	0	36	0.9	31	36	1.0	35	25	0.9	23	59	0.9	54
0	·	0	0	0	21	1.2	25	18	0.9	17	51	0.9	46	10	1.0	9
Average *Keski-määrin*	—	2.1	0.5	1.9	37.1	1.0	34.9	37.3	0.9	34.8	34.5	0.9	32.3	46.7	0.9	43.9

at all. On the other hand, the difference between the middle part and the lower parts seems insignificant. Moreover, the length of male strobili in the different crown parts of the same tree does not appear to vary considerably, whereas the differences from tree to tree are greater.

The Individual Trees

The abundance of male flowering is known to vary greatly from tree to tree, as appears, for instance, from the above Table 3. These differences are quite obviously caused both by inherent factors and by modifications.

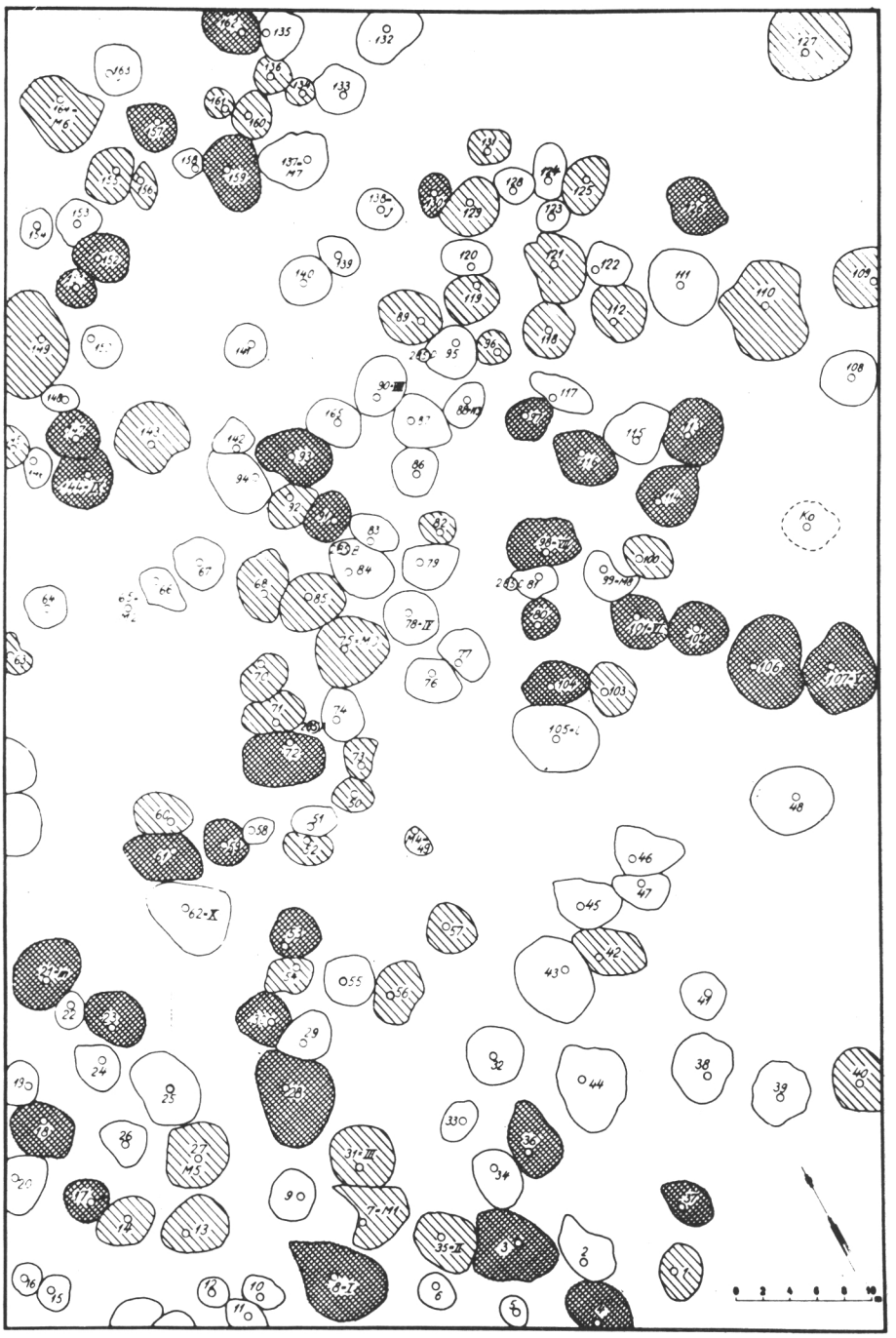


Figure 3. The abundance of male flowers in the trees of sample stand XXIII, Tuusula, in June 1957. Abundance is graded as: 1 and 2 (male flowers very scarce or scarce) unshaded, 3 (about average) widely spaced diagonal lines, and 4 (male flowers abundant) narrowly spaced diagonal lines. Arabic numera = tree numbering; Roman numerals = trees, M 1—M 10 with globe meters; 285 A—D = seed traps.

Kuva 3. Hedekukintojen runsauden vaihtelu eri puuyksilöissä koealalla XXIII, Tuusula, kesäkuussa 1957. Runsausasteet 1 ja 2 (hyvin niukasti tai niukasti hedekukintoja) varjostamatta, runsausaste 3 (keskinkertaisesti) yksinkertainen vinoviivaus ja runsausaste 4 (runsaasti) kaksinkertainen vinoviivaus. Arabialaiset numerot = puiden numerointi; roomalaiset = puut M 1—M 10, joissa pallomittarit; 285 A—D = siemensuppilot.

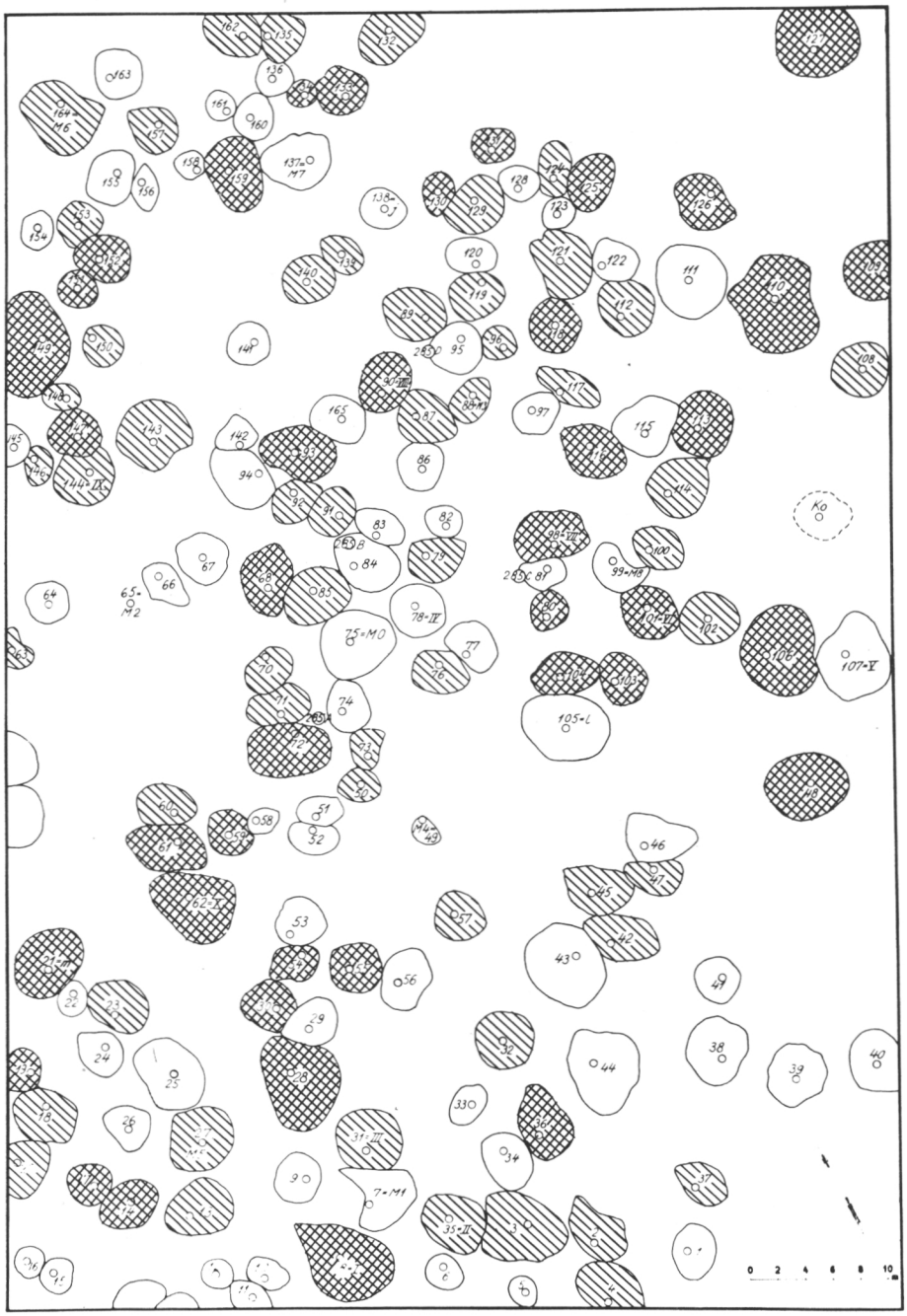


Figure 4. The abundance of male flowers in the trees of sample stand XXIII, Tuusula, in June 1958. Legend same as in Figure 3.

Kuva 4. Hedekukintojen runsauden vaihtelu eri puuyksilöissä koealalla XXIII, Tuusula, kesäkuussa 1958. Merkit kuten kuvassa 3.

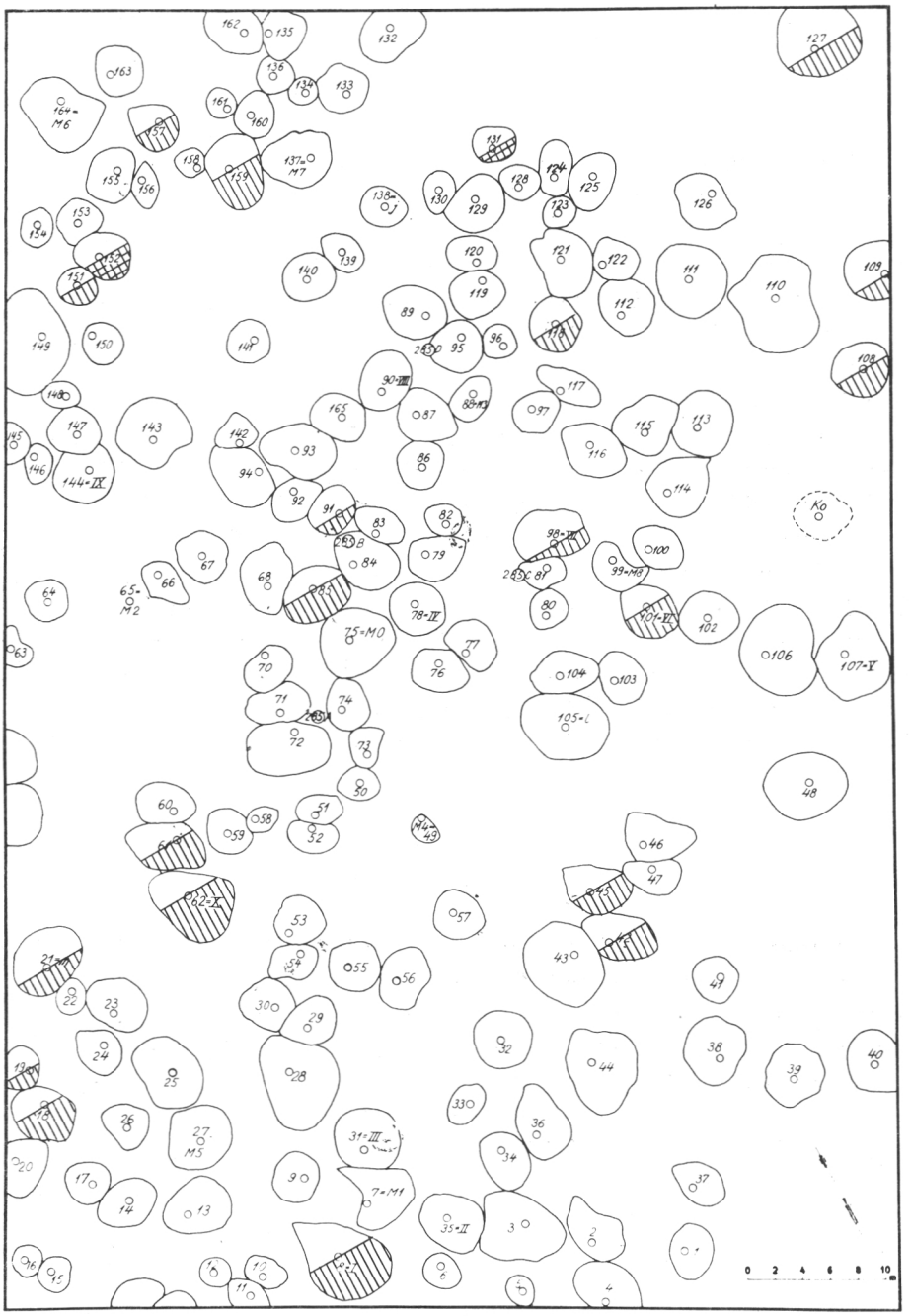


Figure 5. The abundance of male flowers in the trees of sample stand XXIII, Tuusula, in June 1959. Legend same as in Figure 3.

Kuva 5. Hedekukintojen runsauden vaihtelu eri puuyksilöissä koealalla XXIII, Tuusula, kesäkuussa 1959. Merkit kuten kuvassa 3.

In many sample stands the quantity of male strobili in all the trees has been estimated during two or more years by using binoculars. Crown maps for these same stands have been drawn and each tree has been classified according to the abundance of male flowers, which is indicated in the charts by using varying degrees of shading. Figures 3—5 are examples of such maps and show the same sample stand during three consecutive years.

The maps reveal the fact that the abundance of male flowering and the subsequent pollen yield is very different in various parts of a stand: in some places trees with abundant male flowering form groups where pollen production is considerably higher than the average for the stand; in other places, in turn, there are tree groups where male flowering and pollen production drop far below the mean.

Comparison of the maps with each other shows, in addition, that usually the male flowering of individual trees during all the years studied has stayed on the same side of the mean level. Only in a small portion of the trees did the relative abundance of male flowering vary greatly from year to year. In fact, it is known from the studies of Sylvén (1908), Renvall (1912), Müller (1937), and also from more recent ones that there are permanent differences in the relative proportion of male and female flowers of individual trees. From all this one can conclude that the relative differences in pollen production between different parts of the stand, though having some variation from year to year, tend to remain basically the same.

The Stands

The abundance of male flowering in stands has been studied chiefly by measuring the amounts of male flower residue falling to the ground. Funnel-shaped galvanized-iron plate traps are placed in the stands for catching samples. Usually the location of the traps is determined by lot. When compared with systematic placing, which also has been used, the random placing is superior, at least if new traps are added or some of the original ones removed. The area of the mouth of the funnel is one-half square meter. An easily removable cloth bag is attached to the lower end (Figs. 1 and 6). The bags have been emptied once a month and the male flower residue has been separated from other litter. This residue has been weighed after being dried for a 24-hour period in + 105° C.

In using the method it has been realized that the male flower residue does not fall immediately after flowering but the dropping continues throughout the summer and even during the following winter, especially in early spring. This raises the question of whether all the remains have fallen even before

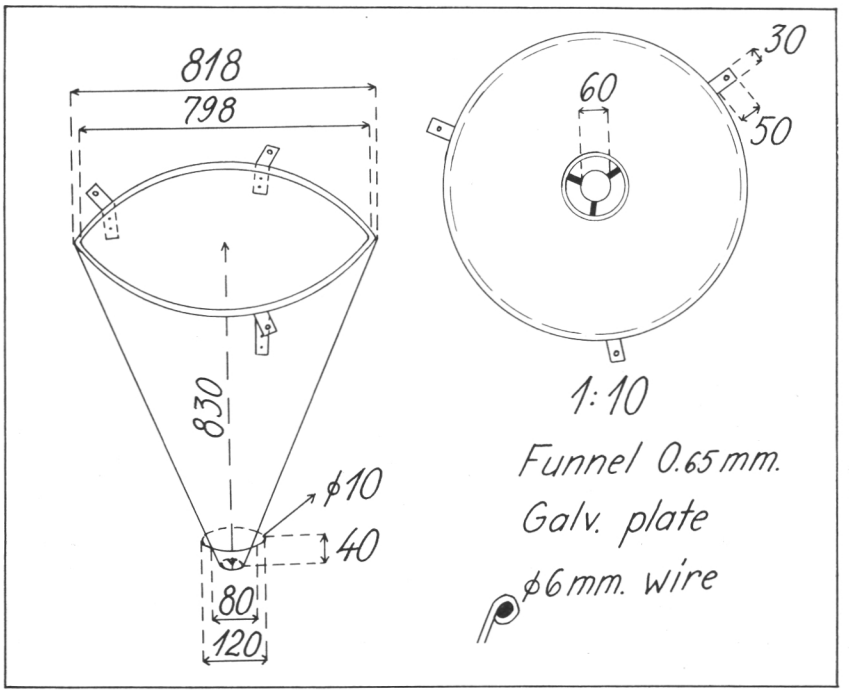


Figure 6. Sketch of the seed traps used in measuring male flower residue and seed crop.

Kuva 6. Hedekukkien tähteiden ja siemensadon mittauksessa käytettyjen suppiloiden piirustukset.

the next flowering occurs. The problem has been met by comparing the amounts dropping during each month. In the data collected from three sample stands at Vilppula in 1948—55 only 1.1 % of the total annual residue fell during the first spring after the flowering year. Between the middle of May and the middle of June of the year following the flowering, the value was only 0.2 % of the total. Thus the remains of the male flowers of Scotch pine fall, practically speaking, entirely before the next flowering begins. On the other hand, the results indicate that the collection of residue has to be a year-round operation. There is reason to point out that the study has been directed to Scotch pine native to Finland. For instance, the dropping of the male strobili of *Pinus Mugo* and probably of many other pine species occurs much more slowly, being distributed over a number of years.

In applying the method there arises the question of how many traps ought to be set up in a sample stand when a certain accuracy in the results is required. The problem is even more important since the amount of male flowers varies greatly in different parts of the canopy, as noted before. For this purpose ten to twelve funnels were placed in each of two sample stands

at Kerimäki and in a sample stand at Rovaniemi. The number of seed traps required to obtain a sampling error which with a 95 % probability would not exceed a certain percentage, was determined from the well-known formula:

$$N = \frac{t^2 v}{D\bar{y}^2}, \text{ where } t \text{ refers to Student's}$$

distribution, v = the variance, and $D\bar{y}$ = the highest acceptable sampling error. The computations indicate the obvious fact that for a certain accuracy in the results more traps are needed as the quantity of male flower residue decreases. It is further learned that when the quantity of residue exceeds about three grams per sq. meter, six funnels are enough to give a 10 % accuracy with 95 % confidence. When the quantity of residue is smaller, as is often the case, many more traps are required to attain the same accuracy. When the quantity drops below two grams per sq. meter, there will be needed about 20 traps. An accuracy usually required of this type of work is thus quite difficult to obtain in measuring small amounts of residue. This conclusion verifies the earlier statement on the irregular distribution of male flowers within the canopy. The male flower residue lacks the ability to fly with the wind in the same way as for example, pollen and seeds and therefore it drops to the ground in almost the same very irregular pattern as indicated by its original location.

It has not been possible in the present work to make the number of funnels great enough to reach sufficient accuracy with the low crops of residue. In practice the number has varied between 4 and 12 per stand in such a way that fertile sites have had less than poor ones. Thus, when the results are examined and applied it has to be borne in mind that they satisfy the 10 % accuracy requirement only when the quantity of residue has been at least about three grams per sq. meter. When the residue has varied between one and three grams per sq. meter, the error can be expected (with a 95 % confidence) to remain within 20 % limits. As quantities between 0.4 and 1 gram per sq. meter have also occurred, the error in these cases easily falls in the range of 20—50 %.

The results of male flower residue measurements have been compiled in Table 4. Here attention is given only to the means of the years measured. The error of measurement for a mean of three years already in most cases falls below 10 %. However, many of the series are still quite short, some of them covering only a couple of years, and in those cases noticable changes in the mean values can be expected in the future.

Some conclusions can already be drawn on the basis of the measuring results now available. In reviewing the stand means it can be observed that

Table 4. Results from measurements of male flower residue.
Taulukko 4. Hedekukkien tähteiden mittaustulokset.

Sample stand No. *Koe-alan n:o*	Forest site type *Metsätyyppi*	Dominant height at 100 years m. *Puuston valtapituus 100-vuotisena m*	Flowering year *Kukkimisvuosi* 1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	Average *Keskimäärin*
			Residue, g./m². *Hedetähteitä, g/m²*								
			Tuusula, Ruotsinkylä								
XXIII	CT	20.4	—	0.33	2.73	0.11	2.20	5.82	0.57	1.16	1.85
			Sippola, Savero								
430	VT	23.8	—	—	—	—	—	4.64	2.00	0.38	2.34
			Kerimäki, Mäkrä								
XX	OMT	28.7	—	—	—	—	—	8.12	4.78	6.89	6.60
XXXIII	CT	20.2	—	—	—	—	—	—	0.86	2.78	1.82
			Kuorevesi								
XXIV d	CT	21.0	0.96	1.84	1.63	0.90	0.75	3.36	0.55	2.49	1.56
			Vilppula								
VII	MT	26.0	3.61	4.93	4.97	2.29	2.85	7.31	4.17	8.26	4.80
XI	MT	25.5	3.28	5.86	6.26	3.10	3.13	4.91	3.28	4.34	4.27
			Rovaniemi mlk., Kivalo								
I a	EMT	17.5	0.44	0.98	2.52	0.39	0.70	1.67	0.65	3.06	1.30
II	EMT	18.7	0.12	0.66	1.62	0.24	0.21	0.61	0.25	1.86	0.70
VI b	EMT	20.9	0.39	1.66	3.03	0.47	0.29	2.42	0.96	2.88	1.51
			Inari, Raiviovaara								
I	EMT	11.6	—	—	—	—	—	0.89	0.33	0.60	0.61
II	EMT	11.4	—	—	—	—	—	—	1.03	1.20	1.12
III	ErCIT	10.3	—	—	—	—	—	—	0.68	·	0.68
			Kittilä, Pallasjärvi								
I	ErCIT	11.7	—	—	—	—	—	—	0.55	2.05	1.30
II	ErCIT	13.2	—	—	—	—	—	—	0.53	2.90	1.72

there are noticeable differences between different stands: the amounts of residue are noticeably greater on fertile sites than on poor sites.

A clearer picture of the interdependence of the mean annual male flower residue fall and the fertility of the site is given by the diagram in Figure 7. In the diagram there appear only means for series of at least three years. At the present stage of the research neither the short nor long cycles in the quantity of male flowering are known accurately, which makes it difficult to determine the number of years that should be included in calculating the

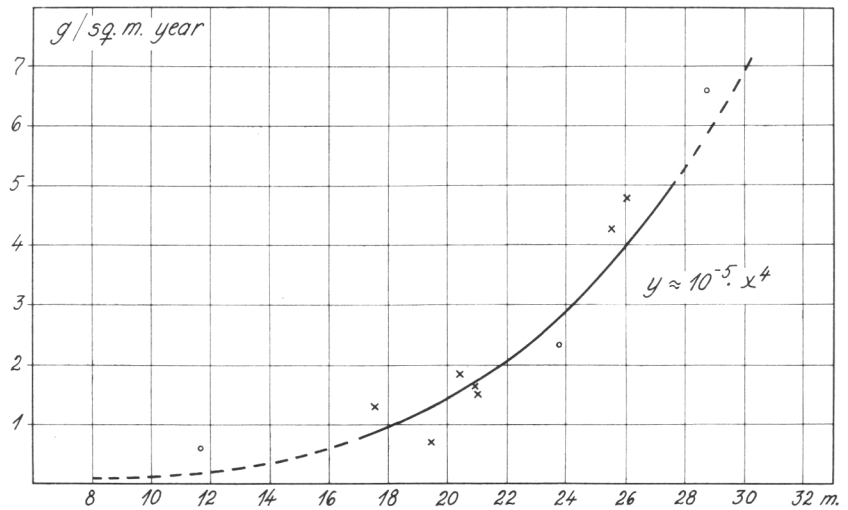


Figure 7. The average quantity of male flower residue per square meter per year in pure, mature Scotch pine stands and the dominant height of the stand at 100 years.
Kuva 7. Hedekukkien tähteiden vuotuinen keskimäärä m²:ä kohden täysi-ikäisissä männiköissä ja puuston valtapituus 100 vuoden ikäisenä.

mean annual male flower residue fall. However, the aging of trees apparently introduces a definite trend in the quantity and it is therefore advisable to calculate the means not above the minimum number of years that make possible the elimination of short-term variations, for instance, three to five or perhaps ten years at the most. The regression of the quantity of the male flower residue on the dominant height of the stand at 100-years of age has been established by fitting a straight line on a logarithmic scale using the method of least squares.

The nature of the dependence is best seen from the equation of the regression curve, which slightly rounding up can be expressed as $y \approx 10^{-5} \cdot x^4$. The fact that the pollen crop is directly proportional to the fourth power of the dominant height indicates that the pollen crop very strongly depends on the factors influencing the dominant height of the stand.

The diagram brings out very clearly the above-mentioned fact that the male flowering of pine stands on poor sites is on the average much more scarce than on fertile sites. Thus in the pine stands of *Calluna* type in Southern Finland, where the dominant height of trees at 100 years is approximately 19 meters, the amount of male flower residue has been less than one third of that in corresponding *Myrtillus*-type stands where the dominant height at 100 years amounts to about 27 meters.

The abundance of male flower residue can also give an idea of the absolute quantities of pollen crop. The following method has been used. Male flowers

Table 5. Results from measurements of dry weight of pollen and male flower residue of pine and spruce.

Taulukko 5. Mittaustuloksia männyn ja kuusen hedekukintojen sisältämän siitepölyn ja tähteiden kuivapainosta.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Tree *Puu*	Vegetation type *Kasvillisuustyyppi*	Year *Vuosi*	Pollen *Siitepölyä*	Male fl. residue *Tähteitä*	Ration k *Suhde k*
					Dry weight, g *Kuivapaino, g*		
			Pinus silvestris				
Tuusula	XXIII	Several *Useita*	CT	1958	14.43	20.31	0.71
»	»	I	CT	1960	2.23	3.33	0.67
»	»	II	CT	1960	3.03	4.07	0.74
»	Roadside *Tienvieri*	II	MT	1960	7.23	8.20	0.88
»	»	III	MT	1960	7.52	10.47	0.72
»	»	IV	MT	1960	21.5	28.2	0.76
Average *Keskimäärin*					—	—	0.75
			Picea Abies				
Tuusula	XXX	Several *Useita*	OMT	1959	15.6	6.66	2.34
»	»	234	OMT	1960	11.4	6.01	1.90
»	»	234	OMT	1960	18.4	13.3	1.38
»	»	246	OMT	1960	27.0	11.9	2.27
Average *Keskimäärin*					—	—	1.97

have been collected before pollen shed and the pollen has been shed in the laboratory whereafter both the pollen and the residue have been weighed. Now it has been possible to determine a coefficient (k) with which the quantity of male flower residue has to be multiplied in order to get the absolute quantity of pollen. These determinations have been done in this work both for pine stands and for spruce stands. The results appear in Table 5.

The mean value of k for pine is 0.75, which on *Calluna* type (dominant height 19 m. at 100 yrs.) gives an average annual pollen yield of 9.0 kilograms per hectare and on *Myrtillus* type (dominant height 27 m. at 100 yrs.) 34.5 kilograms per hectare. Thus the size of pollen crop in terms of weight is already quite considerable, not to mention in terms of the number of pollen grains (on *Calluna*-type stands ca. 5×10^7 per hectare and on *Myrtillus*-type stands ca. 19×10^7 per hectare, or in perhaps more comprehensible terms, 50 and 190 pollen grains per sq. mm. a year respectively (cf. Pohl 1937, p. 116). For comparison, Fielding (1960, pp. 38—39) has estimated that the mean annual pollen and male flower residue crop of Monterey pine is between 600 and 1 000 lbs. per acre when using a 40-year rotation. Those

quantities are accordingly far greater than the ones for Scotch pine, about twentyfold.

The pollen crop of pine stands and spruce stands provide an interesting comparison. According to earlier findings (S a r v a s 1957, p. 548) the amount of male flower residue measured in two *Myrtillus*-type spruce stands at Vilppula in 1947—54 averaged 0.814 grams per square meter. According to Table 5, the weight of the male flower residue of spruce has to be multiplied by approximately 2.0 to compute the corresponding amounts of pollen. The mean annual pollen yield of these two spruce stands has thus been about 16.3 kilograms per hectare. When this amount is compared to the previous value for the *Myrtillus*-type pine stand, it is seen that the average pollen crop of spruce stands in terms of weight in Central Finland (latitude 62°) has been only approximately 47 % of the pollen crop of corresponding pine stands. The weight of the spruce pollen grain is about four times that of pine (cf., for example, P o h l 1937, p. 116). The pollen yield of these spruce stands when counted in pollen grains is thus only approximately 12 % of that of a pine stand growing on an equally fertile site.

It is also possible to estimate on the basis of male flower residue the amounts of pollen yield of individual trees in closed stands. In the *Calluna*-type stand XXIII at Tuusula, the number of male-flowering trees per hectare was about 150 (p. 15—16), so that trees produce approximately 9.0 kilograms per 150, or 60 grams of pollen per tree. However, as there are great differences of yield between pollen-producing trees, this figure represents the true situation quite poorly. It would perhaps be more accurate to estimate that, of the 150 trees mentioned, one third bear abundant male flowers regularly (cf. Figs. 3—5) and yield about two times as much pollen as trees with medium flowering habits. The annual pollen yield of abundantly flowering trees can thus be estimated as averaging approximately 90 grams and medium trees approximately 45 grams (all these calculations naturally give only a general picture of pollen crop).

Since the negative effect of seed crop on the diameter growth of certain years (see, e. g., D a n i l o v 1953, B r a n t s e g 1954) has in recent years been widely recognized as important, there is reason also to note the amounts of pollen mentioned above. In Scotch pine stands, for example, the average annual pollen crop in terms of weight is far greater than the seed crop.

The Geographical Regions

The great differences in the pollen yield of pine stands on different sites raise the question of possible regional differences in the abundance of male flowering.

At present this has been considered only within the climatic regions of Finland. As is known, Finland has no distinct climatic areas, but since the land is mostly low and the major feature in regard to vegetation is the steadily decreasing amount of solar energy when going from the southern part of the country to the north, the different climatic zones join each other without any distinct borders. So, in the present problem the primary object of attention is the examination of the possible differences between Southern and Northern Finland.

The data applied have been presented earlier in connection with the quantity of male flowering in stands (Table 4 and Fig. 7).

In Table 4 the sparse male flowering in pine stands of Northern Finland attracts attention. Even in the best instance, in sample stand VI b at Kivalo, the mean annual amount of male flower residue is only 1.51 grams per hectare, whereas the greatest annual mean value measured so far in Southern Finland has been 6.60 grams per hectare, or over four times as much.

The diagram in Figure 7 shows that in comparing the abundance of male flowering in pine stands of the same dominant height in Northern and Southern Finland there can be seen no significant difference on the basis of available data. On the contrary, the male flowering of pine in Northern Finland and apparently in its most northerly occurrence is equally abundant as in more southerly parts if grown on sites comparable in fertility. In Northern Finland the low site fertility primarily caused by low solar energy, however, makes the male flowering of pine there generally as sparse as on the poorest forest sites in the southern part of the country.

The measurements made to date extend from the 60th to almost the 68th latitude north. Since in countries farther south pine grows much better on the best sites than in Southern Finland, even attaining 40-meter dominant height, it could be expected that the male flowering on these sites is even more abundant than in Southern Finland. In fact, current information on the quantity and quality of seed crops in these countries justifies such expectations, as will be seen later.

Annual Variations in Quantity

Great variations are known to occur in the abundance of the male flowering of pine from year to year. This stands out very distinctly also in the measurements of male flower residue (Table 4). Most of the measurement series available, however, are too brief to give a comprehensive over-all view of the subject.

The present investigation will not deal with the possible periodicity of male flowering or its causes. These questions seem so manifold and comprise

Table 6. Scotch pine male flower residue in two of the sample stands at Vilppula, and its comparison to Norway spruce.

Taulukko 6. Männyn hedekukkien tähteet kahdessa Vilppulan tutkimusmetsiköss sekä vertailua kuuseen.

Sample stand No. *Koealan n:o*	Flowering year *Kukkimisvuosi* 1947	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	Average *Keskimäärin*
						Pinus silvestris, g/m²								
VII	2.77	2.28	2.98	5.13	5.92	7.39	3.61	4.93	4.97	2.29	2.85	7.31	4.10	4.35
XI	2.70	2.45	2.57	4.09	5.47	5.95	3.28	5.86	6.26	3.10	3.13	4.91	3.19	4.07
						Picea Abies, g/m²								
VIII	0.06	0.25	0.12	0.03	1.44	0.34	0.20	0.90	0.04	3.44	0.32	0.53	2.28	0.76
						Pinus silvestris, %								
VII	64	52	69	118	136	170	83	113	114	53	66	168	94	100
XI	66	60	63	101	134	146	81	144	154	76	77	121	78	100
						Picea Abies, %								
VIII	8	33	16	4	190	45	26	118	5	453	42	70	300	100

their own distinct topic so that the author hopes to treat the subject in a separate publication. Now it will be noted only that marked annual variations in the quantity of male flowering do occur.

Regardless of the fact that the variations observed in the male flowering of pine during different years are distinct and merit attention, they still are not very great, especially if the matter is examined from a broader view offered by several tree genera. To give an illustration, Table 6 shows side by side the figures representing annual variation of male flowering in two pine stands and in a nearby spruce stand of comparable site type. During the period studied the greatest deviation from the mean in the amount of residue has in the pine stands exceeded the average by about 70 %, whereas in the spruce stand by 353 %.

The Seasonal and Daily Course of Male Flowering

The fluctuations in the shedding of pollen have been recorded by the registering meters described earlier by the author (Sarvas 1952, p. 4—7, and 1955, p. 11). In the course of the present investigation further improvements in the meter have been made facilitating the changing of the celluloid band (Fig. 8). The most outstanding improvement, however, has been that

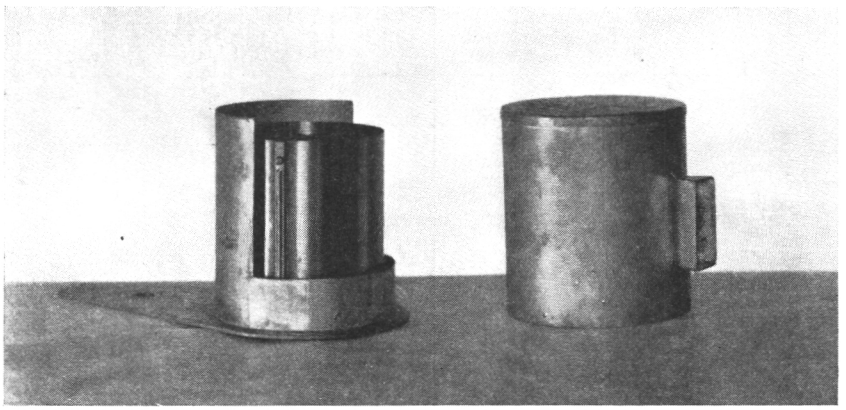


Figure 8. The case of the registering pollen meter opened; note the clock mechanism inside.

Kuva 8. Rekisteröivän siitepölymittarin rasia aukaistuna; sisällä näkyy kellokoneisto.

the celluloid band, which is coated with a film of petrolatum to retain the pollen for microscopic study, is no longer covered with cellophane upon removal but collodion is sprayed over it. This method prevents air bubbles, which in the earlier method often were formed between the celluloid band and the cellophane in amounts hindering the microscopic work. Perhaps still more important, it permits the use of very thin coatings of petrolatum, thereby eliminating the danger of the pollen's shifting during microscopic study.

The studies were conducted in the stand (sample stand XXIII) at Tuusula, about 25 kilometers north of Helsinki, in which the previous investigations had been carried out (S a r v a s 1955). Additional investigations have been made in four other stands in different parts of Finland.

The registering pollen meters have been set at the height of the most common occurrence of female cones, i. e., from two to four meters below the tops of the dominant trees. Without repeating the results published earlier (S a r v a s 1955, p. 12—15 and p. 20), the measurements from the years 1955—1959 are presented in Tables 7 and 8. In Figures 9—12 the results covering the time of the flowering proper are presented further in diagram form. In addition, these diagrams contain information about the air temperature, relative humidity, and precipitation. The temperature and relative humidity have been measured with thermohygropraphs and mercury thermometers placed in small weather houses in the canopy close to the registering pollen meters. The temperature has been read once a day. Moreover, since 1958 wind measurements have been made at the same height as the temperature measurements. Precipitation data have been gained from registering and non-registering precipitation meters situated in an open place adjacent

Table 7. Seasonal variation in male flowering in Scotch pine.
Taulukko 7. Männyn hedekukkimisen vuotuinen jakso. Tuusula, koeala XXIII.

Date *Päivämäärä*	Flowering year *Kukkimisvuosi*				Date *Päivämäärä*	Flowering year *Kukkimisvuosi*				
	1956	1957	1958	1959		1955	1956	1957	1958	1959
	Daily catch, grains mm². *Siitepölyä kpl/mm² vrk.*					Daily catch, grains/mm². *Siitepölyä kpl/mm² vrk.*				
1. 6.	—	1	—	6	Car'd for'd *Siirto*	—	141	511	1 756	36
2	—	18	—	1	21. 6.	—	—	2	191	—
3	—	0	—	1	22	—	—	1	43	—
4	—	2	—	18	23	41	—	1	10	—
5	2	1	—	6	24	103	—	3	113	—
6	3	1	—	0	25	301	—	—	89	—
7	4	11	0	0	26	260	—	—	—	—
8	6	11	0	0	27	148	—	—	—	—
9	20	11	1	0	28	116	—	—	—	—
10	52	37	0	0	29	66	—	—	—	—
11	33	25	1	2	30	51	—	—	—	—
12	3	109	3	1	1. 7.	12	—	—	—	—
13	7	205	5	1	2	14	—	—	—	—
14	3	12	19	—	3	136	—	—	—	—
15	1	15	50	—	4	22	—	—	—	—
16	7	9	84	—	5	14	—	—	—	—
17	—	4	183	—	6	20	—	—	—	—
18	—	17	685	—	7	72	—	—	—	—
19	—	13	640	—	8	64	—	—	—	—
20	—	9	85	—	9	—	—	—	—	—
Car'd for'd *Siirto*	141	511	1 756	36	Total *Yhteensä*	1 440	141	518	2 202	36

to the sample stands. The daily precipitations are shown in Figures 9—12 on the upper parts of the diagrams and the vertical lines on the time axis indicate the exact times when rain has occurred. The shorter lines indicate brief showers. The pollen quantities which are marked with four-hour intervals in the diagrams refer to the number of pollen grains caught in one hour on one square millimeter of the vertical surface of the petrolatum-coated celluloid band. Owing to the funnellike structure of the intake opening, the measured pollen quantities are not directly comparable with the number of grains caught on the surface of a free vertical cylinder. In comparative experiments the removal of the intake funnel lowered the catch to approximately 29 %. Thus, in converting the values of catch measured with a registering meter to those measured with a globe meter, the former must be multiplied by 0.29. However, it has always to be remembered that this kind of conversion lacks justification since the catches measured on the surface of a cylinder and on the surface of a sphere are basically two different things. When the flowering takes place during very windy weather the difference is not great. Furthermore, the schedules of pollen shed published for each stand

Table 8. Seasonal variation in male flowering in Scotch pine. Sample stands at Sippola (S), Kerimäki (Ke), Vilppula (V), and Kivalo (Ki).

Taulukko 8. Männyn hdekukkimisen vuotuinen jakso. Sippolan (S), Kerimäen (Ke), Vilppulan (V) ja Kivalon (Ki) tutkimusmetsiköt.

Date *Päivämäärä*	Flowering year *Kukkimisvuosi*						Date *Päivämäärä*	Flowering year *Kukkimisvuosi*						
	1958			1959				1958				1959		
	S	Ke	V	S	Ke	V		S	Ke	V	Ki	S	Ke	V
	Daily catch, grains/mm². *Siitepölyä, kpl/mm² vrk*							Daily catch, grains/mm². *Siitepölyä, kpl/mm² vrk*						
25. 5.	—	—	—	0	—	—	Card' for'd *Siirto*	64	8	13	—	711	884	738
26	—	—	—	0	—	—	14. 6.	29	1	5	—	5	—	2
27	—	—	—	2	—	—	15	41	4	7	—	3	—	7
28	—	—	—	0	—	—	16	58	5	6	—	—	—	—
29	—	—	—	0	—	—	17	84	10	21	—	—	—	—
30	—	—	—	1	—	—	18	173	58	273	—	—	—	—
31	—	—	—	5	—	—	19	201	365	662	0	—	—	—
1. 6.	—	—	—	8	—	—	20	80	270	278	0	—	—	—
2	—	—	—	6	—	—	21	67	663	50	27	—	—	—
3	—	—	—	10	—	—	22	6	231	7	0	—	—	—
4	0	—	—	44	—	3	23	8	71	7	2	—	—	—
5	1	—	—	236	21	95	24	12	640	7	19	—	—	—
6	0	—	—	102	204	186	25	8	145	87	48	—	—	—
7	0	—	2	122	237	215	26	11	67	6	280	—	—	—
8	0	—	3	123	275	156	27	30	343	32	142	—	—	—
9	18	1	0	42	108	48	28	—	65	87	17	—	—	—
10	0	3	3	3	28	10	29	—	—	22	1	—	—	—
11	3	1	1	2	11	2	30	—	—	8	1	—	—	—
12	8	1	1	2	—	6	1. 7.	—	—	—	1	—	—	—
13	34	2	3	3	—	17	2	—	—	—	71	—	—	—
Car'd for'd *Siirto*	64	8	13	711	884	738	Total *Yhteensä*	872	2 946	1 578	609	719	884	747

and for each year include, to save space, only those ten days when the measured quantities of pollen have been most abundant.

When examining Figures 9—12 it ought to be borne in mind that the pollen does not originate solely from the sample stands but also from surrounding stands. The proportion of foreign pollen naturally depends on the size of the sample stand, the amount of its pollen yield, the species composition of neighboring stands, and the pollen yield of pine in those stands. By setting up the experiments in comparatively large pure pine stands it has been attempted to minimize the amount of foreign pollen and also the influence of the area of the stand.

The shedding of pollen takes place with few exceptions during a five to ten-day period, as seen from Figures 9—12 on the seasonal cycle of pollen shedding. Apparently, an individual stand sheds its pollen in two to three days less time and an individual tree within an even shorter period of time (cf. S c a m o n i 1938, p. 295). Regardless of the fact that the seasonal flow-

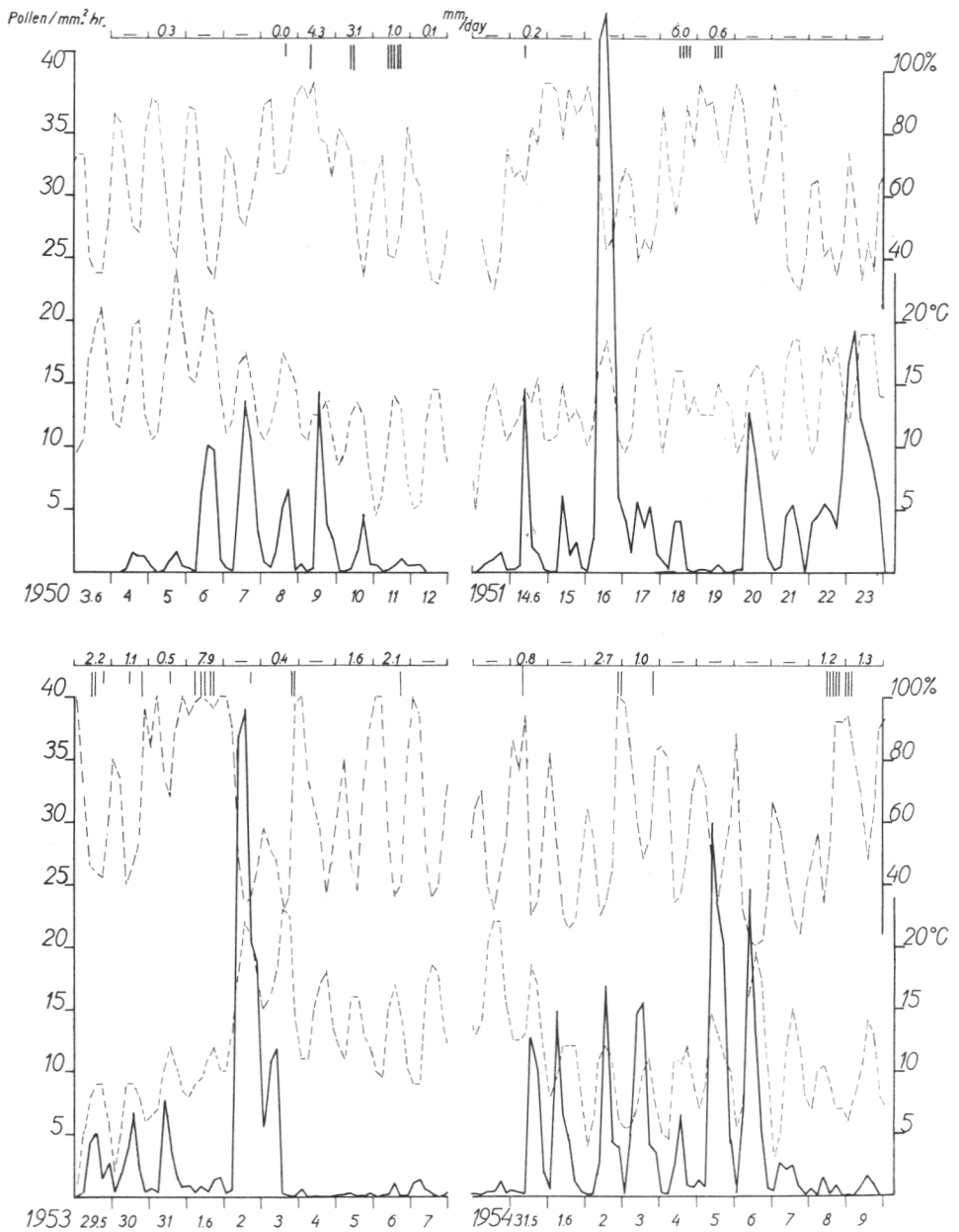


Figure 9. The main part of the annual pine pollen spread in 1950, 1951, 1953, and 1954 in sample stand XXIII at Tuusula.

Kuva 9. Männyn siitepölyn leviämisen vuotuisen jakson pääosa vuosina 1950, 1951, 1953 ja 1954 Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII.

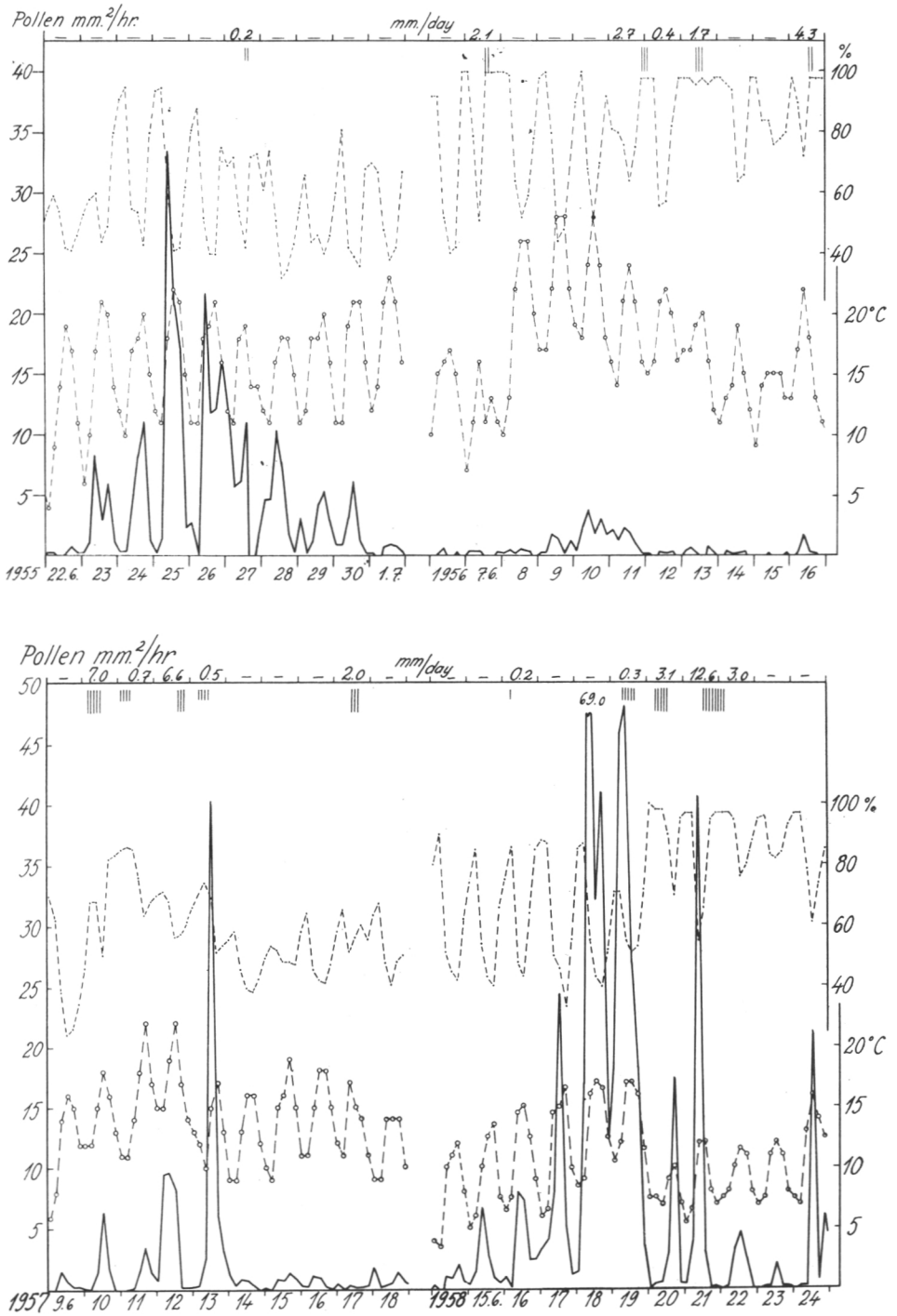


Figure 10. The main part of the annual pine pollen spread in 1955—1958 in sample stand XXIII at Tuusula.

Kuva 10. Männyn siitepölyn leviämisen vuotuisen jakson pääosa vuosina 1955—1958 Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII.

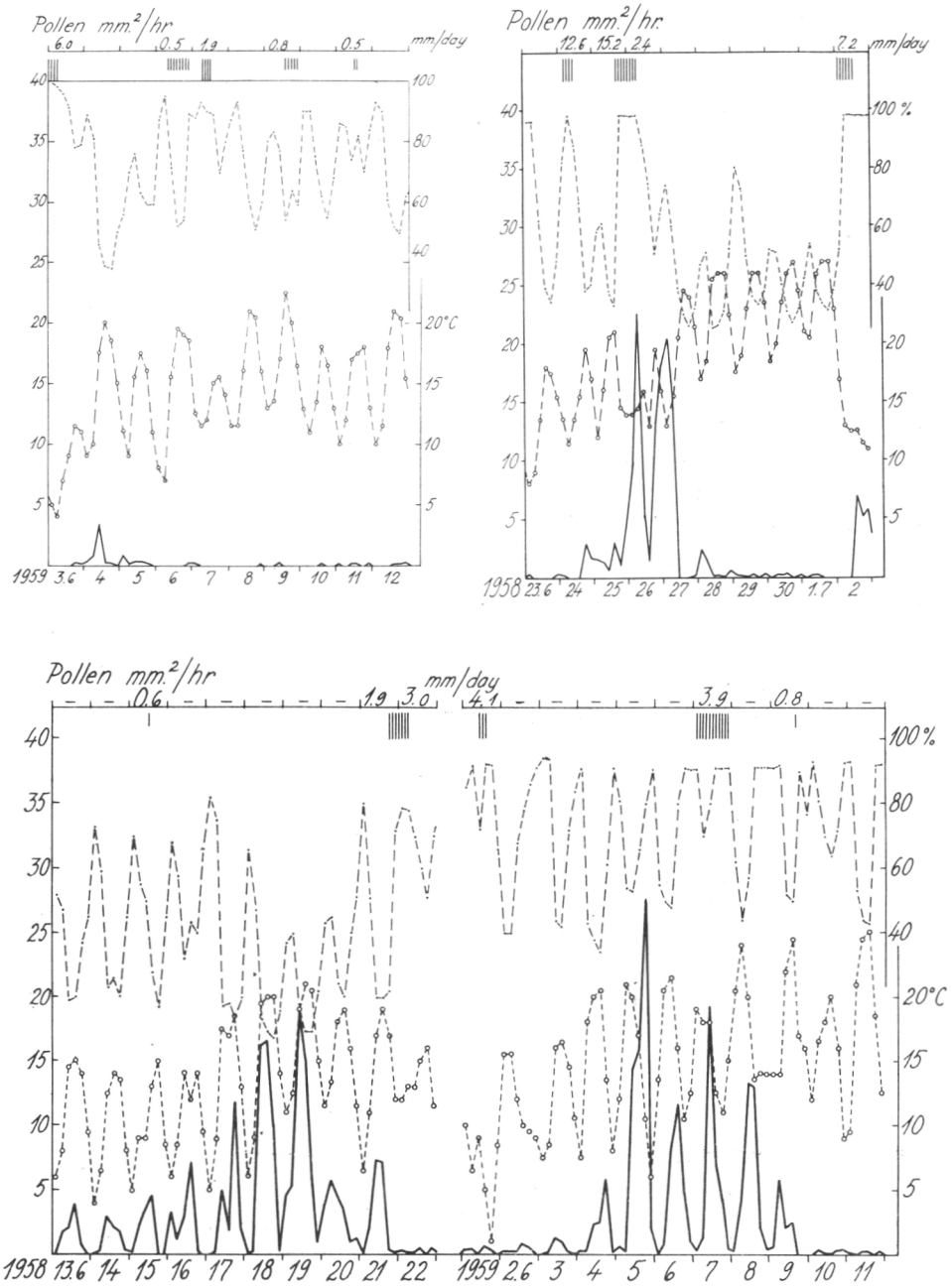


Figure 11. Top left: the course of the annual pollen spread in sample stand XXIII at Tuusula in 1959; top right: in sample stand I a at Rovaniemi mlk. in 1958; and below: in sample stand 430 at Sippola in 1958 and 1959.

Kuva 11. Ylhäällä vasemmalla: männyn siitepölyn leviämisen vuotuisen jakson pääosa vuonna 1959 Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII. Ylhäällä oikealla: Rovaniemen mlk:n metsikössä I a v. 1958 ja alhaalla: Sippolan metsikössä 430 vuosina 1959 ja 1958.

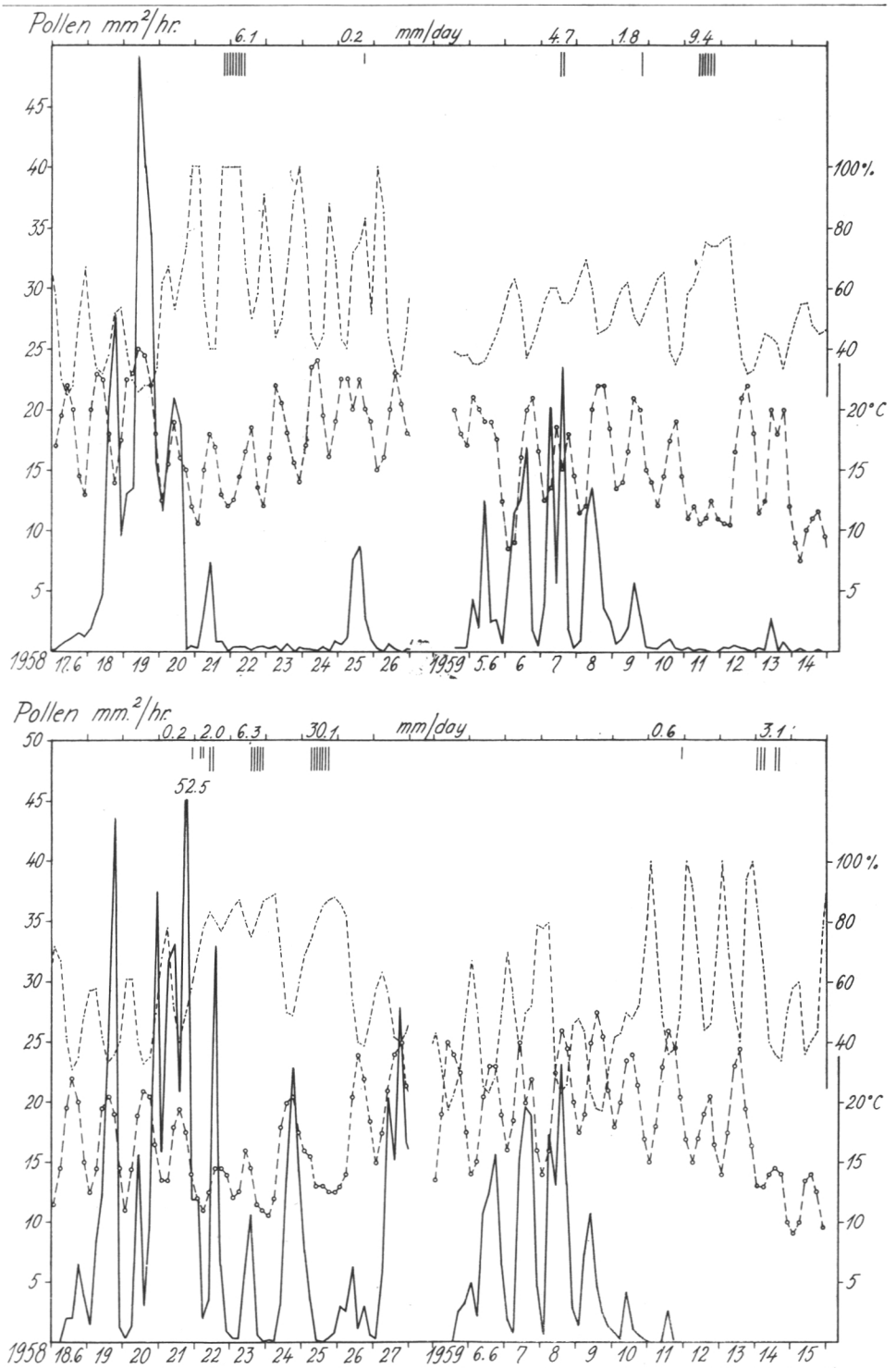


Figure 12. Top: the course of the annual pollen spread in sample stand VII at Vilppula in 1958 and 1959; and below: in sample stand XX at Kerimäki in 1958 and 1959.

Kuva 12. Ylhäällä: männyn siitepölyn leviämisen vuotuisen jakson pääosa vuosina 1958 ja 1959 Vilppulan metsikössä VII ja alhaalla: Kerimäen metsikössä XX vuosina 1958 ja 1959.

ering cycle of pine *(Pinus silvestris)* is so short, it usually is longer than that of spruce *(Picea Abies)* or birch *(Betula verrucosa* and *B. pubescens)* (cf. Sarvas 1955, p. 16—18).

When male flowering is abundant, the catch of pollen on the petrolatum-coated surface during one day in the middle of the flowering period generally reaches an amount pronouncedly greater than during any other day; it can be spoken of as the day of maximum pollen shed. In years of poor male flowering such a day cannot be distinguished, at least not very sharply.

It is obvious that the climatic conditions have a marked influence on the course of male flowering and pollen shed. At first, the air temperature will be examined.

The effect of temperature is clearly observable. Thus the day of maximum pollen shed has coincided with the warmest day of the flowering season in most of the years studied. The direct effect of the temperature, that of accelerating metabolism and the course of flowering particularly in the cool climate of Finland, is not the only one. The indirect effect of lowering the relative humidity of the atmosphere is also very important for male flowering. The relative humidity plays a role in pollen dispersal in that the initial force in the cohesion mechanism which opens up the anthers is the evaporation of water from the exothecium cells surrounding the anthers.

Figures 9—12 reveal further that not only the pollen-shedding mechanism but also the entire shedding proper is greatly dependent on the temperature relations during the flowering period. It is interesting to note that progress in flowering has ceased abruptly due to a sudden drop in temperature and only a noticeable rise, generally at least to + 15° C., has brought about the development of maximum pollen shed.

There is reason to distinguish for later discussion two typical courses of male flowering. One is marked by the interruption described above and is characterized by gradually accelerating commencement of flowering, the other by a rapidly accelerating commencement. The former is most common in years when the flowering begins relatively early. This kind of early flowering in the years studied has been caused by a distinct heat wave. Generally, however, the flowering has not commenced before the last days of the heat wave, and after the wave has passed the flowering has almost stopped or has been noticeably retarded for many days. In the spring of 1954 in Tuusula this was very typical of the flowering of pine and the years 1953 and 1950 were similar. The rapidly accelerating flowering type is represented in the series of studied years by the flowering of pine in Tuusula in 1955, 1957, 1958, and 1959.

The precipitation during the flowering period is of special interest. The pollen grains are known to be quickly destroyed by water and the flowering of many cultivated plants are known to suffer greatly from rain. As pointed

out before (Scamoni 1938, p. 308, Sarvas 1955, p. 21), the influence of rain on the cource of the male flowering of pine appears to be surprisingly slight. The grounds for this impression have been strengthened by the more recent data. Minor showers cause only slight interruptions, and even longer ones, lasting for several hours, do not seem to change essentially the general course of male flowering. During a rain the opening of the anthers ceases and the pollen within the anther sacs is thus protected from rain. Naturally rain destroys some pollen in the open anthers or caught in tree crowns and elsewhere, but these amounts are often rather small.

When well-advanced male flowering is interrupted by rain lasting for many days, however, the shed of pollen does not seem to continue so intensely after the rain, as would apparently have been the case if the rain had lasted only for several hours. This kind of prolonged rain occurred, for instance, in sample stand XX at Kerimäki in the spring of 1958, causing an almost complete stop and ending the shed and spread of pollen at the time when the flowering was just getting well under way (cf. Fig. 12).

One of the advantages of wind pollination which stands out very distinctly in the flowering of pine (and perhaps more so of spruce and the birches) is the rapidity of pollination proper. When the spring is unfavorable, the flowering will be delayed towards summer due to cold weather and the often related rains. Sooner or later, however, there usually occur several favorable days (or even one) which commonly are adequate for successful pollen shed and spreading. In the 14 years during which the flowering of forest trees has been recorded with registering meters for the purposes of this investigation or the earlier studies on birch, not once has there been a year when the pollen crop has entirely or even for the major part been destroyed by unfavorable weather. For instance, in 1956 and 1959 when the spread of pine pollen in the sample stands at Tuusula was exceptionally small, it was not caused by unfavorable weather (cf. Figs. 10—11); the flowering occurred during the most favorable weather conditions: the temperature was, particularly in 1956, exceptionally high, ranging in the daytime from + 20° to + 25° C, and no rains occurred until the flowering had practically ended. This question will be brought up later in connection with the examination of the quantity of pollen catch.

The weather would appear to be more important for the success of wind pollination than of insect pollination since the pollen is carried by one of the climatic factors, the wind, but in most cases the unfavorable weather may be more disastrous for the relatively long-lasting insect pollination than for the rapid wind pollination.

The climatic factors have the same effect on the daily course of pollen spread as on the entire process of pollen dispersal. As confirmed in many earlier investigations (Scamoni 1938, pp. 298—303, Sarvas 1955, p. 22,

Fielding 1957), the daily cycle is characterized by a definite maximum at noon and the almost complete cessation of the spreading for night. Distinctive of this type of daily cycle is the temperature factor and the closely related relative humidity of the atmosphere. In Finland it is typical of spring and early summer that on sunny days the air warms up considerably at noon but the nights are usually cool. During the flowering of pine the relative humidity drops at noon usually to below 50 % but often approaches 100 % during the night. The close relationship between the shedding of pollen and the atmospheric relative humidity is shown most strikingly on those nights when the relative humidity has been especially low and the spreading of pollen has been abundant even at night (cf. Fig. 9—10, June 22—23, 1951, May 2—3, 1953, June 26—27, 1955).

The winds during the flowering period also deserve special notice. Fielding (1957, pp. 17—22) especially has stressed the role of the wind in shaking the pollen from the anthers. In the present investigation, on the other hand, the dependence of the spreading of pollen on wind direction has particularly been observed. This is only natural, but it has been surprising to note that quite often the wind direction has remained practically constant during the few days when the pollination has primarily taken place, resulting in a rather uneven pollination of the different sides of the female strobili.

Due to the often rapid changes in wind direction and velocity, it is difficult to get an exact picture of the effects of wind. The diagrams in Figure 13 are intended to provide a rough aggregate of the most essential features. They are drawn on the basis of the wind direction readings taken at the Ilmala (in 1950—51) and Seutula (1953—59) weather stations. The direction of the arrows indicates the wind direction and their length the number of hours the wind has blown that direction during the female flowering of pine (3—5 days) at Tuusula between 10: 00 a.m. and 4: 00 p. m. The predominating wind direction, as seen from the diagrams, has been from the south. It is further evident that the direction of the spread of pollen is characterized by a noticeable uniformity which apparently constitutes a disadvantage of wind pollination.

The Pollen Catch

Definition and Measurement

The probability of the pollination of the ovules, one of the most vital questions in the present investigation, cannot be explained satisfactorily by the information on the pollen crop and its variation in different kinds of stands. One could only imagine the difficulties in attempting to determine

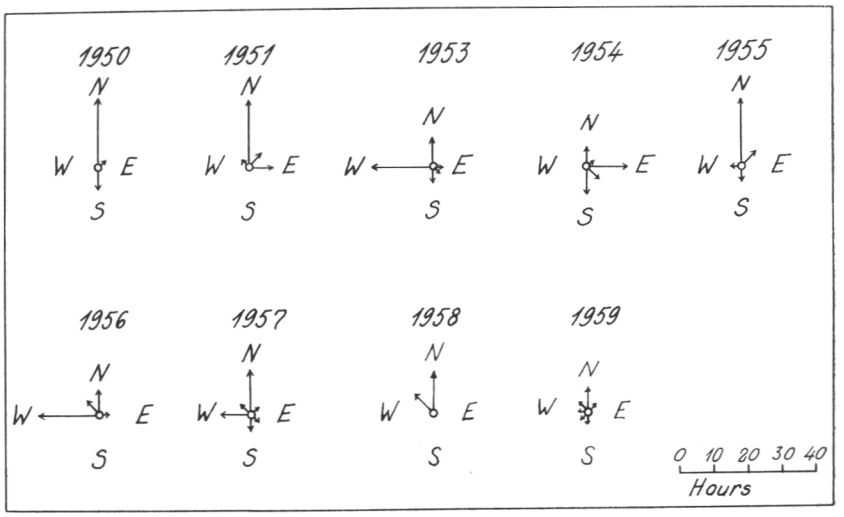


Figure 13. Wind direction during the period of receptiveness of female strobili in sample stand XXIII at Tuusula. The length of the arrows indicates the number of hours the wind blew in that direction between 10 a. m. and 4 p. m.

Kuva 13. Tuulen suunta emikukintojen aukioloaikana Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII. Nuolien pituus osoittaa montako tuntia tuuli on klo 10—16 välisenä aikana puhaltanut nuolen suunnassa.

the average number of pollen grains received by the ovules in a certain stand. For this reason it has been necessary to carry out quantitative measurements easier to apply in estimating the probability of the pollination of ovules.

A number of methods are employed in measuring pollen and other comparable small particles carried by air currents. The selection of methods naturally depends on the objects of study. For instance, when the pollen content of the air as a cause of allergic diseases is of interest, it is natural to measure the quantity of pollen in a unit volume of air (cf. Durham 1937, 1942, 1944, and 1946 a, b; Hawes et al. 1942; Johnson C. 1950; Hirst 1952). In forest research, in turn, it has been common to measure the number of particles per unit area caught by some adhesive surface. A listing of earlier papers treating the methods can be found, for instance, in an earlier publication by the author (1956). In addition to the names mentioned there, here ought to be noted Keitt and Jones 1926, Knoll 1932, Marcet 1951, and Leibundgut and Marcet 1953.

In using the adhesive surface method the unit of measurement employed was the pollen catch. In general terms the catch refers to the number of pollen grains adhering to a certain sticky surface per unit of area during a certain period.

In the present work the concept catch pertains to the pollen adhering to a petrolatum-coated surface of a 30-mm. globe expressed as the number

of grains per square millimeter of the great circle of the sphere. If not otherwise stated, the catch has been measured in the stand at the height where the female strobili are primarily located. In pine stands this is from two to three meters below the tops of dominant trees. The »total catch» refers to the number of pollen grains caught during the entire flowering period, the »effective catch» to the number caught during the period when the female strobili are receptive. The period of receptiveness is determined either by observations in the sample stands or, when these observations have not been made, the period has been estimated to last approximately five days beginning from the day when the catch determined with the registering meters (see p. 28—29) first exceeds 10 % of the total catch. The reason behind this practice will be discussed later.

If the pollen cloud in a flowering pine stand would rise with the vertical air currents directly upwards, the use of appropriate techniques in measuring catch would yield results that would be, practically speaking, equal to the pollen production of the stand per unit area for the measuring period. However, the pollen does not move in this way, but due to the turbulence of the air and the weight of the grains it moves not only in the direction of the prevailing wind but also upwards and downwards along a very irregular path. Thus the size of the catch depends not only on the pollen yield of a stand but also on the pattern of pollen movement characteristic of each stand and each flowering. The special nature of catch explains the difficulties arising when values expressed in terms of catch are compared with results expressed in other terms. This naturally limits the general utility of the catch values, for instance, in making many kinds of comparisons, and is a definite drawback. However, also the usefulness of catch in estimating the probability of pollination is based on its special properties, since the pollination of female strobili is essentially the same as the catching of pollen grains by the strobili.

The pollen catch is largely dependent on the shape and the size of the measuring surface, for which reason the values from different types of meters are not comparable with each other; it is not even always possible to convert the values of one meter to those of another with adequate precision. Glass slides coated with petrolatum or glycerol gelatin were used most commonly before. Their great advantage was the relative ease of handling in different stages of study. The major drawback of the slides lay in the difficulties of measuring correctly the catch of pollen that is moving in all directions. The same is true, though to a lesser degree, of a cylindrical surface even though it gives equal emphasis to all horizontal directions. In certain types of study these difficulties do not exist. For instance, in attempting to determine the quantity of pollen rain on the ground, a plane is apparently the best possible type of measuring surface (cf., for example, Malmström 1923, p. 141—151). For the aims of the present investigation a spherical surface seemed

best suited: it is perpendicular to all the directions of pollen movements and thus gives equal emphasis to all possible directions. Even if the spherical surface is apparently well suited for many measuring objectives, the form itself is awkward to work with in practical measuring. The theoretical advantages offered by a sphere nevertheless were considered in this investigation so great that it has been used regardless of practical difficulties, and the difficulties have been met by attempting to develop the details of measuring techniques.

A happy coincidence, particularly from the standpoint of the present investigation, is the similarity in shape of the measuring instrument to the female strobili of several pine species and especially of *Pinus silvestris*. (It might not even be a coincidence. One could ask whether the same factors which in this investigation have been decisive in favor of the globe for measuring the pollen catch have had some influence on the evolution of the female strobilus.) The similarity of the shapes offers the opportunity, as will be discussed in the section on pollination, not only to estimate the average amount of pollen received by the ovules but also to make conclusions about the distribution of the pollen among the ovules in different parts of the strobilus. This possibility is still more important since the spreading of pollen to the strobili generally differs greatly from random distribution, and empirical values seem necessary for gaining a clear picture of the distribution.

In using the globes for measuring pollen, two questions immediately arise: which size is best suited for the globes and how many globes have to be placed in a uniform stand to obtain a prescribed degree of accuracy.

Scattered minor experiments on the size of the globe have been made ever since they were first experimented with in the spring of 1947 in a couple of sample stands near Tuusula. More comprehensive experiments were conducted during the summers of 1957 and 59. The experimental set-up was as follows.

A clear-cut area of about three hectares near sample stand XXIII at Tuusula was selected as the experiment site. In the center of the area were set up two two-meter-high poles approximately five meters apart and three thin metal wires were stretched between the poles at the height of one to one and a half meters. Petrolatum-coated globes of different sizes were suspended from these wires. The globes were numbered in advance and their positions determined at random. Four different sizes of globes were used in the experiment with diameters of 55 mm., 29 mm., 20 mm., and 9 mm. In 1957 four and in 1959 six of each kind were employed. The first experiment was started on June 11, 1957, when the flowering of pine was well under way (cf. Fig. 10, p. 31). The globes were hung in their places at 5: 00 a.m. right after the rain at night had ceased. The next day at 5: 00 p.m. a thunderstorm began and the globes were covered with a plastic sheet. The cover

Table 9. Dependence of pine pollen catch on size of globe meter.

Taulukko 9. Männyn siitepölyn takertuman mittaustuloksen riippuvuus mittaripallon koosta.

Replicate No. *Toisto n:o*	Diameter of globe, mm. *Mittaripallon läpimitta mm.*							
	9	20	29	55	9	20	29	55
	Pollen grains/mm.² *Siitepölyä, kpl/mm.²*				%			
1958, 11. 6.—12. 6. SW wind, 3 m./sec. *1958, 11. 6.—12. 6. tuuli SW, 3 m/sek.*								
I	62	98	55	23	117	184	103	43
II	58	84	45	21	111	158	85	40
III	116	86	62	25	219	162	117	47
I	75	82	51	18	141	154	96	34
Average *Keskimäärin*	78	88	53	22	147	166	100	42
From June 5, 7: 00 a. m. to June 6, 6: 00 a. m., 1959, SW wind, 1 m./sec. *1959, 5. 4. klo 7.00—6·6. klo 6.00, tuuli SW, 1 m/sek.*								
I	54	43	38	14	150	119	106	39
II	59	31	33	16	164	86	92	45
III	61	31	38	20	170	86	105	56
IV	53	30	33	20	148	83	92	56
V	57	43	37	19	159	120	103	53
VI	45	23	35	·	125	64	97	·
Average *Keskimäärin*	55	34	36	18	152	92	100	50

could not be removed before 7: 30 p.m. The experiment was concluded the same night at 11: 00 p. m. During the experiment a brisk wind was blowing (approx. 3—4 m. per sec.) and the direction ranged between southeast and south.

The second experiment, in 1959, was started on June 5 at 7: 00 a. m. and ended the next day at 6: 00 a. m. During the experiment there was no rain. The wind was mild, averaging about one meter per second, and its direction this time was from the southwest.

The results of the experiments are seen in Table 9 and in the related Figure 14. The diagram in Figure 14 shows how the catch greatly depends on the size of the globe. The differences between the results obtained with the globes of different sizes are highly significant. The values from large globes are smaller than those from the smaller ones. Gregory (1951) has earlier arrived at a similar conclusion in his studies on the dependence of pollen catch upon the cylindrical meters: small cylinders yield greater results than large ones. He could note further that the difference between small and large cylinders was greater in a slight breeze than in a strong wind.

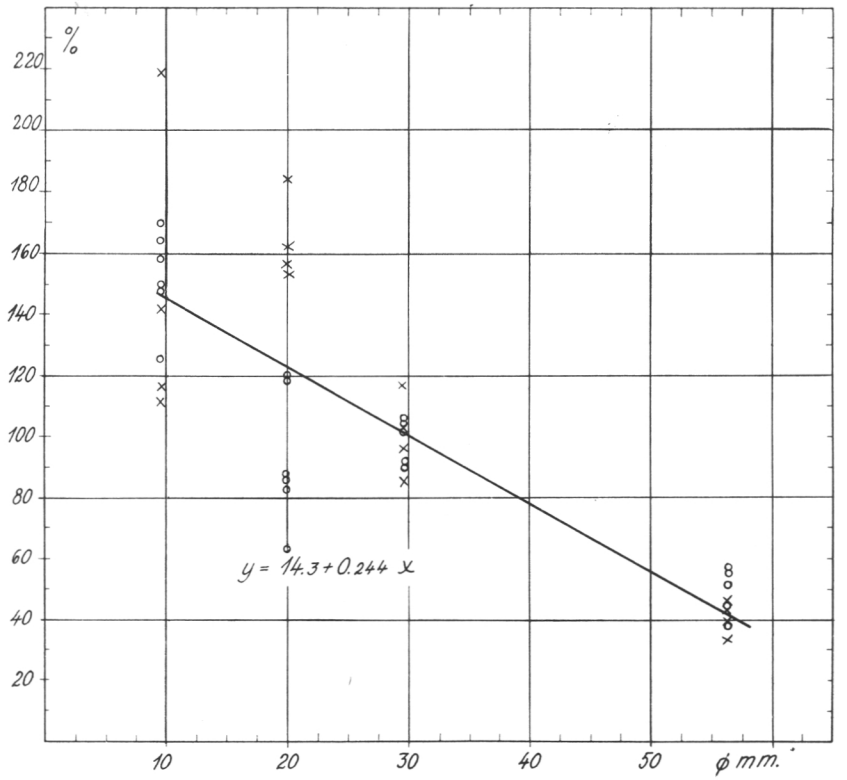


Figure 14. The regression of the recorded pollen catch on the diameter of the globe.
Kuva 14. Takertuman mittaustuloksen riippuvuus mittaripallon koosta.

When using globe meters (as well as cylindrical meters) the reported measuring results must accordingly always include the size of the globe, and further, when the results from different-sized globes are compared with each other it is necessary to make at least a rough conversion for which the diagram in Figure 14 provides possibilities.

In Figure 14 the measuring results increases almost in linear relation to the decreasing size of the globe between the globe sizes applied. The material available does not allow the discovery of the true shape of the regression curve. In Figure 14 a linear expression has been used as a first approximation by smoothing the measuring results with the method of least squares. For diameters larger than 55 mm. and smaller than 10 mm. this approximation is apparently no longer valid.

Within the range studied there has not been an interval in which the results would vary less with the size of the globe than in other intervals, a

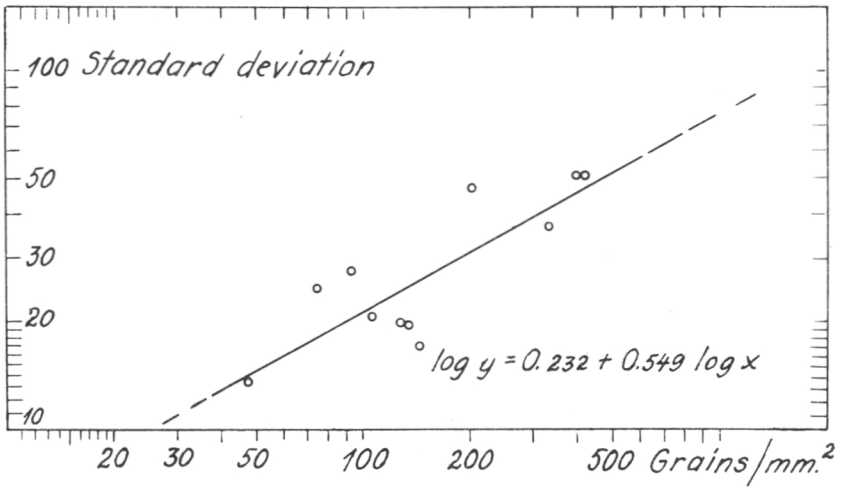


Figure 15. The standard deviation of total catch and its relation to the average quantity of effective catch in pollination normal Scotch pine stands.
Kuva 15. Kokonaistakertuman mittaustuloksen hajaanto ja sen riippuvaisuus tehokkaan takertuman keskimääräisestä suuruudesta pölytysnormaaleissa männiköissä.

situation which would have offered certain advantages. It would perhaps seem logical to make the globe meter equal to the size of the female strobilus, or approximately three millimeters in diameter. This size, however, is too small for convenient manipulation; the diameter ten times as great which has been used is somewhat arbitrary. If it is desired to convert the values of catch with the 3-cm. globe to those of 3-mm. diameter, they must be multiplied by approx. 1.6 (this extrapolated conversion coefficient being however rather uncertain as pointed above).

The influence of the globe size, which in fact is surprisingly great, draws attention also to the small size of the female strobilus. The smaller a globe the strobilus is, the more efficient it is in catching pollen. In other words, many small strobili catch pollen more efficiently than a few large ones.

The question of the number of globes to be placed in a certain stand can be answered only experimentally because the number apparently depends to a great extent on the type of stand and its internal homogeneity. No comprehensive study on the problem has been carried out but the measurements that are now available provide data for preliminary examination.

Let us first examine the measurements made in an open place. In the spring of 1959, 15 globe meters were placed in the approximately one-quarter-hectare yard of the Ruotsinkylä Experimental Station headquarters at Tuusula. Actually, the area was not a large one, and the surrounding forest undoutedly caused irregularity in the distribution of pollen in the area. The

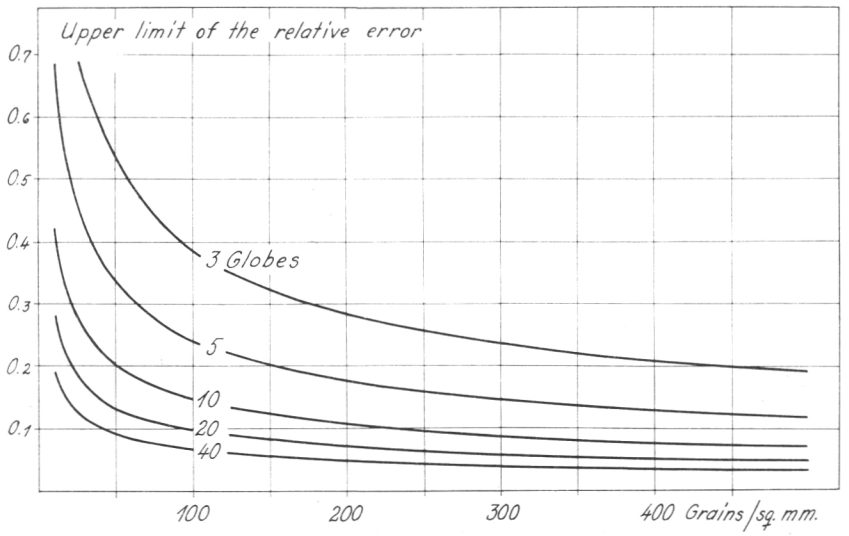


Figure 16. Upper limit of the relative error of total catch measurement, the average total catch, and the number of globe meters.

Kuva 16. Kokonaistakertuman mittaustuloksen suhteellisen virheen yläraja, keskimääräinen kokonaistakertuma ja mittaripallojen lukumäärä.

catch of spruce pollen during one week was measured. The following results were obtained: 75, 76, 77, 77, 78, 78, 78, 80, 81, 82, 83, 84, 85, and 85 grains per sq. mm. The mean is 79.9 grains per sq. mm. and the standard deviation 3.4 grains per sq. mm. Another similar experiment with 23 globes carried out in an opening of a pine stand near the above area gave as result 36 grains per sq. mm. and a standard deviation of 2.4 grains. The computation reveals that one globe is enough to obtain the result which at a 95 % level of probability is less than 10 % in error and four globes give a result for which the error is less than 5 %. The accuracy of the globe meters can thus be considered rather satisfactory.

Measurements in the forest were also carried out in Tuusula in sample stand XXIII in the years 1957, 1958, and 1959. They show a much greater scatter (in 1957 the mean was 134 grains per sq. mm. and the standard deviation 18.1 grains per sq. mm., in 1958 419 and 48.2, and in 1959 74.2 and 23.6 grains per sq. mm. respectively). When the catch within a stand is measured the difficulties are similar to those in the measuring of male flower residue. Apparently the cause is also the same: the irregular distribution of male flowers in the canopy. In addition, there is the uneven filtering effect of crowns in different parts of the stand.

A closer concept of the standard deviation of measurement results can be gained from Figure 15, in which all standard deviations of measurement

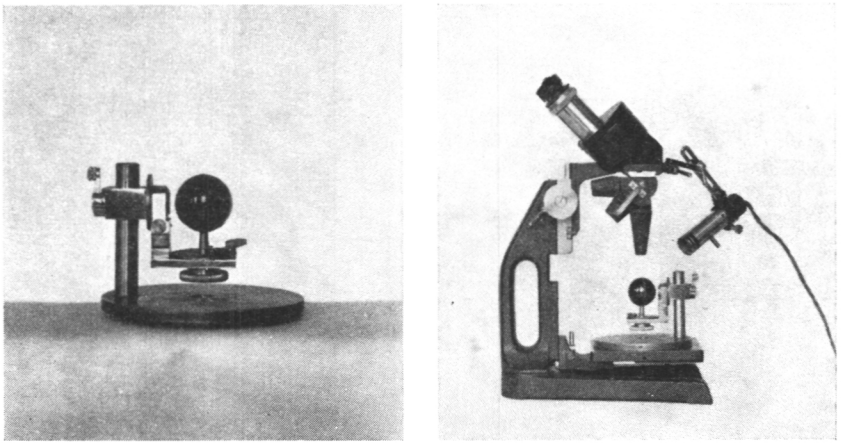


Figure 17. The mount for the meter globes (left) and its use in connection with the wide field microscope (right).

Kuva 17. Siitepölymittarin pallojen kiinnityslaite (vas.) ja sen käyttö preparoimismikroskoopissa (oik.).

results made in pine stands during the investigation have been plotted on a logarithmic scale and a straight line determined by the method of least squares fitted. The values for standard deviation can be calculated from the regression equation $y \approx 1.7\sqrt{x}$.

In addition to facilitating evaluation of the measuring method, Figure 15 also provides a good picture of the unevenness of the distribution of pollen catch in different parts of a stand, bearing in mind the relatively small standard deviation on an open area (for a pollen catch of 36 grains per sq. mm., the standard deviation obtained in the open was 2.4, whereas within the stand it is about five times as great). On the basis of the relation between the pollen catch and the standard deviation of measurement results presented in Figure 15, it is possible to estimate the interdependence of the upper limit of the relative error of measurement results and the number of globe meters used. Results of such calculations are shown in diagrammatic form in Figure 16.

When the catch is abundant, exceeding 150 grains per sq. mm., 5 to 6 globes give a result which at a 95 % level of probability is less than 20 % in error. If the catch is smaller the error may go up to 30 % with the same number of globes. The number of globes placed in a stand in different years has varied between five and ten.

The structure of the meters has earlier been explained in detail (Sarvas 1952, pp. 4—7 and 1955, pp. 6—9). One important change, however, has been developed and used since the summer of 1958: the globe meters

Table 10. Durability of adhesiveness of petrolatum coating on globe meters.
Taulukko 10. Mittaripallojen vaseliinipeitteen tahmeuden kestävyys.

Replicate No. *Toiston n:o*	Length of outdoor exposure before starting experiment, days *Pallot olleet ulkona ennen mittausta, vrk.*		
	0	7	14
	Pollen catch at end of one week, grains/mm². *Mittaustulos viikon kuluttua, kpl/mm²*		
	Yhteensä		
I—V	402	379	253
	Keskimäärin		
Total — *Yhteensä*	80.4	75.8	70.6
	%		
Average, % — Keskimäärin, %	100	94.3	87.8

have been modified so that the caught pollen can be counted directly on the surface of the globes by surface illumination with a wide field microscope. The suspension wires are now attached to the globes by screws which can easily be detached when they hinder the microscopic work. Furthermore, Mr. Matti Wilska, M. Sc. Eng., in collaboration with Mr. Reino Saarnio and the author, constructed an apparatus (Fig. 17) in which it is possible to turn the globe under the microscope in all necessary directions. It also selects automatically from the globe surface 200 evenly distributed points which serve as centers for sample areas the size of the microscope's ocular field. In counting the pollen the results are recorded on a form (Fig. 18) in which both the horizontal and vertical distribution of the pollen on the globe are shown. The examination of the same globes with both this new counting method and with the earlier dissolving method has proved that both methods yield about equal results.

The new method of direct counting is superior in many ways to the earlier method. The most obvious improvement is that one is spared the troublesome work of dissolving the petrolatum and evaporating the dissolvent. Apparently the results are also more exact than before, for in the dissolving method the possibility of grains being lost in the process was considerable. The new method can also provide information regarding the horizontal direction and the vertical angle from which the pollen has come. To utilize this property there is need only to mark on the globe its direction in the stand and later, in counting the pollen, use the special form already mentioned. Perhaps an even more important advantage in favor of the new method is that the distribution of pollen on the surface of the globe can be studied and

POLLEN

Globe no. 113 Year 1959 Date and time 5/6 13.05—8/6
Microscope Reichert Ocular × 20 Objective × 10 Ocular
Radius of globe 14.9 mm., area (m) 2 788 mm²., m/n =

Quarter, degrees (top row =

Degrees of Latitude	N 360	345	330	315	300	285	W 270	255	240	225	210	195	S 180
	105	90	75	60	45	30	15	360	345	330	315	300	285
	Number of grains in the ocular field												
14	16	×	×	×	8	×	×	×	1	×	×	×	2
28	×	69	×	15	×	6	×	×	1	×	—	×	1
42	47	125	×	22	19	×	6	1	×	—	1	×	4
56	70	47	41	×	25	15	4	—	4	×	1	—	1
70	77	113	53	38	×	34	11	5	2	3	—	—	—
84	111	74	66	34	20	12	6	—	2	1	—	—	1
98	189	68	57	48	35	15	3	3	—	—	1	1	—
112	81	60	33	36	×	9	—	5	2	—	—	—	—
126	67	60	36	×	24	16	1	—	3	×	—	—	2
140	35	37	×	15	13	×	5	—	×	—	—	×	—
154	×	35	×	18	×	8	×	×	1	×	5	×	—
168	28	×	×	×	24	×	×	×	2	×	×	×	2
Total in ocular field	721	688	286	226	168	115	36	14	18	4	8	1	13
Coefficient	0.615	0.615	1.03	0.769	0.769	0.769	0.769	0.769	0.615	1.03	0.615	1.03	0.512
Average i/mm.²	443	423	295	174	129	88	28	11	11	4	5	1	7

Figure 18. Form used in the microscopic study of globe meters. Even a glance at the form reveals the uneven distribution of the pollen grains (most have come from direction 135, i. e., with the wind from the southeast).

thus full benefit gained from the similarity in the shapes of the globe meter and the female strobilus of pine.

In measuring pollen catch with globe meters they are exposed for long periods to the strong spring sunshine which may cause some changes in the surface of the petrolatum coating that would hinder the adhering of pollen. An experiment to evaluate the effect of exposure was made in the spring of 1958 using 15 globes. At first five of the globes were coated with petrolatum and exposed to the spring sun for two weeks, five others were coated a week later and exposed for one week, and the last five were coated immediately prior to the actual experiment. The experiment was set up at Tuusula on a clearing near the Ruotsinkylä Experimental Station of the Forest Research

QUANTITY CHART

20.04 Tree species pine Site Mäkrä Point M 1
field Ø 0.91 mm., area 0.650 mm²., × 200 = n = 130.0 mm².
21.4 Great circle of the globe (i) 697 mm².

exsample, below it the real values)

165	150	135	120	105	E 90	75	60	45	30	15	Total grains in ocular field	Coeffi-cient	Average, grains per i mm?
270	255	240	225	210	195	180	165	150	135	120			
×	×	×	3	×	×	×	10	×	×	×	40	1.03	41
×	—	×	3	×	×	24	×	87	×	30	236	0.559	132
×	1	1	×	6	18	×	34	56	×	67	408	0.385	157
—	3	×	8	14	29	61	112	×	66	79	580	0.308	179
1	6	2	22	19	37	59	69	65	90	92	798	0.268	214
1	—	2	20	21	40	67	95	129	122	85	909	0.256	233
—	1	7	14	20	35	72	111	105	88	102	975	0.256	250
—	1	4	13	29	47	61	94	106	99	89	769	0.268	206
—	3	×	5	19	35	53	67	×	81	69	541	0.308	167
×	—	4	×	15	52	×	58	60	×	53	347	0.385	134
×	5	×	5	×	×	28	×	41	×	46	192	0.559	107
×	×	×	14	×	×	×	15	×	×	×	85	1.03	88
2	20	20	107	143	293	425	665	649	546	712	5 880	0.031	182
1.03	0.615	1.03	0.615	0.769	0.769	0.769	0.615	0.769	1.03	0.615	0.031	—	—
2	12	21	66	110	225	327	409	499	562	438	182	—	—

Kuva 18. Mittaripallojen mikroskooppisessa lukemisessa käytetty lomake. Jo yleissilmäys lomakkeeseen osoittaa siitepölyn epätasaisen jakaantumisen (pääosa lentänyt suunnassa 135, so. kaakkoistuulen mukana).

Institute. The pollen of spruce was measured. The locations of the globes were determined at random. The result appears in Table 10. The catch on the week-old coating is seen to be 94 % of that on freshly coated globes and 88 % on globes with a two-week-old coating. A further testing revealed that these differences were significant. Thus this experiment proves it necessary to change the globes at least at one-week intervals; often, however, it is necessary to change a globe sooner for the reason that one side has become more or less filled with pollen.

The values of total catch and effective catch measured in the present investigation are compiled by sample stands in Table 11.

Table 11. Total catch and effective catch in sample stands.

Taulukko 11. Kokonaistakertuma ja tehokas takertuma tutkimusmetsiköissä.

Location *Paikka*	Sample stand No. *Koeala n:o*	Total catch *Kokonaistakertuma*		Effective catch *Tehokas takertuma*		Effective catch, % of total catch *Tehokas % kokonais-takertu-masta*
		period of exposure *aika*	grains/ mm². *kpl/mm²*	period of exposure *aika*	grains/ mm². *kpl/mm²*	
Tuusula	XXIII	28. 5—15. 6. 53	252	29. 5— 3. 6. 53	182	72
»	»	28. 5—10. 6. 54	310	31. 5— 4. 6. 54	136	44
»	»	23. 6— 8. 7. 55	232	23. 6—27. 6. 55	207	89
»	»	5. 6—16. 6. 56	47	7. 6—11. 6. 56	42	89
»	»	1. 6—24. 6. 57	137	9. 6—13. 6. 57	104	76
»	»	7. 6—25. 6. 58	419	16. 6—20. 6. 58	300	72
»	»	4. 6—13. 6. 59	73	4. 6— 8. 6. 59	67	92
Sippola	430	4. 6—27. 6. 58	332	14. 6—20. 6. 58	261	79
»	»	22. 5—16. 6. 59	143	4. 6— 8. 6. 59	112	78
»	Seed. orch. *Sm. vilj.*	4. 6—27. 6. 58	142	14. 6—20. 6. 58	90	63
»	»	22. 5—16. 6. 59	74	4. 6— 8. 6. 59	53	72
Kerimäki	XX	9. 6—28. 6. 58	300	18. 6—22. 6. 58	238	79
»	»	3. 6—11. 6. 59	270	4. 6— 9. 6. 59	189	70
»	XXXIII	3. 6—11. 6. 59	120	4. 6— 9. 6. 59	101	85
Vilppula	VII	7. 6—30. 6. 58	384	17. 6—21. 6. 58	342	89
»	»	5. 6—13. 6. 59	145	5. 6— 9. 6. 59	120	83
Rovaniemi mlk	I a	19. 6— 2. 7. 58	128	24. 6—28. 6. 58	106	83

Catch in Relation to Pollen Crop

It is reasonable to suppose that the quantity of catch is closely related to the pollen crop of a stand even though these concepts mean quite different things, as stated earlier. One essential difference between pollen catch and pollen crop is that the former in relatively small stands is closely correlated to the size of the stand, whereas the pollen crop per unit area is not (though it is more difficult to measure in small stands than in large ones). However, it is apparent that as the area of the stand increases, its relative importance to catch decreases. One can expect to find a certain minimum area (though it is dependent on the average pollen yield of the stand) beyond which any further change in area has very little influence on the catch in the center of the stand. In the following the term »pollination normal stand» will be applied to stands that exceed the minimum area. In the present investigation efforts have been made to determine this minimum size, but the results are still in the preliminary stage. Current information suggests that on poor forest sites (dominant height less than 20 m. at 100 yrs.) fulfilling the above description for a pollination normal stand this minimum area is hardly under four or five hectars. On more fertile sites it may be somewhat smaller (approx. 3—4 hectares).

Table 12. A comparison of potential and total pollen catch.
Taulukko 12. Kokonaistakertuman ja sen potentiaalisen määrän vertailua.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Year *Vuosi*	Rains during flowering *Sateet kukkimisaikana*		Total pollen catch grains/mm². *Kokonaistakertuma kpl/mm²*	Male flower residue g./m². *Hedekukkien tähteitä g/m²*	Potential pollen catch grains/mm². *Potentiaalinen takertuma kpl/mm²*	Total pollen catch % of potential *Kokonaistakertuma % potentialisesta*
			hours *tuntia*	mm. *mm*				
a. Flowering period with little rain — *a. Kukkimisaika vähäsateinen*								
Tuusula	XXIII	1955	1.0	0.2	232	2.73	230	101
»	»	1956	—	—	47	0.11	45	104
»	»	1958	4.0	5.5	419	5.82	390	107
»	»	1959	1.0	2.5	73	0.57	80	91
Sippola	430	1958	0.2	0.5	332	4.64	330	101
»	»	1959	1.0	2.0	143	1.97	165	87
Kerimäki	XX	1959	0.3	0.4	270	4.72	330	82
Vilppula	VII	1958	0.2	0,1	384	7.31	450	85
Rovaniemi mlk.	I a	1958	2.5	4.2	128	1.67	135	95
b. Flowering period with rains — *Kukkimisaika sateinen*								
Tuusula	XXIII	1957	18.5	10.3	137	2.20	180	76
Kerimäki	XX	1958	13.0	25.0	300	8.12	480	62
Vilppula	VII	1959	4.0	22.0	145	4.10	290	50

The comparison between pollen catch and pollen crop at this early stage of investigation is most interesting in pollination normal stands.

In comparing the pollen catch with pollen crop the fact that the catch is influenced by the weather during flowering, while the pollen crop is not, is important to note. The pollen crop represents the potential quantity of pollen of which a greater or smaller amount can be destroyed during flowering by unfavorable weather conditions. For a clear picture of the correlation between pollen catch and pollen crop it is justifiable to limit examination at first only to those flowerings in which the shed and spread of the pollen has occurred under the best possible weather conditions.

The data compiled in Table 12 a and Figure 19 indicate the regression of the total pollen catch on the pollen crop in pollination normal stands for the years when flowering has taken place under favorable weather conditions. The rains that have occurred during flowering are shown in Table 12 by giving their total duration (t) and total precipitation (mm.). Here the flowering includes the period during which the pollen catch has amounted to approximately 95 % of the total catch.

The coefficient of correlation was calculated to be 0.96, which is highly significant and quite high, perhaps even surprisingly high, when it is recalled

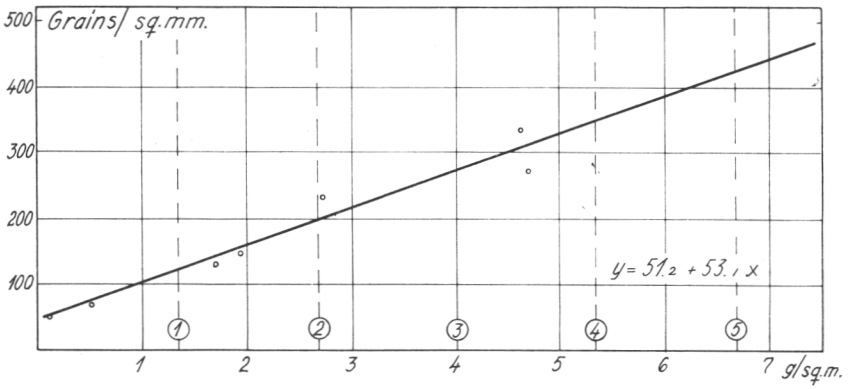


Figure 19. Total pollen catch in pollination normal stands in years when only slight rains have occurred during the flowering period, and the pollen crop. The pollen crop is expressed as the quantity of pollen in g./m². (the figures in the circles), and as the quantity of male flower residue in g./m².

Kuva 19. Kokonaistakertuma pölytysnormaaleissa männiköissä vuosina, jolloin kukkimisaikana on satanut vähän, ja siitepölysato. Siitepölysato on ilmaistu siitepölyn määränä g/m² (ympyröiden sisällä olevat luvut) sekä hedetähteiden määränä g/m².

that both total pollen catch and male flower residue can be measured on the poorest sites with only 20—30 % accuracy. Furthermore, the regression of total pollen catch on the quantity of male flower residue is at least approximately linear, as is reasonable to expect. The regression equation is $y = 51.2 + 53.1\,x$. It seems to be practically the same on both poor and fertile sites and also in the different geographical regions studied in this investigation, including Northern Finland. The regression thus seems to have rather general applicability. On the horizontal axis in Figure 19 appear also the quantities of pollen (in circles) corresponding to different quantities of male flower residue. The relation between these quantities and the corresponding values of total catch deserves special attention since it can be expected to be about the same in all pine species whose pollen size is equal to that Scotch pine. Thus the regression provides a possibility to apply a great many of the findings of this investigation to other pine species.

Because the making of pollen catch measurements is laborious, they have been made only in a few stands. On the other hand, the male flower residue measurements require much less work and therefore data on male flower residue are available for many stands and over a number of years. By applying these data and the regression of the total pollen catch on the male flower residue it is possible to get a rather comprehensive picture of the variations in total pollen catch. As, for instance, the greatest quantity of male flower

residue measured thus far is 8.12 grams per square meter per year, it can be calculated from the above regression equation that in Finland the total catch of Scotch pine pollen may reach at least as high a value as 482 grains per square mm.

The comparison of the total pollen catch and male flower residue (the pollen yield of a stand) raises the question of the pollen balance of a stand. In other words, what is the relation between the pollen flying away from a stand and the pollen raining on the ground within a stand? This was one of the reasons for the pollen rain measurements which have been carried out in the sample stands, the pollen rain here meaning the quantity of pollen falling to the ground. For the purpose the pollen has been caught on petrolatum-coated slides placed flat on the ground. The measurements were made in the spring of 1959. When expressed in per cent of the total pollen catch measured in the canopy, the figures are as follows:

Tuusula, sample stand	XXIII	16 %
Sippola	430	18 %
Kerimäki	XX	15 %
Kerimäki	XXXIII	18 %

There is a pronounced similarity in the figures. The mean pollen rain in a pollination normal stand as determined from these figures is approximately 17 % of the total pollen catch.

The balance naturally depends greatly upon the size of the stand and the weather conditions prevailing during the flowering period. The smaller the stand the greater is the difference between the quantity of pollen flying away and the quantity raining in the stand; and during rainy weather relatively more pollen falls downward in the stand than during dry weather. Here the problem is dealt with only in regard to pollination normal stands during favorable flowering conditions. For such conditions the regression equation, p. 50 helps to find the quantity of pollen rain corresponding to a given quantity of pollen crop when taking 17 % as the ratio of the raining pollen to the total catch. For instance, when the pollen crop is 3.45 grams per square meter (i .e., a pollen yield of about 190 grains per sq. mm.), which is the average pollen crop of mature Scotch pine stands on *Myrtillus* type, the pollen rain is approximately 40 grains per sq. mm. The difference between the quantity raining in a stand and the quantity dispersed by the canopy is thus 40—190 = — 150 grains per sq. mm. (or, approx. —28 kilograms per hectare). In the long run this may amount to an appreciable loss of nutrients for the site.

Variation of Pollen Catch within a Stand

The male flowering of individual trees in a stand is far from uniform, as has been brought out earlier, and trees with abundant (or sparse) male flowering often appear in groups. Consequently, the pollen yield is not consistent throughout the stand. Thus it is to be expected that the variation in the quantity of pollen catch within the stand is considerable. This was actually verified already by studing the accuracy of measuring results and was demonstrated most strikingly in Figure 15, p. 42, showing the regression line of standard deviation of measuring results and the total catch. The problem can be further examined on the basis of data from e. g. stand XXIII at Tuusula, where the number of globe meters has been greater than in others for many consecutive years.

The results are shown in Table 13. A noticeable variation in pollen catch between different meter locations during each year studied becomes evident from the table. The greatest deviations from the mean are as high as 40 %. However, the relative differences become smaller as the average pollen catch increases. Thus in 1958, when male flowering was especially abundant, the greatest deviations from the mean were only about 20 %. Therefore, the years of sparse male flowering are accompanied by the greatest relative variations in catch within a stand.

The observation points (trees with meters) are marked on the map in Figures 3—5, p. 15—17, with the same numbers used in Table 13 but preceded by the letter M. By comparing the relative abundance of pollen catch at different points (Table 13) with the quantity of male flowers in nearby trees (Figures 3—5), some degree of dependence appears. The correlation is not, however, very distinct.

According to Table 13 the differences in relative amounts of pollen catch at some observation points have changed from year to year and at others they have been practically constant. For instance, at point M2 the pollen catch in all the years studied has been below the average, and the same is true of point M7.

Table 13. Variation of catch within a stand. Sample stand XXIII at Tuusula.
Taulukko 13. Metsikön sisäinen takertuman vaihtelu. Tuusula, koeala XXIII.

Period of exposure *Mittausaika*	Point of observation *Tutkimuspisteen n:o*										Average *Keskimäärin*
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Catch, grains/mm². — *Takertuma, kpl/mm²*										
5. 6—16. 6. 56	55	31	41	66	44	·	·	·	·	·	47.4
1. 6—24. 6. 57	135	118	155	138	116	162	107	142	·	·	134.1
7. 6—26. 6. 58	453	375	369	440	416	357	370	448	515	449	419.2
4. 6—13. 6. 59	77	42	75	82	46	56	68	94	128	74	74.2

Pollen Catch in Relation to Weather

The foregoing suggests that the pollen catch is more or less dependent on the weather during the flowering period. The diagram in Figure 19, p. 50, shows the correlation between the pollen catch and the pollen crop for pollination normal stands in years when the weather during the flowering period has been favorable. This is the greatest possible catch corresponding to a certain pollen yield, that is, some sort of potential pollen catch.

The comparison of the actual pollen catch as given by the globe meters with the corresponding potential catch provides a quantitative measure of the effects of unfavorable weather conditions. This comparison is made in Table 12, p. 49. Unfortunately, it does not appear from the table at how unfavorable a time the rain occurred, for it is obvious that rain occurring when the shed and spreading of pollen are at their peak has a more drastic effect than rain during a less active period, for instance, in early morning or late afternoon. This noteworthy detail is illustrated e. g. in Figures 9—12, p. 30—34. In order that this important point would stand out better, Table 12 does not include the rains occurring between 8: 00 p. m. and 8: 00 a. m.

In the table the percentage of the total pollen catch from the potential catch represents the value whose deficit from 100 expresses the amount of pollen destroyed by the rain. This amount of rain-destroyed pollen is seen to be quite considerable, reaching 50 % in the most extreme case studied. In that instance the rain lasting for several days interrupted the male flowering during the second day when the flowering apparently was getting a good start.

Pollen of forest trees is generally known to be destroyed in water. Only from two to ten minutes are needed for the pollen grains to absorb enough water osmotically to cause a rupture of the extine. Obviously, most of the pollen in the open anther sacs and on the branches and leaves of trees is destroyed by rain, whereas the pollen in the closed anther sacs is protected.

Even if the effect of rain during flowering is apparent and in many cases may cause a marked reduction in the quantity of pollen catch, it has to be remembered, however, that the effect is not so destructive as one would oftentimes have supposed without measurements. Even in the most extreme instances about half of the pollen has been saved, and often when the circumstances have seemed rather threatening, the lowering of the pollen catch from the potential amount has been only by about 20—30 %. Moreover, one should note the fact that of all the independent flowerings studied in this investigation a total of eight can be considered as having taken place under favorable weather conditions and only in three have the rains significantly hindered the male flowering.

This is an important feature of the male flowering of pine and apparently of many other forest trees (cf. Sarvas 1955, p. 21). As pointed out before, the success of wind pollination is not nearly so much at the mercy of climatic factors as has often been supposed. True, they have a decisive influence on the course of the annual and daily cycle of male flowering, but only very seldom do the weather conditions develop so unfavorably that the actual pollen catch would drop disastrously in comparison to the potential pollen crop. The rapidity of wind pollination seems to be the feature which in this respect is of great value. Let us recall once more, stressing also this view, the previously mentioned flowering of pine in the spring of 1958 in sample stand XX at Kerimäki. Regardless of the long rain which interrupted the male flowering when it appeared to be just beginning, approximately 50 % of the pollen contained by the male strobili still had time to spread and fulfill its function in only a half a day.

Female Flowering

The Quantity of Female Strobili

Ocular observation of female flowering [1]) is more difficult than that of male flowering; in comparison to the male strobili the female strobili are much smaller in size, they are generally much fewer in number, and they are located, on the average, higher up in the crown. However, their dark red color, which stands out clearly from the green of the needles, aids in their observation. With good binoculars the female flowering of even the tall trees can be followed rather accurately from the ground.

More important than the ocular observations, however, is the direct counting of female strobili. Female strobili do not fall to the ground as such and thus cannot be measured in the same way as male flowers, but they ripen and fall only as mature cones and seeds. The quantities of cones and seeds, however, no longer provide a dependable picture of the abundance of female flowering since a noticeable part of the strobili can be destroyed in one way or another before maturing. This is often the case with pine in particular, as will be demonstrated in later discussion.

Because the pine-seed crop measurements in different types of stands and in different years furnish information also on the quantity of female strobili, the matter will be considered after the development of the strobili into cones has been discussed.

[1]) There has been much discussion on whether the cluster of megasporophylls should be considered a flower or an inflorescence. The practice adopted in this work is to consider it an inflorescence, a female strobilus.

The Annual Cycle of Female Flowering

Generally speaking, the female strobili appear later than the male strobili. Even by dissecting the buds they can scarcely be found earlier than two or three weeks prior to flowering. The first sign is a small protuberance at or beside the tip of certain shoots. Only after the male strobili have nearly reached their final shape and are yellowish (or reddish) in color will there emerge the small female strobili, the size of the head of a pin. It is at first pink but later a deeper red in color. At the start, the female strobilus sits rather tightly on the shoot but later the supporting stalk grows rapidly and developes into a short stem. This marks the approach of the actual period of female flowering. As the strobilus begins to open, the stalk is almost as long as the strobilus. Now elongation takes place in the region of the strobilus itself, for which reason the ovulate scales (and the bracts below them) become separated from their tight position before flowering. Between the scales are formed small fissures in which the wind-borne pollen grains can roll along the channels formed by the special structure of the ovulate scales and bracts to the micropyle of the ovules.

The opening of the scales begins generally in a region slightly below the widest part of the strobilus. Closer examination reveals that the flowering commences with the opening of the fertile scales nearest the base and the sterile scales below (excepting the several topmost ones) never open. In addition, the sterile scales next to the base remain, usually for the duration of the flowering period, covered with the highest scale-like leaves of the stalk. The last to open are the apex scales, and often the fissure between the two or three sterile apex scales is also only very slight.

The opening sequence for the strobili is thus clearly basipetal as, for example, Wettstein (1940, pp. 406—407) has pointed out. The interval between the opening of the first and last scales varies depending on the weather from approximately one-half to one day.

Several days after the fissures have appeared they begin to close and finally disappear entirely due to the swelling of the scales. This marks the conclusion of female flowering. The scales of a female strobilus have been open, for instance, in the sample stands at Tuusula and Sippola, from three to four days depending on the weather and probably also the pollination of the strobili.

As the scales close, the stalks begin to curve away from the shoot, placing the female strobili in a pendent position; the flowering position gives way to the cone position. The female strobilus apparently is most effectively pollinated when in an erect position during which time the surrounding needles, for instance, limit least the free flight of the pollen to the strobilus, whereas the pendent position is best suited for seed dispersal. The stalks of most

female strobili are already slightly curved before the fissures between the scales are entirely closed. The curving of the stalks is thus a clearly observable external sign of the conclusion of female flowering. However, it is not an absolute sign. The surest method is to examine the fissures between the scales with a hand lens.

The female flowering generally begins at the top of the crown from one-half to one day earlier than in the lower crown parts, depending on the weather. The fissures appear in the strobili on the northern side of the crown from one half to one day later than on the southern side. A rather distinct difference, one to two days on the average, will thus occur between the beginning of the opening of female strobili in the peak and on the northern side of the lower crown.

Individual trees are also seen to differ from each other. Apparently this is partially due to the variations in the environment, for instance, in the varying rates of warming in different parts of the stand, and partially to different reaction norms. With individual trees the deviation from the mean may be from one to two days; however, the relative proportion of very early and very late trees seems to be comparatively small. Excluding these few exceptions the female flowering of different trees in a Scotch pine stand occurs at the same time. The majority will flower under normal weather conditions within four or five days (cf. also Scamoni 1938, Wettstein 1940, p. 408).

The opening of female strobili generally begins from one-half to one day in advance of the pollen shed in the same part of the crown (cf. also Roeser, J. Jr. 1942, p. 305).

The joint schedule of female and male flowering is, however, clearly dependent on the weather. When the commencement of male flowering is of the rapidly accelerating type (see p. 31), the female flowering is only slightly or not at all in advance of the male flowering, especially if the relative humidity of the atmosphere is low. When, on the other hand, the male flowering at its commencement is interrupted by the cooling of the air and by rain, and the relative humidity of the atmosphere remains high, male flowering is retarded more than female flowering and the gap between their times of starting may become considerable.

The time lapse in question was illustrated by a small experiment in the spring of 1958. Pine branches bearing both female and male strobili were removed to the laboratory on June 14 and were placed in small glasses of water which were set into glass jars that could be closed. Glycerol was poured over the water in the glasses to prevent evaporation. The jars were placed in in the shade at room temperature (approx. 20° C.). The experiment was set up so that there were varying degrees of atmospheric relative humidity in the jars. The following relative humidities were formed in the ways indicated: into the jars were put wet blotting paper (100 % relative humidity), calcium nitrate (55 %), calcium carbonate (45 %), wet calcium chloride (35 %), and

dry calcium chloride (0 %). Each degree of humidity had three replications. When the jars were examined on June 17 it was observed that in every case the female strobili had opened; no clear difference caused by the relative humidities could be seen. The differences in male flowering, on the other hand, were great. In jars containing wet blotting paper (100 %) the male strobili were tightly closed, this being the case also in jars containing calcium nitrate (55 %), though less tightly. The pollen was very loose in jars containing dry calcium chloride (0 %) and loose in jars containing moist calcium chloride (35 %) and calcium carbonate (45 %). Thus it would appear that even if the temperature is favorable the anther sacs will not open unless the relative humidity of the atmosphere is below 50 %. In fact, the diagrams in Figures 9—12 support this idea.

In the spring of 1951 the air temperature in sample stand XXIII at Tuusula was favorable between the 13th and 15th of June but the relative humidity was high; the male flowering did not get a good start until June 16 when the relative humidity during the daytime dropped to around 45 %. A similar condition developed in the same stand during the spring of 1957 when the air temperature was adequate from the 10th to the 12th of June but the relative humidity was high, so that the maximum pollen shed developed only on June 13 when the relative humidity dropped to approximately 50 %.

In the spring of 1959 the air in Southern Finland warmed exceptionally soon in the beginning of May hastening the development of the male flowers. In the middle of May, however, the air cooled again and the development of male flowers almost stopped. When the air again warmed quickly in the beginning of June, the female strobili were hardly visible, but the male flowers were far along in their development. And then, when the pollen, for instance, in sample stand XXIII at Tuusula, began to be shed on June 4, the female strobili opened at about the same time as the male flowers.

It bears note here that during the present investigation spring frosts have had no observable effect on the female strobili of pine. This need not, however, mean that no damage could occur in the areas studied. For instance, the freezing of the female strobili of pine in Eberswalde, Germany, in the spring of 1935 as described by Dengler (1940, p. 52) gives reason to be constantly on the watch for possible damage by spring frosts.

Pollination

Pollination Mechanism

In the following, pollination refers to the adhering of pollen grains to the micropyles of the female strobili. Pollination is thus a synthesis of female

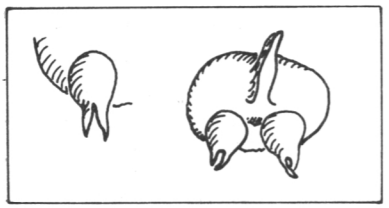


Figure 20. At the right, a top view of a cone scale. The arms of the micropyle tube are not always of different lengths; their edges are often flaggelate. At the left, an individual ovule. Sample stand XXIII, Tuusula. The one at right was fixed on June 7 and at left on June 6, 1959. Magnification 15 and 25.

Kuva 20. Oikealla käpysuomu yläpuolelta katsottuna. Mikropylen torven haarat eivät aina ole eripituisia; usein ne ovat ripsilaitaisia. Vasemmalla erillinen siemenaihe. Koeala XXIII, Tuusula, oik. 7. 6. ja vas. 6. 6. 1959. Suurennus 15 ja 25.

and male flowering and that alone would justify its discussion as an individual topic, not to mention its unique position in reproductive physiology.

After the anthers shed their pollen, it is carried by air currents for longer or shorter distances before finally falling to the ground or into a body of water, or in a very few instances before hitting the female strobilus and being caught by some ovule. The principles governing pollen spread provide a truly important, but broad and complex research topic which can mostly be considered as a separate problem. It has not been possible to bypass this problem in the current investigation, but the intention has been to keep it as much as possible for consideration at some other time.

The structure of the female strobilus is such that obviously most of the pollen grains hitting against it will slide into the fissures between the scales and through the channels inside to the ovules where they will be caught on the arm-like elongations of the integument or on the outer lip of the micropyle (Fig. 20); the stickiness of both seems to be sufficient to catch the pollen grains with ease but their attachment is loose. In examining the open ovulate strobili with wide field microscope, one marvels at the complexity and delicacy of their structure which forms a compact unit for directing the course of pollen grains.

The main features of this unified structure have been described in numerous earlier investigations and it is not felt necessary to repeat them here, especially since no new contributions to the subject could be made. Many things speak in behalf of the efficiency of the system. For instance, at the conclusion of female flowering when the arms of the micropyle tube may be entirely filled with pollen, even in great clusters, practically no pollen grains can be found elsewhere between the scales.

One feature deserves mention as it bears significance in later discussion. When the female strobilus is open it is easy to note that the pollen grains rolling down a certain »channel» stop at the micropyle tube and its arms which form the end of that channel. It is hardly conceivable that the grains, in the event that the arms would be nearly filled with pollen, would drop down to the micropyle of the next ovule in the strobilus.

As has appeared in earlier investigations, rain readily destroys pollen.

Thus there arises the question of whether rain can destroy pollen grains which already are between the ovulate scales and possibly attached to the micropyle. In pine, protection of the female strobilus against rain is apparently much poorer than in spruce, which has imbricate, spoon-shaped scales shielding the fissures. To evaluate the question, the strobili after natural pollination were subjected to various kinds of watering tests in the same way as done previously by Eklundh Ehrenberg and Simak (1956, pp. 6—9). It was shown beyond doubt that rain water has little possibility to penetrate between the scales. Apparently due to the structure of the fissures, the surface tension of water becomes extremely great. Even when water was sprayed under high pressure onto the strobili practically no water droplets were able to penetrate the strobili. After these experiments further testing seemed unnecessary. Thus it appears that rain destroys nearly all the pollen which has adhered to the outer surface of the female strobili, but the grains that have entered the strobili are well protected. It is possible that pollen that has adhered to the outer surface and to nearby vegetative parts has an important role in controlled pollination, which could explain the somewhat different results obtained in spraying by Eklundh Ehrenberg and Simak. — In the present investigation efforts to develop a globe meter to which the pollen could adhere freely but which would be protected from rain have been made for more than ten years still without full success. The female strobilus of pine presents an almost perfect solution!

The question of how the pollen grains pass from the micropyle tube and its arms to the tip of the nucellus has been a cause for some debate. Ever since Strasburger (1871, p. 248; cf. also 1892) described the pollination drop in pine for the first time many investigators have made reference to it. Others, on the other hand, have doubted the existence of such a drop (see, e. g., Schnarf 1933, p. 39—40, or Håkansson 1956, p. 6). After the study carried out by Doyle and O'Leary (1935) in which the drop and its function were described in detail, there can hardly be any uncertainty about its existence. McWilliam (1958) has recently published a comprehensive investigation on the mechanism of micropyle and on the pollination drop of *Pinus* species; his descriptions and interpretations of most of the details are in good accordance with the picture formed by the present author and therefore special mention of his investigation is made. The investigation included also a detailed bibliography. Actually, it would be especially difficult to explain how the pollen grains could be carried from the mouth of the micropyle up toward the tip of the nucellus without the pollination drop. Obviously, many details of the functional mechanism of the drop are nevertheless still in need of further clarification.

The current investigation includes observations concerning the pollination drop made in the springs of 1958 and 1959. The drops were observed

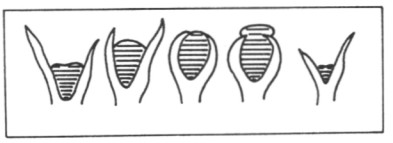


Figure 21. Different stages of the pollination drop. The fluid is syrupy but clear. The fluid did not appear beyond the arms of the tube. Tuusula, Mätäkivi, sapling stand, June 5, 1959, between 4: 30 and 6: 00 a. m. The part filled by the fluid is shaded. Magnification 20.

Kuva 21. Pölytyspisaran eri vaiheita. Neste siirappimaista, mutta kirkasta. Torven haarojen ulkopuolella ei nestettä esiintynyt. Tuusula, Mätäkivi, taimistoala, 5. 6. 1959 klo 4.30—6.00. Nesteen täyttämä osa vinoviivattu. Suurennus 20.

for the first time by Dr. E. Oinonen in sample stand Ia at Kivalo on the night of June 19, 1958, between 1: 30 and 4: 00 a. m., appearing most abundantly immediately after 1: 30. Even during the evening of the same day from 11: 00 p. m. on, he could again witness the appearing of the drops. Similarly, in sample stand XXIII at Tuusula the author could see some fluid in several ovules even in the daytime (at one o'clock on June 20, 1958) after a rainy morning. The fluid did not, however, extend clearly between the arms of the micropyle.

In the spring of 1959 the functioning of the drop as the carrier of pollen grains was observed both in the vicinity of sample stand XXIII at Tuusula and in sample stand 430 at Sippola. On the former site the observations were made on June 5, 1959, between 4: 30 and 6: 00 a. m. When the fissures were examined with hand lens, the drops, a crystal-clear viscous fluid, were seen in 3—5 ovules per strobilus on the average. A clearer picture of the drops was obtained by opening female strobili under wide field microscope. In Figure 21 are a few of the drawings made of the drops. The fluid was visible in the tubes of numerous ovules, causing one to doubt that the entire withdrawal of the drops is, at least in the sample area, so rapid a phenomenon as in cases described by Doyle and O'Leary. It was also witnessed how in several cases the pollen grain which had come in contact with the drop would rise to the tip of the nucellus through the fluid-filled tube, apparently being lifted by its air sacs.

The pollination drop thus appears primarily at night. The exudation of the drop is most likely understood as a phenomenon comparable to guttation, as noted by McWilliam in his aforementioned investigation. The tissues directly beneath the nucellus are high in liquid content, and at night when the relative humidity rises to 60—100 % the fluid is expressed from the tissues into the nucellus and from the tip of the nucellus to the micropyle. As the relative humidity lowers and evaporation is increased in the morning, the guttation slows down and ceases and the reverse phenomena, the drying of the drop and suction of the nucellus, begin. One can suppose that the importance of evaporation is emphasized by the structures in the strobilus which seem to encourage evaporation, such as the abundant papillary structures in both the ovulate scales and bracts. This idea is further supported by the observation that the fluid is expressed into the nucellus tube and that the

pollination drop can be seen also in the daytime during rain when the relative humidity of the air is sufficiently high for several hours. If, however, this phenomenon did depend only on the changes of atmospheric relative humidity, one could expect to find the pollination drops occurring more simultaneously in different ovules. This seems to warrant the possibility set forth by Doyle and O' Leary (1935, p. 186) that the pollen grains as well have a stimulative part in the phenomenon.

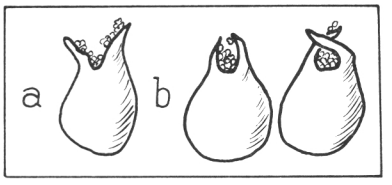


Figure 22. In early and mid-flowering stages the arms of the micropyle tube point away in a scissor-like fashion (a), but toward the end of flowering they often are curved inward (b). In the former stage most of the pollen is found in the arms of the tube and in the latter the tube itself carries the most pollen. Sample stand XXIII, Tuusula, June 19, 1958. Magnification 10.

Kuva 22. Kukkimisen alku- ja keskivaiheissa mikropylen torven haarat suuntautuvat vinosti saksimaisesti ulospäin (a), mutta kukkimisen loppuvaiheissa ne ovat usein sisään päin kääntyneitä (b). Edellisessä vaiheessa pääosa siitepölyhiukkasista torven haaroissa ja vain vähän torvessa, jälkimmäisessä vähemmän torven haaroissa ja enemmän torvessa. Koeala XXIII, Tuusula, 19. 6. 1958. Suurennus 10.

Frequently, especially toward the end of flowering, it has been possible to observe the curving of the arms of the micropyle tube inward as though they were actually pushing pollen grains into the micropyle (cf. Ferguson 1904, p. 46). This might not, however, be the case but, rather, it can be supposed that the drying pollination drop in becoming more viscous has drawn the arms of the micropyle tube into this position when it has risen to the tube.

The direct inferences made on the basis of pollination drops about some of the most important movements of the pollen grains easily remain uncertain because of the difficulty in making observations without dissecting the strobili. On the other hand, certain conclusions can be drawn indirectly with perhaps greater surety.

In the present investigation random samples of female strobili from many of the stands have been studied under wide field microscope for the entire flowering period and the number of pollen grains in the ovules has been counted every day. The pollen grains in the pollen chamber and micropyle tube and those outside the micropyle tube are counted separately. It has been noticed that after the first days of female flowering the pollen grains appear in abundance both in the pollen chamber plus tube and outside. As the flowering nears its conclusion, the amount of pollen outside is relatively small and the majority is in the pollen chamber or crowded at the tube. Furthermore, the greatest part of even the few grains left outside appears, especially in the final stages of flowering, to have been in contact with the fluid exuded by the nucellus: they are more or less glued to each other. There is every reason to believe that the glue is the secretion of the nucellus which has become tough upon drying. This suggests strongly that the same ovule

Table 14. Position and germination of pollen grains in pollen chambers.
Taulukko 14. Siitepölyn asento ja itäminen pölykammioissa.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Date when fixed *Fiksee-rattu pm.*	Number of pollen grains *Siite-pölyä kpl.*	Ventral side toward nucellus % *Vatsa nukel-lukseen päin %*	Germinated % *Itänyt %*	Ventral side toward micropyle % *Vatsa mikro-pyleen päin %*	Germinated % *Itänyt %*	Total pollen grains germinated *Siitepölystä kaikkiaan itänyt*	
								number *kpl.*	%
Tuusula	XXIII	21. 10. 58	122	63	98.7	37	100.0	121	99.2
Sippola	430	30. 10. 58	203	82	96.3	18	100.0	197	96.7
Kerimäki	XX	1. 9. 58	311	77	99.8	23	95.8	306	98.4
»	»	27. 1. 60	279	70	89.5	30	94.0	253	91.0
Vilppula	VII	27. 10. 58	274	80	98.2	20	98.2	269	98.2
»	»	11. 2. 60	346	84	96.0	16	91.0	329	95.0
Totals and averages *Yhteensä ja keskimäärin*			1 535	77.3	96.2	22.6	96.0	1 475	96.0

secretes the fluid during several days even if one or more pollen grains has reached the tip of the nucellus. For example, in the spring of 1959 in sample stand XXIII at Tuusula most of the ovules were found to have from one to two pollen grains at the tip of the nucellus after the first couple of days of flowering, whereas at the end of flowering the grains in the pollen chambers were much more numerous. The only feasible explanation for this would be the repeated appearance of the drop in most of the ovules even after pollen has entered the pollen chambers. According to the observations of Doyle and O' Leary (1935, p. 186): » . . . in all probability, if pollen has reached the arms, one exudation of fluid in one night ensures effective pollination, and, if once the fluid has been reabsorbed under the pollen stimulus, renewed secretion definitely never takes place.» In this respect the data now being presented accordingly has given rise to a different interpretation.

It has been mentioned in the preceding discussion that when the pollination drop was examined under wide field microscope the pollen grains were seen to be lifted by their air sacs through the micropyle tube to the tip of the nucellus. This suggests that the transfer of pollen grains would primarily follow this pattern. Doyle and O' Leary (1935, p. 187) also arrived at this conclusion. These investigators further pointed out the suitability of this type of transfer: in rising by being drawn by air sacs, the pollen grains gain a good position at the tip of the nucellus, that is, with the pore of the grain against the nucellus.

For a more complete picture, the position of the pollen grains on the nucellus has been studied on microscopic slides. The results of these studies

are shown in Table 14. It is seen that the position of the grains is not so favorable as might have been expected. About three fourths of the grains have had their pore against the nucellus; for the rest the position has been »wrong». Most likely the passage of the pollen grains from the micropyle to the tip of the nucellus is not in many cases so simple as one could expect at first sight. Mention has been made of the gluing of pollen grains to each other due to the drying of the nucellus fluid; a noticeable amount of the grains may possibly move in clusters. A grain may also start rotating slowly in the viscous fluid when rising and bumping against the inner walls of the micropyle tube and therefore would not always reach the nucellus with the air sacs leading. There is cause here to make reference also to the detailed drawings by Ferguson (1904) in which the pollen grains are often seen with their backs against the nucellus (e. g., Plate VII, Fig. 75).

Observations seem to indicate that the drop mechanism begins to function as soon as the fissures between the megasporophylls are large enough to allow free access of pollen. Consequently, the pollen grains entering the micropyle at an early stage of flowering have a greater chance to secure a good position on the tip of the nucellus than the grains entering later. On the other hand, hardly any other selection than this one based on timing can exist. Therefore, the pollen of a tree itself is, apart from the limitation set by the timing of pollen shed (which is a rather significant limitation indeed), as equally qualified to enter the tip of the nucellus as pollen of other trees, the proportions of pollen present being the only decisive factor. Considering the great importance of early pollination it would be worthwhile to have as detailed an analysis as possible of its primary composition; this genetically important matter is not at the present known well enough.

It ought to be pointed out further that the pollination drop has been observed to carry all kinds of small particles to the pollen chamber, especially in trees growing near roads, which proves the quite mechanical functioning of the drop. Still more interesting was the observation that the eggs of some insects are also carried into the pollen chamber in this same manner.

At the conclusion of female flowering, that is, when the fissures between the ovulate scales close, a noticeable change takes place also in the micropyle. The micropyle tube contracts at its lower end causing its division into two parts, the pollen chamber on the nucellus side and the tube, which soon withers, on the other side. For example, in the summer of 1957 the female strobili which were fixed at three-day intervals at Maantiekylä at Tuusula had the micropyle tube entirely closed on June 19, five days after the day of maximum pollen shed. In the spring of 1958 at sample stand XXIII at Tuusula the tube was seen to close on June 25 (7 days after the maximum pollen shed) and in the spring of 1959 in the same stand on June 9 (5 days

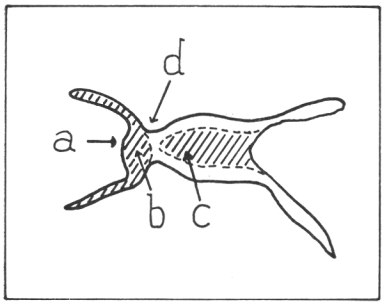


Figure 23. A constricting micropyle tube. Sample stand XXIII, Tuusula, June 7, 1959. a = tip of the nucellus, b = pollen chamber, c = outer cavity of the micropyle, d = point of constriction. Magnification 25.

Kuva 23. Mikropylen torvi kuroutumassa kiinni. Koeala XXIII, Tuusula, 7. 6. 1959. a nukelluksen kärki, b pölykammio, c mikropylen ulkoontelo, d kuroutumiskohta. Suurennus 25.

after maximum pollen shed). This is illustrated in Figure 23 where the tip of the nucellus, the pollen chamber, and the contracted micropyle tube are shown in the drawing (the pollen grains have been omitted). Ferguson (1904, p. 46) has described in detail the closing mechanism of the tube and has presented skillful drawings. The cells in the lower end of the tube first grow rapidly in a direction at right angles to the tube walls and finally divide into numerous cells. As the micropyle tube contracts it becomes filled with resin-like fluid. In this respect the current investigation has nothing new to bring out.

However, there is one important result of the contraction of the micropyle tube which has been given very little attention in literature: the contraction cuts off outside the pollen chamber a great part of the pollen grains. When the pollination is of average abundance or better, the amount of rejected pollen is much greater than that left in the pollen chamber. When the ovules are examined with wide field microscope directly after the contraction has taken place, one can even see that the quantity of pollen grains in the micropyle tube is greater than it was one or two days earlier; usually they appear in tight clusters. The volume of the pollen chamber thus comprises an important factor in considering further advancement in pollination; a more comprehensive discussion of the matter will follow later.

The Quantitities of Pollen Received by the Ovules

The quantities of pollen received by the ovules can be studied by taking, upon the conclusion of flowering, random samples of female strobili and counting the pollen grains in each ovule under wide field microscope. One difficulty, however, lies in the briefness of the period within which the ovules must be studied; already a few days after flowering when the micropyle tube has become constricted and filled with the aforementioned resin-like fluid, the air sacs of the pollen grains in the pollen chamber also absorb fluid whereafter it is difficult or even impossible to distinguish the grains when illuminated from above.

Table 15. The quantities of pollen in ovules and their comparison to the Poisson distribution.

Taulukko 15. Siitepölyn määrät siemenaiheissa ja vertailu Poisson-jakaantumaan.

Total of ovules examined *Yhteensä kpl.*	Distribution *Jakaantuma*	Number of pollen grains in ovules *Siitepölyä siemenaiheissa, kpl*													Average *Keskimäärin kpl.*
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11—15	15—20	21—25	
		% of ovules *Siemenaiheita, %*														
		Tuusula XXIII, studied June 19—20, 1958 — *Tuusula XXIII, tutkittu 19—20. 6. 1958*														
127	Actual															
	Todell.	4	14	8	13	7	5	5	5	1	5	2	12	12	7	7.9
	Poisson	0.037	0.29	1.16	3.05	6.02	9.51	12.52	14.13	13.95	12.24	9.67	16.69	0.73	△	7.9
		Tuusula XXIII, studied June 6—7, 1959 — *Tuusula XXIII, tutkittu 6—7. 6. 1959*														
465	Actual															
	Todell.	32	27	12	10	7	4	2	2	1	2	△	1	—	—	1.9
	Poisson	14.96	28.42	27.0	17.10	8.12	3.09	0.98	0.27	0.063	0.013	△	△	△	△	1.9
		Sippola 430, studied June 6, 1959 — *Sippola 430, tutkittu 6. 6. 1959*														
227	Actual															
	Todell.	15	22	13	11	9	7	6	5	5	3	1	3	—	—	3.4
	Poisson	3.34	11.35	19.29	21.86	18.58	12.64	7.16	3.48	1.48	0.56	0.19	0.059	△	△	3.4
		Kerimäki XX, studied June 8—9, 1959 — *Kerimäki XX, tutkittu 8—9. 6. 1959*														
1 142	Actual															
	Todell.	11	12	8	11	9	9	8	7	4	5	4	9	3	—	5.3
	Poisson	0.50	2.65	7.01	12.39	16.41	17.40	15.37	11.63	7.71	4.54	2.41	1.99	0.013	△	5.3
		Kerimäki XXXIII, studied June 9, 1959 — *Kerimäki XXXIII, tutkittu 9. 6. 1959*														
319	Actual															
	Todell.	23	22	17	13	6	6	5	3	3	2	—	△	—	—	2.4
	Poisson	9.07	21.77	26.13	20.90	12.54	6.02	2.41	0.83	0.25	0.066	0.016	△	△	△	2.4

The amounts of pollen received by the ovules have been determined for the sample stands at Tuusula, Sippola, and Kerimäki. The results appear in Table 15.

The mean quantities of pollen received by the ovules are seen in the last column. Thus, in spring 1958, when male flowering of pine was particularly abundant, ovules in the sample stand at Tuusula received 7.9 pollen grains on the average. In the spring of 1959 the figure was much lower, 1.9. Particularly in 1959 the scatter about the mean was quite great. Regardless of the exceptional abundance of male flowering in the spring of 1958, 4 % of the ovules studied were left entirely without pollen, whereas the top values exceeded 20 pollen grains per ovule.

A clearer picture of the type of distribution can be gained when it is compared with a theoretical distribution such as could be expected if the pollen grains were distributed at random among the ovules, that is, the Poisson distribution. In Table 15 the values of the Poisson distribution appear directly under the empirical results. The comparison shows noticeable differences between the two series. At the lower end the empirical frequencies are much higher than the theoretical; in the middle, the region of the mean value, they are notably lower than the theoretical values; and at the end the empirical is again much higher. From this it is obvious that the distribution of pollen among the ovules of female strobili has not been random in the cases studied but something quite different.

As pointed out earlier, measuring pollen catch with globe meters offers a possibility to gain information not only on the total quantity of catch but also on the distribution of catch. This property has indeed been utilized in the current investigation for securing information on the distribution of pollen among the ovules, which is scarcely obtainable by the very laborious direct examination of the ovules.

The first task in comparing the actual distribution and the distribution on the globe meter is to convert the values counted on the globe meter per microscopic ocular field (0.6 sq. mm.) to correspond to the values for ovules. When, for instance, in the spring of 1959 in sample stand XXIII at Tuusula the average of 19.8 pollen grains per microscopic field was obtained on the globe meters during the period of female flowering, and at the same time 1.94 pollen grains per ovule, it can be considered that $\frac{1.94}{10.8}$, or 0.180 pollen grains in the ovule corresponds to one pollen grain in the microscopic field. Four such independent countings are compiled in Table 16. The mean coefficient in converting the pollen counts from microscopic fields into the number of pollen grains received by the ovules is 0.17.

The series indicating the distribution of pollen on the globe meters (M-distribution) are seen in Table 17 in which appear also the actual quantities

Table 16. The coefficient for converting meter readings to correspond to ovules.
Taulukko 16. Kerroin mittarilukemien muuntamiseksi siemenaiheita vastaaviksi.

Commune *Kunta*	Sample stand No. *Koeala n:o*	Period of exposure *Aika*	Effective pollen catch grains/mm.² *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Average number of pollen grains *Siitepölyä keskimäärin*		Coefficient *Kerroin*
				per ovule *kpl/ siemenaihe*	per micr. field *kpl/ näkökenttä*	
Tuusula	XXIII	6. —7. 6. 1959	67	1.94	10.8	0.180
Sippola	430	6. 6. 1959	112	3.39	18.1	0.188
Kerimäki	XX	8. —9. 6. 1959	189	5.27	30.5	0.173
Kerimäki	XXXIII	9. 6. 1959	94	2.42	15.6	0.155
					Keskimäärin	0.174

of pollen revceied by ovules to facilitate comparison. M-distribution, too, can be seen to differ markedly from the Poisson distribution. On the other hand, the M-distribution appears to the eye to be rather similar to the actual distribution among ovules. Some differences do occur, however; the most important is obviously the fact that the M-frequencies deviate even more from the Poisson distribution at both extremes of the range than do the actual frequencies in ovules. In fact, a statistical comparison of the M-distribution and the actual distribution series reveal that they differ significantly from each other.

The differences observed might stem in part from the dissimilarities between the female strobilus and the globe meter: the female strobilus is much smaller, having approximately a three-millimeter diameter (the diameter of the globe meter being 30 millimeters) and it is not a perfect sphere. The quantity of catch is in close correlation to the size of the globe meter, as has been seen earlier; small globes yield greater values than large ones. Thus it would not be surprising if the distribution of pollen, as well, were somewhat dependent on the size of the globe. Further, it has to be borne in mind that the globe meters are stationary whereas the female strobili of pine, especially on the tips of long branches, are swayed and turned by the wind. For these reasons, among others, one expects to find that the distribution on the globe meter and the actual distribution are not exactly alike.

It is quite conceivable also that the distribution series obtained by the direct counting of pollen grains in ovules with wide field microscope include slight systematic errors. In examining ovules it is almost impossible even with the greatest care to prevent any pollen from being shifted from abundantly pollinated ovules to the surrounding scales of the strobilus and also to avoid the transferrence of one grain (or several) from surrounding scales of

Table 17. The quantities of pollen in ovules and a comprison to the meter distribution.

Taulukko 17. Siitepölyn määrät siemenaiheissa ja vertailu mittarijakaantumaan.

Distribution *Jakaantuma*	Pollen grains in ovules *Siitepölyä siemenaiheissa, kpl.*														Average *Keski-määrin*
	0	1	2	3	4	5—6	7—8	9—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	
	% of ovules *Siemenaiheita, %*														
Tuusula XXIII, measured 1958 — *Tuusula XXIII, mitattu 1958*															
Actual — *Todell.* ...	4	14	8	13	7	10	6	7	12	12	7	—	—	—	8.0
Meter distr.— *M-jak.*	9.3	14.0	11.0	9.0	5.0	8.0	7.3	6.7	11.3	8.5	4.5	4.0	1.0	0.4	8.1
Tuusula XXIII, measured 1959 — *Tuusula XXIII, mitattu 1959*															
Actual — *Todell.* ...	32.0	27	12	10	7	6	3	2	1	—	—	—	—	—	1.9
Meter distr.— *M-jak.*	40.8	22.0	11.0	7.5	5.0	5.9	3.1	2.0	2.4	0.3	—	—	—	—	1.9
Sippola 430, measured 1959 — *Sippola 430, mitattu 1959*															
Actual — *Todell.* ...	15	22	13	11	9	13	10	4	3	—	—	—	—	—	3.4
Meter distr.— *M-jak.*	25.3	18.6	13.2	9.9	6.3	8.6	5.7	4.4	6.0	2	—	—	—	—	3.4
Kerimäki XX, measured 1959 — *Kerimäki XX, mitattu 1959*															
Actual — *Todell.* ...	11	12	8	11	9	17	11	9	9	3	—	—	—	—	5.3
Meter distr.— *M-jak.*	11.8	15.6	14.0	11.0	6.5	9.5	7.7	6.5	10.2	5.3	1.5	0.3	0.1	—	5.3
Kerimäki XXXIII, measured 1959 — *Kerimäki XXXIII, mitattu 1959*															
Actual — *Todell.* ...	23	22	17	13	6	11	6	2	△	—	—	—	—	—	2.4
Meter distr.— *M-jak.*	34.4	21.0	12.1	8.3	6.0	7.0	4.2	2.8	3.5	0.7	—	—	—	—	2.4

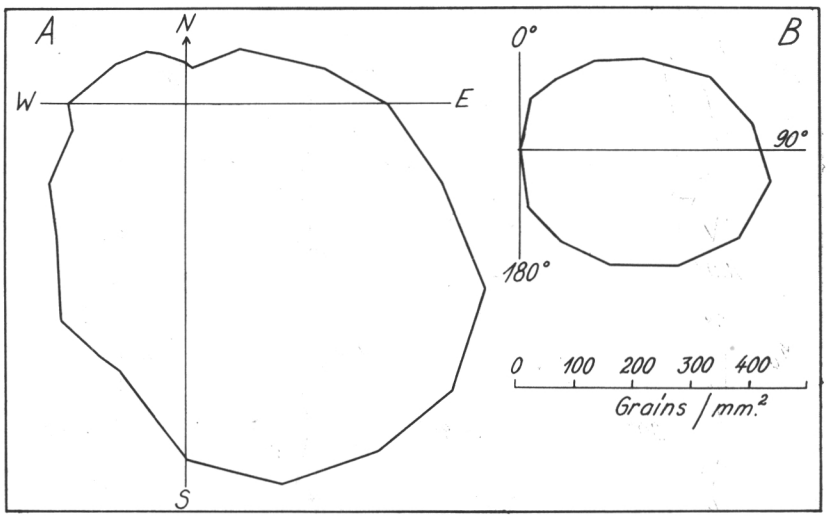


Figure 24. Average distribution of pine pollen on globe meters during the period of receptiveness of female strobili in sample stand XXIII at Tuusula in 1958.
A = horizontal distribution, B = vertical distribution.

Kuva 24. Emikukintojen aukioloaikana takertuneen siitepölyn keskimääräinen jakaantuminen mittaripalloille Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII v. 1958.
A horisontaalijakaantuma, B vertikaalijakaantuma.

the strobilus to a nonpollinated ovule as the strobilus is dissected. These systematic errors alone might explain the difference between the series obtained from globe meters and by direct counting from ovules.

The differences between the actual and the meter distributions appear, however, to be so slight that the actual distribution can be approximately described by the meter distribution. This assumption is tested in the next chapter.

It is best to start by becoming acquainted with the distribution of the effective pollen catch on various sides of the globe meter, in other words, the catch during the receptiveness of female strobili (see p. 56). Figure 24 consists of the measurements made in the Tuusula sample stand XXIII. The vertical distribution is presented by totaling all the horizontal directions and the horizontal distribution correspondingly by totaling all vertical directions.

A rather typical feature of the vertical distribution of pollen catch is its abundance in the vicinity of 90° and its rapid decline toward the poles to surprisingly low values. It seems that the vast majority of the pollen is being spread in a more or less horizontal direction. Furthermore, the vertical distribution is often focused slightly below the 90° region, which apparently is due to the rising convection currents characteristic of the weather in early

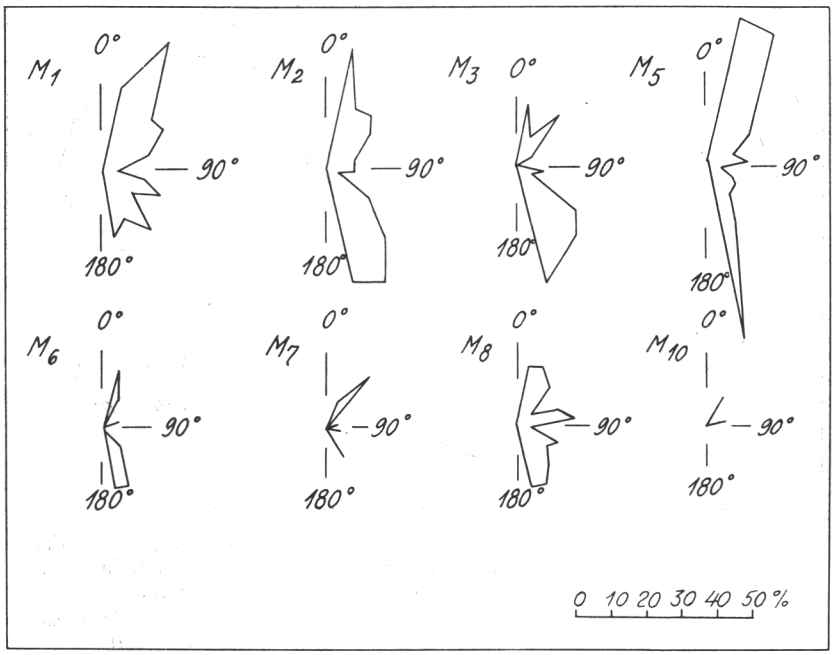


Figure 25. The vertical distribution of nonpollinated ovules estimated from the pollen counts on globe meters. The globe meters are numbered M 1—M 10. The whorl of vectors indicates the percentage of nonpollinated ovules.
Sample stand XXIII, Tuusula, June 1958.

Kuva 25. Pölyttymättä jääneiden siemenaiheiden vertikaalijakaantuma emikukinnossa pallomittarien lukemien perusteella arvioituna. M 1—M 10 pallomittarien numerot. Vektoriruusuke osoittaa pölyttymättä jäävien siemenaiheiden sadanneksen. Koeala XXIII, Tuusula, kesäkuussa 1958.

summer. The downward component in the movement of pollen, judging from all appearances, thus seems to have but slight influence on the distribution of the pollen catch due to the light weight of the pollen grains.

The horizontal distribution appears in most of the cases studied to have a great lack of uniformity. Its comparison with the direction of prevailing winds during female flowering as shown in Figure 13, p. 37, explais the main cause of the uneveness: on the windward side the pollen is collected abundantly and on the leeward side only slightly. Even when the globes are studied with a hand lens is attention often drawn to the fact that when one side of the globe is covered with pollen the other side may be almost empty.

Even though the one-sided wind relations mostly cause the wery unequal distribution of pollen on the globes, there apparently are other factors as well. As seen before, the sources of pollen in a certain stand are often located unevenly: trees with abundant pollen yield or those with poor pollen yield commonly appear in small groups. Similarly, the location of obstacles hinder-

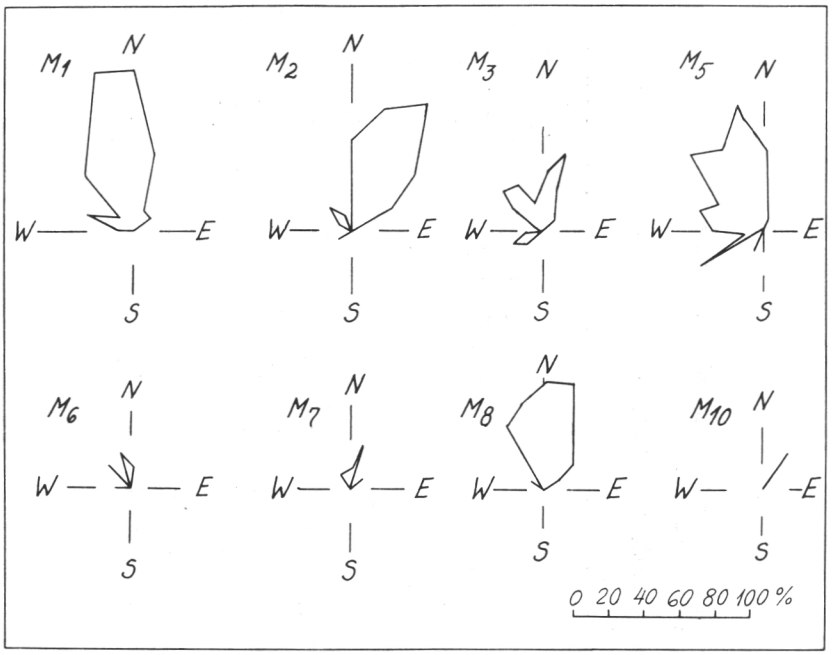


Figure 26. The horizontal distribution of nonpollinated ovules estimated from pollen counts on globe meters. The globe meters are numbered M 1—M 10. The whorl of vectors indicates the percentage of nonpollinated ovules. Sample stand XXIII, Tuusula, June 1958.

Kuva 26. Pölyttymättä jääneiden siemenaiheiden horisontaalijakaantuma emikukinnossa pallomittareiden lukemien perusteella arvioituna. M 1—M 10 pallomittareiden numerot. Vektoriruusuke osoittaa pölyttymättä jäävien siemenaiheiden sadanneksen. Koeala XXIII, Tuusula, kesäkuussa 1958.

ing the free flight of pollen, such as the trunks and crowns of trees, varies for different globes (and female strobili).

In the following the term zero area is used for those spots on a globe meter where the number of pollen grains per microscopic field (0.6 sq. mm.) is less than 6. The location of these areas merits special attention because when applied to female strobili they stand for the ovules remaining without pollen. These locations are illustrated in Figures 25 and 26. The data are comprised of the globe meters placed in sample stand XXIII at Tuusula in the spring of 1958 (in globe No. 4 none of the microscopic fields studied can be considered as zero areas, in other words, did not contain less than 6 pollen grains).

In the vertical distribution the number of zero areas on the poles of the globe can be seen to exceed that in the region of 90°. In the horizontal distribution there is a strong concentration of zero areas on the leeward side, whereas on the windward side they are much less frequent.

Table 18. Examples of pollen distribution on globe meters. The quantities counted on each microscopic field are converted to compare to pollen grains per ovule by dividing by 6.

Taulukko 18. Esimerkkejä siitepölyn jakaantumisesta mittaripalloille. Näkökentistä luetut määrät muunnettu siemenaiheita vastaaviksi jakamalla 6:lla.

Sample stand *Koeala*	Exposure period *Aika*	Number of grains in micr. field, divided by 6 *Siitepölyä näkökentässä, kpl/6*																Average classes 0—35 *Keskimäärin 0—35*	Pollen catch grains/mm.² *Takertuma kpl/mm²*
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35		
		%	Percentage of micr. field, from classes 1—35 *Näkökenttiä, % luokista 1—35*																
Sippola, sm.vilj.	5. 6— 8. 6. 59	60	44	27	16	9	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	0.82	22
Tuusula XXIII	10. 6—13. 6. 57	66	39	19	11	8	12	6	2	—	1	—	—	1	1	—	—	1.0	41
Vilppula VII	5. 6— 8. 6. 59	50	32	21	19	14	6	3	2	1	1	—	1	—	—	—	—	1.4	54
Sippola 430	5. 6— 8. 6. 59	52	34	19	15	11	8	5	2	4	—	1	1	—	—	—	—	1.4	55
Kerimäki XXXIII	5. 6— 9. 6. 59	46	35	17	12	12	8	6	3	1	2	1	3	—	—	—	—	1.8	57
Tuusula XXIII	4. 6—13. 6. 59	27	47	19	12	8	4	3	2	2	1	1	1	—	—	—	—	1.9	73
Rovaniemi mlk Ia	24. 6—28. 6. 58	36	40	14	11	8	6	7	5	3	1	—	5	—	—	—	—	2.4	106
Kerimäki XX	5. 6— 9. 6. 59	34	24	12	8	5	7	5	4	5	5	4	14	5	1	1	—	4.2	157
Kerimäki XX	10. 6—22. 6. 58	12	27	18	14	12	4	5	3	4	2	1	7	1	1	—	1	4.0	219
Sippola 430	14. 6—20. 6. 58	2	15	17	8	8	10	4	5	5	6	6	14	2	—	—	—	5.7	261
Tuusula XXIII	16. 6—20. 6. 58	8	17	14	10	6	6	3	4	2	3	3	12	10	6	3	1	7.7	309
Vilppula VII	17. 6—21. 6. 58	18	18	9	9	4	4	5	3	3	3	3	11	9	7	7	5	8.7	342

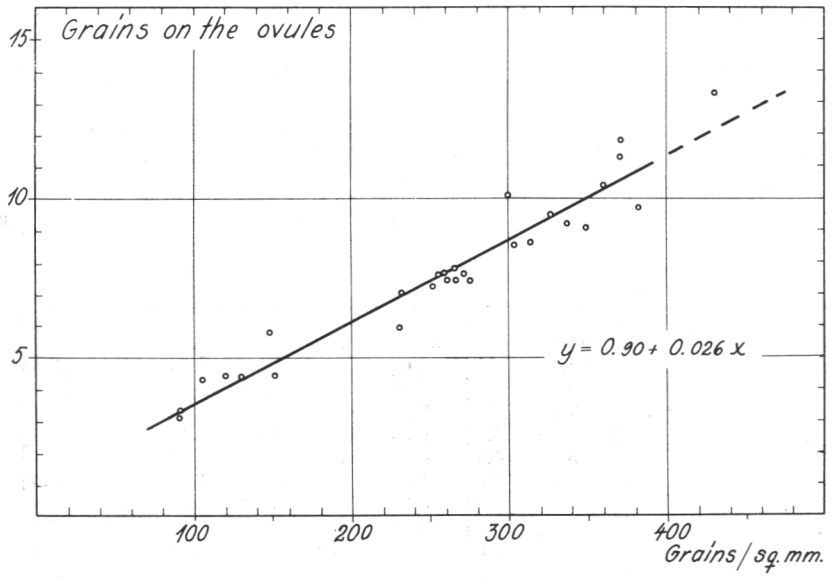


Figure 27. The average number of pollen grains per ovule and the effective pollen catch.

Kuva 27. Siitepölyhiukkasten keskimääräinen luku siemenaiheissa ja tehokas takertuma.

The poor agreement between the distribution of pollen on the globe meters (or among ovules) and the Poisson distribution is evidently a natural consequence of the fact that the distribution of catch deviates systematically very much from random, as seen above.

Important background for the discussion to follow is a comprehensive picture of the distribution of pollen grains among ovules when the average number of pollen grains per ovule varies, for instance, between three and eight, the range most commonly encountered in the studied areas. To illustrate the distribution, Table 18 contains some primary data from globe meter measurements, the corresponding values from the freehand-fitted curves shown in Table 19. The regression of the average number of pollen grains received by ovules on the values of effective catch has been established by fitting a straight line with the method of least squares as shown in the Figure 27. The regression equation is $y = 0.90 + 0.026\,x$. When the effective pollen catch is known, it is accordingly possible to gain from this equation and Table 19 an approximate picture of the distribution of pollen grains among ovules.

At this point special attention ought to be given to the number of ovules left entirely without pollen. How does it depend on the abundance of male

Table 19. Estimation of quantity of pollen in ovules based on pollen distributions on meter globes.

Taulukko 19. Pallomittareiden tuloksiin nojautuen arvioitu siitepölyn määrä siemenaiheissa.

Number of pollen grains on ovule *Siitepölyä siemenaiheessa kpl.*	Average number of pollen grains in ovules *Siitepölyä keskimäärin siemenaiheissa, kpl.*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	% of ovules *Siemenaiheita, %*									
0	52.0	41.0	31.0	23.5	16.5	11.0	8.0	8.0	7.5	7.0
1	27.0	23.0	20.0	18.0	16.5	15.5	13.0	13.0	12.5	12.5
2	8.5	10.5	12.0	12.5	13.0	13.0	12.0	11.0	11.0	10.5
3	5.0	7.0	8.5	9.5	10.0	10.0	9.0	8.0	8.0	7.0
4	3.0	5.0	6.0	6.5	6.5	6.0	5.5	5.5	5.0	5.0
5	1.5	3.5	4.5	4.5	5.0	5.0	5.0	4.5	4.5	4.5
6	1.5	2.5	3.5	4.0	4.5	4.5	4.5	4.0	4.0	4.0
7	0.5	1.5	2.0	3.0	4.0	4.5	4.5	4.5	4.0	3.0
8	1.0	2.0	3.0	3.0	3.5	4.0	3.5	3.5	3.0	3.0
9	—	1.0	2.0	2.5	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0
10	—	1.0	2.0	2.5	3.0	3.5	3.5	3.5	3.0	3.0
11—15	—	1.5	4.0	7.0	9.0	10.5	11.0	11.0	11.0	11.5
16—20	—	0.5	1.5	3.0	4.5	6.0	8.0	9.0	10.0	10.5
21—25	—	—	—	0.5	1.0	2.0	4.0	5.0	5.5	6.0
26—30	—	—	—	—	—	1.0	3.0	4.0	4.5	5.0
31—35	—	—	—	—	—	0.5	1.5	1.5	2.0	2.5
36—40	—	—	—	—	—	—	1.0	1.0	1.5	2.0
Total — *Yht.*	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

flowering and, especially, on the values of effective pollen catch? Figure 28 presents the measuring results of 1958 and 1959 for the sample stands.

The regression of the number of ovules left without pollen on the effective catch has been established by fitting to the measuring results a straight line on a semi logarithmic scale with the method of least squares. The regression equation is $y = \frac{553}{x^{0.63}}$.

The scatter of points is relatively great. It has been pointed out earlier that the percentage of zero areas depends not only on the quantity of catch but also on the specific weather conditions prevailing during the flowering period, on the wind relations in particular, and therefore one can hardly expect to find very high correlation.

The studies on the pollination of the ovules also give reason to return to the female strobilus of pine as a unity, a pollination unit. It has been mentioned earlier that the pollen grains appear to slide with remarkable ease along the channels between the ovulate scales and bracts to the micropyle. However, as the fissures between the scales are relatively narrow, it can be asked whether the strobilus is efficient as a pollen trap.

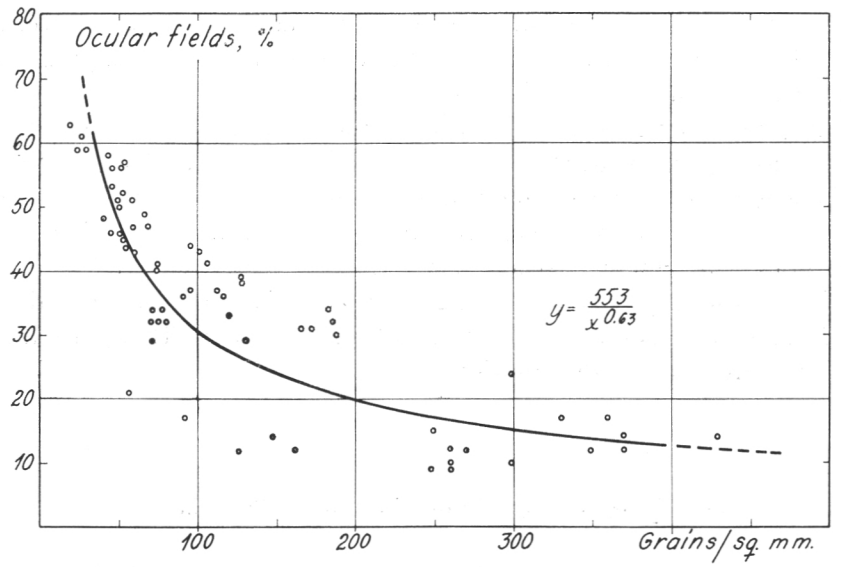


Figure 28. The percentage of ocular fields containing less than six pollen grains and the effective catch.

Kuva 28. Vähemmän kuin 6 siitepölyhiukkasta sisältävien näkökenttien sadannes mittaripalloilla ja tehokas takertuma.

The matter can be illustrated by a small, though schematized, calculation. The average diameter of the female strobili, for instance, in sample stand XXIII at Tuusula in the spring of 1958, was approximately 3 mm., giving an area of about 2.25 sq. mm. for the great circle. As the effective pollen catch that spring in that stand was approx. 300 pollen grains per sq. mm. and the value obtained with a three-centimeter globe must be multiplied by 1.6 (see page —) to find the corresponding value of catch for a globe the size of the female strobilus, one female strobilus was hit by approx. $2.25 \times 1.63 \times 300 = 1\,100$ pollen grains. Since only about 20 % of the scales of female strobili in the stand were fertile bearing ovules (see p. 42), the fertile scales received approx. 220 pollen grains. On the other hand, it is known that in the spring of 1958 in this stand the fertile part of the female strobili bore an average of 22 ovules which received an average of 7.9 pollen grains, or a total of approximately 174. Accordingly, some 79 % of the pollen that came in contact with the fertile part of the strobilus was lead to the micropyles. By similar calculation the corresponding percentage for the same stand in 1959 was 86 %. The proportion in other stands during that spring were: sample stand 430 at Sippola 81 %, sample stand XX at Kerimäki 73 %, and sample stand XXXIII at Kerimäki 83 %. Hence, on the average, the strobili had trapped 80 % of the grains with which they were brought in

contact. Although the calculation is schematic, as pointed out above, it is obvious that the female strobilus of pine is quite efficient in trapping pollen and also in distributing it to the ovules.

A matter in itself in wind pollination is the uneven distribution of pollen on the receiving organ, in this case the female strobilus. It stems mainly from the generally one-sided wind relations during the brief flowering period and is a negative factor in wind pollination; more even distribution would, without doubt, mean more efficient use of the existing pollen. In this respect controlled artificial pollination carried out in isolating bags undoubtedly often yields better results than free pollination and apparently approximates more closely the Poisson distribution.

The Quantities of Pollen in Pollen Chambers

The quantities of pollen in pollen chambers has been studied on microscopic slides prepared from ovules. The age of the ovules examined has varied from several weeks to eight months.

In preparing the slides the ovules have been detached from the strobili under wide field microscope and the sections have been made by ordinary microtechniques staining with gentian violet. The thickness of the sections has been 10 μ. For each ovule the study of 15—20 sections has been necessary.

Even in an early stage of the work it appeared that in ovules whose pollen chambers had received no pollen the destruction during the first summer after flowering was so advanced that in many cases these ovules could not be made into slides at all. As the development and amount of nonpollinated ovules will be treated in detail later, the following discussion here will be limited to those ovules which have had one pollen grain or more in the pollen chamber. The results of the study are presented in Table 20 A.

Usually only one or two pollen grains are found in the pollen chambers. Also three and four grains have occurred rather frequently, but five has been quite rare. The maximum number that has been observed is six. When the amounts of pollen found in the pollen chambers after flowering (Table 20 A) and the quantities counted at the micropyle of the ovules during the flowering time in the same stand (Table 15, p. 65) are examined side by side, one notices immediately that the pollen chambers have much fewer grains; for instance, quantities exceeding four pollen grains are almost entirely lacking.

The difference between the number of pollen grains received by the ovule and the number found in the pollen chamber is naturally caused by the limited volume of the pollen chamber; in most cases there simply has not

been room for more than 2—3 pollen grains in the pollen chambers studied. As pointed out earlier, this fact is clearly observable under a wide field microscope at the final stages of the female flowering when the micropyle tube contracts and is dividing into two parts. Very often most of the pollen grains in the micropyle are left outside the constriction in the tube, which later withers, and only a small portion remains in the pollen chamber.

For the discussion on the later development of the ovules and especially on the fertilization of archegonia, it is important to have a thorough idea of the volume of pollen chambers and of the number of pollen grains received by the chambers. For this purpose the unit volume used is one pollen grain and the percentages of chambers with a capacity for one, two, three, four, five, or six grains are determined.

The volume determinations of pollen chambers are shown in Table 20. The method of calculation is first illustrated by explaining how the percentage of pollen chambers with room for at least one pollen grain was determined. The example comes from sample stand XXIII at Tuusula where the percentage of ovules receiving more than one pollen grain was 86.4 %. The percentage of pollen chambers with more than one grain was 68.5. Therefore, because only 68.5 of 86.4 pollen chambers with a possibility to have more than one grains were actually found to contain over one grain, it follows that the percentage of pollen chambers with room for at least two pollen grains is $\frac{68.5 \times 100}{86.4}$, or 79.3 % and the percentage of ovules with room for one pollen grain only was 100.0—79.3 = 20.7. The calculating procedure in determining the percentages of pollen chambers with room for two, three, four, or five pollen grains has been similar. The results are seen in Section C of Table 20.

According to the calculation, most of the pollen chambers have had room for at least two pollen grains. However, in the data studied there was on the average 18 % of such pollen chambers which could accommodate only one grain. About one fourth of the chambers have had room for at least three grains, but only 8.0 % for four grains. The corresponding percentages for five- and more than five pollen chambers being 2.4 and 1.2.

In the four stands employed in the calculations, the dispersion of the results has been rather small. The dispersion can obviously be ascribed to genetic factors and modifications. Preliminary observations seem to indicate that differences due to modifications do exist between different years and different habitats: when the nutrient balance of the trees is good, slightly larger chambers seem to form than when the balance is poor. If the data had been more extensive it would have been possible to stratify it in this respect, and the dispersion in results could be expected to decrease accordingly.

Table 20. Calculation of the capacity of pollen chambers in terms of pollen grains.
Taulukko 20. Laskelma pölykammioihin mahtuvien siitepölyhiukkasten lukumääristä.

A. Results from microscopic study.
Mikroskooppisen tarkastelun tulokset.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Number of ovules *Siemenaiheita kpl.*	Number of pollen grains in pollen chambers *Siitepölyä pölykammioissa, kpl.*					
			1	2	3	4	5	5+
			% of pollinated pollen chambers *% pölyttyneistä pölykammioista*					
Tuusula	XXIII	143	31.5	51.0	15.0	1.5	—	1.0
Sippola	430	142	32.0	47.0	19.6	1.4	—	—
Vilppula	VII	393	29.9	46.0	14.5	4.8	3.2	1.6
»	VII	157	33.8	51.0	9.5	5.1	0.6	—

B. Percentages calculated from Figure 27 and Table 19.
Kuvan 27 ja taulukon 19 mukaan lasketut sadannekset.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Effective pollen catch grains/mm². *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Number of pollen grains in ovules *Siitepölyä siemenaiheissa, kpl.*					
			1	2	3	4	5	5+
			% of pollinated ovules *% pölyttyneistä siemenaiheista*					
Tuusula	XXIII	300	13.6	11.9	8.7	5.5	4.9	55.4
Sippola	430	261	14.1	12.3	9.0	6.0	5.0	53.6
Vilppula	VII	342	13.5	11.4	7.8	5.4	4.8	57.1
»	VII	120	23.5	16.3	12.4	8.5	5.9	33.4

C. Calculated on the basis of items A and B.
Laskettu kohtiin A ja B nojautuen.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Flowering year *Kukkimisvuosi*	Capacity of pollen chamber in terms of pollen grains *Pölykammion tilavuus, siitepölyä kpl.*					
			1	2	3	4	5	5+
			% of pollen chambers *% pölykammioista*					
Tuusula	XXIII	1958	20.7	55.8	19.7	2.1	—	1.7
Sippola	430	1958	20.8	50.7	26.3	2.2	—	—
Vilppula	VII	1958	19.0	48.9	17.8	6.5	5.0	2.8
»	VII	1959	13.1	61.7	13.3	11.9	—	—
	Average — *Keskimäärin*		18.4	54.3	19.3	5.6	1.2	1.2

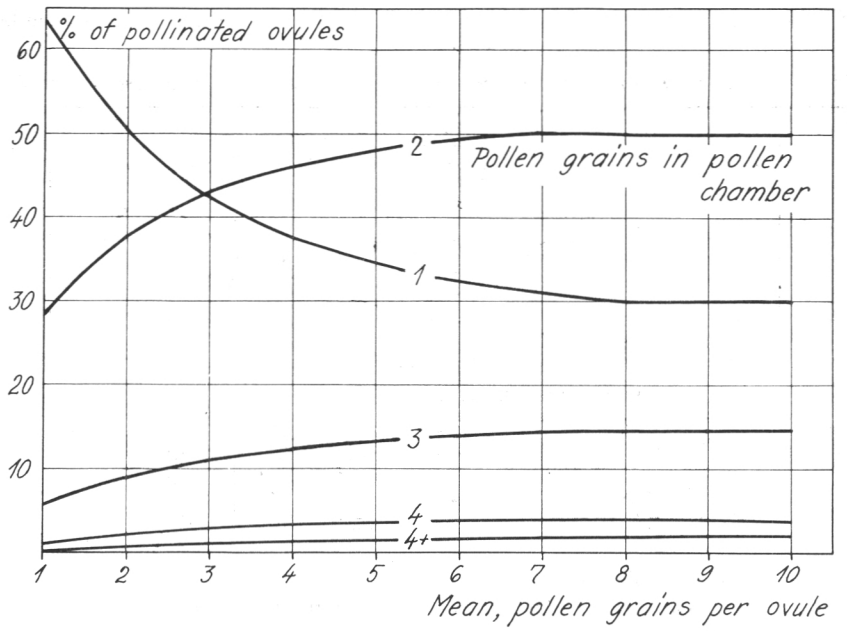


Figure 29. The average number of pollen grains per ovule and the corresponding quantities of pollen in pollen chambers.

Kuva 29. Siitepölyhiukkasten keskimääräinen lukumäärä siemenaihetta kohden ja vastaavat pölykammioissa olevat siitepölyhiukkasten määrät.

When the effective catch is known, the average quantities of pollen received by ovules can be read directly from the diagram in Figure 27, p. 73. or more accurately calculated from the corresponding regression equation. Table 19, p. 74, in turn, gives the distribution of ovules by number of pollen grains received when the average number of pollen grains per ovule is known. When the capacity of the pollen chambers (Table 20 C) is taken into account, we have all the tools needed in estimating the number of pollen grains received by the pollen chambers. Results from such calculations are seen in Figure 29.

The result obtained can be tested with the several actual determinations from microscopic slides of the pollen grains contained in pollen chambers. For instance, in sample stand XXIII at Tuusula the effective catch in the spring of 1958 was 300 grains per square millimeter. From Figure 23 we can see that each ovule should have received an average of 8.6 pollen grains. Further, Figure 29 reveals that the following distribution would have been obtained: pollen chambers with one grain, 24.5 %; two grains, 53.5 %; and more than two grains, 22.0 %. The actual distribution was 31.5, 51.0, and 17.5, respectively. A similar comparison of the data for Kerimäki, Vilppula, and Sippola is seen in Table 21.

Table 21. The quantities of pollen in pollen chambers and comparison to calculated expectation.

Taulukko 21. Siitepölyn määrät pölykammioissa ja vertailu laskennalliseen odotukseen.

Locality *Kunta*	Sample plot No. *Koeala n:o*	Year *Vuosi*	Effective catch grains/ sq.mm. *Tehokas takertuma kpl./mm²*	Average of pollen in pollen chambers *Siitepölyä keskimäärin s.a.:ssa kpl.*	Ovules examined *Tutkittu siemenaiheita kpl.*	Pollen *Siitepölyä, kpl.* 1	2	2+	P-value *P-arvo*
						Ovules, % *Siemenaiheita, %*			
A. The distributions examined from ovules *Siemenaiheista tutkittu jakaantuma*									
Kerimäki ...	XX	1958	—	—	204	24.0	54.0	22.0	—
Vilppula	VII	1959	—	—	157	33.8	51.0	15.2	—
»	VII	1958	—	—	162	30.0	46.0	24.0	—
Sippola	430	1958	—	—	142	32.0	47.0	21.0	—
Tuusula	XXIII	1958	—	—	143	31.5	51.0	17.5	—
B. The calculated expectations *Vastaavat takertuman mittaukseen perustuvat odotukset*									
Kerimäki ...	XX	1958	238	7.0	—	31.0	50.0	19.0	0.036
Vilppula	VII	1959	120	4.1	—	37.0	46.0	17.0	0.43
»	VII	1958	342	9.4	—	24.0	53.0	23.0	0.18
Sippola	430	1958	261	7.5	—	25.5	52.5	22.0	0.21
Tuusula	XXIII	1958	300	8.4	—	24.5	53.5	22.0	0.79

The actual distributions obtained by miscroscopic study and the calculated expected distributions have been compared with each other using the Chi-square test. The p-values in the last column of Table 21 were obtained. Since all of them, excluding the first one, are greater than 0.1 the agreement between the series can be considered satisfactory.

Note also that the agreement between these series is much better than in the earlier corresponding comparison between actual and M-distributions of pollen received by ovules (see p. 67). This suggests that the counting of pollen in pollen chambers from microscopic slides has been more accurate than the counting of pollen in the ovules with wide field microscope.

Especially when the scarcity of the material studied under the microscope is taken into consideration as well as the irregularity of the weather during flowering and also many other difficult to control factors which already have been pointed out, greater similarity could hardly be expected.

The similarity of the observed and expected frequencies supports several inferences made before. Especially the idea that the pollination drop functions repeatedly even in such ovules in which the tip of nucellus has already one or more pollen grains is supported. If the drop would not appear again

after at least one pollen grain is on the tip of the nucellus, apparently it could be expected that the number of pollen chambers containing only one grain would be relatively much greater than the number of ovules receiving one pollen grain. If the pollination drop would function only to secure at least one pollen grain, the above calculations would lose their justification and there would be scant resemblance between the actual and calculated distributions; this has not, however, been the case.

Among the frequencies of pollen chambers with varying numbers of pollen grains, the chambers with only one grain deserve special notice. Figure 29 shows especially well that in ordinary flowering conditions when the effective pollen catch varies between 150 and 250 grains per square mm., it is relatively little, about from 35 to 20 per cent. When the catch is very small the frequency of pollen chambers with only one grain increases sharply. For instance, when the catch is around 27 grains per sq. mm., the relative proportion of one-grain pollen chambers is about 50 % of all ovules. On the other other hand, a considerable rise in the effective catch reduces the proportion of one-grain pollen chambers only very gradually. For example, still about 30 % of the ovules have only one pollen grain when the catch is very high, approximately 400—500 grains per sq. mm. — Although the data obtained in some earlier studies contained rather many pollen chambers with only one pollen grain (for instance, 30 %), accordingly it would not be correct to conclude that the pollination had been poor, as had frequently been done.

The Germination of Pollen

The pollen grains germinate within a few days after reaching the tip of the nucellus, as pointed out in many earlier investigations (e. g., Ferguson 1901 a, p. 199). For instance, in the summer of 1957 the flowering of pine at Tuusula took place between the 9th and 14th of June. In the ovules which were fixed on June 19, part of the pollen grains were already in the first stages of germination but others did not yet show any such signs. Post-germination therefore seems to cover a rather long period of time. Thus, in this data from Tuusula only 80 % of the amount observed on July 10 had already germinated by June 24.

The quality of the pollen crop of forest trees and its viability have been the objects of numerous investigations (see, e. g., Dengler and Scamoni 1939; Saarnijoki 1941; Plym Forshell 1953, p. 16; Andersson 1954, Brown 1959). In these investigations viability has been determined either by germination tests made in artificial media, for example in a 30 % sucrose solution, or by a count of the observable defects

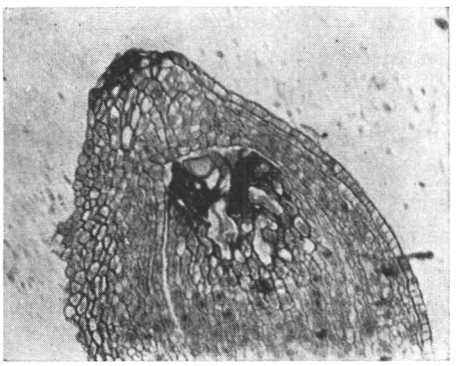


Figure 30. Dorsally germinating pollen grain. Sample stand XXIII at Tuusula, fixed February 5, 1957.

Kuva 30. Selällään itävä siitepölyhiukkanen. Koeala XXIII, Tuusula, fiks. 5. 2. 1947.

in the structure of pollen. In making these experiments it has naturally been borne in mind that they can yield only an approximate picture of the true germination percentage of the pollen.

The study of germination on the tip of the nucellus provides a possibility to gain an idea of the viability of pollen in its natural medium. From Table 14, p. 16, which has already been introduced, appear the results of this type of study.

In Table 14 it can be seen that the position of the pollen grains is not decisive. In the series of experiments in question, 96.2 % of the pollen grains with the ventral side on the tip of the nucellus have germinated, and of those in the »wrong» position 96.0 %. Most often the nongerminated pollen grains have been found among those grains which have not had room on the tip of the nucellus but have been left behind other grains near the inner end of the micropyle tube.

Furthermore, in Table 14 the germination percentage exceeds 95 % in most of the cases studied, indicating a high viability and germination capacity of the naturally-shed pine pollen on the tip of the nucellus in the sample stands, apparently higher than has generally been supposed. Comparative values of viability percentages have earlier been recorded by Orr-Ewing (1957, p. 179—180) upon studying the germination of Douglas fir pollen on the tip of the nucellus; of 300 pollen grains, 90 % had germinated. — The high viability of the pollen does not, of course, absolutely mean that also its fertilizing capacity is good.

The high viability of pollen is of interest also from other viewpoints. In the spring of 1958, for example, it started to rain immediately after the most active pollen flight while the female strobili were receptive in sample stands XXIII at Tuusula, XX at Kerimäki, and VII at Vilppula. The total rainfall was at Tuusula about 3 millimeters during a four-hour period (cf. Figures 10 and 12). It did not, however, seem to have any effect on the germination capacity of pollen grains which already were between the scales. Hence, the studies of the viability of pollen further support the foregoing conclusion that rain does not affect the pollen that has entered the female strobilus.

The Development of Seed in Scotch Pine

The Course of Normal Development

Development During the First Growing Season

In the following the expression »normal development» refers to the development of the ovule after cross pollination and fertilization into a seed containing a viable, healthy embryo. The development of nonpollinated or self-fertilized ovules will be considered in a later section.

The development of coniferous ovules has been described in many earlier investigations thoroughly and comprehensively. This series of investigations was actually initiated by Hofmeister. The numerous detailed studies by Strasburger (1869, 1871, 1892) are related to his work as are also the publications of Goroshankin (1883) and Dixon (1894). Very detailed investigations, particularly on pine, were carried out by Ferguson in the beginning of the present century (1901 a, 1901 b, 1904). Mainly as the result of the work of these investigators the development of both the microspore and megaspore up to the fertilization of the egg nucleus has been described with such thoroughness that later research has added little essentially new. Their problem setting was concerned primarily with the establishment of certain homologies in the alternation of generations of the conifers, pteridophytes, and mosses. For them the important forestry viewpoints, such as the quantity and quality of the seed crop, were not actual and received only little attention. Later, however, these questions have attracted attention increasingly and in many investigations have even comprised the main topic (e. g., Buchholz 1918, 1926, Doyle and O'Leary 1935, Plym Forshell 1953, Eklundh Ehrenberg and Simak 1936, Håkansson 1956, Bingham and Squillace 1955, McWilliam and Mergen 1958, and McWilliam 1958; cf. also Dixon 1894, p. 26). The following will be focused only on several aspects in the development of the ovules (and the microspore developing within) which seem especially significant in regard to this investigation, omitting, however, many cytologically and physiologically important details.

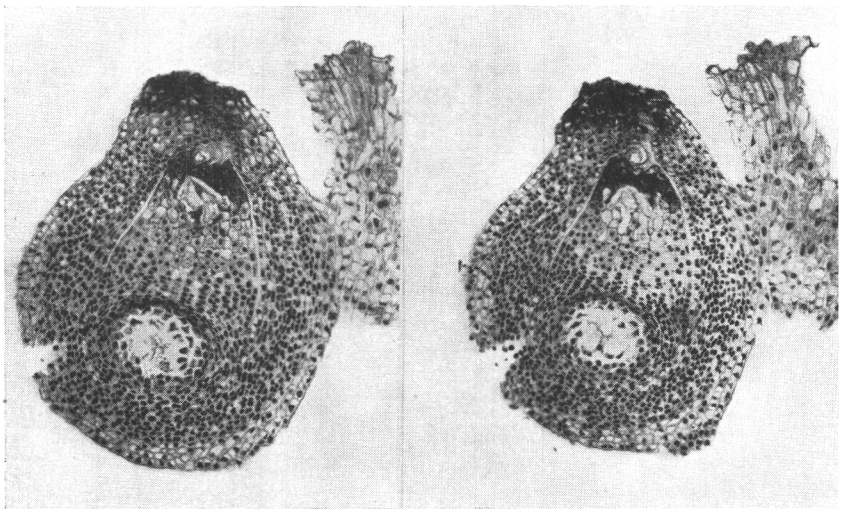


Figure 31. Normal ovule during the first winter. Two consecutive sections (thickness 10 μ) of the same ovule. One pollen grain fills in this ovule most of the pollen chamber. The tip of the nucellus has stained strongly, indicating the beginning stages of degeneration. Part of the branching pollen tube is visible in the tip. The female gametophyte is at the free-nuclei stage. The tapetum tissue surrounding the female gametophyte is well developed.

Kuva 31. Talvehtiva normaalisti kehittynyt siemenaihe. Kaksi toisiaan seuraavaa leikkausta (paksuus 10 μ:tä) samasta siemenaiheesta. Yksi siitepölyhiukkanen täyttää suurimman osan pölykammiosta. Nukelluksen kärki värjäytynyt voimakkaasti osoituksena alkavasta rappeutumisesta. Siinä näkyy osa haarovasta siiteputkesta. Protalliota ympäröivä tapetti-solukko on hyvin kehittynyt.

The germination of the pollen tube was considered in the preceding section. The tip of the nucellus is usually more or less concave. The pollen tubes have been observed almost without exception to penetrate only through this concave surface. The nucellus tissue terminates here in the form of long slender cells with a thin cell wall, and the walls forming the surface of the nucellus tip rise as low papillae. In only a few days after the pollen grains have germinated this tissue seems to start degenerating (cf. also M c W i l l i a m and M e r g e n 1958), perhaps most often due to the damage by robust pollen tubes penetrating through the tissue; degenerated tissue is stained strongly, for example, by gentian violet. In the tip of the nucellus the pollen tubes often ramify in an amoeba-like fashion, and the branches of two or three pollen tubes may fill the tip almost entirely, at least apparently so. As brought out earlier, the pollen chamber in the investigated material has only seldom had room for over three pollen grains. Here it can be noted that neither does there seem to be any room at the tip of the nucellus for more pollen tubes without mutual interference. Simultaneously with the germination of pollen the tube nucleus moves into the tip of the

pollen tube which is penetrating into the nucellus, whereas the antheridial cell remains for the time undivided inside the pollen grain. Deeper in the nucellus the branching of the pollen tube ceases and only one branch continues its growth.

In the center of the nucellus there can already during flowering time be distinguished a part differing from the surrounding tissue with cells having large nuclei and arranged with striking regularity, more or less concentrically. Strasburger called this tissue »schwammartiges Gewebe» and Ferguson, similarly, »spongy tissue», although the term seems not at all characteristic. One of the central cells in this tissue is larger than the others. Its nucleus does not take stain with the ordinary methods, for which reason it appears more hyaline than the others. After the homologies in the reproductive organs of the pteridophytes and conifers were first demonstrated, this cell has been termed, in consistency with the corresponding cell in pteridophytes, the megaspore mother cell.

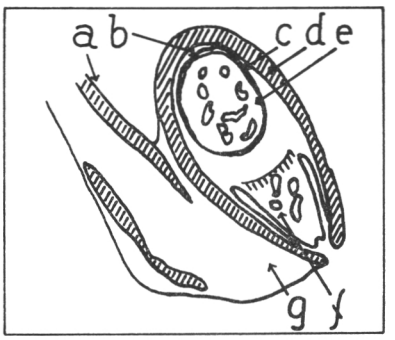


Figure 32. General view of the ovule at the beginning of the second growing season. Sample stand XXIII, Tuusula, May 24, 1959. *a* = rudimentary wing, b = remains of chalaza, *c* = the membrane of the female gametophyte, *d* = inner seed coat (the soft innermost layer of the integument), *e* = female gametophyte with free nuclei, *g* = cone scale, *f* = the tip of the nucellus penetrated by the pollen tubes. At this stage the funiculus is located at the middle of the ovule; later it shifts toward the back of the ovule. Magnification 40.

Kuva 32. Yleiskuva männyn siemenaiheesta toisen kasvukauden alussa. Koeala XXIII, Tuusula, 24. 5. 1959. a = lenninsiiven aihe, b = chalazan rippeitä, c = protallion ketto, d = sisäkuori (integumentin sisin, pehmeä kerros), e = vapaatumainen protallio, g = käpysuomu, f = siiteputkien puhkoma nukelluksen kärki. Tässä vaiheessa funikuluksen asema on vielä siemenaiheen keskipaikkeilla, myöhemmin se siirtyy yhä enemmän takapäätä kohden. Suurennus 40.

In pine this cell does not divide prior to pollination as it does in many other conifers (in spruce, for instance), whose seed develops during one growing season and therefore requires a much faster development and a more advanced stage even during the period of flowering. Neither does the megaspore mother cell in the ovule of pine divide immediately after flowering but undergoes a maturing period of approximately three weeks before dividing, as especially shown by Ferguson (1904, p. 72).

The division of the megaspore mother cell is a meiotic one resulting in four megaspores. Ordinarily only one megaspore develops further forming the female gametophyte which corresponds to the prothallium in the pteridophytes. The other three megaspores degenerate almost immediately after being formed. On exception, however, two megaspores may develope further resulting in the formation of two female gametophytes in one ovule. For instance, in the data resulting from the flowering in the spring of 1959 of

sample stand I a at Rovaniemi mlk., about one per cent of all the ovules studied (approx. 400) contained two female gametophytes. It is also remarkable that they occurred most abundantly in two individual trees, which would indicate that their occurrence depends primarily on inherent factors.

At first the developing megaspore grows vigorously for about six weeks, after which successive nuclear divisions within the megaspore result in a number of free nuclei scattered in a more or less disorderly fashion in the cytoplasm or orientated along the walls of the female gametophyte; according to Ferguson (1904, s. 83) there are approximately 32 nuclei formed in *Pinus strobus*. The ovule remains in this state over winter (Fig. 31).

As the female gametophyte develope, the original spongy tissue around it is compressed more and more into a small-celled, two to three layers thick belt surrounding the gametophyte. Schnarf (1933, p. 51) called it the »Tapetum» because of its similarity to the tapetum in microsporangia.

Archegonia and Syngamy

After a period of at least apparent dormancy during the winter the female gametophyte continues its development early the next spring. The division of the free nuclei now proceeds until, according to Ferguson (1904, p. 84), a total of about 2 000 nuclei is formed.

Later, walls are formed between the nuclei beginning from the tip of the female gametophyte closest to the micropyle and from the center. In this gametophyte which now becomes cellular in structure there appear at the tip, also in a rather early stage, the first signs of archegonia. The remains of the heart of the nucellus around the female gametophyte are still visible at this stage of development.

The tip of the nucellus in front on the female gametophyte grows rapidly after the dormant period and hence the degenerating tip of the first growing season, which takes stain better than new growth, finally appears only as a small cap at the extremity of the new growth (Fig. 33—36). Even then there can be seen the extensively branching pollen tubes and also the pollen grains in the highly degenerated depression of the tip.

The number of archegonia per ovule found in the presently investigated material is seen in Tables 22—24.

The number in this data has varied from one to four. The variation occurs not only between different stands but between different trees in a stand and even from cone to cone in the same tree.

In fact, the range from one to four can appear even in a single cone. No distinct differences among different parts of a cone have been observed,

Table 22. Number of archegonia in cones of different sizes. Rovaniemi mlk. I a, fixed July 10, 1959.

Taulukko 22. Arkegonioiden lukumäärä erikokoisissa kävyissä. Rovaniemen mlk. I a, fiks. 10. 7. 1959.

Average number of archegonia per ovule *Arkegonioita keskimäärin siemenaiheessa*	Volume of cone cu. cm. *Kävyn tilavuus. cm³*							
	1—2	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16
	Number of cones *Käpyjä, kpl.*							
1. 6—1. 7	3	3	—	—	—	—	—	—
1. 8—1. 9	6	5	6	1	1	—	—	—
2. 0—2. 1	1	2	—	2	2	—	—	1
2. 2—2. 3	2	2	—	—	—	—	—	—
2. 4—2. 5	—	1	—	—	—	—	—	—
Average — *Keskimäärin*	1.9	2.0	1.9	2.0	2.0	—	—	2.0

Table 23. Number of archegonia in cones of different trees. Rovaniemi mlk. I a, fixed July 10, 1959.

Taulukko 23. Arkegonioiden lukumäärä eri puuyksilöissä. Rovaniemen mlk. I a, fiks. 10. 7. 1959.

Number of archegonia *Arkegonioita, kpl.*	Tree No. *Puun n:o*									
	16	25	52	63	67	94	117	133	147	157
	Ovules, % *Siemenaiheita, %*									
1	9	30	2	19	23	19	19	23	28	15
2	78	67	61	76	60	77	77	69	67	75
3	13	3	35	5	17	4	4	6	5	9
4	—	—	2	—	—	—	—	2	—	1
Total — *Yhteensä*	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
	Total number of ovules studied *Yhteensä tutkittu siemenaiheita, kpl.*									
1—4	78	73	46	83	155	114	69	78	43	55
	Average number of archegonia per ovule *Keskimäärin arkegonioita siemenaiheissa, kpl.*									
1.9	2.0	1.7	2.4	1.9	1.9	1.9	1.9	1.9	1.8	2.0

however, but both ovules with several archegonia and those with only one appear in the tip of the fertile part of the cone, in the central part, and at the base in about the same proportions. As seen in Table 22, large cones seem to have more archegonia on the average than small ones. The difference, however, is not significant.

Table 24. The number of archegonia in sample stands.
Taulukko 24. Arkegonioiden lukumäärä eräissä tutkimusmetsiköissä.

Location *Paikka*	Sample stand No. *Koeala n:o*	Dominant height of trees at 100 years, m. *Puuston valtapituus 100-vuotisena m*	Flowering year *Kukkimisvuosi*	Effective pollen catch grains/mm². *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Number of ovules studied *Tutkittu siemenaiheita kpl.*	Number of archegonia in ovules *Siemenaiheissa arkegonioita*				Average number of archegonia *Keskimäärin kpl.*
						1	2	3	4	
						% of ovules *Siemenaiheita, %*				
Rovaniemi	532	16	1955	100	136	7	71	21	1	2.2
»	532	16	1958	180	152	8	70	22	—	2.1
Rovaniemi mlk. .	I a	17	1958	106	795	20	71	9	—	1.9
Tuusula	XXIII	20	1952	·	81	20	54	25	1	2.1
»	XXIII	20	1958	300	195	37	51	9	3	1.8
Kerimäki	XXXIII	20	1958	200	190	10	70	18	2	2.1
»	XX	27	1958	238	218	10	60	28	2	2.2
Totals and averages — *Yhteensä ja keskimäärin*					1 767	16	64	19	1	2.1

The difference in the number of archegonia is most conspicuous between different trees and between stands (Table 23 and 24). The extent to which this variation is due to genotype and to modification cannot be accounted for comprehensively on the basis of the material available. For instance, the important question of the possible variation in the average number of archegonia during different years in a certain tree has not yet been explained sufficiently.

The results of the studies made on the number of archegonia in different stands have been arranged in Table 24 by stands, and the stands appear in the order of fertility of site with the poorest sites at the top in the table. As an index of the fertility the table contains the dominant height of the stands expressed at the age of 100 years. In comparing these average numbers in different sample stands it can be observed that, at least on the basis of the data now being collected, the archegonia are not more numerous in stands on fertile sites than in those on poor ones.

It ought to be noted here that in the data of this investigation the number of archegonia has been small in comparison to the number stated in earlier investigations; the most common value in the data of Håkansson (1956, p. 12) e. g. was 5. It does not seem possible for the author to evaluate the causes behind these differences, at least at the present stage of the investigation.

As the archegonia develop to their mature size they are about 18 μ long and about 10 μ across, outwardly resembling ant eggs. On the microscopic

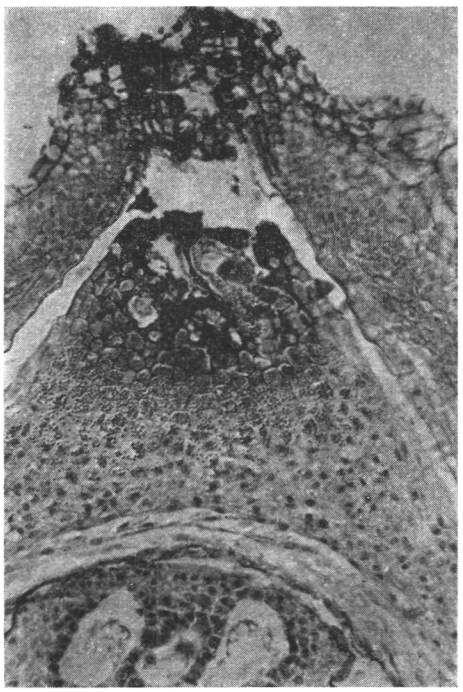


Figure 33. Tip of the nucellus and the surrounding tissue at the beginning of the second growing season. The first summer's part of the nucellus is filled by two pollen tubes and is degenerating. Three archegonium initials are seen at the tip of the female gametophyte. Tuusula, Inari- race progeny experiment, fixed June 7, 1953.

Kuva 33. Nukelluksen kärki ja ympäröivää solukkoa toisen kasvukauden alussa. Kaksi siiteputkea nukelluksen 1-kesäisessä osassa, jonka ne suurimmaksi osaksi täyttävät ja joka on voimakkaasti rappeutunut. Protallion kärjessä on kolme arkegonioaihetta. Tuusula, Inarin prov. koe, fiks. 7. 6. 1953.

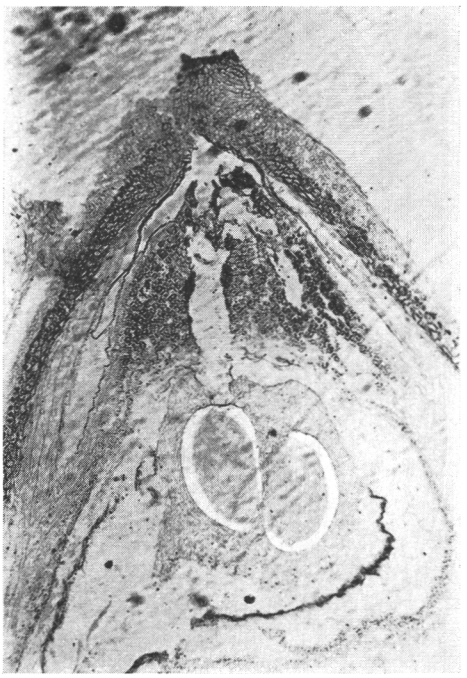


Figure 34. An ovule five days prior to fertilization. One of the pollen tubes at the tip of the nucellus has grown up to the neck of the archegonium at the left, spreading noticeably the channel leading to the neck in the female gametophyte. Tuusula, Maantiekylä, fixed July 10, 1957.

Kuva 34. Siemenaihe 5 vrk ennen hedelmöitystä. Toinen nukelluksen kärjessä olevista siiteputkista on kasvanut vasemmanpuoleisen arkegonion kaulalle samalla voimakkaasti levittäen protalliossa olevaa kaulaan johtavaa kanavaa. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 10. 7. 1957.

slides they can be seen to be composed of a large central cell which is surrounded by a jacket formed of small jacket cells. In this jacket the neck cells, which are at the tip part of the jacket and in two layers, have special importance because the pollen tube can reach the egg only through the canal between them. In the cytoplasm of the central cell right before the pollen tube penetrates the archegonium there can be seen near the neck the pollination vacuole, which remains even after fertilization. The nucleus of the central cell appears at first beneath the neck cells. Immediately prior to fertilization the central cell divides into the ventral canal cell and the egg cell, and the

nucleus of the egg moves into the center of the archegonium where it matures into a large, relatively poorly staining egg nucleus capable of being fertilized (Fig. 35).

The most significant phenomenon occurring in the male gametophyte in the beginning of the second growing season is the division of the antheridial cell into a small stalk cell and a larger generative cell (this and the following, up to fertilization proper, is based primarily on the descriptions by Ferguson 1904 and Schnarf 1933). Thereafter both cells move into the pollen tube. No growth of the pollen tube takes place during the first part of the summer until about ten days prior to fertilization when the tube again begins to grow and rapidly penetrates the second-year growth of the nucellus. This is followed by the division of the generative nucleus into two sperm nuclei of different size, of which the larger one is the fertilizing nucleus. In penetrating the neck cells of the archegonium the tip of the pollen tube is seen to contain the tube nucleus, remnants of the stalk cell, the larger sperm nucleus, and the smaller sperm nucleus, in that order (cf. also the beautiful microphotos by McWilliam and Mergen 1958).

Thereafter, the larger sperm nucleus unites with the egg nucleus and the other cells and nuclei within the egg (ventral canal cell, tube nucleus, remnants of the stalk cell, and the smaller sperm nucleus) degenerate.

What then happens if the pollen tube does not reach the archegonium and the egg nucleus is not fertilized? From the standpoint of the present investigation this is an important question because it is necessary to distinguish between those archegonia that, because of an early date, have not yet had an opportunity to be fertilized and archegonia that in all probability would not be fertilized because it is already too late. If no fertilization occurs, it seems that the egg nucleus grows in size and, according to Håkansson (1956, p. 14), it may become ramiform. The cytoplasm of the egg nucleus becomes vacuole-like.

It bears note that in the material studied for this investigation there has not been observed an apomictic development of the egg nucleus into an embryo without previous fertilization, although this has been supposed to happen in several other coniferous genera (cf., for example, Orr-Ewing 1957).

The fertilization of the egg nucleus usually takes place in the first days of July in Southern Finland. For example, in the material fixed at Tuusula in the summer of 1957 fertilization occurred between the 13th and 15th of July. As the pine in the preceding year had flowered on June 9—11, the time lapse between pollination and fertilization was 1 year 34 days. It has been shown before in a number of investigations that the time from the flowering of pine to fertilization is approximately 13 months (Miyake 1903; Ferguson 1904, pp. 354 and 362, Håkansson 1956). Thus in

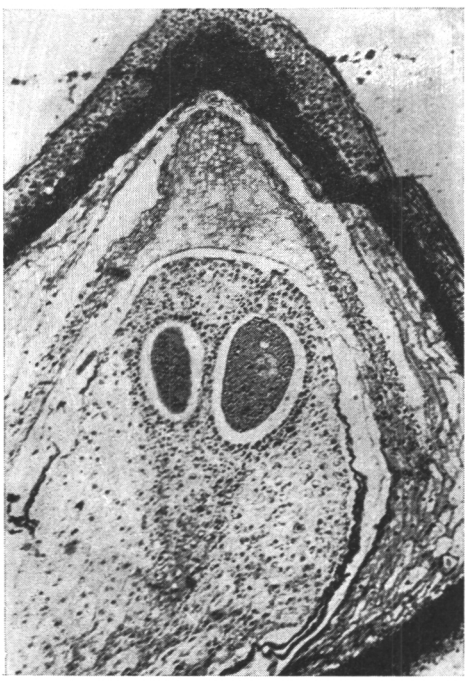


Figure 35. An ovule at the time of fertilization. A large, poorly-staining egg nucleus is seen at the center of the archegonium on the right. The sperm nucleus is just uniting with the egg nucleus. Above the egg nucleus there is a pollination vacuole. Both the primary and secondary embryo cavities are already beginning to appear as degenerating, darkly-stained cell tissues.

Kuva 35. Siemenaihe hedelmöityksen ajankohtana. Oikeanpuoleisessa arkegoniossa näkyy keskellä suuri, heikosti värjäytyvä munatuma. Spermatuma on juuri yhtymässä munatumaan. Munatuman yläpuolella »polination vacuole». Sekä primäärinen että sekundäärinen alkio-ontelo alkaneet jo hahmottua rappeutuvana, tummemmin värjäytyneenä solukkona.

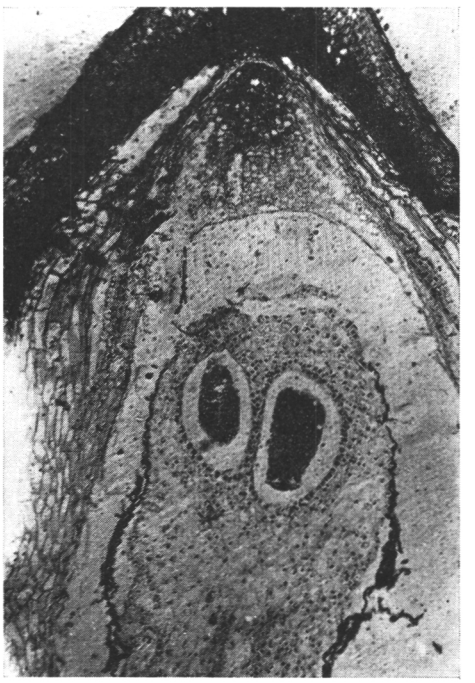


Figure 36. An ovule right after fertilization. In the archegonium at the right the third division after fertilization is taking place, resulting in a rosette. Tuusula, Maantiekylä, fixed July 14, 1957.

Kuva 36. Siemenaihe välittömästi hedelmöityksen jälkeen. Oikeanpuoleisessa arkegoniossa nähdään hedelmöityksestä kolmas jako, jonka tuloksena syntyy rusetti. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 14. 7. 1957.

1957 the pine at Tuusula followed this schedule rather closely regardless of the cold weather in early summer. The length of the period, however, is not very exact. For instance, in 1958 the pine at Tuusula flowered on June 15—19, but apparently due to the early start of the following summer fertilization already occurred on June 30, 1959. The interval between pollination and fertilization in that case was 12 months 13 days. At the northern limits of the pine range the development of the seed during cold growing seasons is so slow that fertilization often has not taken place even before winter.

The fertilization of the egg nucleus is followed by its division into four nuclei which are transferred into the distal end of the archegonium where they undergo further divisions (Fig. 36) forming a primary proembryo of four tiers of cells, four cells each. The four lowest cells are left open against the archegonium (cf. the German expression *Basalplatte*). The next four form a tight group which later greatly expands and can be easily distinguished even much later when studied with a wide field microscope (see, e. g., Fig. 39, p. 96). The group has been called by the German scientists »Rosette». The next cell group forms the primary suspensor and the embryo proper originates from the first four cells at the tip.

At this stage of the ovules' development, when the rosette and the first still poorly-developed suspensor formations are visible, it is perhaps easiest to count the number of fertilized archegonia in an ovule. Earlier, one can hardly be sure that all fertilizations have yet occurred, and later, it is impossible to observe the cases where fertilization has not resulted even in the formation of the primary proembryo; and still later, after the suspensors have become entwined, it is difficult to count even the number of primary proembryos.

Table 25 reveals the results of such studies. It includes not only the number of fertilized egg nuclei but also the number of original archegonia which, too, were still observable. In this chart an egg nucleus is considered fertilized if the daughter cells have clearly moved to the distal end of the archegonium or have formed the primary proembryo. The number of fertilized egg nuclei has been rather easy to count by rosette groupings.

Attention may first be drawn to the fact that very few ovules (in average 1—2 %) without at least one fertilized egg nucleus have been found (as will be discussed later in more detail, nonpollinated ovules do not develop during the second growing season, for which reason all the ovules studied can be considered as having received at least one germinated pollen grain). This, of course, need not mean that more ovules of this kind in broader and more comprehensive material would not be found. If the material were to include more ovules with only one archegonium, it would undoubtedly be more enlightening in this respect.

The core of the problem presented above and elucidated in Table 25 can be expressed as a question: Is the number of fertilized egg nuclei generally the same as the number of pollen tubes in the nucellus when the ovule contains several archegonia?

With the aid of the figures for effective pollen catch, Figure 27 or related regression equation and Figure 29, it is possible to get for the same data the number of pollen grains in the pollen chambers of the ovules. From these values it is possible to make calculations of the number of egg nuclei which in this data have had at least the possibility of being

Table 25. Fertilization of egg nuclei.

Taulukko 25. Munatumien hedelmöittyminen.

Number of archegonia *Arkegonioita kpl.*	Number of egg nuclei fertilized *Munatumia hedelmöitynyt*				Number of ovules *Siemenaiheita kpl.*	Egg nuclei *Munatumia*		Fertilized egg nuclei, % *Munatumia hedelm.*, %	Maximum potential *Suurin mahdollinen*	
	1	2	3	4		total *kaikkiaan*	fertilized *hedelm.*		number of nuclei fertilized *kpl.*	%
	Number of ovules *Siemenaiheita, kpl.*					number of nuclei *kpl.*				
Tuusula, Maantiekylä, fixed July 14, 1957, effective pollen catch 120 grains/mm². *Tuusula, Maantiekylä, fiks. 14. 7. 1957, tehokas takertuma 120 kpl/mm²*										
1	3	—	—	—	3	3	3	100	3	100
2	23	16	—	—	39	78	55	71	64	82
3	19	17	2	—	38	114	59	52	78	68
4	1	3	1	—	5	20	10	50	9	45
Totals and averages *Yht. ja keskim.*	46	36	3	—	85	215	127	59	154	70
Tuusula, sample stand XXIII, fixed July 5, 1959, effective catch 300 grains/mm². *Tuusula, koeala XXIII, fiks. 5. 7. 1959, tehokas takertuma 300 kpl/mm²*										
1	71	—	—	—	71	71	71	100	71	100
2	41	59	—	—	100	200	159	80	170	85
3	9	9	—	—	18	54	27	50	34	63
4	2	4	—	—	6	24	10	42	11	46
Totals and averages *Yht. ja keskim.*	123	72	—	—	195	349	267	77	286	82
Kerimäki, sample stand XXXIII, fixed July 6, 1959, effective catch 240 grains/mm². *Kerimäki, koeala XXXIII, fiks, 6. 7. 1959, tehokas takertuma 240 kpl/mm²*										
1	18	—	—	—	18	18	18	100	18	100
2	49	84	—	—	133	266	217	82	225	85
3	7	11	17	—	35	105	80	76	66	63
4	1	—	1	2	4	16	12	75	8	50
Totals and averages *Yht. ja keskim.*	75	95	18	2	190	405	327	81	317	78
Kerimäki, sample stand XX, fixed July 5, 1959, effective catch 238 grains/mm². *Kerimäki, koeala XX, fiks. 5. 7. 1959, tehokas takertuma 238 kpl/mm²*										
1	21	—	—	—	21	21	21	100	21	100
2	57	73	—	—	130	260	203	78	220	85
3	10	35	18	—	63	189	134	71	118	62
4	—	1	3	—	4	16	11	69	8	50
Totals and averages *Yht. ja keskim.*	88	109	21	—	218	486	369	76	367	76
Rovaniemi, sample stand XXVII, fixed July 14, 1959, effective catch 90 grains/mm². *Rovaniemi, koeala XXVII, fiks. 14. 7. 1959, tehokas takertuma 90 kpl/mm²*										
1	13	—	—	—	13	13	13	100	13	100
2	37	68	—	—	105	210	173	82	163	78
3	10	14	10	—	34	102	68	67	61	60
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Totals and averages *Yht. ja keskim.*	60	82	10	—	152	325	254	78	237	73

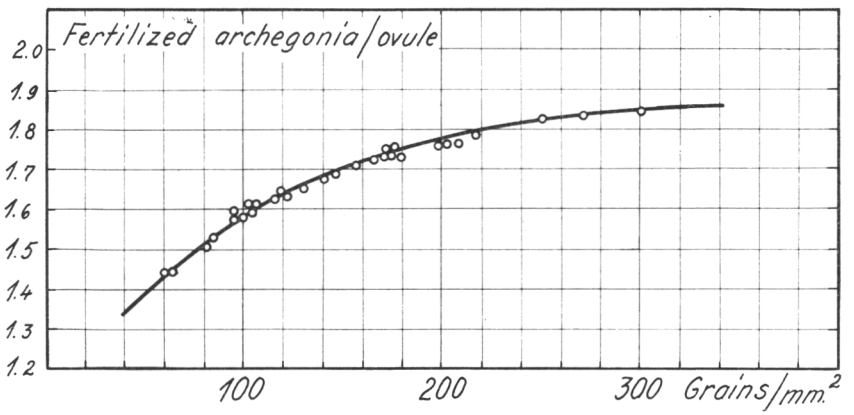


Figure 37. The average number of fertilized archegonia per ovule and the effective pollen catch.

Kuva 37. Siemenaiheissa hedelmöittyvien arkegonioiden keskimääräinen luku ja tehokas takertuma.

fertilized. These highest possible values have been compiled in the two last columns of Table 25. By comparing the »actual» percentages of fertilized egg nuclei as obtained in microscopic study, which too are only comparatively rough approximations due to the limited data, with the calculated expectations, it is seen that the observed values very nearly approach the theoretically highest possible values.

The only explanation for this result is that the reproduction phenomenon, from pollination to fertilization, has occurred with a surprisingly high completeness. The pollen grains have not only been viable and germinated to a high degree but almost without exception they also have developed sperm nuclei which are capable of fertilizing and which then have been led into the eggs by the pollen tubes with high accuracy. The eggs, as well, have generally been fertile and, even more important, fertilization has not been prevented, at least to any appreciable degree, by any genetic barriers (although, for example, in this data self-pollination has apparently been common; the question will be considered in a later section).

From observations on fertilization one is liable to get an impression that the archegonia mature at somewhat different times. This causes one to question whether the fertilization of an egg nucleus in an archegonium which is advanced in its development stops the development of other archegonia which still are in an earlier stage of development. According to the calculation above, the observed fertilization percentage in three-archegonia ovules has been as close to the calculated maximum as in ovules with two archegonia, thereby indicating that in the investigated material there has not occurred, at least in detectable quantities, any such prevention of the ferti-

lization of egg nuclei that could be traced to an acrhegonium less advanced in its development.

As the percentage of fertilized archegonia has appeared to be approx. as high as the calculated maximum, it seems to be possible to estimate rather accurately from the effective pollen catch the percentage of archegonia which will be fertilized and also their average number (if the total number of archegonia is the same as the average number here, or 2.1 per ovule). Figure 37 shows results of such calculations and a freehand curve fitted to the results.

The Embryo

From the preceding it has been seen that the inevitable result of the fertilization of several egg nuclei is the generation of several embryos in the same ovule, even if some would fail to develop to the primary proembriotic stage. The phenomenon will be called in the following, in accordance with Schnarf (1937, p. 212), polyzygotic polyembryony, as opposing cleavage polyembryony. Characteristic of the polyzygotic »twins» in an ovule is that their chromosome sets from the mother tree are identical, whereas those from the father are mostly different.

Simultaneously with the development of the zygotes into proembryos, great changes take place in the ovule. The walls between the archegonia degenerate rapidly soon after fertilization and this forms the primary corrosion cavity at the tip of the ovule; at the time of fertilization there can already be seen, in the part of the female gametophyte bordering the archegonia, the first evidences of the true embryo cavity as the cells of the female gametophyte begin to degenerate in a wedge-shaped area which has this primary corrosion cavity as a base. Into this the proembryos will push their tips.

Changes take place also in other parts of the female gametophyte. The cells divide actively, except near the embryo cavity (cf. Figs. 38—42), and gradually become filled with nutrients. The female gametophyte thus changes progressively into an organ

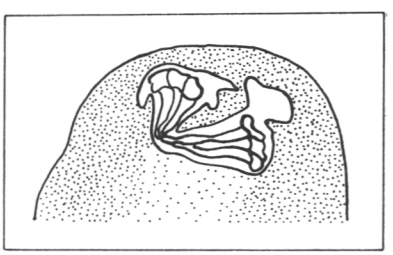


Figure 38. The tip of endosperm (toward the micropyle) and two primary proembryos. The primary embryo cavity is being formed as two archegonia fuse; the secondary embryo cavity is beginning to take shape as a cone-shaped degenerated area in the endosperm. Tuusula, Maantiekylä, fixed 18. 7. 1957. Magnification 60.

Kuva 38. Endospermin kärki (mikropylen puoleinen pää) ja siinä kaksi primääristä proembryota. Primäärinen alkio-ontelo muodostumassa kahden arkegonion yhteensulautumisen tuloksena; sekundäärinen alkio-ontelo alkaa hahmoittua endospermin kartiomaisena rappeutumana. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 18. 7. 1957. Suurennus 60.



Figure 39. An ovule 11 days after fertilization. In the primary embryo cavity can be seen one rosette from below. Tuusula, Maantiekylä, fixed July 26, 1957.

Kuva 39. Siemenaihe 11 vuorokautta hedelmöityksen jälkeen. Primäärisessä alkio-ontelossa näkyy yksi rusetti alta päin. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 26. 7. 1957.

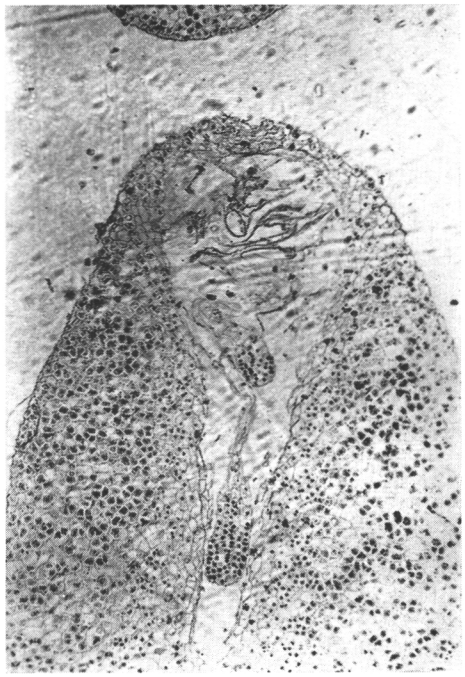


Figure 40. An ovule 11 days after fertilization. In the primary embryo cavity are seen one rosette (slanted) and part A of the embryos (the zig-zag part). The leading embryo has superseded another vigorous polyzygotic embryo and has reached phase C. The secondary embryo cavity is just in the opening stage. Around it is the fading endosperm tissue with no cytoplasm. Tuusula, Maantiekylä, fixed July 26, 1957.

Kuva 40. Siemenaihe 11 vuorokautta hedelmöittymisen jälkeen. Primäärisessä alkio-ontelossa näkyy 1 rusetti alaviistossa sekä osa alkioiden A-osaa (mutka-osaa). Johtoalkio syrjäyttänyt toisen voimakkaan polytsygoottisen alkion ja saavuttanut C-vaiheen. Sekundäärinen alkio-ontelo vasta avautumassa. Sen ympärillä alkulimasta tyhjää, häipyvää endospermin solukkoa. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 26. 7. 1957.

of nutrient storage for the seed. In the following the female gametophyte after fertilization will be termed endosperm in order to emphasize its role and to follow common usage.

The later development of the embryo has been described in many creditable investigations (e. g., K u j a l a 1927, S c h n a r f 1933, B u c h h o l z 1946, J o h a n s e n, D. 1950, H å k a n s s o n 1956, etc.), whereby the complicated cytological processes can be omitted here. The author in his studies

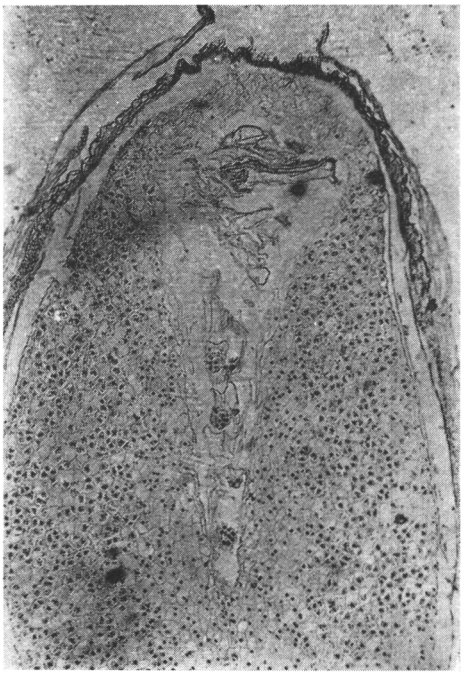


Figure 41. An ovule 11 days after fertilization. In the primary embryo cavity is seen the side view of a rosette and the A part of the embryos. In the secondary embryo cavity are several embryo tips of which part are apparently monozygotic. No distinct leading embryo is observable (cf. Fig. 40, in which the ovule was fixed at the same time). Tuusula, Maantiekylä, July 26, 1957.

Kuva 41. Siemenaihe 11 vuorokautta hedelmöityksen jälkeen. Primäärisessä alkio-ontelossa näkyy yksi rusetti sivukuvana sekä alkioiden A-osaa. Sekundäärisessä alkio-ontelossa näkyy useita alkiokärkiä, joista osa nähtävästi monotsygoottisia. Selvästi erottuvaa johtoalkiota ei ole (vrt. kuva 40, jossa kuvattu siemenaihe on fikseerattu samanaikaisesti). Tuusula, Maantiekylä, 26. 7. 1955.

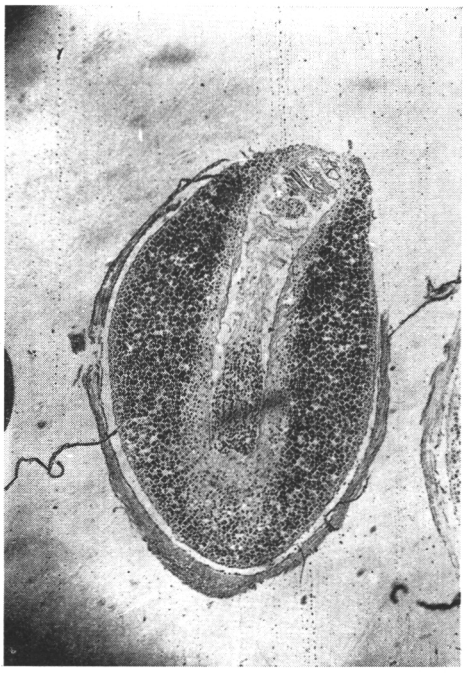


Figure 42. An ovule 19 days after fertilization. At the top are two rosettes seen from the side and the A part (the zig-zag part) of the leading embryo has replaced the other polyzygotic embryos (or embryo). Around the expanding embryo cavity is seen the poorly-staining fading endosperm tissue. Tuusula, Maantiekylä, fixed August 3, 1957.

Kuva 42. Siemenaihe 19 vrk. hedelmöityksen jälkeen. Ylinnä näkyy sivukuvana 2 rusettia sekä johtoalkion A-osa (mutkaosa). Johtoalkio on syrjäyttänyt muut (tai toisen) polytsygoottiset alkiot. Laajenevan alkio-ontelon ympärillä näkyy heikosti värjäytyvää endospermin häipyvää solukkoa. Tuusula, Maantiekylä, fiks. 3. 8. 1957.

has divided the embryo development after the primary proembryo stage into three different phases which, for lack of better terminology, will be called the A, B, and C phases. These phases are presented in Figures 38—43. In Figure 43 are drawings of embryos which have been prepared and straightened under wide field microscope and in Figures 39—42 of embryos in their natural position in the embryo cavity.

The term embryo will be in this investigation used in the following

senses: the zygote will be called the primary proembryo, as done above, when it is composed of 4 by 4, or 16, cells; all individual embryo-initials, whose tips of embryonic cells have not yet started their actual multiplying and expansion via large scale, are called proembryos (or for the sake of brevity, also simply embryos when there is no danger of misunderstanding); and the zygotes in which the actual vegetative development of the tip has begun will be called embryos.

In phase A the suspensor cells of the proembryos are slender and delicate. Characteristic of this phase is the zig-zag growth pattern of the suspensors at a sharp 180° angle between the opposite walls of the embryo cavity. The loops compress tightly against each other at the micropylar end of the cavity, and therefore the tip of the embryo extends only very slightly into the embryo cavity. The number of loops commonly varies from 4 to 12. There is no reason here for further evaluation of the significance of this very special kind of growth; perhaps a later detailed study can reveal many interesting facts about the matter. The zig-zag growth occurs both in ovules with one and with several polyzygotic proembryos. Quite commonly, however, the number of polyzygotic proembryos is reduced to one during this stage of development, but such is not always the case.

The difference between phase B (Fig. 40) and phase A is usually quite distinct. The zig-zag growth of the suspensors between the walls of the embryo cavity become much less pronounced, and the suspensors are more swollen. The number of polyzygotic proembryos is ordinarily reduced to one already in the beginning of this phase.

Phase C (Fig. 39) stands out from phase B especially in that the initial of the embryo proper at the tip of the suspensor begins to grow and develop vigorously.

Further details for this picture are supplied by the polyzygotic embryos undergoing cleavage polyembryony in their different stages of development, resulting in numerous individual monozygotic proembryos. According to Buchholz (1918, p. 206), one fertilized egg can develop into eight monozygotic proembryos at the most. Usually the average number of monozygotic proembryos for each polyzygotic proembryo seems to vary considerably, but in the investigated material it has not been very great. In weak polyzygotic proembryos there are generally found fewer monozygotic proembryos than in vigorous ones. In weak ones the number commonly varies between one and three and in strong ones between three and four.

A more accurate picture of the quantity of proembryos is provided by Table 26. The material was sectioned and studied under microscope. The advantage in this method is that the number of proembryos can be determined with rather high accuracy, but the disadvantage in comparison to the

Table 26. Quantity of proembryos. Maantiekylä, Tuusula, fixed July 26, 1957.
Taulukko 26. Alkioaiheiden lukumäärä. Maantiekylä, Tuusula, fiks. 26. 7. 1957.

Number of proembryos in ovules *Siemenaiheissa alkioaiheita, kpl.*									Total *Yhteensä*	Average *Keskimäärin*
0	1	2	3	4	5	6	7	8		
Number of ovules — *Siemenaiheita, kpl.*										
5	6	12	14	16	4	3	4	3	226	3.4
Percentage %										
8	9	18	21	24	6	4	6	4	100	—

dissection method is that it is not possible to determine which monozygotic proembryos belong in the same polyzygotic proembryo.

First, attention is drawn to the fact that in some ovules, not so very few in number (8 %), the development of the zygote has not advanced even to proembryo stage. The mean number of proembryos was found to be 3.7 per ovule. Since in this data, according to other evaluations, there are 1.5 zygotes per ovule on the average, the mean number of monozygotic proembryos per one polyzygotic has thus been approximately 2.5.

The cleavage polyembryony occurs in both phases A and B. When there is in the embryo cavity one vigorously developing polyzygotic proembryo, its monozygotic proembryos, however, are usually found in phase B. Furthermore, it seems that generally the monozygotic growth of the most vigorous polyzygotic proembryos does not occur before phase B. Taking all this into consideration, it is possible to make determinations of the total number of polyzygotic proembryos even from the number of all proembryos. However, a more accurate result can be gained by actually separating the proembryos from each other and by counting the number of rosettes (which can often be done even in ovules advanced to the early C phase).

In literature mention has often been made also of the rosette embryos, that is, the monozygotic polyembryos formed from rosette cells as a result of their cleavage. No observations of these rosette embryos have been made during this investigation and thus it is not possible to make any statement concerning them.

In comparing the proembryos of the different ovules of one particular cone, the varying stages of development in the proembryos found at any given time attracts attention. Even among ovules with only one polyzygotic proembryo there are great differences at a given moment in the degree of development of the proembryos. When, for instance, most of these single zygotes have reached phase C, a part may, nevertheless, still be in phase A and even appear so rudimentary as to justify the question: will they ever

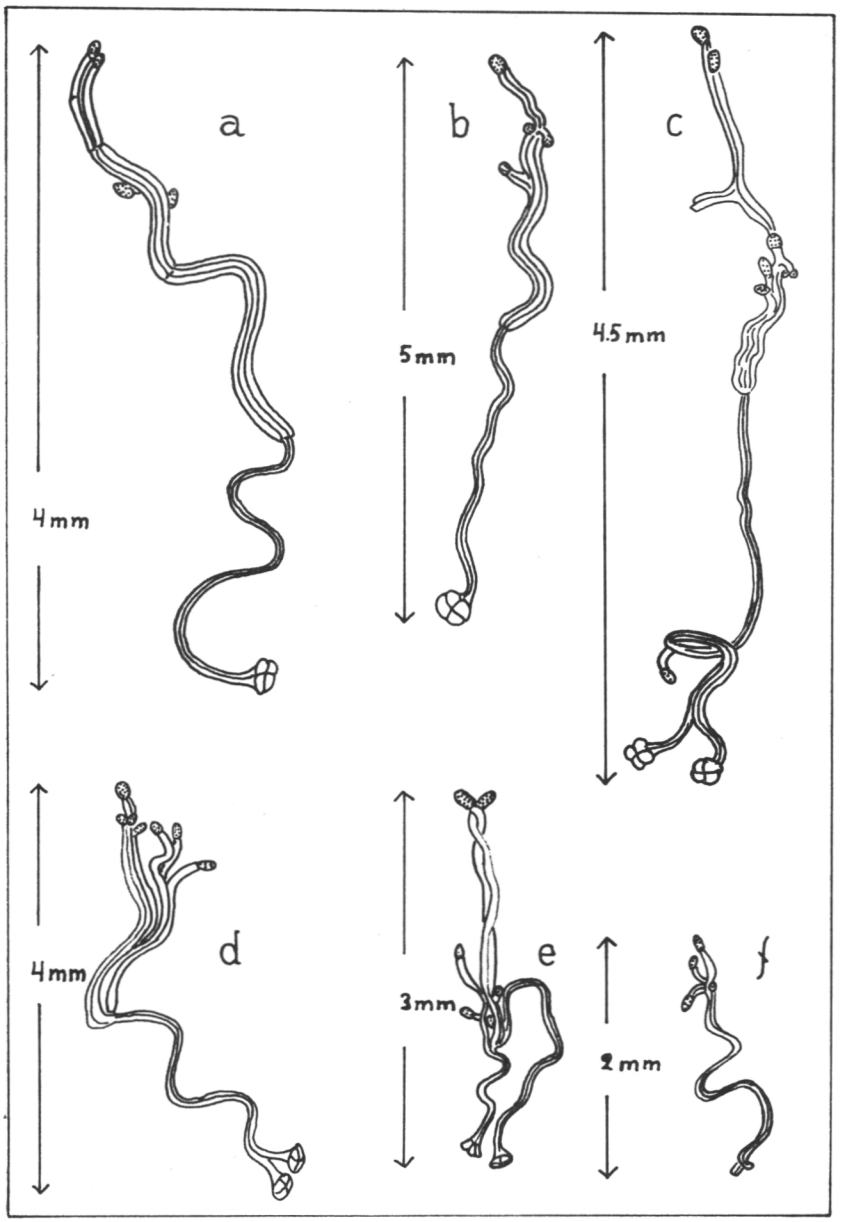


Figure 43. Proembryos removed from embryo cavity and more or less straightened. There can be distinguished a typical rosette, weak, thread-like part A and swollen part B, and monozygotic proembryos. The embryo cavities have in figures a—b only one well-developed polyzygotic embryo, the embryo cavities in figures c—e have two competing polyzygotic embryos, f a withering polyzygotic embryo which has been separated from the vigorous embryo in the same embryo cavity. a and b from Punkaharju plus-tree collection, (graft) P 317, July 11, 1959, c—f from an old solitäry pine with abundant male flowering at Punkaharju, July 11, 1959.

Kuva 43. Alkio-ontelosta esiinpreparoituja sekä enemmän tai vähemmän oikaistuja alkioita. Alkioissa erottuu tyypillisinä rusetti, rihmamainen A-osa ja turpea B-osa sekä monotsygoottisia proembryoita. a—b, alkio-ontelossa ollut vain yksi voimakkaasti kehittynyt polytsygoottinen alkio, c—e, alkio-ontelossa ollut kaksi keskenään kilpailevaa polytsygoottista alkiota, f surkastuva polytsygoottinen alkio, joka on irroitettu samassa alkio-ontelossa olleesta voimakkaammasta. a ja b Punkaharjun vartekokoelma, P 317, 11. 7. 1959, c—f Punkaharjulla erillispuuna kasvavasta, voimakkaasti hedekukkivasta vanhasta männystä, 11. 7. 1959.

advance to phase C ? In other words, it is obvious that the growth vigor of polyzygotic proembryos in the same cone is greatly varying even when the proembryos appear singly in their embryo cavities. Since the physiological conditions for the growth of the proembryos as provided by the endosperms and embryo cavities apparently are very similar in most ovules, it is very probable that the differences in development of proembryos are largely controlled by genetic factors.

Due to the differences in the ability and rate of development of polyzygotic proembryos and the relation of genetic factors to the differences, the competition arising among the proembryos in ovules with a number of polyzygotic proembryos in the same embryo cavity is likely to function as genetic selection. The nature and extent of the selection cannot be evaluated on the basis of the available data; but, for instance, if a proembryo is homozygotic in certain semilethal or other defective genes, it may in many cases be eliminated in the competition between polyzygotic proembryos of the same embryo cavity.

The selective role of competition between proembryos was perhaps first observed by Buchholz (1918, 1920, 1922, 1926) and Stockwell (1939, p. 543). Buchholz (1950) has returned to this question later, too. It does not always appear in the presentations of these authors whether they refer to cleavage or polyzygotic polyembryony, but the question seems to be concerned chiefly with cleavage polyembryony, which is indicated, for instance, by Stockwell's impression that usually only one archegonium is fertilized (p. 543). Later Håkansson (1956, pp. 16 and 18) has criticized Buchholz's concept, according to which in cleavage polyembryony »differences in these embryos are due to variations in the male cytoplasm or substance diffused from the male at the time of fertilization», considering it highly hypothetical. Håkansson's criticism is, in the author's opinion, quite justified for this part. In the same connection Håkansson notes, however, that »the period of embryo selection hardly gave evidence of a struggle for life among embryos», and that »the embryological evidence of a competition is small in *Pinus silvestris*.» It does not appear with certainty whether Håkansson here refers to cleavage or polyzygotic polyembryony. Apparently, however, he is speaking solely of the cleavage polyembryony because in it, indeed, the several monozygotic composites of a certain polyzygotic embryo seldom are seen to compete seriously with the one in the leading position.

Among the polyzygotic proembryos, conversely, on the basis of the author's observations, the »struggle for life» is quite apparent. This is seen most clearly in studying living material under wide field microscope and in separating the different polyzygotic proembryos from each other. In sectioned material, on the other hand, it is rather difficult to distinguish one poly-

zygotic proembryo from another and even more difficult to see which monozygotic composites belong in each polyzygotic proembryo. Corresponding observations have apparently been made by Stockwell, but he has obviously had uppermost in his mind cleavage polyembryony when he writes (op. c., p. 543): »This conclusion is reached when different stages of embryo development are observed in which there is a gradual growth of one embryo with concurrent shrinkage and dissolution of the others.»

The significance and consequences of cleavage polyembryony, on the other hand, are only hypothetical in the present investigation, as in the earlier ones. Although the competition among monozygotic composites of the same polyzygotic embryo cannot have a genetically selective role, it still is not inconceivable that the monozygotic proembryos would influence the competition among polyzygotic proembryos. The fact that the most numerous and vigorous monozygotic composites are found with polyzygotic proembryos in a leading position could perhaps be considered an indication of this. One could suppose that these further retard the development of the polyzygotic proembryos which once were left behind.

It was pointed out above that in some cases the proembryos or the zygotes in the embryonic stage are in such a weak condition that they die. When all the embryos in an ovule die, whether their number was one or more, an immediate consequence is the rapid degeneration of the endosperm and the transfer of any accumulated nutrients elsewhere. It is interesting to note that as long as the ovule contains a live embryo, ragardless of its vigor or stage of development, the endosperm continues to develop normally, but upon the death of the last embryo the endosperm rapidly degenerates.

Certain stages in embryo development seem to be critical, resulting more than others in the death of nonvital embryos. The rosette stage appears as the first crucial point. The next obstacle seems to arise when the crosswise division of the tip cell of the embryo is substituted by a number of embryonic initial cells. This stage of development usually coinsides with the transition of phase A to phase B (cf. Schnarf 1933, p. 240). The following critical step, which is not nearly so fatal as the preceding ones, appears when the seed germinates and the seedling becomes established. This usually accounts for about 2—8 % of the full seeds.

As the development of the ovule reaches phase C, there arises a number of new questions important from the standpoint of forestry. Especially in Finland, where vast tracts of pine forests are located near the polar timber line, the question of seed maturation becomes particularly important. Farther south the same question must be considered, for instance, in deciding how early seed collecting can be begun. Although this problem of seed ripening is very important, it has been left beyond the scope of this work because it is

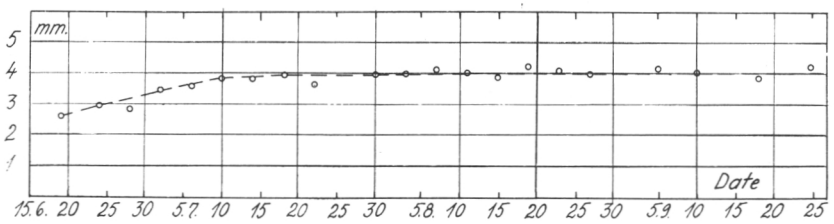


Figure 44. An example of the development in the length of Scotch pine seed. Tuusula, Maantiekylä, summer 1957.
Kuva 44. Esimerkki männyn siemenen pituuden kehityksestä. Tuusula, Maantiekylä, kesä 1957.

not indispensable to the whole of the question now under principal consideration.

In studying the normal development of the seed, further attention ought to be given to the size of the seed. In Maantiekylä at Tuusula the length of pine seed increased e. g. in summer 1957 as indicated in the diagram in Figure 44. Hence, in Southern Finland the length of the seed grew rapidly during June, and the seed attained its ultimate size as early as the first week of July. Thus, the seed by the time of fertilization (during that year in Maantiekylä between July 13 and 14) had reached full size (see also, e. g., B u c h h o l z 1946, p. 233).

Likewise, the changes taking place in the seed coat are worthy of note. In a year-old ovule three layers can be distinguished in the integument which later becomes the seed coat. The outermost layer is very thin and is joined to the wing which breaks away from the surface of the megasporophyll. The layer in the middle is the thickest of the three and becomes the seed coat proper, or testa. The innermost layer, which as the seed ripens breaks away from the testa, will form the inner coat of the seed.

Deficient Ovules

Typical of the development of the female strobilus is that all of the megasporophylls do not bear in their base ovules capable of development. At the base of the lower scales there cannot be found even formations resembling ovules. In fact, only about one fourth of the cone scales are fertile and three fourths are sterile. These sterile scales are found at the base and apex of the female strobilus. The majority of the sterile scales, however, are at the base of the strobilus; the apex usually has only from two to four sterile scales.

The fertile and sterile scales are most easily distinguished from each other during and right after flowering. At this time it is easy to draw the line between the lowest normal ovules and the organically more or less deficient formations at the base of the highest sterile scales. Later the distinction is less easily made bacause as the cone scales grow, the scars left on the cone scales by the organically deficient ovules enlarge and closely resemble the scars which can be left on fertile scales by the withering of originally vital ovules. However, it can be said that throughout the summer, the organically deficient ovules can be distinguished with reasonable assurance from the originally normal, but later withered, ovules. The organically deficient ones are slightly smaller than the others, more elliptical, and appear to be buried beneath the surface of the cone scale.

A microscopic study of these deficient ovules reveals that they have originally been malformed in many respects. These abnormalities are at their minimum in deficient ovules bordering the region of normal ovules. Attention is drawn to the fact that the integument is often thicker than normal and the tip of the nucellus is usually, in comparison to the heart, more developed than in normal ovules. The spongy tissue and the megaspore mother cell have often, at least apparently, developed normally. The pollination and the germination of pollen are likewise often normal, in any case in the uppermost organically-deficient ovules.

Slides made only a couple of weeks after flowering show that the deficient ovules exhibit clear signs of deterioration. Cell destruction usually commences at the tip of the nucellus. As the next stage there can often be seen a strong contraction in the region between the tip of the nucellus and the heart. In material fixed at the end of the summer and in the winter, the degeneration of the deficient ovules is usually advanced to a state where a detailed study of the slides is more or less impossible.

During the second year of the cones' development, the only trace of these deficient ovules is perhaps a small bit of dried organic residue. The wing which is formed on the upper surface of the cone scale is, on the contrary, at least in sterile scales near the fertile-scale region, more or less perfectly developed.

To gain a more comprehensive picture of the mutual quantity relations between the sterile and fertile cone scales in different trees and during different years, cone samples have been collected from sample stand XXIII at Tuusula from the same numbered trees for many consecutive years. From each tree 20 cones have been studied scale by scale. The results are shown in Table 27.

Both the absolute and the relative quantities of sterile scales vary in different trees of a stand within rather broad limits. Of all the scales, 72 % have been sterile basal scales and 5.6 % sterile apex scales. The total of

Table 27. Quantities of sterile and fertile cone scales in sample stand XXIII at Tuusula in 1954—55 and 1957—58.

Taulukko 27. Steriilien ja fertiilien käpysuomujen määrät Tuusulan tutkimusmetsikössä XXIII vuosina 1954—55 ja 1957—58.

Tree No. *Puun n:o*	Flowering year *Kukkimisvuosi*																Average *Keskimäärin*							
	1954				1955				1957				1958											
	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*	Base *Tyvi*	Fert. mid. *Fert.*	Apex *Kärki*	Total *Yht.*
	Number of scales *Suomuja, kpl.*																Number of scales *kpl.*				%			
I	49	16.9	4.2	70	52	15.1	4.1	71	41	10.9	3.1	55	40	16.6	2.4	59	45.5	14.9	3.4	63.8	71.3	23.3	5.4	100
II	40	21.7	3.3	65	40	19.2	3.2	62	32	14.2	2.8	49	49	13.5	2.5	65	40.2	17.2	2.9	60.3	66.7	28.4	4.9	100
III	40	8.3	2.6	51	42	6.4	2.3	51	34	5.5	1.5	41	36	6.0	2.0	44	38.0	6.5	2.1	46.6	81.5	14.0	4.5	100
IV	42	12.0	3.5	58	37	11.1	2.5	51	29	9.7	2.3	41	40	10.0	2.0	52	37.0	10.7	2.6	50.3	73.6	21.3	5.1	100
V	36	11.2	3.4	51	42	14.3	2.6	59	29	11.1	1.9	42	42	13.0	2.0	57	37.2	12.4	2.4	52.1	71.5	23.8	4.7	100
VI	37	16.6	3.8	57	40	15.2	2.6	58	34	11.0	2.0	47	37	14.0	2.0	53	37.0	14.2	2.6	53.8	68.8	26.4	4.8	100
VII	45	17.1	2.7	65	44	18.9	2.8	66	32	17.6	2.4	52	42	12.6	4.4	59	40.8	16.5	3.1	60.4	67.5	27.4	5.1	100
VIII	48	12.3	4.3	65	53	15.4	3.7	72	41	13.3	2.7	57	43	11.9	4.1	59	46.3	13.2	3.7	63.2	73.2	20.9	5.9	100
IX	45	10.1	3.9	59	50	9.4	3.8	63	37	6.4	2.6	46	44	6.6	4.4	55	44.0	8.1	3.7	55.8	78.9	14.5	6.6	100
X	44	14.6	5.8	64	45	17.9	4.5	67	36	14.1	4.9	55	44	11.1	5.9	61	42.2	14.3	5.3	61.8	68.3	23.2	8.5	100
Average *Keskim.*	43	14.1	3.8	61	44	14.3	3.2	62	34	11.4	2.6	48	41.3	11.5	3.2	56	40.7	12.8	3.2	56.7	72.1	22.3	5.6	100
%	71	23	6	100	72	23	5	100	71	24	5	100	74	20	6	100	—	—	—	—	—	—	—	—

sterile scales has thus been, on the average, 78 % or slightly over three fourths of all the scales.

Table 27 shows further that during the different years studied the average number of scales even in the same trees has varied considerably, but the ratio of sterile and fertile scales has nevertheless remained rather constant.

Nonpollinated Ovules

The effect of pollination on the development of the ovule and cone merits special attention. Since the pollen yield of forest trees especially during certain years is very abundant and the small size of the pollen grains is conducive to spreading, it would seem that the quantity of pollen has relatively seldom any bearing on the abundance of pine seed crop. Other opinions have, however, also been expressed on this matter rather early (cf. H a g e m 1917, pp. 100—101).

From controlled pollinations (e. g., by D e n g l e r 1932, pp. 531—534; P l y m F o r s h e l l 1953, p. 17, and M c W i l l i a m 1958), it is known that in the female strobili of pine that are fully isolated from pollination there does not, with rare exceptions, develop seed — neither full nor empty — but only wings, which are more or less tightly attached to the cone scales. Furthermore, it has also been shown (e. g., H e i k i n h e i m o 1921, p. 33) that particularly in Scotch pine cones developing at the alpine and polar timber lines there can often be found at the base of the fertile cone scales a surprising amount of just small withered ovules with more or less normally developed wings attached. Close examination reveals that these ovules which have withered at a very early stage of development are found more or less in all the pine cones studied, even in those which have developed under the very best external conditions. This raises the question: Is the reason for the withering of the ovules in the last-mentioned cases the same as in female strobili totally isolated from pollination? In fact, this was one of the first problems to be subjected to detailed study in the present investigation and it soon appeared that the answer was in the affirmative. It could be observed that nonpollinated ovules do not develop into seeds at all, but just into mere wings (S a r v a s 1958, p. 13).

To evaluate this problem it has first been necessary to study whether the withering of the ovule regularly follows if pollination does not occur, and further, whether this is the most important or even the only cause behind the withering of ovules in their early development.

The study of these questions was begun in the summer of 1956 by isolating female strobili in the Forest Research Institute's Laanila Experimental

Table 28. Effect of pollination on ovule development in Scotch pine; Laanila, Inari, August 31, 1956.

Taulukko 28. Pölytyksen vaikutus männyn siemenaiheen kehitykseen; Laanila, Inari, 31. 8. 1956.

Number of pollen grains in pollen chamber *Siitepölyä pölykammioissa kpl.*	State of ovule development *Siemenaiheen kehitystila*			Total *Yhteensä*
	Female gametophyte normal *Protallio normaali*	Female gametophyte degenerated *Protallio rappeutunut*	Nucellus collapsed *Nukellus luhistunut*	
	Number of ovules *Siemenaiheita, kpl.*			
0	0	15	177	192
1	3	0	0	3
Total — *Yhteensä*	3	15	177	195

Station near the polar timber line of pine. Since pine was already in full flower in Southern Finland when the study was undertaken, it was necessary to select such a northerly location for the experiment. In Laanila, too, the isolation was carried out only one day before the flowering started, which meant that the female flowers had received some pollen before being enclosed in isolation bags. This did not, however, prove to be a negative factor in the investigation; on the contrary, it was now possible to compare the development of pollinated and nonpollinated ovules in the same strobilus.

The isolated female strobili were fixed on August 31, 1956, and a total of 195 ovules were examined. The results of the microscopic study are shown in Table 28.

Here it is seen first that all the ovules (totaling, it is true, only three) which were found to contain one or more pollen grains had developed normally. It is seen further that in none of the ovules without pollen was the development completely normal.

It is interesting to examine more closely what happens, or does not happen, when the pollen chamber is left without pollen. To deal with this problem a series of female strobili were fixed at Maantiekylä at Tuusula in the summer of 1957 starting at the commencement of the flowering period and continuing with four-day intervals for three months. The following observations were made.

That year the flowering of pine at Maantiekylä took place from June 10 to 13. During the first weeks after flowering, no differences between the development of nonpollinated ovules and pollinated ones were observed. As mentioned above in regard to the normal development of the seed, the

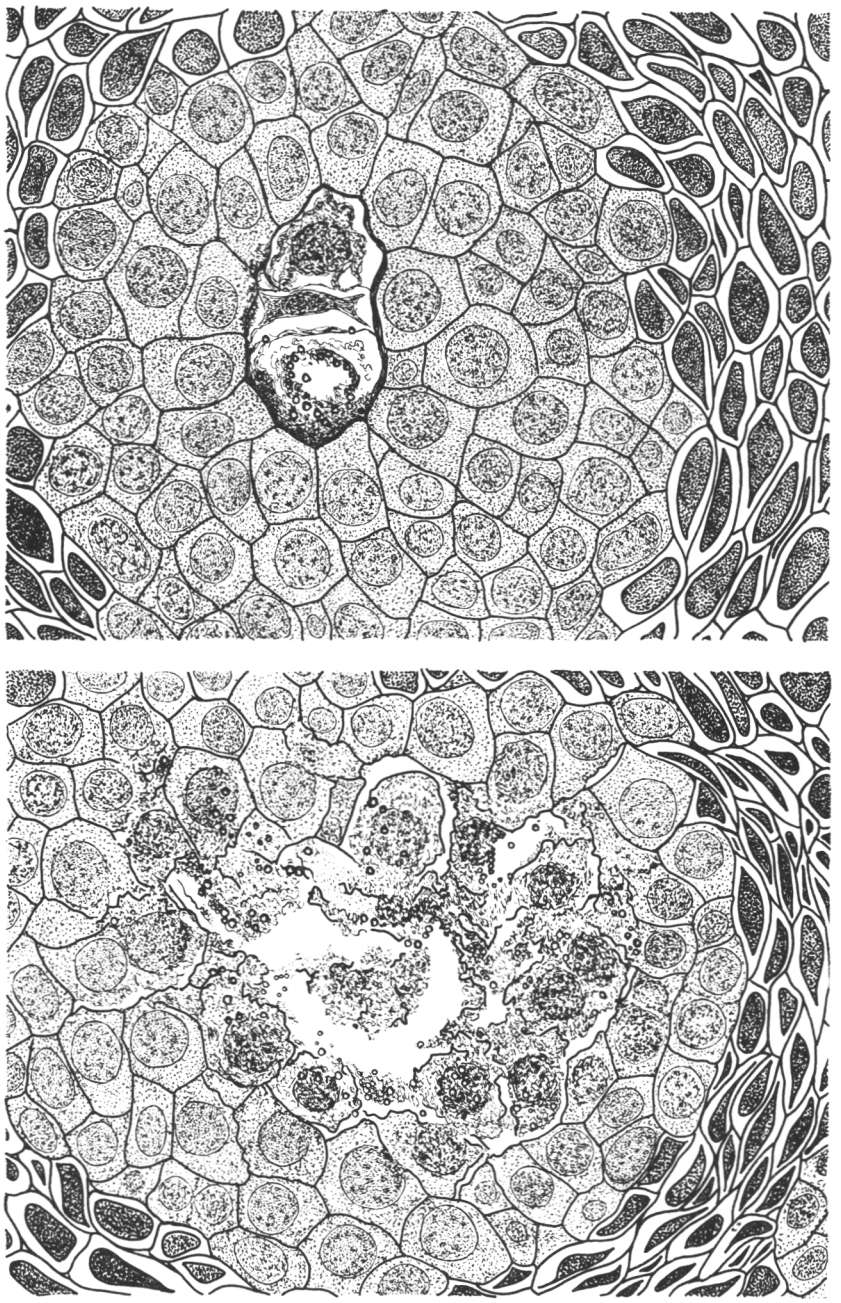


Figure 45. Different stages in the collapsing of a nonpollinated ovule. Above, the heart of the nucellus 19 days (fixed July 2, 1957) and below 31 days (fixed July 14, 1957) after flowering. Sample stand XXIII, Tuusula. Magnification 620. Drawn by Hellin Honka.

Kuva 45. Pölyttymättä jääneen siemenaiheen luhistumisen vaiheita. Yllä nukelluksen sydän 19 vuorokautta (jks. 2. 7. 1957) ja alla 31 vuorokautta (jks. 14. 7. 1957) kukkimisen jälkeen. Koeala XXIII, Tuusula. Suurennus 620. Piirtänyt Hellin Honka.

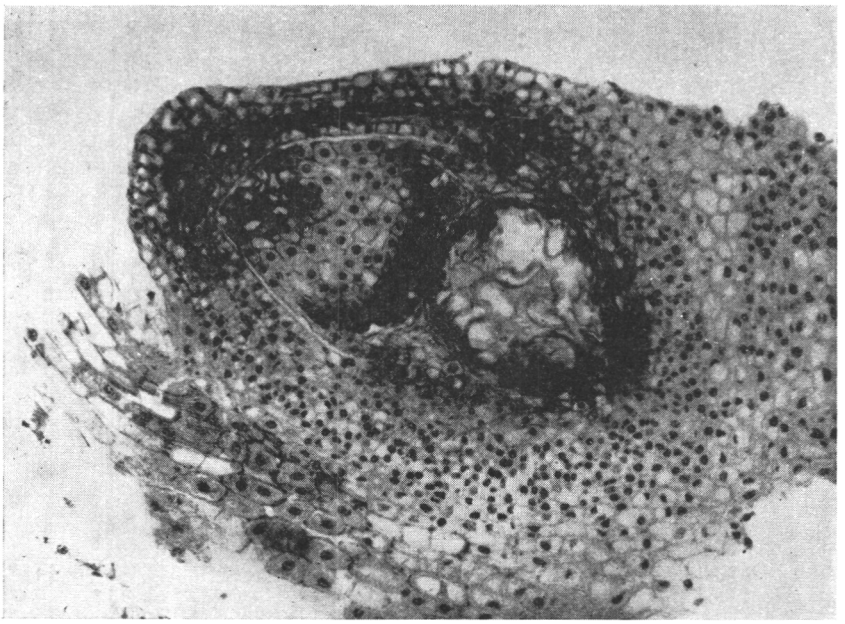


Figure 46. The degeneration of a nonpollinated ovule. The heart of the nucellus is entirely collapsed and the lower part of the tip is strongly-stained degenerating tissue.
Kuva 46. Siitepölyttä jääneen siemenaiheen rappeutuminen. Nukelluksen sydän täysin luhistunut ja kärjen alaosassakin näkyy voimakkaasti värjäytyvää, rappeutuvaa solukkoa.

megaspore mother cell can be distinguished from the other cells within the ovule already during the flowering period. During the next few weeks it grows a little and then undergoes a division about three weeks after flowering. In this material the division of the megaspore mother cell took place on July 2.

Thereafter, the nonpollinated ovules gradually began to degenerate. This degeneration started in the megaspore around which a gradually enlarging cavity was forming. Simultaneously, the cells of the spongy tissue bordering the megaspore enlarged, their contents disintegrated, and finally the cell walls disappeared (Fig. 45—46). By the end of July the degeneration was so advanced that in most of the nonpollinated ovules the spongy tissue had changed entirely into a formless mass and, similarly, most of the surrounding nucellus tissue was more or less decomposed. Finally the center of the ovule collapsed entirely, resulting in the formation of a strong constriction in the center of the ovule. Above and below this constriction could be seen the parts of the ovule degenerating last: the tip of the nucellus and the chalaza (Fig. 46).

In the beginning of August the collapse of the nonpollinated ovules be-

came outwardly visible. At this time the normal ovules in the conelets are plump, opaline white in color, and slightly shiny. With the hand lens the dark tip of the nucellus in the apical part of the ovule and the succulent female gametophyte are faintly visible through the translucent testa. The tip of the micropyle is ordinarily brownish, and around the opening there are brown resin drops. Nonpollinated ovules first lost their gloss and then their color changed to a more or less dull yellow. Still later a depression appeared over the collapsed center of the nucellus and the color changed gradually to rusty brown. In different ovules these outward signs appeared at different times, however, for which reason one cannot expect to find in Southern Finland the external signs of degeneration in most of the collapsing ovules before October or November and in Northern Finland before the following spring. During the second growing season these ovules developed no further, but the part of the attached wings which is formed from the cone scale continued its development.

The abnormal development in the anatomy of ovules described above has not gone unnoticed even in some of the very earliest investigations, although in them it has not been linked with pollination.

In fact, Hofmeister (according to Ferguson 1904, p. 88) noticed ovules whose abnormal development was evidently due, even if he did not interpret it that way, simply to the lack of pollination. A more detailed description of this sort of abnormal development whose apparent cause was lack of pollination has been provided by Ferguson (1904, pp. 87—88) without her embarking on a discussion of the reasons behind the observed phenomenon: »Ovules are frequently found during the summer and fall which, so far as external appearances go, are perfectly normal but when prepared for study, reveal the fact that either the macrosporemother-cell has never divided or the macrospore, if formed, has not developed. Such ovules do not renew their growth in the following spring.»

Goebel (1933, p. 1816) mentions, without going into further detail on the experiments and referring to conifers in general that »Unbestäubte Makrosporangien entwickeln sich, soweit das untersucht wurde, nicht weiter.» Here it can be seen that Goebel's expression is not entirely accurate because the ovule's development is completely independent of the pollen for the first three weeks following pollination, the change becoming apparent from the moment of the meiosis of the megaspore mother cell. As no external signs of development in the ovule of pine can be seen until this time, the description by Goebel quoted above actually has some bearing in Scotch pine. This, however is not the case with spruce, for instance, in which during the period preceding the division of the megaspore mother cell and especially before the collapse of the female gametophyte the ovule can, and often does, develop to considerable size.

Of more recent studies dealing with the abortion of nonpollinated ovules should be mentioned especially those of Lyons (1956) and McWilliam (1960).

Although the difference between pine and spruce in this respect seems great due to the development of nonpollinated ovules in pine into a wing only and in spruce into empty seed, the difference by its nature is more quantitative than qualitative. If the seed of pine were to develop as rapidly as that of spruce, we could perhaps expect to find the nonpollinated ovules of pine developing into empty seeds and not just into a wing. Such pines do, in fact, exist. Selik (1959, p. 48) notes that sometimes the cone of *Pinus halepensis* develops to its full size even in one growing season, and in the course of the present work there have been found at the Punkaharju Experimental Station of the Forest Research Institute numerous *Pinus cembra* individuals whose cones developed to the archegonium stage during the first growing season. In these cones the nonpollinated ovules will actually form not only wings but also empty seeds, which are indeed smaller than the normal seeds of *Pinus cembra*. It would also bear note here that with juniper *(Juniperus communis)*, whose ovule development during the first growing season is similar to that of pine (see, e. g., Noren 1907), the nonpollinated ovules, according to the author' s observations, wither during the first growing season and therefore do not develop even into empty seeds, just as in pine. On the other hand, it is known from the investigation carried out by Mork (1933) already several decades ago that also the nonpollinated spruce ovules generally collapse at the latest at the time of fertilization.

The megasporangium thus develops independently of pollination, but most often the female gametophyte does not; it is the collapse of the female gametophyte which finally halts the development of the megasporangium.

As convincing as the results of the microscopic study of the ovules might seem, the research method employed has numerous possibilities for hidden error which are difficult to overcome. The pollination of normally developed ovules is rather easy to ascertain, but in ovules in which degeneration is far advanced, there is little assurance of accuracy of nonpollination.

The problem can be approached from another angle, however. It has been shown in an earlier part of this work that an estimation of the dependence of the quantity of nonpollinated ovules on the effective pollen catch is possible on the basis of pollen catch measurements. If indeed the cause for the collapse of the ovules during the first growing season is almost exclusively the lack of pollen in the pollen chambers, which is strongly suggested by anatomical studies, there is reason to assume that the numbers of nonpollinated ovules estimated from the pollen catch measurements and the numbers of ovules collapsed during the first growing season in random samples of cones are of the same magnitude.

Table 29. Aborted ovule percentages in cone samples from sample stands.
Taulukko 29. Tutkimusmetsiköistä otettujen käpynäytteiden siipisadannekset.

Location *Paikka*	Sample stand *Koe-ala*	Flowering year *Kukkimis-vuosi*	Effective pollen catch grains/mm.² *Tehokas takertuma kpl/mm.²*	Aborted ovules % *Siipiä %*	Location *Paikka*	Sample stand *Koe-ala*	Flowering year *Kukkimis-vuosi*	Effective pollen catch grains/mm.² *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Aborted ovules % *Siipiä %*
Tuusula	XXIII	1953	182	26	Vilppula	VII	1959	120	24
»	XXIII	1954	136	30	»	XI	1958	(288)	16
»	XXIII	1955	207	17	»	XI	1959	(200)	19
»	XXIII	1956	42	31	Kuorevesi	XXIII	1958	·	19
»	XXIII	1957	104	32	»	XXIII	1959	·	28
»	XXIII	1958	300	17	»	XXIV d	1958	(216)	18
»	XXIII	1959	67	23	»	XXIV d	1959	(62)	30
Sippola	430	1958	261	18	Rovaniemi mlk.	I a	1958	106	35
»	430	1959	112	26	»	I a	1959	·	48
»	Seed orch.	1958	90	36	Rovaniemi ...	XXVII	1953	·	49
»	»	1959	53	54	» ...	XXVII	1954	·	48
Padasjoki	VI	1958	(185)	20	» ...	XXVII	1955	·	38
»	VI	1959	(115)	23	» ...	XXVII	1956	·	41
Kerimäki	XX	1958	238	15	» ...	XXVII	1957	·	43
»	XX	1959	189	17	» ...	XXVII	1958	·	30
»	XXXIII	1958	·	13	» ...	XXVII	1959	·	32
»	XXXIII	1959	101	24	Inari	I	1958	·	54
Vilppula	VII	1958	342	15	»	I	1959	·	31

In the following, the ovules collapsing during the first growing season and of which there can be seen during the second summer only the wing and perhaps a small bit of degenerated organic matter will be called aborted ovules.

Studies on the number of aborted ovules have been made in all the sample stands, in sample stand XXIII at Tuusula since 1953. Each sample consists of about 50 randomly picked cones from each of 15—20 randomly selected trees. The measuring error of the aborted ovule percentage has been calculated in this type of sample to remain below 10 % with 95 % confidence. Findings from these studies are compiled in Table 29. The results have been smoothed on a logarithmic scale using the method of least squares and are seen in diagrammatic form in Figure 47. The regression equation is $y = \frac{250}{x^{0.48}}$.

The results obtained allow a comparison with the expectation based on the method of measuring pollen catch as discussed on page 66 and presented in graphic form in Figure 28, page 75. As shown by the comparison in Figure 48, the regression of the percentage of aborted ovules on the quantity of effective

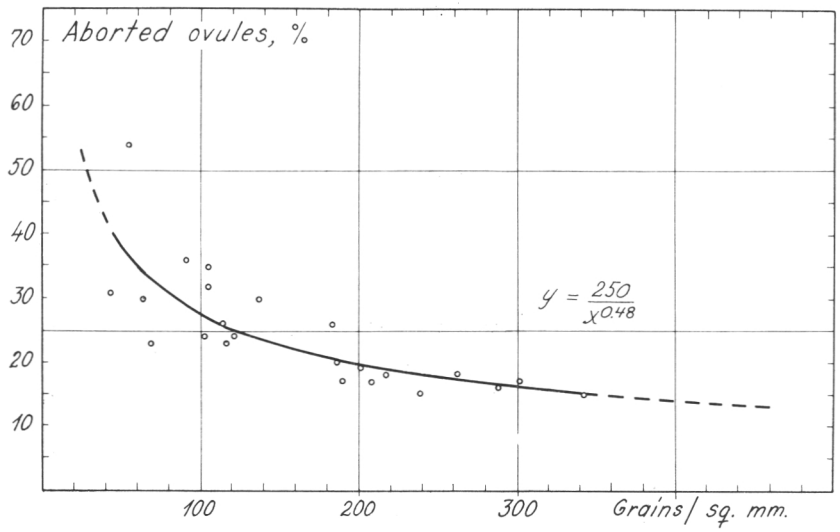


Figure 47. The percentage of aborted ovules and the effective pollen catch.
Kuva 47. Pelkkien siipien sadannes ja tehokas takertuma.

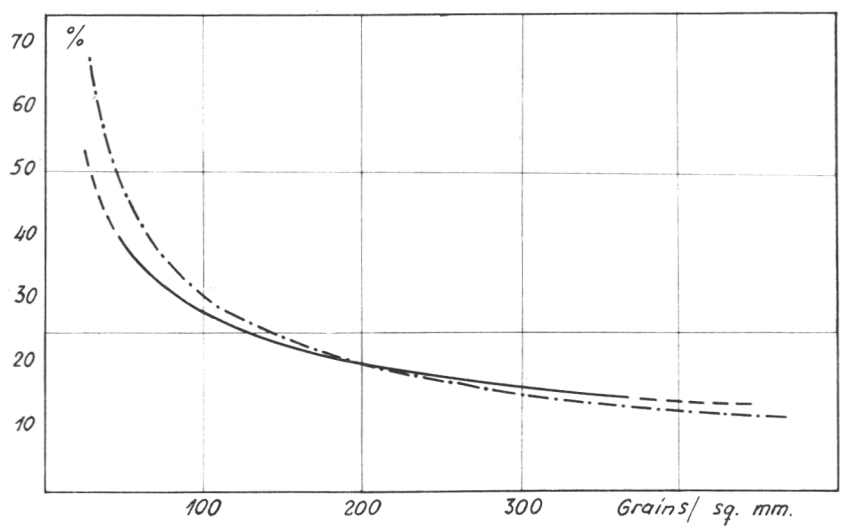


Figure 48. The regression of the percentage of nonpollinated ovules on the effective pollen catch (dashed line) and the regression of the percentage of aborted ovules on the effective catch (continuous line) compared with each other.
Kuva 48. Pölyttymättä jääneiden siemenaiheiden sadanneksen ja tehokkaan takertuman välisen regression (täysi viiva) vertailu pelkkien siipien ja tehokkaan takertuman väliseen regressioon.

pollen catch agrees fairly well with the regression of the percentage of non-pollinated ovules on the effective catch.

Accordingly, by comparing the measuring results of pollen catch and aborted ovule percentages in cones we arrive at the same conclusion as reached before through anatomical study of the ovules: aborted ovules seem to be formed from nonpollinated ovules. Graphical comparison reveals further that the lack of pollination of ovules is, practically speaking, the only reason for the development of aborted ovules (in the fertile part of the cone).

In studying the dependence of aborted ovule percentage on the quantity of effective pollen catch, the material from Northern Finland has not differed significantly from that originating in Southern Finland. From this an important conclusion can be drawn, viz., that the pehnomenon in question is uniform over large geographical areas.

At this point there is also reason to note that the other member in the comparison was the expected percentage of nonpollinated ovules (and not pollen chambers without pollen). Thus, it seems that the pollination drop mechanism carrying the pollen grains from the mouth of the micropyle into the pollen chamber is very efficient, whereby the relative number of pollen chambers left without pollen is not significantly greater than that of non-pollinated ovules, as has earlier been supposed.

Likewise, the differences in the shape of the curves in Figure 48 deserves attention. It appears that when the effective pollen catch is great, in other words, pollination is abundant, the curves run rather parallel to each other. Especially in the low values, however, the directions of the curves seem to differ from each other. A closer examination of this phenomenon has led to the detection of the principles governing the dropping of conelets and will be considered in the following section.

The fact that aborted ovules are formed almost exclusively from the non-pollinated ovules allows the estimation of the quantity of effective pollen catch from the observed aborted ovule percentage. Values of effective pollen catch corresponding to certain aborted ovule percentages can be read directly from the diagram in Figure 47. Often the aborted ovule percentage can even be determined from cones fallen to the ground, since in fertile scales a noticeable pit is left where the seed has been, while in scales with aborted ovules, just a slight depression at the most is seen.

The aborted ovule percentage in a cone sample can be determined only by counting both the aborted ovules and the fertile scales, because the number of fertile scales per cone varies considerably in different cone samples. The number of seeds per cone, for example, which is often reported, cannot substitute the aborted ovule percentage (or seed percentage, whichever expression is preferred) as an index for effective pollen catch.

Several times in this investigation the female strobilus has been pointed to as a pollen meter provided by Nature comprising in many ways rather ideal solution. The ease with which the aborted ovule percentage can be determined and its use as an index of the effective pollen catch further adds to the utility of the female strobilus as a biological pollen meter. For many investigational goals the measuring of pollen catch with globe meters can be considered a preliminary step; once the relation between the aborted ovule percentage and the effective pollen catch has been established, further work can rely on determinations of aborted ovule percentage instead of the effective pollen catch (in other words, the female strobilus of pine is employed instead of the globe meters). As globe meter measurements for effective pollen catch are laborious to make and the obtaining of extensive data therefore rather difficult, this new possibility utilizing the female strobilus is very welcome.

As has already appeared somewhat in the foregoing, the findings of this investigation pertaining to the origin of the aborted ovules and the correlation between aborted ovule percentage and effective pollen catch seem to be applicable not only to *Pinus silvestris* but perhaps to most of the species in the genus *Pinus*. However, there seem to be considerable differences in the times of final withering of the ovules in different species. In preliminary studies it has been possible to confirm this concept in the subgenus *Haploxylon* for *Pinus cembra*, *P. Peuce*, *P. Strobus*, and *P. monticola* and the subgenus *Diploxylon* for *P. Mugo*, *P. Banksiana*, and *P. contorta v. latifolia*.

The Dropping of Conelets

It is known that if all the ovules of the female strobilus in pine are left unpollinated as, for example, is the case in the nonpollinated control bags in artificial pollination, the female strobili will not develop further during the second growing season but will dry and drop to the ground, if they have not already done so earlier. There are only very few exceptions to this rule. The extensive work by Dengler (1932, pp. 531—543) on pollination experiments was the first to demonstrate definitely this important fact, and thereafter many other investigators have arrived at the same conclusion (e. g., Plym Forshell 1953, pp. 17—18, Wright 1953, Mergen 1954, Eklundh Ehrenberg and Simak 1956, pp. 12—16).

As indicated in the previous section, the findings from the study of the relation between aborted ovule percentage and effective catch justify a more detailed discussion of whether the dropping of conelets as a consequence of

Table 30. Results on the dropping of conelets.
Taulukko 30. Tutkimustuloksia pikkukäpyjen varisemisesta.

Location *Paikka*	Sample stand *Koeala*	Flowering year *Kukkimis-vuosi*	Effective catch grains/mm.² *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Dropping conelets *Pikkukäpyjä varissut*	
				date *päivä*	%
Catch measured with globe meters *Takertuma mitattu pallomittareilla*					
Tuusula	XXIII	1958	300	16. 2.	19
»	XXIII	1959	67	10. 12.	61
Sippola	430	1958	261	16. 1.	27
»	430	1959	112	13. 1.	23
»	Seed. orch.	1958	90	22. 4.	74
»	Seed. orch.	1959	53	15. 1.	77
Kerimäki	XX	1958	238	30. 8.	16
»	XX	1959	189	31. 3.	22
»	XXXIII	1959	145	2. 4.	26
Vilppula	VII	1958	342	18. 12.	15
»	VII	1959	120	9. 12.	22
Rovaniemi mlk.	I a	1958	106	20. 3.	48
Catch estimated from aborted ovule percentage *Takertuma arvioitu siipisadanneksesta*					
Padasjoki	VI	1959	185	23. 3.	24
Vilppula	XI	1959	288	25. 3.	25
Kuorevesi	XXIII	1959	200	25. 3.	25
»	XXIV d	1959	95	25. 3.	36
Rovaniemi	XXVII	1958	80	14. 3.	45
Rovaniemi mlk.	II	1958	50	9. 4.	46
»	VI a	1958	80	20. 3.	32
Inari	I	1958	20	31. 3.	93

insufficient pollination is common enough to be of practical significance in the natural seed crop formation of Scotch pine.

To treat this problem there was marked in all the sample stands in the spring of 1958 a great number of randomly selected branches in which the female strobili were counted. In sample stand VII at Vilppula the female strobili which were marked in this manner were inspected at two-week intervals. In autumn 1958 all branches were rechecked and once again in the spring of 1959.

It appeared at the end of the summer that the task was not at all as easy as it had seemed in the beginning. In some cases the marking of the female strobili was perhaps done too early and in other cases too late. The range of appropriate times for the first counting is surprisingly narrow; in many cases the withering and dropping of the earliest female strobili apparently begins before the latest ones have even become visible. It also appeared that the female strobili are rather sensitive to handling while being examined or

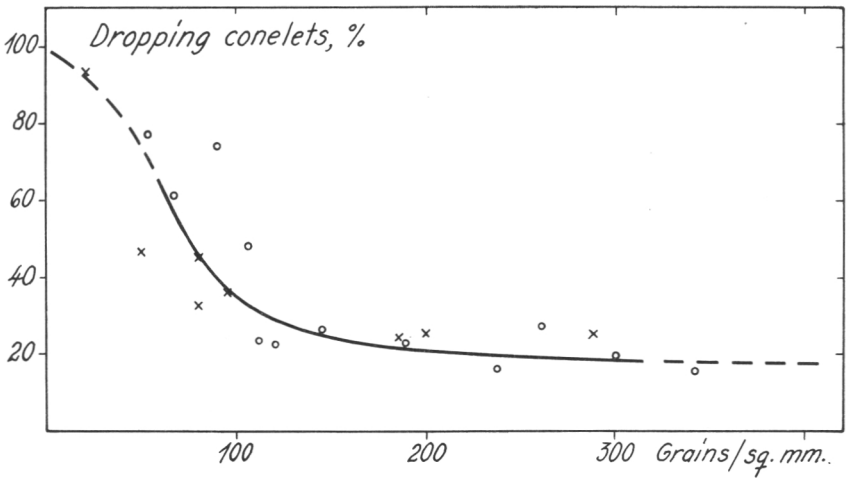


Figure 49. Percentage of dropping conelets and the effective pollen catch.
Kuva 49. Pikkukäpyjen varisemissadannes ja tehokas takertuma.

to the beating of neighboring branches, which in itself may cause some dropping.

To meet these difficulties another method was employed which in many respects is likely to be more dependable. The female strobili do not drop without leaving scars. Detailed studies have shown that even the smallest of the strobili, possibly not considering some buds which have not opened at all during the flowering period, leave a scar which is obserable under the wide field microscope even in the autumn. These observations led to the collection of random samples of branches in autumn 1959 and winter 1959—60 in most of the sample stands and to their study with wide field microscope. The number of branches studied for each stand was high enough to make approximately 200 conelets and scars in each sample.

The results of these studies are shown in Table 30 and in Figure 49 in the form of a diagram, where a free hand curve has been fitted to the measuring results. First, these show that the dropping of conelets does occur and moreover, it is regular and surprisingly abundant. It also can be seen that the dropping depends on pollination, whereby a low effective pollen catch, e. g. under 100 pollen grains per sq. mm., which has not at all been uncommon in the sample stands, results in the dropping of conelets in amounts even approaching 100 %; but when pollination is abundant the dropping of conelets stays below 25 %.

In some cases the reason for the dropping of female strobili can apparently be other than insufficient pollination. This is suggested by the fact that when the effective pollen catch exceeds approx. 250 pollen grains per

sq. mm., no further decrease in the quantity of dropping takes place even with much higher values of effective pollen catch. It has been pointed out that when female strobili are counted repeatedly, their handling increases the dropping. It can therefore be assumed that the wind, especially during and right after flowering when the female strobili are still quite soft, in beating the branches against each other causes similar injuries, resulting in the dropping of female strobili.

This last supposition has strong support from the observation that in stands of seedlings where the trees are still small and the branches short and stout, the dropping in the cases investigated has been approximately 8—12 % less than in mature stands with equal effective pollen catch.

The destruction of conelets resulting in their dropping can also be caused by a frost during the flowering period. In the area covered by this investigation, this, however, is to be considered as an exception. The only incidence observed during this investigation occurred in the spring of 1959 in the north on the fjelds (in Sammaltunturi at Kittilä). Similar damage has been recorded by D e n g l e r (1940, p. 52).

From the studies of the dropping schedule of female strobili it has been seen that the dropping of the female strobili begins immediately after flowering, to a certain extent even before the flowering period has come to an end. After this first dropping, which often comprises a noticeable portion (20—30 %) of the total, the dropping continues with lesser intensity and at a rather steady rate until late fall, winter and the next spring.

The determination of the schedule of dropping has brought unexpected difficulties, as was the case with the study of dropping itself. The conelets are dropped with their stalks, leaving a conic scar on the shoot upon falling. Often, however, this scar becomes more or less resinous, and caught by its stalk to the resin the conelet can apparently be attached to the shoot for a long time, perhaps a number of years, after the organic connection has been severed. Upon being touched with the hand these conelets drop very easily; but as mentioned before, the handling of the conelets must be avoided since it easily injures normal conelets which in turn increases the dropping.

Rather interesting is the matter regarding the quality of conelets that drop. Are they only those which have received no pollen at all, as in the case of nonpollinated control bags in artificial pollination, or are there also such cones in which only a small part of the ovules has been pollinated?

For this question both dropping and remaining conelets have been studied. As was discussed in the previous section, the number of aborted ovules indicates rather exactly the number of nonpollinated ovules in a cone. However, the aborted ovules cannot be distinguished from the normal ovules before August and therefore this method is of no help in estimating the extent of pollination in the conelets dropping earlier. With those dropping later

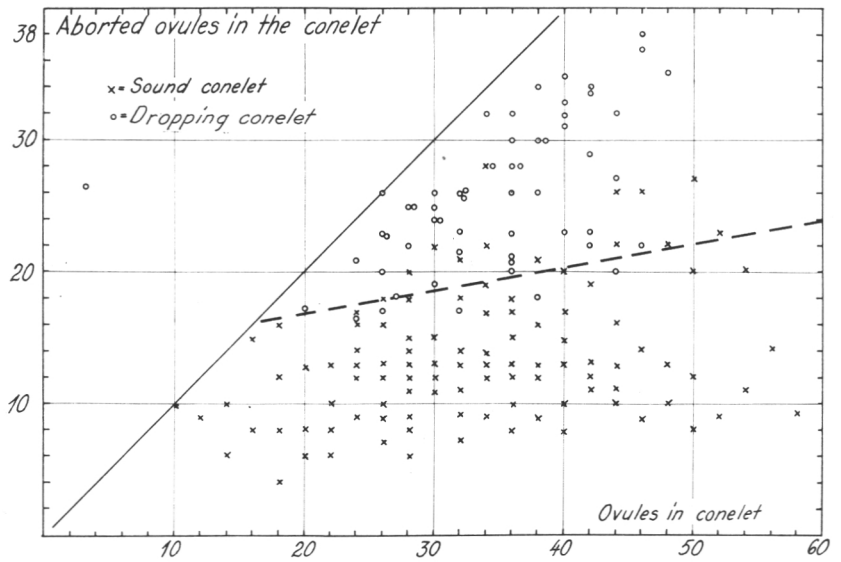


Figure 50. Comparison of live and dropping conelets showing the interrelation of the number of withering ovules and the total number of ovules.

Kuva 50. Terveiden ja varisevien käpyjen vertailua kiinnittäen huomiota surkastuneiden siemenaiheiden ja kaikkien siemenaiheiden keskinäiseen määrään.

there is again the difficulty that, in the stage when they can with certainty be distinguished from the nondropping ones, they have usually already deteriorated so much that the pollinated ovules have also collapsed. However, some of the conelets in this group have been suitable for study. The nondropping conelets, on the other hand, have been analysed in great numbers in connection with other problems of the present investigation so that this material makes up a substantial part of the necessary data. The results of the studies are shown graphically in Figure 50.

The first thing to be noticed in the diagram is, as could be expected, that the dropping conelets contained more aborted ovules (nonpollinated ovules) than did remaining cones. Furthermore, in small cones where the number of fertile scales (and ovules) is small, the relative amount of aborted ovules may be noticeably higher than in large ones. In fact, the upper limit for the number of aborted ovules which, when exceeded, usually results in the dropping of the conelet is sooner absolute than relative. In small conelets the maximum number can be from 16 to 18 before the conelet drops, in medium-sized cones from 18 to 21, and in large cones 21 or 22. When pollination is slight as a result of poor male flowering, for instance, the initials of large cones are dropped more readily than those of small cones. This partially explains the phenomenon, which at first in this investigation was difficult to

understand, whereby the average number of fertile scales per cone proved to be smaller after poor pollination than after abundant pollination, despite the fact that the scale number is determined prior to pollination. As a natural consequence, the aborted ovule percentage of large cones in poor pollination years is smaller (more abundant pollination) than that of small cones, because the poorly pollinated conelets which would develop into large cones drop more easily than poorly pollinated conelets developing into small cones.

It would be very tempting to go more deeply into the mechanism in the dropping of conelets and at least its primary causes. However, the available facts are so few that there is hardly any possibility for it. The fact that a considerable part of the dropping conelets withers immediately after flowering seems to indicate that the presence of pollen in certain quantities is necessary for the internal growth factors regulating strobilus development to have a normal effect. This is seen, for example, also in that frequently the pedicels of conelets dropping immediately after flowering do not curve downward after flowering as do remaining conelets. Other factors can be at work in the dropping which occurs later. The fact that the dropping in this stage would seem to depend more on the number of aborted ovules than on the number of sound ovules could perhaps imply that in the collapsing ovules there are formed substances which prevent the development of the cone. There is reason to reiterate here that some of the conelets most obviously drop because of mechanical injuries. In atrificial pollinations in particular, where the female strobili are protected with bags, injuries of this sort and the dropping caused thereby can be quite considerable.

On the other hand, when wind pollination is slight due to poor male flowering, artificial pollination is very likely to be more efficient (especially as a result of better pollen distribution), and if mechanical damage is not great, the dropping of conelets in artificially pollinated bags may well be less than the dropping of wind pollinated conelets (cf. Eklundh Ehrenberg and Simak 1956, p. 12).

Some differences seem to occur in the dropping of conelets in different stands. The results above naturally refer only to the type of stands studied in this investigation: pure, mature pine stands. For instance, in seedlings the dropping of conelets seems to be less abundant, in other words, the aborted ovule percentage in them can be higher. On the other hand, it can be noted that in pure, mature pine stands the dropping of conelets has borne the same relationship to the effective pollen catch at the northern limits of the pine range in Northern Finland as in Southern Finland. Thus it seems that the phenomenon is uniform over large geographical regions.

A question closely related to the dropping of conelets is parthenocarpy, or parthenocony. In Dengler's (1932, p. 533) experiments there had already developed a cone with aborted ovules only, and later Plym

Forshell (1953, pp. 17—18) and Eklundh Ehrenberg and Simak (1956, p. 17) have recorded the same kind of results. The last-mentioned investigators have also found wind pollinated cones with just aborted ovules. In all of these instances, however, the relative frequency of cones with only aborted ovules has been low, under 1 %.

In the course of the present investigation there have been found three cones with aborted ovules only resulting from wind pollination; these represent approximately 0.4 % of the total number of cones studied. In all the cases the cone has been small and the fertile scales few in number. As seen in Figure 50, the probability for a cone containing aborted ovules only to develop to full size is highest for the smallest cones. This, of course, need not mean that there could not be found trees which, owing to certain genetic factors, could develop more and larger parthenoconic cones than the average. Among trees at the seedling stage, whose nonpollinated conelets do not drop as readily as in older trees, parthenocony is apparently most common.

The occurrence of parthenocony in pine thus stands as a fact confirmed by many proofs. The phenomenon, however, is so rare that it must undoubtedly be considered an exception. As has appeared in this investigation in accordance with earlier ones, Scotch pine is, practically speaking, a not parthenoconic tree species of the highest degree.

The dropping of conelets as a consequence of insufficient pollination is apparently a rather common phenomenon in the genus *Pinus*. In this investigation its occurrence has been recorded in the subgenus *Diploxylon* not only with *Pinus silvestris* but also with *P. Mugo*, and in the subgenus *Haploxylon* with *P. cembra*, *P. Peuce*, and *P. monticola*. The investigations on these species are, however, still in the preliminary stages. With *Pinus cembra* and *P. Mugo* the studies have already given indications of the kinds of cones that drop. In Figure 51, which also includes the findings from the study of *P. silvestris*, the curves indicate the maximum aborted ovule percentages in cones of different sizes before dropping generally occurs.

Since the cones of *Pinus cembra* and *P. Peuce* contain more fertile scales than those of *P. silvestris*, it is understandable that in the former species the number of aborted ovules per cone can be much higher than in *P. silvestris*. In studying the aborted ovule percentages as given by Figure 51, the differences are much less, especially when the average-sized cones of each species are compared. In *Pinus silvestris* the aborted ovule percentage can approach 60 % before causing dropping, in *P. cembra* approximately 65 %, and in *P. Peuce* about 70 %. These differences, too, need not be significant since the material used for determining the average number of ovules for the cones of these species was not sufficiently broad and inclusive. Although the dropping of conelets in these pine species has in Finland been caused almost entirely by insufficient pollination, it is clear that in their native countries

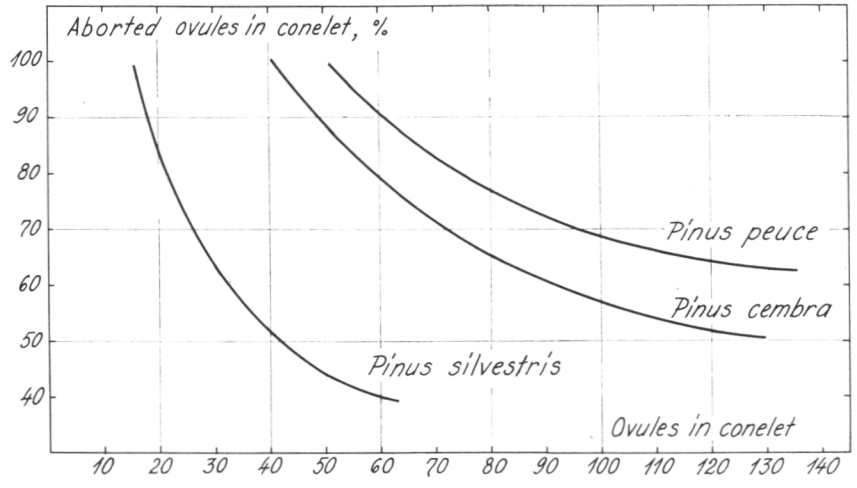


Figure 51. Comparison of live and dropping conelets of *Pinus silvestris*, *Pinus cembra*, and *Pinus Peuce*. The cones situated above the curves usually do drop and those below the curve do not.

Kuva 51. Pinus silvestrisin, Pinus cembran ja Pinus Peucen terveiden ja varisevien käpyjen vertailua. Käyrien yläpuolelle sijoittuvat kävyt yleensä varisevat, alapuolelle sijoittuvat eivät varise.

other factors also may have a bearing, such as insect injuries, which has indeed been pointed out in literature (e. g., W r i g h t 1953, p. 25).

It is also to be noted that the dropping of poorly-pollinated conelets during the first growing season is not limited strictly to the genus *Pinus*, but in preliminary studies the author has observed its occurrence also at least in the genus *Juniperus*. This indicates that the phenomenon is developed especially in those coniferous genera in which the development of the cone extends beyond one growing season and is very gradual during the first growing season.

Self-Fertilization

It has appeared in a number of earlier investigations (e. g., D e n g l e r 1932, p. 549; P l y m F o r s h e l l 1953, pp. 7—11; E h r e n b e r g et al. 1955, p. 295; B i n g h a m and S q u i l l a c e 1955, p. 123; etc.) that the formation of empty seed is more abundant in Scotch pine seed resulting from self-fertilization than from cross-fertilization. This makes one to ask whether self-fertilization is perhaps even the most important reason for the occurrence of empty seed in the seed crop of Scotch pine, or are there pos-

sibly other important reasons as well, and whether the role of the various causes can be even roughly evaluated.

The formation of empty seeds has often been ascribed in literature to deficient pollination, among other factors. This assumption is quite reasonable, since most of the other coniferous genera (e. g., *Picea, Pseudotsuga, Larix)* display this phenomenon. On the basis of what has been presented earlier in regard to nonpollinated ovules it is now known, however, that the lack of pollination can hardly have any mentionable direct influence on the formation of empty seed in pine seed crop because the early withering of nonpollinated ovules eliminates the possibility of their developing into empty seeds. In general it appears to be most rewarding to seek the reasons behind the formation of empty seed from those events which take place immediately preceding and following fertilization; for if degeneration were to begin earlier it would easily result in the seed's being left smaller than normal, which, however, is not usually the case with the empty seed of *Pinus silvestris.*

In natural development the formation of empty seed can be thought of as being caused primarily by the following reasons (in controlled pollinations apparently other important factors also have a bearing).

1. The development of the ovule is at first fairly normal and the seed grows to approximately full size but the archegonia either are not formed at all or else they are not capable of being fertilized. A number of causes could be listed for this unfavorable development; such a complicated mechanism as an ovule could scarcely be expected always to develop perfectly. Unfavorable weather can also have an injurious effect upon archegonia. For example, in Northern Finland at the northern limit of the Scotch pine range, the material consisting of second-year cones fixed in the fall of 1956 upon study revealed major damage and degeneration in female gametophytes (Fig. 52), and as a result the archegonia had not developed to be capable of being fertilized. The damage to the female gametophytes seemed to be caused by the frost in late August. In material collected from Southern Finland this phenomenon was common in early summer, 1959, probably due to the severe spring frosts occurring at the end of May (for instance, in Tuusula the minimum temperature of —6° C. was recorded during the night of May 22 and 23).

2. The pollen grain has germinated, but the pollen tube has not developed normally or the pollen tube has penetrated to the archegonium but the sperm nucleus is not capable of fertilizing. This kind of defect has been reported by many investigators in their studies on the cytology of Scotch pine as, for instance, those by F e r g u s o n (1904, p. 65), and H å k a n s s o n (1956, p. 14). These investigators, however, have not published calculations of the relative occurrence but have considered it slight.

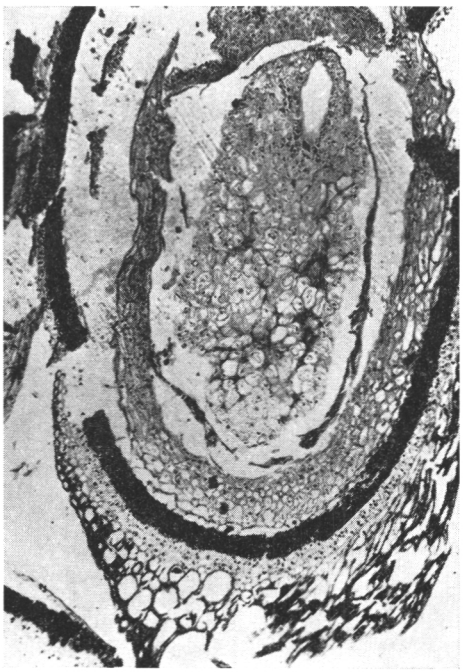


Figure 52. An ovule injured at the beginning of the second growing season, probably by spring frosts. Female gametophyte rapidly degenerating. Inari, Petsikkotunturi (polar timber line for Scotch pine), fixed on September 1, 1956.

Kuva 52. Toisen kasvukauden alussa nähtävästi paleltumisen vuoksi vaurioitunut siemenaihe. Protallio voimakkaasti rappeutuvaa. Inari, Petsikkotunturi (männyn polaarinen puuraja), fiks. 1. 9. 1956.

3. Fertilization takes place but the zygote is not capable of development, and thus even the first division that would result in the birth of the primary proembryo does not take place. This may be caused by the abnormal development of either the male or female gamete or by various incompatible factors. The union of recessive lethally defective genes from the parents to form a homozygotic pair in the zygote might also already in this early stage halt the development of the zygote.

4. The zygote is formed but it dies either in the rosette stage or later. When the embryos have been formed as the result of self-fertilization, their dying can to a great extent be assumed to stem from the embryo's becoming homozygotic in lethally defective genes, as has been pointed out in earlier investigations (cf. Gustafsson 1952, Plym Forshell 1953, Eiche 1955, Ehrenberg et al. 1955, Eklundh Ehrenberg and Simak 1956, Orr-Ewing 1957).

It is, however, obvious that as a consequence of fertilization by pollen from other trees the union of lethally defective genes might also occur, but to a lesser degree than in self-fertilization. Since a tree in a naturally regenerating stand often is a close relative of its neighboring trees (for instance a sister or a half-sister), a union of lethally defective genes can be expected to take place especially as a consequence of fertilization by sister-brother matings (sib-matings). In fact there is hardly cause to draw lines between the union of defective genes (and the resulting death of the empryo) in the three main types of fertilization: self-fertilization, sib-fertilization and that by more pure outbreeding. However, for the sake of clarity it is perhaps fitting to examine them separately.

5. The ovule fails to develop fully because of injury to the cone either in the ovule itself or in its vicinity. In most cases when, for example, an insect

larva eats the contents of a seed, the larva fills the seed with its resin-saturated wastes, at which occasion there is formed not an empty, but a so-called hard seed. Such seeds have, however been rare in the pine seed samples now studied. Some other insects, in turn, injure the axis of the cone and thereby interfere with the normal passage of the nutrients to the ovule, which often leads to the formation of empty seeds. Since in the present investigation it has not been desired to deal with insect injuries, no cones having any traces left by insects have been included in the cone samples. It is possible, however, that in spite of this the total elimination of empty seeds resulting from insect injuries has not been entirely successful. — In several instances an exceptionally severe drought or frost occurring after fertilization has been observed to cause the seed to degenerate into empty seed. Unfavorable nutrient physiology in turn may be one of the reasons for the abundance of empty seed in very small cones (length less than 2 cm.).

6. The formation of empty seed may also result from pollination by a closely related species whose pollen does cause a more or less perfect development of the female gametophyte up to the stage of fertilization, but whose fertilizing capacity is weaker than of the pollen of the same species (D e n g l e r 1932, M c W i l l i a m 1960). This situation can easily arise in arboretums or elsewhere where exotic species are cultivated near the native. In Finland this has no significance in practical forestry since there is only one native pine species and the cultivation of exotic pines is uncommon.

When the normal development of seed was examined earlier (p. 94), it was found that in the material subjected to detailed examination the number of zygotes in the ovules which had developed to the rosette stage closely approximated the value expected on the basis of the number of archegonia and pollen in pollen chambers. This suggests that in the natural development of pine seed, reasons 1—3 and 6 given above have in normal years a small share in the formation of empty seed, and when the injuries by insects, drought, and frost are excluded, the principal reason for the development of empty seed appears to be embryo death due to the union of lethally defective genes.

The matter requires, however, closer examination. Attention is drawn then to two groups of questions in particular: (1) Can there be found in pine any barrier preventing self-fertilization or even any selective mechanism favoring crossfertilization; and (2) how does the degeneration of seed into empty seed depend on the death of the embryo.

The possibility of self-pollination in Scotch pine is evident. Although the female strobili are located, on the average, higher up in the crown than male strobili, there is a wide zone in which the strobili of both are abundant. For example, in comparison with spruce or *Abies* species in which the female strobili are much more concentrated at the peak of the crown and the male

strobili lower down, the chances for self-pollination in pine seem to be greater. The female flowering often commences earlier than the male flowering, the difference, however, being usually small, most often only from one-half to one day, and the peak flowering period of both the female and male flowers overlap. Thus the difference in the time of flowering cannot effectively prevent self-pollination. Some investigators have even considered self-pollination in pine more probable than cross-pollination (cf., for example, D o y l e and O' L e a r y 1935, p. 188).

Recalling the special mechanism by which the pollen grain of pine is carried from the lip of the micropyle to the pollen chamber, it seems likely that the tree's own pollen has an equal chance to be transferred from the lip of the micropyle to the tip of the nucellus as has foreign pollen. The result depends primarily on the time when the pollen comes in contact with the micropyle and on the share of the tree's own pollen at the micropyle.

It was pointed out earlier that the pollen which is first carried by the pollination drop to the tip of the nucellus generally occupies a better position for the development of the pollen tube than later pollen, and because of the restricted volume of the pollen chamber there often is simply not room for the pollen arriving later. With this in mind, even the slightly earlier commencement of female flowering in pine should be considered important. In many cases, especially when pollination is abundant and when most of the pollen collected near and within the micropyle is left outside the pollen chamber, it means a clear selective advantage for pollen of other trees to enter at the early stage of female flowering before the male flowering in that tree has begun (cf. also p. 63).

When, on the other hand, the proportion of the tree's own pollen is for some reason or another great, the possibility of foreign pollen's replacing the tree's own pollen in some phase of development is slighter than is often supposed. In many instances the pollen chamber apparently contains only pollen of the tree itself. In this instance the limited capacity of the chamber thus simply may reject foreign pollen. In this respect the pistil in angiosperms has an advantage in that, whether it allows the germination and development of the plant's own pollen or not, the presence of its own pollen hardly ever can prevent the germination and development of other pollen.

The high viability of the pollen grains in the pollen chamber even in cases of apparently high self-pollination indicates that the tree's own pollen obviously germinates, for the most part, as well as foreign pollen and induces the normal development of the female gametophyte. In agreement with this conclusion are also the findings of D e n g l e r (1932, p. 547—550), P l y m F o r s h e l l (1953, pp. 8—10), and B i n g h a m and S q u i l l a c e (1955, p. 123) from which it appears that in controlled self-pollinations in the

various species of pine, the average number of seeds (full and empty) per cone is about the same as in controlled crosspollinations. If the germination of the tree's own pollen were significantly lower or if it would not induce the female gametophyte to develop normally, the self-pollinated ovules would abort and the number of seeds per cone would be essentially lower than in cross-pollinated cones.

In examining the normal development of the ovule (p. 94) it could be seen that in the material where self-pollination played an important role in the total pollination, the number of ovules developing to the rosette stage was about the same as could have been expected on the basis of the number of archegonia and of pollen grains found in pollen chambers. This suggests that the pollen of the tree itself not only germinates normally but also that its pollen tube generally grows into the archegonium and the fertilization most often is normal.

On the other hand, what has now been said does not rule out the possibility that, when pollen tubes of the tree's own pollen and of foreign pollen compete with each other, the foreign pollen tube would win this competition (cf. Squillace and Bingham 1958). The present investigation includes no detailed studies on the possibility of *Pinus silvestris*' having this sort of selective growth of pollen tubes. However, it would seem that the selective growth of the tubes would require a rather complicated mechanism, something corresponding to the barrier mechanisms built by the multiple allels in angiospermstyles. If a similar mechanism would have developed also in *Pinus silvestris*, it would be somewhat strange in that, at least in some individual trees, it would not have developed one stage further appearing as a barrier preventing more or less completely the growth of the pollen tubes of its own pollen. Thus far this type of barrier has not been found in the investigated material. Since in the present work there have not appeared any other facts suggesting a selective development of pollen tubes, the more simple assumption that the selective growth of pollen tubes does not occur has been, for the present, considered. The findings like those of Squillace and Bingham (1958) in their studies of the possibilities of selective pollen-tube development in *Pinus monticola* have in the material of the present investigation seemed interpretable only on the grounds of embryo competition in polyzygotic polyembryony, as will be discussed in more detail in the following. — The question of the possibly selective growth of pollen tubes is important and very interesting theoretically, and therefore studies on the matter have also been initiated during this investigation. However, selective development of pollen tubes, even if it were to occur, cannot have any great significance in the material that has been studied, because, owing to the limited volume of the pollen chambers, the relative number of ovules containing more pollen grains than archegonia has been small.

The embryo development following fertilization could be thought of as being governed by factors having a selective function in favor of embryos produced by cross-fertilization. The fact that the development of seedlings resulting from self-fertilization is usually weaker than from cross-fertilization could be regarded as an indication of the presence of the selective factors. However, the weaker development of self-fertilized seedlings can be explained by the higher probability that self-fertilization in comparison to crossfertilization will result in zygotes homozygotic in respect to certain lethal, semilethal, or other defective genes. The fact that in an individual tree the development of the self-fertilized embryos varies greatly from one ovule to another favors this latter alternative in particular; if there were a barrier preventing the development of these embryos, it could be expected to have more uniform influence in one individual tree.

To summarize the main points of the preceding, it must be stated that in the material from *Pinus silvestris* studied for the present investigation, no effective mechanism which would have selective influence in favor of cross-fertilization and would prevent self-fertilization has been observed. In this respect the results are much like those published by Orr-Ewing (1957) in his very convincing investigation on *Pseudotsuga menziesii*. Perhaps the most significant feature favoring cross-fertilization in *P. silvestris* is the afore-mentioned rather common phenomenon of early female flowering. This in itself does not limit the passage of the tree's own pollen to the micropyle, but especially when the pollination is abundant it causes the first pollen, which usually comes from other trees, to occupy a more favorable position in the pollen chamber and on the tip of the nucellus than the tree's own pollen.

In examining the effects of self-pollination and self-fertilization on the seed crop of pine, attention usually turns, as noted at the beginning of this section, to the fact that the increase of the relative role of self-pollination results in an increase of empty seed in the seed crop. Thus, in experimenting with controlled self-pollination the index often used for self-sterility is the percentage of empty seed obtained; in other words, the greater the share of empty seed in the total crop resulting from controlled self-pollination, the more self-sterile the tree is considered.

It is evident, however, from what has been brought out, that there is reason to distinguish between the concepts of aborted embryos and empty seed percentage.

In this and in the following the term aborted embryo will be used when speaking of the embryos dying because of their incapacity to develop. The dying can occur in ovules both with only one polyzygotic embryo and with several. In the latter case the competition of a vigorous embryo can naturally hasten the dying of an embryo incapable of development, but in prin-

ciple an embryo of this kind is an aborted embryo. However, deaths also of polyzygotic embryos potentially capable of development do occur when the same embryo cavity contains several of them. The embryos capable of development whose death is due purely to the competition between embryos are not in the following considered with aborted embryos.

The concept of empty seed, too, is not quite so simple as it would at first seem. In fact, no seed is completely empty, but, depending upon the stage of development at which the embryo dies, the seed contains more or less withered and shriveled remnants. From these remnants it is possible in many cases to determine with either wide field microscope or X-ray photographs (cf. Müller-Olsen and Simak 1954) at which stage of development the deterioration has begun. In the present work the empty seeds have been divided into three groups on the basis of this examination: (1) the deterioration has clearly begun before the time of fertilization, (2) the deterioration has started either at the time of fertilization or in the early rosette stage, and (3) the deterioration has started in a later stage of the seed's development. It has been mentioned earlier that the seed of pine at the time of fertilization has developed almost to full size. Therefore, seeds which are left empty due to the union of lethal genes are almost or fully the same size as normally developed mature seeds. If the seed is small and the remnants of the female gametophyte inconspicuous, the ovule has usually died before or immediately after fertilization. A very large female gametophyte remnant, more than half the length of the embryo cavity, on the other hand, is a sign that the embryo has died at a later stage. Especially early deterioration of the contents of the seed leaves its mark also on the structure of the seed coat. The most visible sign of this is the seed-coat color's remaining in cases (1), and (2) lighter than in normal seeds.

More significant in practical forestry than the color of the seed is that in a deteriorating seed the mechanism detaching the seed from the cone scale does not develop completely, resulting in poor seed extraction. This in turn explains the well-known fact that in natural seed extraction and dispersal the last seeds are mostly empty (see, e. g., Heikinheimo 1937, p. 66). Therefore, when cones are repeatedly extracted to remove the seed as thoroughly as possible, the second extraction usually yields relatively much more empty seed than the first. Particularly the empty seeds caused by early disintegration of the ovule are much harder to extract than the others.

Owing to polyzygotic polyembryony the proportion of aborted embryos is usually considerably greater than the percentage of empty seed. The more abundant the pollination, the smaller the percentage of empty seed usually is in comparison to the percentage of aborted embryos. And on the other hand, the poorer the pollination, the smaller is the difference between the percentage of aborted embryos and of empty seed and the more accurate is

the picture of the occurrence of aborted embryos given by percentage of empty seed.

If the reason for the increased commonness of aborted embryos after self-fertilization is considered, as done in this investigation in accordance with the earlier ones mentioned above, to be the union of lethally defective genes into homozygotic alleles in a great number of progeny from self-fertilization, the proportion of aborted embryos resulting from the controlled self-pollination of a certain tree is almost constant. This is not the case with the empty seed percentage which is sensitive to the abundance of pollination even when the percentage of aborted embryos stays at the same level.

In this investigation the term »genotype specific embryo mortality» applies to the constant embryo mortality resulting from self-fertilization and is specific of a certain genotype, or the expression »genotype specific embryo vitality» is used when the proportion of vital embryos is emphasized. The genotype specific embryo mortality of different genotypes can naturally display noticeable dissimilarities. However, it can be expected that the average of embryo mortalities of trees of an entire population is rather constant, the assumed constant being called in the following the population specific embryo mortality.

For a more exact idea of the relation now under consideration, the expectation values expressing the empty seed percentage when the embryo mortality (x) remains constant (10, 20, 30 . . . or 90 %) can be calculated when the number of archegonia fertilized is 1, 2, 3, etc. When the frequency of ovules with one archegonium fertilized is denoted by a, with two archegonia fertilized by b and so on, and the corresponding empty seed frequency by t, we get the formula $t = ax + bx^2 + \ldots + px^n$.

It is of interest to note already at this point that the system of several archegonia per ovule most efficiently reduces the empty seed percentage (with a constant embryo mortality) when the number of archegonia increases from 1 to 2. For example, under conditions of 30 % embryo mortality the empty seed percentage of a one-archegonia system would be 30 %, whereas in a two-archegonia system it drops to 9 % (a drop of 21 %). In a three-archegonia system it is reduced to 2.7 % (the drop from a two-archegonia system being 6.3 %). In this latter case the drop is only 30 % of that in the former. With this background it is hardly a matter of pure chance only that two archegonia per ovule has been the most frequently occurring number in the investigated material and that even the average number of archegonia has risen only to 2.1 (cf. Table 21, p. 88).

Due to the fact that x^n is for $x \geq 3$ already mostly fairly small the above equation is closely approximated, at least for Scotch pine, by the equation $t = ax + bx^2$, where b refers to the quantity of ovules in which at least two archegonia are fertilized.

The dependence of the abundance of empty seed resulting from self-fertilization on the abundance of pollination can be studied, for instance, from cones collected from isolated pine individuals. The pine species best suited for the study are those with female strobili containing many ovules, for then each cone can be dealt with as a separate pollen receiving unit, the abundance of pollination being estimated from the percentage of aborted ovules. In the present investigation this kind of study has been concentrated on one isolated *Pinus nigra* tree and five isolated *P. cembra* individuals.

The *Pinus nigra* individual grows on the campus of the University of Washington in Seattle. Since in that part of the United States pine is rather uncommon, the influence of the pollen of other pine species is so small as to be considered negligible.

The *Pinus cembra* individuals are cultivated trees growing in several places in Southern Finland. Although *P. cembra* usually flowers many days later than the native *P. silvestris* in the area, some overlapping of flowering periods does occur in certain years. For this reason care has been taken to include in the study only such years during which there has been a pronounced difference in the flowering periods.

The results of the studies appear in diagram form in Figure 53.

As a general observation, the scatter of the points representing individual cones is considerable. Obviously this can be explained by the number of ovules in the female strobili of *Pinus nigra* and *P. cembra*: although it is quite high (50—100 ovules), it nevertheless is to be considered small in the calculation of both the aborted ovule percentage and empty seed percentage. The number of ovules per cone should rise to about 300 before 5 % accuracy with 95 % confidence can be secured. With *Pinus nigra* the self-fertilization has resulted in very abundant formation of empty seed, averaging 90 %. The difference between poorly and abundantly pollinated cones is not very great (approx. 10—15 %).

In *Pinus cembra* self-fertilization has resulted in the formation of much fewer empty seeds; the scarcity in fact is surprising. The average empty seed percentages are: the tree at Lammi, 22 %; at Nurmijärvi, 13 %; at Luopioinen, 4 %; at Hauho, 8 %; and at Lohja, 6 %. In most cases the difference between poorly and abundantly pollinated cones is great. In the tree at Lammi the average empty seed percentage of poorly-pollinated cones is approximately 40 % and of abundantly-pollinated about 8 %. The corresponding figures for the tree at Nurmijärvi are 30 % and 6 %, at Luopioinen 20 % and 3 %, at Hauho 13 % and 6 %, and at Lohja 15 % and 5 %.

Without going into a deeper analysis of the dot diagrams, they can accordingly be seen to reveal the important fact that when self-pollination is carried out with varying quantities of pollen, the empty seed percentage in

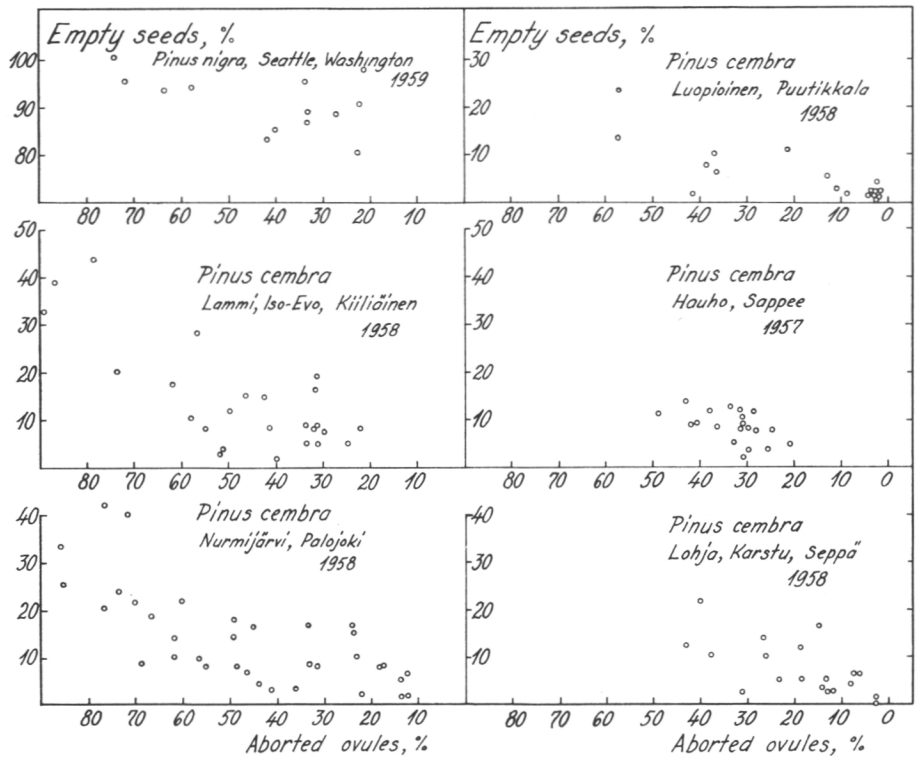


Figure 53. Dependence of empty seed percentage on the abundance of pollination in the self-fertilization of certain pine individuals. Each point represents one cone. The year refers to the flowering year.

Kuva 53. Tyhjäsiemensadanneksen riippuvuus pölytyksen runsaudesta eräiden mänty-yksilöiden itsehedelmöityksessä. Kukin piste edustaa yhtä käpyä. Vuosiluku = kukkimisvuosi.

the seed crop depends on the abundance of pollination. The poorer the pollination the greater usually is the empty seed percentage.

Thus it appears to be more fruitful to commence the study of the effects of deaths caused by the union of lethally defective genes from the aborted embryos than from the empty seed percentages. True, the determination of the embryo mortality in question is more difficult and requires a thorough knowledge of the material under study, but even when estimated roughly it gives a more exact picture of the factors contributing to empty seed formation than would be provided by the empty seed percentage.

As brought out before, the dying of embryos can also be caused by other reasons. Noticeable difficulties may therefore be encountered in distinguishing these embryos dying from other causes. In uncertain cases it helps to examine whether the magnitude of the mortality component depends on the abundance of pollination or not.

Table 31. Empty seed percentage and embryo mortality in sample stands.
Taulukko 31. Tyhjäsiemensadannes ja alkiokuolleisuus tutkimusmetsiköissä.

Location *Paikka*	Sample stand No. *Koealan n:o*	Flowering year *Kukkimis-vuosi*	Effective pollen catch grains/mm.² *Tehokas takertuma kpl/mm²*	Empty seeds % *Tyhjiä siemeniä* %	Embryo mortality % *Alkioita kuollut* %
Eckerö	I	1958	170	14	25
»	I	1959	225	11	21
Tuusula	XXIII	1959	67	14	23
»	XXIV	1959	195	10	20
Sippola	430	1959	112	11	20
Padasjoki	VI	1959	115	14	24
Kerimäki	XX	1959	189	14	25
»	XXXIII	1958	240	13	25
»	XXXIII	1959	101	17	28
Punkaharju	I	1959	125	12	22
»	IV	1959	135	14	25
»	V	1959	75	16	26
»	VI	1959	60	13	22
»	XLIII	1959	105	10	18
Ruovesi	394	1959	95	11	20
Kuorevesi	XXIII	1958	230	12	23
»	XXIII	1959	80	15	25
»	XXIV	1958	140	13	23
»	XXIV	1959	60	15	24
Vilppula	VII	1959	105	13	24
Pyhäjoki	St.m.	1958	280	13	25
Rovaniemi	St.m.	1958	50	17	27
»	XXVII	1958	100	14	23
Rovaniemi mlk.	I a	1958	75	14	23
» »	I a	1959	50	12	20
Inari	I	1958	25	17	26
»	I	1959	95	16	26
Kittilä	I	1959	30	18	27
	Average — *Keskimäärin*		112	13.7	23.6

The aborted ovule percentage and empty seed percentage have been determined for each sample stand from random samples of cones. From the aborted ovule percentage it has been possible to estimate the effective pollen catch, as indicated before, and from that the number of fertilized archegonia. When the empty seed percentage and the number of fertilized archegonia have been found, embryo mortality has been determined from the approximation formula presented on page 130 by solving it for x. The results are compiled in Table 31. It can be seen that the percentage of embryo mortality has varied between 15 % and 25 %. The amplitude of the total variation has accordingly been only 10 %, which is relatively slight considering that the material represents years and stands with flowering conditions greatly differing from each other, and covers the northern coniferous zone from its southern to its northern limits. This can scarcely be interpreted as indicating

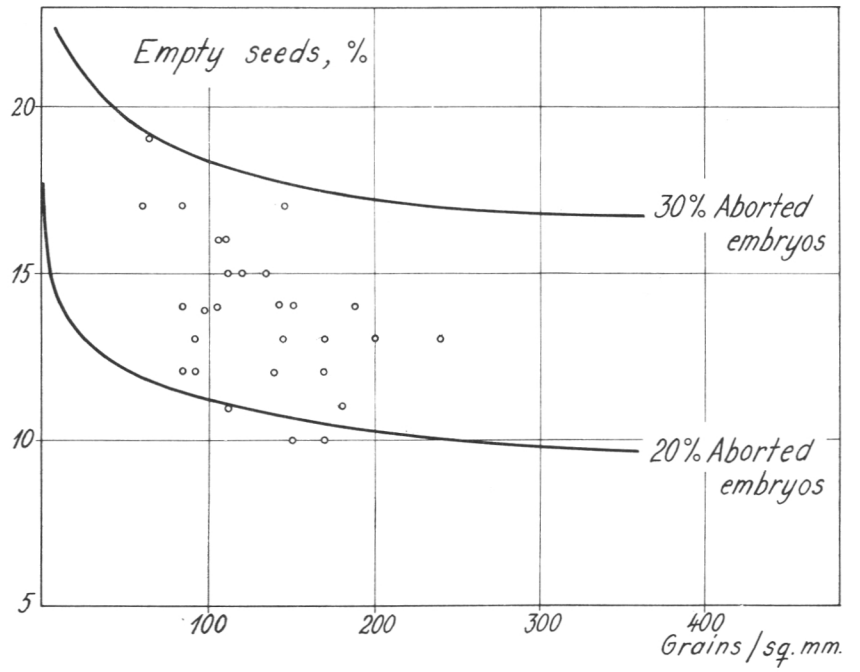


Figure 54. Empty seed percentage and effective pollen catch in pollination normal Scotch pine stands. In the diagram also appear curves indicating the expectation of the empty seed percentage for constant embryo mortalities of 20 % and 30 %.
Kuva 54. Tyhjäsiemensadannes ja tehokas takertuma pölytysnormaaleissa männiköissä. Kuvaan on lisäksi piirretty käyrät, jotka osoittavat tyhjäsiemensadanneksen laskennallisen odotuksen alkiokuolleisuuden ollessa kiinteästi 20 % ja 30 %.

anything but that the proportion of self-pollination in different years and in different stands has been approximately the same, that the aborting of embryos due to self-fertilization, in other words, the specific embryo mortality of different pine populations, on the average varies comparatively little and also that the embryo mortality due to lethal factors in cross-fertilization in different years and stands has been much the same. These aspects will be examined in the following in more detail.

When the proportions of ovules with one, two, and three archegonia being fertilized are known, it is possible to draw diagrams which approximate the empty seed percentages to be expected for different values of effective catch, assuming that the quantity of empty seed percentage is chiefly the result of an approximately constant embryo mortality due to lethal factors. Two curves of this kind of expectations are seen in Figure 54. The same diagram includes the observed values of empty seed percentage in the sample stands as already given in Table 31.



Figure 54 a. A seedling stand in which the embryo mortality related to true outbreeding has been studied. Rovaniemi mlk., Louejärvi; photograph by O. Helenius, April 4, 1960.

Kuva 54 a. Taimistoa, jossa on suoritettu tutkimuksia puhtaaseen vierashedelmöitykseen liittyvästä alkiokuolleisuudesta. Rovaniemen mlk., Louejärvi, valok. 4. 4. 1960. O. Helenius.

The comparison of the calculated expectations with the measured empty seed percentages reveals noticeable similarity.

Considering the noticeable variation in the external conditions of flowering during different years even in the same stand, the agreement between the calculated and measured values is to be considered so noticeable that the formation of empty seed may be regarded as being primarily caused in *Pinus silvestris* mainly by the kind of embryo mortality assumed in calculating the expected values.

As it has become more and more apparent in the present investigation that Scotch pine possesses no barriers to self-fertilization, but that the great embryo mortality accompanying self-fertilization is primarily caused by lethally defected genes whose influence is seen to be considerable also in sib-fertilization and whose presence can also be observed even in pure outbreeding, there has arisen the question of whether it is at all appropriate to speak of self-sterility of pine or of various degrees of self-sterility. No self-

sterility in the literal sense of the word exists, but a »healthy» pine tree, one having no recessive lethally defective genes, would apparently in the highest degree be self-fertile. In fact, the author has noticed that in some *Pinus cembra* individuals planted for ornamentation and apparently originating from self-fertilization or sib-fertilization, the specific genotype embryo mortality has been only between five and ten per cent. Orr-Ewing (1957, p. 179) indeed has, referring to Lewis (1954), used the term »self-incompatible» instead of self-sterile. The term has been used also by Bingham and Squillace (1955). Apparently this term is considerably more justified by the facts.

Perhaps we could go even a step further and speak of lethal load, if and when this is primarily in question. This term is more restricted than the earlier-used ones and as such it says more. In speaking of lethal load one aspect receives due attention: the factor mortality occurring in self-fertilization, sib-fertilization, and even in pure outbreeding are evidently one and the same phenomenon, lethally defective genes becoming homozygotic, at different levels of intensity. When the specific genotype embryo mortality is low, it is a result of a small lethal load in the tree individual and vice versa.

Quantitative determinations of the factor mortality related to true outbreeding have been made in this investigation in cultivated pine seedling stands which have been too young to produce male flowers but old enough for female flowers (cf. Fig. 54 a). As cultivation stands, the populations apparently are not related to the surrounding forests, and therefore the pollination can be regarded »true out-pollination». Unfortunately, most of these studies were directed to the cones maturing in 1959 which were then subjected to the severe spring frosts and the exceptional dryness of late summer that year. Thus only the three sets of results appearing in Table 32 can be used.

The empty seed percentage has varied greatly (from 2 % to 55 %) even among the trees in the same seedling stands. The investigations carried out during several consecutive years have shown, however, that the differences between the individuals remain more or less constant. This observation points to inherent factors. It has further been noticed that usually (though not always) the pine individuals which in cross-fertilization yield more empty seed (the difference often is only slight) than average, upon self-fertilization greatly exceed the average empty seed percentage. Consequently, it has been assumed that a great part of the empty seed originating from cross-pollination is the result of a lethal union of defective genes. As the data available at the present is scarce, there is no reason to attempt a more detailed discussion here. We shall only note (cf. Table 32, p. 137) that in pure outbreeding in the cases studied the empty seed percentage has been 10.1 on the average and the corresponding embryo mortality has been

Table 32. Calculation showing the quantity of empty seed and embryo mortality resulting from cross fertilization.

Taulukko 32. Laskelma vierashedelmöityksessä syntyvien tyhjien siementen määrästä ja alkiokuolleisuudesta.

Location *Paikka*	Flowering year *Kukkimisvuosi*	Trees *Puita kpl.*	Seeds *Siemeniä*		Together *Yhteensä*	Empty seeds % *Tyhjiä %*	Effective pollen catch grains/mm². *Tehokas takertuma kpl/mm².*	Embryo mortality % *Alkiokuoll. %*
			full *täysiä kpl.*	empty *tyhjiä kpl.*				
Mortti	1958	32	11 741	1 256	13 097	9.6	90	18.8
Louejärvi	1958	23	6 104	761	6 825	11.2	75	19.3
»	1959	15	2 465	256	2 721	9.4	30	15.4
				Average — *Keskimäärin*		10.1	—	17.8

as calculated 17.6 %, assuming the factor mortality to be the sole cause, which, however, even at best can be only approximately so.

Fertilization by closely related trees and its consequences also seem to be in need of more serious consideration than hitherto in naturally reproduced pine stands. The concept of sib-fertilization is a rather indefinite one. Quite often it is a matter of fertilization between half sisters, in other words, the trees growing nearby in a stand have either the same mother or the same father; quite often it is also possible that they are true sisters, but a considerable part have common ancestors further back. Unfortunately, in the present investigation only preliminary investigations have been possible on the matter of sib-fertilization. As an example there could be mentioned the naturally-regenerated stand of Scotch pine seedlings at Aksujärvi of Utsjoki near the polar limit of Scotch pine's range. In studying the cones collected in late winter 1960, it was discovered that the average empty seed percentage was rather high (27 %, effective catch approx. 50 grains per sq. mm.) regardless of the fact that the cones were collected from seedlings which had not yet themselves borne male flowers. These seedlings were apparently pollinated primarily by the few mother trees still left scattered in the stand, and this inbreeding was regarded as the chief cause of the high empty seed percentage.

In studying the effects of self-fertilization the first attempt has been to form a picture of the share of self-pollination in the effective pollen catch. The pollination of female strobili in trees with male strobili has on the average been more abundant than in trees naturally without male strobili or from which they have been removed. The quantities of effective pollen catch corresponding to the pollination of all trees and of those without male flowers respectively in each sample stand can be estimated from the aborted ovule

Table 33. Calculation of the share of self-pollination in the total pollination.
Taulukko 33. Laskelma itsepölytyksen osuudesta kokonaispölytyksestä.

Sample stand No. *Koeala n:o*	Locality *Kunta*	Year *Vuosi*	Investigated *Tutkittu, kpl.*		Effective catch *Tehokas takertuma*			%
			trees *puita*	ovules *siemenaiheita*	in stand *metsikössä*	in female trees *emipuissa*	difference *erotus*	
					Grains/sq. mm. *kpl./mm²*			
XXIII	Tuusula	1955	7	2 614	207	160	47	23
XXIII	»	1957	6	3 097	104	78	26	25
430	Sippola	1958	8	4 811	261	165	96	37
XX	Kerimäki ...	1958	8	4 561	360	280	80	22
VII	Vilppula	1958	5	3 142	261	195	66	25
						Average — *Keskimäärin*		26

percentage in the cone crop. The difference has been ascribed to self-pollination. The relative amounts of self-pollination have been estimated in this way and are given in Table 33.

The proportion of self-pollinations has in most of the sample stands and also during different years of study been much the same, ranging from 22 % to 37 % of the effective catch. It was pointed out earlier that the possibility of self-pollination in pine is obvious. In the stands studied it has accordingly been quite noticeable regardless of the very good conditions for cross-pollination provided by large areas of pure pine; in solitary pine trees bearing abundant male flowers, the self-pollination seems easily to exceed cross-pollination. It is scarcely a coincidence that the highest self-pollination percentage in Table 33 is recorded for the Sippola stand which is the smallest in area and strictly speaking only barely satisfies the minimum requirements set for pollination normal stands in this study.

Earlier investigations have shown (e. g., Dengler 1939, pp. 473—478; Ehrenberg et al. 1955) that the majority of the full seeds from controlled self-pollinations in Scotch pine develop when planted into poor-quality seedlings. Hence, there arises a question not only of theoretical but also of great practical interest as to whether it is possible to estimate the percentage of self-fertilized viable seeds in the total crop of full seeds in a pine stand.

When the share of self-pollination from the total pollination is estimated, as discussed above, it would seem possible to give a preliminary answer for this question. Since no effective barries exist preventing self-fertilization and the only mechanism working selectively for cross-fertilization seems to

be the time lapse between female and male flowering, the ratio of self-fertilized embryos to all the embryos can be first considered roughly to be about the same as the ratio of self-pollination to total pollination (calculated in terms of effective catch). The following formula is obtained:

$$(1) \quad p_i \; i + p_v \; v = a,$$

where:

i is the frequency of self-fertilizations,
v the frequency of cross-fertilizations,
p_i the frequency of embryos aborting after self-fertilization (the population specific embryo mortality),
p_v the frequency of embryos aborting after cross-fertilization,
and a the total frequency of aborted embryos.

Then $i = 0.26$, or the average frequency of self-fertilizations calculated above; $v = 1.00—0.26 = 0.74$; $p_v = 0.18$ (cf. Table 32, p. 137); and $a = 0.24$ (cf. Table 31, p. 133).

From these values we obtain 0.42 for the value of p_i. The maximum frequency of population specific embryo vitality is thus 100—42, or 0.58.

The maximum frequency of live self-fertilized embryos is $0.58 \cdot 0.26 = 0.15$.

Let us suppose secondly that in all instances when the pollen chamber cannot accommodate all the pollen adhered to the micropyle, the tree's own pollen is left entirely outside the pollen chamber because of the time lapse between the commencement of female and male flowering. With the aid of the data contained in Table 19 and Figure 27 it is possible to estimate that the share of the trees own pollen in this case drops from 0.26 to 0.11.

By applying formula (1), the population specific embryo mortality is obtained as $p_i = 0.73$. This approximation represents apparently the maximum value for p_i in contrast to the earlier result of calculation (0.42). The corresponding minimum frequency for the population specific embryo vitality is 1.00—0.73, or 0.27, and the minimum frequency of live self-fertilized embryos $0.27 \cdot 0.11 = 0.03$.

The answer being sought, the frequency of live self-fertilized embryos, thus appears to be between 0.03 and 0.15. The midpoint of this range, about 0.09, could be used as some kind of first approximation.

Of all live embryos, $\frac{0.09}{0.76} = 0.12$, are thus estimated to have developed from self-fertilization.

However, many of the self-fertilized vital embryos probably will be defeated in the competition by cross-fertilized embryos of the same embryo cavity. This view is supported, for instance, by the study of E h r e n-

b e r g et al. (1955, p. 295, Table 1) in which poorly developed embryos were shown to occur more commonly in self-fertilized full seed than in crossfertilized.

If self-fertilized embryos are in two thirds of the cases defeated by cross-fertilized embryos when subject to competition, which might be a reasonable assumption, the frequency of self-fertilized full seed drops from 0.12 to 0.07 of all full seed when the effective pollen catch is about 112 grains per sq. mm.

The above calculation naturally is in many respects very schematic and hypothetical. As an example, however, it sheds some light on the formulation of the problem. For instance, it is interesting to see that in the pollination normal stands now studied, in which the embryo mortality due to the lethal union of defective genes was calculated to be about 24 % on the average, more than half of this obviously should be ascribed to cross-fertilization and only some 36 % to self-fertilization. With this consideration in mind, one doubts whether there is any sense in asking how great a part of the full seed in the seed crop has originated from self-fertilization. Apparently it would be more important, both theoretically and from practical viewpoints in particular, to attempt to estimate the frequency in viable seeds with which the union of severely defective genes can be expected to take place. In fact, this new posing of the question also reveals immediately the difficulty, or the outright impossibility, of the problem: it asks, what is to be considered severly defective?

As the condition of self-fertilized Scotch pine seedlings is generally so poor that raising them even with special care presents difficulties, it must mean that they are defective to such an extent as to be of little value in practical forestry. If the concept of genetically defective seedlings is limited here to include this kind of seedlings, it could be supposed that they occupy in about equal shares to the factor mortality after cross-fertilization as after self-fertilization. Since in the foregoing calculation the population specific embryo mortality was about 0.58 on the average, the ratio of aborted to defective embryos was approximately 58: 42.

Since in the pollination normal pine stands studied the embryo mortality rose on the average to 24 %, the corresponding quantity of more or less severely defective embryos may be estimated from the equation $x : 24 = 42 : 58$; hence, $x = 17$ %. This is 22 % of all live embryos. Considering the competition arising in the embryo cavities, it is further possible following the above procedure to estimate that when the effective catch is average (112 grains per sq. mm.), about 11 % of all full seed may develop into more or less severely defective, physiologically weak seedlings. Of these approximately 3—10 % will remain ungerminated and 1—8 % develop into physiologically more or less weak plants.

Since the calculations above have been rather hypothetical, there has been felt the need for checking the results with a method independent of the calculations employed. One rather natural solution is offered by the use of progeny experiments. Different kinds of seed have been used in the experiments: seed lots in which the share of self-fertilization has been estimated to vary from rather high to low frequencies.

For more precise determination of the role of self-fertilization, the aborted ovule percentage of each cone lot has been studied. From it the effective pollen catch has been determined, and the effective pollen catch together with the empty seed percentage has been used in estimating the embryo mortality percentage. Since in determining embryo mortality special care was taken to eliminate all empty seed which could be considered as resulting from other than lethal factors, the embryo mortality can be regarded as giving a satisfactory picture of the relative importance of factor mortality.

Without entering into the details of the extensive experiments, especially since most of them are only a few years old, presentation here will be limited only to the main points. The most thoroughly analysed series was established with seed originating from the 1954 flowering. The experimental series consists of 49 progenies in all. Five replicates of each of the progeny have been grown, each replicate consisting originally of 200 full seeds. The seed was sown in the spring of 1957 at the Ruotsinkylä Experimental Station nursery at Tuusula. The most recent inventory was made in autumn 1960 when the seedlings were four years old and had been transplanted in 1959. The mean height of the seedlings ranged at that time from 30 to 50 cm.

In autumn 1960 only the heights of the seedlings were measured. From these results three indices were calculated: (1) mean height of seedlings = arithmetic mean of all live seedlings, (2) maximum height of seedlings = mean height of tallest seedlings (the number of which being determined as one third of the original number of seedlings minus the number of those that have died), and (3) minimum height = mean height of shortest seedlings (the number determined as one third of the original number of seedlings minus the number of those that have died).

Upon study of the results it became evident that there were no statistically significant differences in the maximum and mean heights of the progenies from different types of stands. The minimum height, however,was barely significantly smaller in those progenies arising from seed characterized by high embryo mortality than in the progeny where the embryo mortality in seeds was small. The correlation coefficient for the minimum height and embryo mortality percentage was calculated to be — 0.469 and the correlation coefficient for mean height and embryo mortality percentage — 0.119 Thus it is probable that in the progenies studied part of the smaller seedlings are physiologically weak due to the union of defective genes and this part

increases with the increase of embryo mortality in the original group of seeds. Even abundant self-pollination seems accordingly in natural Scotch pine stands to result in such a small proportion of genetically defective seedlings that its effect does not easily appear in the maximum height nor the mean height with statistical significance. Thus the general picture gained from these progeny tests coincides with the calculated small frequency of the genetically more or less defective seeds in Scotch pine (cf. p. 140).

Similar field experiments have been conducted, for instance, by Squillace and Bingham (1958) with *Pinus monticola*. There is also a similarity in the results, although the influence of self-fertilization in their experiments was perhaps still less pronounced than in these now being described. In fact, this is to be expected, since the self-fertilized progenies of *P. monticola* seem to differ less from cross-fertilized progenies than is the case with *P. silvestris* (Bingham and Squillace 1955, pp. 125—127).

The seed of very poorly pollinated cones can be expected to produce the relatively largest quantity of defective seedlings since in these cones ovules containing only one fertilized archegonium are most frequent, and therefore less competition arises between defective and vital embryos. However, the very poorly pollinated female strobili of pine do not develop into mature cones but drop, as has been seen in previous discussion. In this respect Scotch pine differs markedly from Norway spruce, for instance, whose cones even when very poorly pollinated generally develop normally; accordingly it would seem that defective seedlings of spruce are more readily produced. In this light, the dropping of pine conelets appears to have a certain, perhaps even important, role in the population genetics of the species. — This difference between Scotch pine and Norway spruce may also explain why the sorting of seedlings in the nursery has proved more effective with spruce than with pine (cf. Heikinheimo 1949, p. 39—40).

The Quantity of Pine Seed Crop

Contributing Factors

Seed crop, in this investigation, refers to all the seed which has attained more or less normal size. Thus it includes both full and empty seeds, but not aborted ovules. The quantity of seed crop can be viewed, for instance, in the following three ways: average number per cone, per tree, or per unit of area of the site. It can be expressed, for example, in terms of number of seeds or in terms of weight.

As has already appeared earlier, a number of factors influence the total seed crop.

The number of ovules developing in the spring at the time of flowering is the primary factor; and this depends upon the abundance and size of female strobili, in other words, on the number of fertile ovulate scales. Both the number and size of the female strobili in turn depend on inherent and environmental factors. Further, each is characterized by notable variation from year to year.

The flowering proper and subsequent events have a secondary influence on the quantity of seed crop. Of these, for instance, the aborting of non-pollinated ovules and the withering and dropping of insufficiently pollinated female strobili during the first growing season after flowering are important. Also the injuries by insects, fungi, and weather can be considered among the secondary factors; these, however, will not be discussed in the following. The important factors causing the variation in the weight of full seeds will likewise be omitted. The author wishes to treat these questions at another time.

More detailed consideration in the following will be given only to those factors and phenomena influencing the quantity of seed crop which have been studied in the present investigation and about which the investigational results already discussed can provide information.

Variation in the Quantity of Seed Crop within a Stand

In an earlier discussion on page 104 it was pointed out that the female strobilus contains a great number of sterile scales, approximately 70—85 %

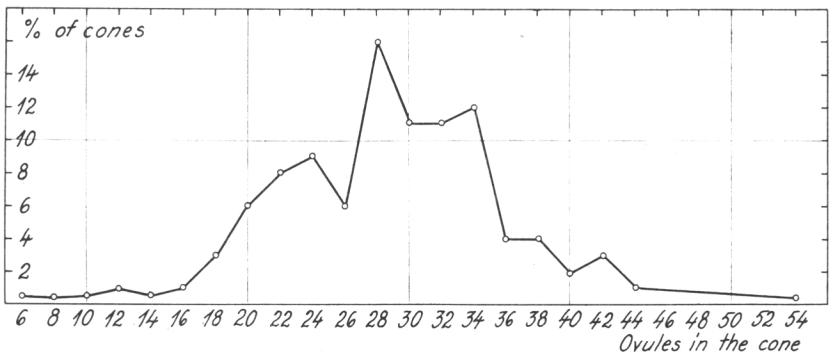


Figure 55. An example of the variation in the number of ovules contained in a cone. Tuusula, sample stand XXIII, flowering in 1958. Total of 207 cones.

Kuva 55. Esimerkki käpyjen sisältämien siemenaiheiden määrän vaihtelusta. Tuusula, koeala XXIII, kukkinut 1958. Kaikkiaan 207 käpyä.

on the average, so that about 15—30 % of the ovulate scales are fertile. Henceforth only the fertile part of the cone will be of interest: the sterile scales on the base and apex, of course, never bear seed.

At this point it is appropriate to note that in a year-old conelet the lower half almost entirely consists of the sterile basal scales; the sterile apical scales cover only a small region at the apex. During the second growing season the development of the fertile scales and the sterile apical scales is strongest. The latter partially grow together (i. e., their growth takes place primarily in their common axis) into a formation resembling the columella characteristic of *Cupressaceae* cones. The cone axis grows comparatively little. Due to this variation in growth rate of different scale zones during the second summer, the nearly concentrically symmetrical conelet develops during the second growing season into a cone symmetrical only in relation to its axis and the seed is situated about the widest part of the cone.

The quantity of seed contained in the fertile part depends primarily on the number of fertile scales and on the proportion of nonpollinated ovules which abort.

There has been a noticeable variation in the number of fertile scales within individual cones collected from a single stand during one year. This is illustrated by Figure 55 in which the diagram depicts the frequency of conelets with different numbers of fertile scales in sample stand XXIII of Tuusula in the fall of 1958 (the flowering took place in 1958). The distribution in the diagram is representative in the sense that owing to abundant pollination the dropping of conelets has not greatly influenced the distribution. As seen in the diagram, the smallest conelets have had only six ovules (three fertile scales) whereas the number in the largest conelets has been 54

Table 34. Variation of cone crop quality in different crown parts.
Taulukko 34. Käpysadon laadun vaihtelu latvuksen eri osissa.

Number of trees *Puita kpl.*	Number of cones *Käpyjä kpl.*	Size of cones *Käpyjen*		Cone scales *Käpysuomuja*		Aborted ovules % *Pelkkiä siipiä %*	Seeds *Siemeniä*		
		length mm. *pituus mm*	volume cu. cm. *tilavuus cm³*	number fertile *fertiilejä kpl.*	number sterile *steriilejä kpl.*		number full *täysiä kpl.*	number empty *tyhjiä kpl.*	% empty *tyhjiä %*
Averages per cone *Keskimäärin käpyä kohden*									
Sample plot XXIII at Tuusula, flowering 1954 *Koeala XXIII, Tuusula, kukkinut v. 1954*									
Upper third of crown — *Latvuksen ylin kolmannes*									
8	83	34	5.3	19	45	26	18	5	22
Lower two thirds of crown — *Latvuksen kaksi alinta kolmannesta*									
7	39	30	4.1	15	43	27	9	7	44
Punkaharju, Kokonharju, flowering 1956 *Punkaharju, Kokonharju, kukkinut v. 1956*									
Upper third of crown — *Latvuksen ylin kolmannes*									
16	184	—	5.7	16.1	·	38	17.4	2.6	13
Middle third of crown — *Latvuksen keskimmäinen kolmannes*									
15	245	—	4.8	14.9	·	41	13.5	4.1	23
Lower third of crown — *Latvuksen alin kolmannes*									
10	117	—	5.0	14.8	·	43	13.5	3.5	21

(27 fertile scales). The most commonly observed number of ovules has been 28 (14 fertile scales) and the average number of ovules per cone has been 28.7. The very wide range of variation in the number of fertile scales per cone is beyond doubt worth bearing in mind in many instances, more often than would perhaps be supposed.

The matter is illustrated more comprehensively in Table 27, p. 105. It is seen, for example, that apparently genetic differences cause the number of fertile scales in a cone to vary in different trees, which conclusion is familiar from numerous earlier investigations. The average number of fertile scales can also be seen to vary somewhat from year to year. Although the annual differences are only a matter of a few cone scales, they are nevertheless, because of the small total number of fertile scales, of practical significance (percentage-wise it can be as high as 20 %).

When the variation in the number of fertile scales in the cones of different crown parts of these same trees was studied (Table 34), the average number

Table 35. Location of aborted ovules on different sides of cone. Sample plot II at Punkaharju. Cones collected January 1958.

Taulukko 35. Pelkkien siipien asema männyn kävyn eri puolilla (ilmansuunnilla). Koeala II, Punkaharju. Kävyt otettu tammikuussa 1958.

Tree No. *Puun n:o*	Number of cones per sample *Käpyjä kpl.*	Full seeds *Täysiä*	Empty seeds *Tyhjiä*	Aborted ovules *Siipiä*	Number of aborted ovules *Siipiä kpl.*	Quarter *Ilmansuunta*			
		%				N	E	S	W
						Aborted ovules, % *Siipiä, %*			
I ..	10	36	7	57	223	41	50	68	68
VIII ..	20	59	5	36	278	30	27	45	42
X ..	22	66	8	26	230	24	26	24	30
XI ..	15	11	2	87	482	93	70	100	100
Total *Yht.*	67	47	6	47	1 213	42	38	55	55

of fertile scales per cone for all the trees (I—X) was found to be 19 in the upper third of the crown and 15 in the lower two thirds (flowering-year 1954) the difference being statistically highly significant.

On the best sites in Southern Finland, viz., *Myrtillus* and *Oxalis-Myrtillus* types, where the dominant height of pine at 100 years is about 27 meters, the number of fertile scales is on the average from one to three scales higher than on relatively poor *Calluna*-type sites (dominant height 19 meters), of which sample stand XXIII at Tuusula is an example. In Northern Finland the number of fertile scales is higher on the average than in Southern Finland, in Inari (68°30′ northern latitude) e. g. averaging approximately 22 scales per cone.

The frequency of nonpollinated ovules and their distribution within different parts of the cone depend, in addition to the quantity of effective pollen catch, on the weather conditions, especially the winds, prevailing during the flowering period. In an earlier part of this work (see pp. 70) it was stated that the distribution of pollen among the ovules is not random, but that side of the female strobilus facing the prevailing winds during flowering receives much more pollen than does the leeward side. Since the branches during the flowering period mostly sway in the wind, the pollination of the female strobili is not quite so onesided as, for example, the pollination of the stationary globe meters. The horizontal distribution of aborted ovules has been studied in cones whose directional positions have been marked during flowering. Table 35 shows the findings from this special study. The cones have been collected from the Punkaharju Experimental Station in January 1958 (the crop from the flowering of spring 1956). During flowering

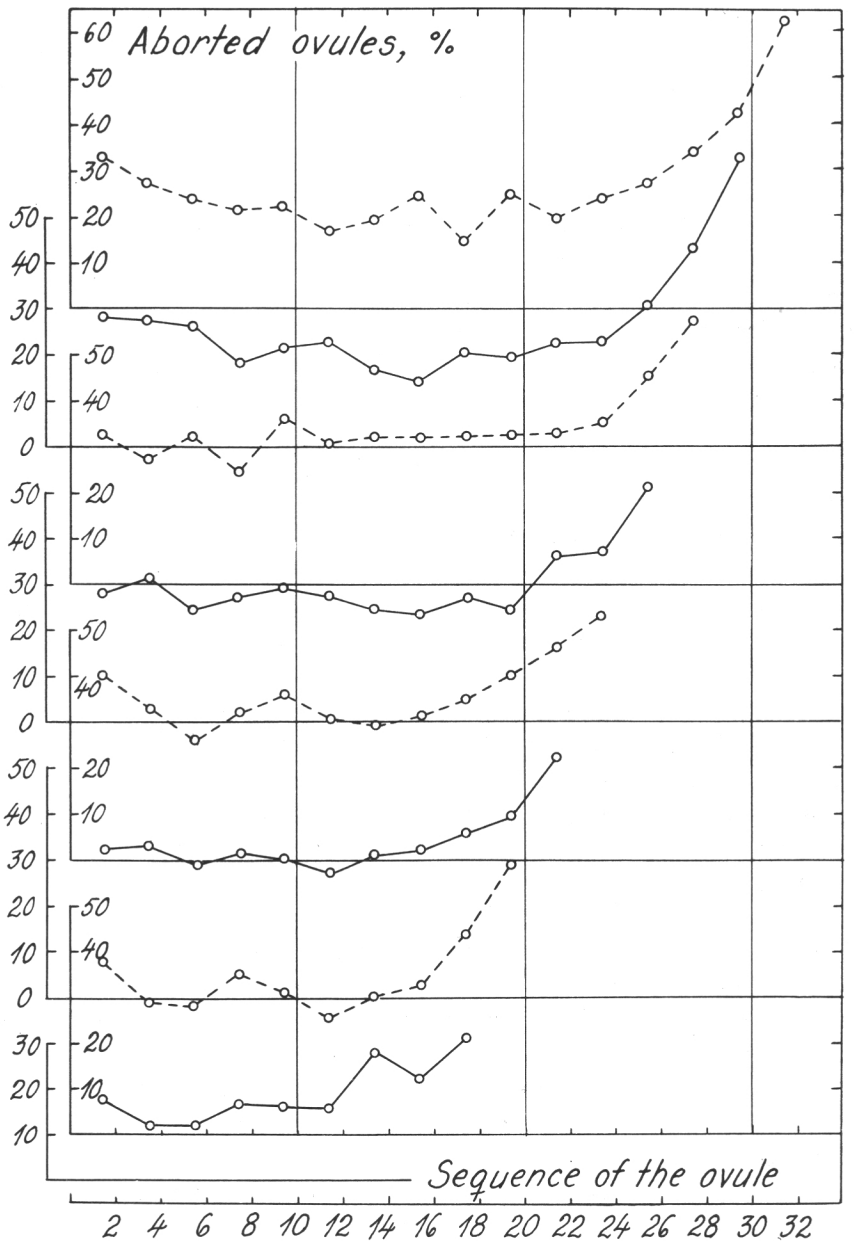


Figure 56. Distribution of aborted ovules in different parts of the cone (base of the cone to the left, apex to the right). Sample stand XXIII, Tuusula. Samples collected in 1954—1956. Total of 1 200 cones.

Kuva 56. Surkastuneiden siemenaiheiden jakaantuminen kävyn eri osiin (vasemmalla kävyn tyvi, oikealla kärki). Koeala XXIII, Tuusula. Näytteet otettu vuosina 1954—1956. Yhteensä 1 200 käpyä.

the wind direction was mainly either from the east or northwest. The results show that the aborted ovules, i. e., the nonpollinated ovules, are most frequent on the western and southern sides the difference being statistically significant.

Figure 56 shows in diagram form the vertical distribution of aborted embryos. The material is composed of cones from the trees I—X in sample stand XXIII at Tuusula collected during the years 1954—56, taking randomly each year 20 cones from each tree, making a total of approximately 1 200 cones examined scale by scale. It appears from the diagrams that the aborted ovules are relatively more common at the apical parts of the cone than at the middle and basal parts of the fertile-scale region, but the differences between the last two parts are slight and most often hardly even significant.

As seen before (p. 70) the pollination of the upper polar region of the globe meters and thus evidently also of the female strobili is much poorer than that of the regions about the equator. The pollination of the ovules of the fertile scales nearest to the apex may be further hindered since upon flowering the fissures usually appear last between these scales, often not before male flowering is far advanced. Especially when rain lasting a day or two interrupts male flowering, many of these apical ovules may be left without pollen as a result. In fact, unusually many aborted ovules at the apex usually does indicate the interruption of flowering by rain.

Both the absolute and relative quantities of aborted ovules vary widely from cone to cone. The differences can even be noticed in neighboring cones in the crown. Greater importance, however, lies in the comparison of different crown parts. This is shown in the earlier presented Table 34, p. 145. The difference in the frequency of aborted ovules is not great enough to be considered significant; in many trees the frequency of aborted ovules in the cones of the lower crown parts has been smaller than in the upper third of the crown and, depending on the weather during flowering, most of the trees in a stand may demonstrate this pattern. The most important reason for the greater number of seeds in the cones of the peak than in those of lower crown parts is therefore the larger size of the higher cones (greater number of fertile scales).

The variation in the frequency of aborted ovules in the cones of different trees is indicated in Table 36. The differences between the trees of a stand are conspicuous and their reasons have been considered earlier (p. 52). They are apparently caused by the uneven distribution of pollen sources within the stand, by the differences in the filtering effect in the various parts of the crown, and also somewhat by the slightly differing times of female flowering. As the first two factors in particular can change from year to year in regard to a certain tree, especially due to differences in wind relations during flow-

Table 36. The aborted ovule percentage in different tree individuals of the same stand.
Taulukko 36. Pelkkien siipien sadannes saman metsikön eri puuyksilöissä.

Flowering year *Kukkimisvuosi*	Tree No. *Puun n:o*										Average *Keskimäärin*
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
	Aborted ovules, % of ovules *Pelkkiä siipiä, % siemenaihesta*										
	Sample stand XXIII, Tuusula — *Koeala XXIII, Tuusula*										
1953	18	31	27	45	18	16	·	·	·	·	26
1954	20	22	21	58	35	22	23	56	25	19	30
1955	16	14	15	34	11	10	9	21	22	17	17
1957	22	33	30	47	21	23	27	38	36	39	32
1958	20	20	14	52	10	13	11	26	24	30	18
Average *Keskimäärin*	19	24	21	47	19	17	18	35	27	26	25
	Sample stand XXVII, Rovaniemi — *Koeala XXVII, Rovaniemi*										
1953	64	26	51	52	52	·	·	·	·	·	49
1954	50	·	·	34	60	·	·	·	·	·	48
1955	62	18	35	28	47	·	·	·	·	·	38
1956	72	37	34	30	33	36	32	55	38	38	41
1957	43	54	44	37	52	38	35	·	46	36	43
1958	60	20	36	26	29	26	40	55	30	15	34
Average *Keskimäärin*	59	31	40	34	45	33	36	55	38	30	42

ering, it is easy to understand that the quantities of aborted ovules vary annually so that in one year the increased number of aborted ovules in one tree is accompanied by a reduction in another. However, when the mean values from many years are compared with each other, the differences between trees remain considerable, which means that some trees are stationary situated more favorably than others in respect to pollination (the same was noticed to be true when comparing the globe meter averages of different stationary measuring points). For an example illustrating the annual variations in the frequency of aborted ovules of a tree individual and its dependence on the environment, the aborted ovule percentage of the trees I—X in sample stand XXIII at Tuusula given in Table 36 can be compared with Figures 3—5, p. 15—17. For instance, tree No. IV, which according to Table 36 has had the highest percentage in all the years studied, has according to Figures 3—5 had only very few male flowers in each of the years from 1957 to 1959, and in addition, it has been surrounded by trees with sparse male flowering. The smallest average aborted ovule percentage during these years has been found in tree No. VI. Its male flowering has been strong and in 1957 and 1958 especially abundant, and many of its neighbors have also had abundant male flowering. — Naturally, the inherent factors of different trees

have certain influence, but they seem to be overshadowed by the great divergencies caused by environmental factors when this type of research method is employed.

Variation in the Quantity of Seed Crop between Stands

Differences in the quantity of seed crop appearing between stands have been considered in a number of earlier investigations (e. g., Heikinheimo 1932, 1937, and 1948). In the following it is not intended to discuss the question very thoroughly but to give close consideration only to those factors which in this investigation have been studied.

Since the present investigation has mainly been concerned with pure, even-aged, mature (80—120 years) Scotch pine stands, the most important difference between the stands has been the fertility of the site. The matter of the correlation of seed crop and site fertility earns special attention from both theoretical and practical standpoints.

The dominant height of trees, which has been determined as the mean height of the 100 thickest trees per hectare, has been adopted in this investigation as the indicator of site fertility. This dominant height has been calculated for 100 years of age.

The seed crop of a stand has been measured by using the same metal funnels which were used for catching male flower residue and which have already been described on page 18.

Seed traps of this type have first been utilized for forest-tree seed-crop studies by Russian scientists; according to Tolsky (1924, p. 154), Orloff has used them first in Nowaja-Alexandria (Gouvernement Lublin) in 1898, and during the following years they were employed by, e. g., Samaràjew and Surosh (Morosow 1928, pp. 223—224). The equipment used by these scientists was shaped like a shallow, square box with wooden rims and a bottom made of cloth or wire screen for the passage of water. Traps based on the same principle have later been employed especially in the Northern European countries, the United States (Fowells and Schubert 1956, Wenger and Trousdell 1958, Roy 1959, etc.), and Canada for measuring the seed crop of forest trees. It is interesting to note here that at about the same time as the above-mentioned researchers began to use the box-shaped seed traps, Ogijéwski had 1904 started to experiment with funnel-shaped traps (cf. also Morosow 1928, p. 223). These have later been used in the Soviet Union, for example, by Rásumov (1940, p. 74, Fig. 1).



Figure 57. Sample stand No. 308 in the commune of Inari near the northern limit of Scotch pine's range (69°05'). The average annual seed crop is 14 seeds per sq.m., of which perhaps about 10 % mature into viable seeds. Photograph by the author, July 10, 1957.

Kuva 57. Tutkimusmetsikkö n:o 308, joka kasvaa Inarin kunnassa lähes männyn pohjoisella metsänrajalla (69°05'). Keskimääräinen vuotuinen siemensato on 14 kpl. lajittelematonta siementä m²:iä kohden, josta keskimäärin ehkä n. 10 % tuleentuu itämiskelpoiseksi. Valok. tekijä 10. 7. 1957.

In the present investigation the box-shaped seed traps were first employed, but the funnels have proved to be better suited for the purpose. The most important advantage of the funnels is that once the seeds have fallen in, the wind can no longer blow them away. When the results given by the box-shaped and funnel-shaped seed traps in the same stand were compared with each other, the funnels were seen to give higher values. T o l s k y

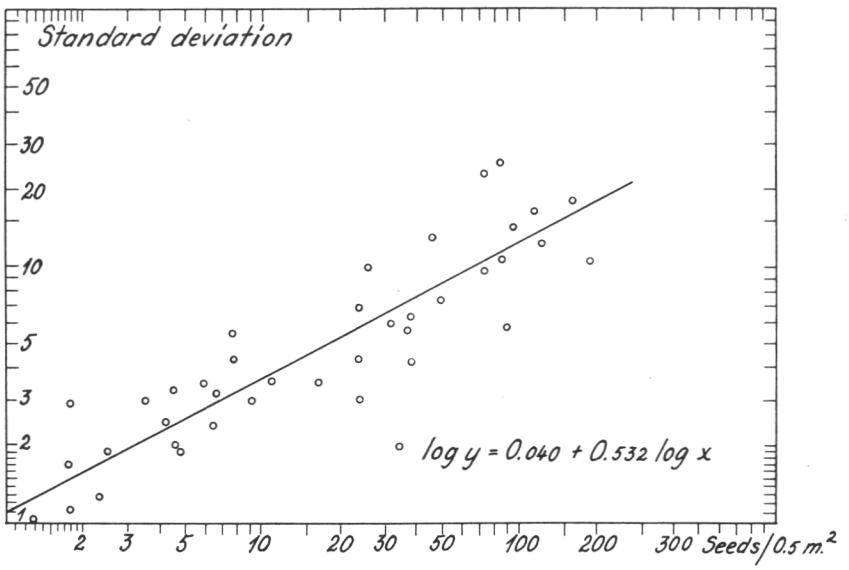


Figure 58. The standard deviation of seed crop measurement and the average seed crop in pure, mature Scotch pine stands.

Kuva 58. Siemensadon mittaustulosten hajaanto ja keskimääräinen siemensato puhtaissa, täysi-ikäisissä männiköissä.

(1924, p. 154) already had observed this fact, mentioning that the results obtained by the funnels were from 20 % to 30 % greater than those given by the boxes. Also, the funnels can be emptied faster and more completely than the boxes. This is a great convenience particularly in windy weather and rain. When the funnels are made of metal they are also very durable, making them still more dependable. After 15 years of use the metal funnels have shown practically no signs of wear or corrosion, whereas the wooden frame of the boxes would have had to be replaced during that period a couple of times under the conditions to which they are exposed in the sample stands, and the bottoms, were they made of either cloth or fine wire screen, even more often (for instance, game animals often step on the boxes and break the bottom).

From six to ten funnels have been placed in each sample stand, as has been mentioned earlier. The bags have been emptied once a month from April to November.

The dependence of the accuracy of measurement on the number of seed traps used has been analyzed mathematically on the basis of earlier measurement results. Forty-four different measurements have been employed in the computations. The results of these computations are shown in the diagrams in Figures 58 and 59.

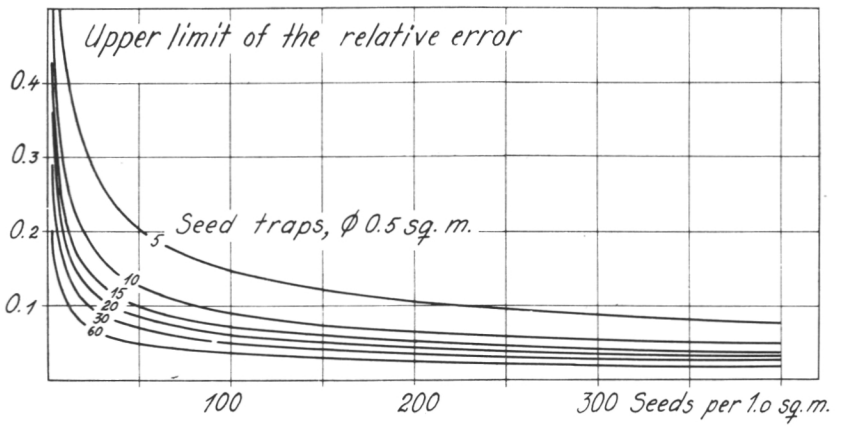


Figure 59. Upper limit of the relative error of seed crop measurement, the average seed crop, and the number of seed traps.

Kuva 59. Siemensadon mittaustuloksen suhteellisen virheen yläraja, siemensadon keskimääräinen runsaus ja mittarisuppiloiden lukumäärä.

In Figure 58 appear the standard deviations of the measuring results and their dependence on the quantity of seed crop in logarithmic scale. The regression has been established by fitting a straight line with the method of least squares. By carrying out the calculatious of the regression equation derived in logarithmic scale the equation of the standard deviation is obtained as $y \approx 1.1 \sqrt{x}$. In examining Figure 58 attention is drawn to the wide scatter of the points representing the results. This is apprently due partially to the fact that most of the points have been calculated from the results of only six meters. It is, however, evident that there are also essential differences between different stands and between different years. For example, the seed crop of a stand growing on a good site can, during a poor year for seed crop, be the same as that of a stand growing on a poor site during a good seed-crop year. Even though the seed crops are equal, the standard deviation of the measurement results in the former case appears nevertheless to be greater than in the latter. These differences merit more detailed study, though there has been no opportunity for such study in the present investigation.

From the diagram in Figure 59 it appears that the number of seed traps necessary for a certain relative accuracy depends closely upon the quantity of seed crop. For instance, an accuracy of 10 % can be attained with five seed traps if the seed crop is abundant (over 250 seeds per sq. meter), whereas abount thirty are needed for the same accuracy when the seed crop is poor (e. g., 20 seeds per sq. meter). Since the primary concern in the present investigation has been to determine the mean annual seed crop, the annual

measurement results do not need to satisfy very high accuracy requirements. The mean annual crop has usually been calculated as the mean value of at least five years. For a given accuracy the number of seed traps thus is reduced to about one fifth of what is needed for the same accuracy in measuring the seed crop of a specific year. Since even the smallest seed crops have usually been at least about 30 seeds, 10 % accuracy can be attained even in the most unfavorable conditions with ten seed traps, 15 % accuracy being attainable with five seed traps. Since 15 % accuracy is still satisfactory for many purposes and since in any case there has necessarily been a compromise made between accuracy and practical possibilities, the number of seed traps per sample stand has varied, as mentioned earlier, between six and ten.

The studies that have now been done with the seed traps are in many respects a direct continuation of the work initiated by Heikinheimo in 1925. The most important changes made in comparison to the studies of 1925—1946, which have been described by Heikinheimo, have been the substitution of funnels for the box-shaped traps and the shifting of the studies to pure pine stands exclusively. Of Heikinheimo's sample stands, the present investigation includes stand No. 40 in Padasjoki (No. 52 in Heikinheimo's studies), Nos. I a and II in Rovaniemi mlk., and sample stand I at Kittilä (No. 4 in Heikinheimo's study); the others are new but many of them comparatively near the stands used by Heikinheimo.

As the present investigation has progressed is has become more and more evident that in small stands (under one hectare) the seed crop noticeably depends on the area of the stand (see p. 48). Stands exceeding two hectares are already large enough to overcome most of the effect of size. When the project was undertaken this was not sufficiently understood, which in making the final analysis meant that relatively few sample stands were large enough to give usable results. The seed crop results of these »pollination normal stands» as obtained with the seed traps have been compiled in Table 37. In addition to the shedding years, the dominant height calculated for the age of 100 years also appears from the table.

As can be seen, there are few comparable series, even though measurements have been made since 1927 with seed traps in many different stands. The series from sample stands I and 63 at Punkaharju, 40 at Padasjoki, and VII and XI at Vilppula are the longest.

Supplementary information to the data from the seed traps has been obtained by studying fallen cones in several pollination normal stands. The method has been described earlier (Sarvas 1945) and therefore the details are not included here. It ought to be mentioned, however, that the cones are collected from thirty 0.25-square-meter plots. It is very important to count also the ones buried in the humus. Only the cones remaining in one

Table 37. Seed crop in the sample stands.

Taulukko 37. Siemensato tutkimusmetsiköissä.

Sample stand No. *Koeala n:o*	Commune *Kunta*	Dominant height at 100 years m. *Valtapituus 100-v., m*	Seed-shedding years *Siemenen varisemisvuodet*	Measuring year No. *Mittausvuoden järjestysnumero*													Average *Keskimäärin*
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
				Seeds (full and empty)/m². *Siemeniä (täysiä ja tyhjiä) kpl*/m²													
XXIII	Tuusula	20.4	1954—61	79	25	15	11	33	47	243	3	—	—	—	—	—	57
430	Sippola	23.8	1959—60	9	233	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(121)
VI	Padasjoki ...	25.2	1958—60	94	7	179	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	93
40	» ...	12.0	1927—36, 44—46	76	16	29	6	2	11	3	10	39	2	0	7	7	16
XX	Kerimäki ...	27.3	1958—61	94	21	323	(40)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	120
I	Punkaharju ..	23.9	1927—29, 31—40	162	72	16	61	10	2	1	209	3	237	0	18	63	66
63	» ..	23.0	1927—29, 31—40	173	78	9	43	7	2	3	192	2	167	2	14	73	59
VII	Vilppula	25.5	1949—60	65	139	70	123	46	36	8	7	16	77	15	143	—	62
XI	»	25.5	1949—60	73	173	62	102	120	43	4	28	13	53	20	100	—	66
XXIV d	Kuorevesi ...	21.0	1955—56, 58—60	0	5	14	74	19	178	—	—	—	—	—	—	—	47
I a	Rovaniemi mlk	17.3	1937—40, 53—60	86	0	20	90	78	19	0	5	3	13	3	67	—	32
II	»	18.6	1937—40, 53—60	94	0	8	124	97	22	0	3	1	12	7	49	—	35
I	Kittilä	11.7	1935—40, 59—60	2	8	113	9	4	162	1	9	—	—	—	—	—	39

Table 38. Information concerning pollination normal stands, where the seed crop has been determined by studying fallen cones and results.

Taulukko 38. Tietoja pölytysnormaaleista männiköistä, joissa on tutkittu siemensatoa maahan varisseista kävyistä ja tulokset.

Sample stand No. *Koealan n:o*	Cones examined, year *Kävyt tutkittu v.*	Latitude *Maantiet. leveys*	Height above sea level m. *Korkeus merestä m*	Locality *Kunta*	Forest site type *Metsätyyppi*	Age of stand, yrs. *Puuston ikä v.*	Dominant height at 100 yrs. of age m. *Valtapituus 100-vuot. m*	Canopy coverage % *Latvusala %*	Stems per ha. *Runkoluku kpl/ha*	Cones on the ground per sq. m. *Käpyjä maassa kpl/m²*	Annual average of seeds per sq. m. *Siemeniä kpl/m²v.*	Aborted ovules % *Siipiä %*	Ovules per cone *Siemenaiheita kpl/käpy*
327	1959	50°55′	26	Tenhola	CT	209	15.0	52	500	23	39	27	31
332	1959	60°15′	66	Lohja	CT	123	16.9	64	760	21	35	26	30
333	1959	60°15′	66	Lohja	CT	121	15.6	60	750	17	29	·	·
430	1958	60°50′	70	Sippola	VT	109	24.3	35	312	44	72	·	·
384	1957	61°45′	101	Punkaharju	VT	115	24.6	53	315	45	70	21	30
467	1957	61°45′	96	Punkaharju	CT	112	21.7	45	408	24	37	24	32
470	1957	61°45′	95	Punkaharju	CT	112	20.9	45	444	22	34	31	31
472	1957	61°45′	98	Punkaharju	CT	112	18.7	30	324	18	29	27	31
VI	1958	61°50′	92	Punkaharju	VT	114	23.1	49	370	44	68	27	27
XLV	1959	61°50′	106	Punkaharju	MT, k	107	19.8	50	344	24	37	29	30
XLVIII	1959	61°50′	78	Punkaharju	VT	134	23.9	50	260	45	70	25	27
291	1958	61°50′	(90)	Sulkava	VT	108	23.5	64	260	29	46	24	29
445	1959	61°50′	128	Ikaalinen	ClT	132	13.5	39	584	18	29	23	32
XX	1957	61°52′	85	Kerimäki	OMT	89	28.7	53	368	60	94	19	29
XXIV	1960	61°52′	85	Kerimäki	OMT	123	26.0	44	296	53	83	·	·
XXIII	1958	61°52′	84	Kerimäki	VT	116	23.8	39	300	44	68	20	29
XIX	1959	62°02′	134	Vilppula	CT	173	19.2	50	340	21	32	23	28
VII	1959	62°02′	130	Vilppula	MT	100	25.2	41	322	56	87	22	29
XXIV	1957	62°02′	110	Kuorevesi	VT	117	21.0	38	336	24	38	23	31
545	1960	63°05′	101	Siilinjärvi	VT	106	24.1	34	208	47	70	23	32
546	1960	64°15′	132	Paltamo	VT	129	18.2	26	212	31	43	23	29
I a	1960	66°22′	172	Rovaniemi mlk.	EMT	109	17.5	41	317	29	35	35	34
II	1960	66°22′	175	Rovaniemi mlk.	EVT	98	19.3	36	408	30	37	38	30
VI b	1960	66°22′	170	Rovaniemi mlk.	HMT	100	18.8	40	265	28	34	44	32
XXVI	1957	66°30′	94	Rovaniemi	HMT	101	15.6	56	524	15	18	29	36
552	1960	67°25′	180	Sodankylä	EVT	124	15.6	29	284	23	25	31	32
308	1957	69°05′	160	Inari	ClT	260	11.0	(30)	430	14	14	31	29

piece are taken into account, not those in which the decay is more advanced. The location of the square plots has been determined systematically. By taking such counts at first in stands whose seed crop has been known from the seed-trap studies, it has been possible to determine the coefficient which when multiplied by the number of cones per square meter will give the average annual seed crop in seeds per square meter. The coefficient for pine stands in Southern Finland has been found to be 1.65—1.40 and in Northern Finland 1.40—1.00, varying with the degree of latitude. Estimation of seed crop on the basis of cones fallen to the ground naturally cannot take the

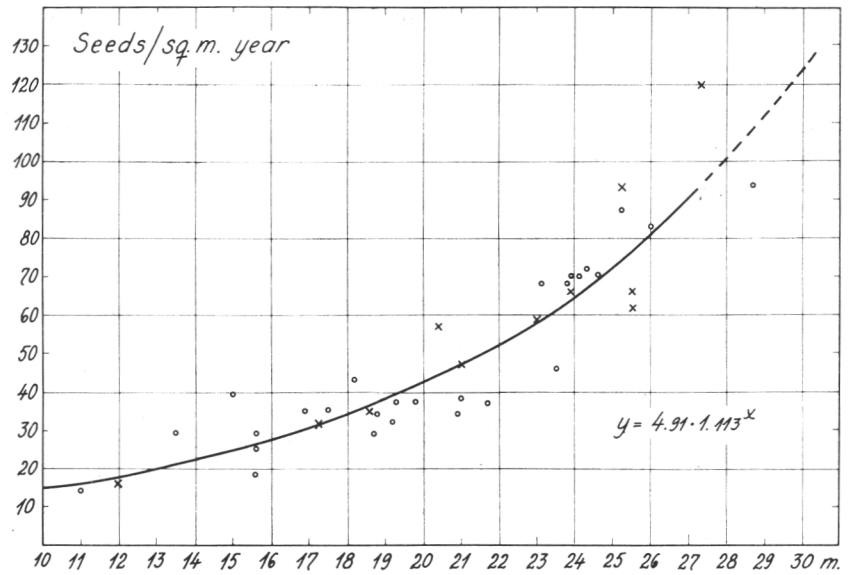


Figure 60. The average annual seed crop of Scotch pine (seeds per sq. m.) in mature, pollination normal stands and the dominant height of the stand at 100 years.

Kuva 60. Männyn keskimääräinen vuotuinen siemensato (kpl/m²) täysi-ikäisissä, pölytysnormaaleissa metsiköissä ja puuston valtapituus 100 vuoden ikäisenä.

place of the studies made with seed traps, but as a quick method it can often be applied to supplement the seed-trap results. In addition to its being quick and low in cost, the method possesses one more important advantage in that the results are not nearly so dependent on the size of the stand as are the results from seed traps, since cones always fall near the mother trees whereas seed is scattered abroad. — The results of these studies are presented in Table 38.

The dependence of the average annual seed crop on fertility of site has been studied graphically by plotting the seed crops of the sample stands against the dominant height of the trees at 100 years. This is done in Figure 60. The regression of seed crop on the dominant height of the stand at 100-years of age has been established on a semi logarithmic scale by fitting a straight line to the measuring results with the method of least squares. The equation of the regression is $y = 4.91 \cdot 1.113^x$. The regression curve reveals that the average seed crop increases progressively as the dominant height of trees rises. Thus on the poor sites of Southern Finland *(Calluna* type, dominant height 19 meters at 100 years) the average seed crop of pine in mature stands is, according to the diagram, 40 seeds per sq. meter, on sites of medium fertility *(Vaccinum* type, dominant height 23 m.) 60 seeds per

sq. meter, and on the more fertile sites (*Myrtillus* and *Oxalis-Myrtillus* types, dominant height 27 m.) 90 seeds per sq. meter. The ratio between seed crops on poor, medium, and good sites is thus approximately 1 : 2 : 3. The natural seed yield of Scotch pine stands on fertile sites is thus much more abundant than that of stands on poor sites. — The type of soil does not seem to have direct bearing on the quantity of the crop. When, for instance, a pine stand growing on moraine has the same dominant height as a stand growing on sand, the seed crops also are about equal. Even a pine stand growing on peat (sample stand 40 at Padasjoki) has an average annual seed crop corresponding to the level indicated by the dominant height of the trees.

It must be emphasized that the results now described are valid only for mature pollination normal stands. Especially important is the condition concerning the area of the stand (over two or three hectares). In smaller stands, especially on fertile sites, the average annual seed crop drops much lower, to about three fourths or even half of what it is in a pollination normal stand. The difference is seen very clearly, for instance, when comparing the results of this investigation to those of Lehto (1956, p. 84—87), for which the measurements have usually been made in small stands and the seed crops accordingly are much smaller.

Further, there is reason to mention that the dependence of the average annual seed crop on site fertility seems to be rather similar to the dependence of the average pollen yield on the site (see p. 22). In fact, this consistency is evidently not only apparent, but, for instance, the abundant seed crops of pine stands on fertile sites are caused to a great extent by the fact that in these stands owing to abundant pollination the dropping of year-old conelets is usually slight and the percentage of aborted ovules low.

The matter is worthy of more detailed examination. The potential seed crop, i. e., the mean annual number of ovules per square meter, is estimated for some sample stands for which adequate data for a sufficient number of years is available. If all the ovules were to develop into full seed, the potential seed crop would equal the actual seed crop. As seen above, this is never the case, since part of the ovules do not develop due to lack of pollination and even part of the fertilized ovules are lost with dropping conelets. In calculating the potential seed crop, the effect of these two phenomena must be eliminated. At present, this can be done only in the material from sample stand XXIII at Tuusula. The calculation gave 126 seeds per sq. meter, or over twice the quantity of the actual annual mean seed crop.

Information on the total number of ovules, in other words, the potential seed crop, can be obtained also by other means.

From the cone samples which have been collected from the ground for estimating mean annual seed crops, the percentage of aborted ovules has also been determined, that is, the percentage of the ovules which have withered

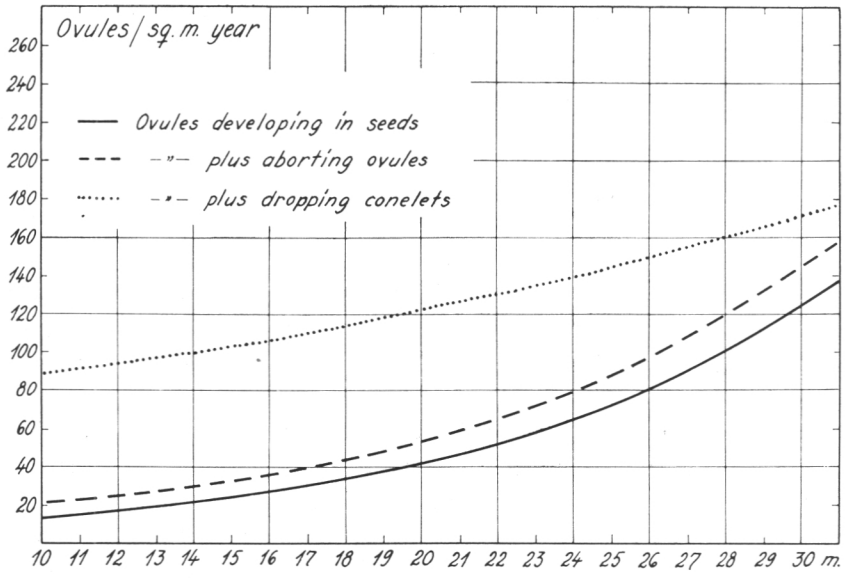


Figure 61. The mean annual seed crop of Scotch pine (continuous line), this added to aborted ovules (dashed line), and this added to the number of ovules in dropping conelets (dotted line) = the mean annual potential crop.
Kuva 61. Männyn keskimääräinen vuotuinen siemensato (täysiviiva), edellinen lisättynä siipien määrällä (katkoviiva) ja tämä lisättynä varisevien pikkukäpyjen siemenaiheiden määrällä (pisteviiva) = keskimääräinen vuotuinen potentiaalinen siemensato.

during the first growing season. This is possible due to the fact that an ovule which develops into a seed leaves a small depression in the scale, whereas an aborted ovule does not. The percentages of aborted ovules thus estimated are seen in Table 38, p. 156, which has been presented earlier. On the basis of these values there has been made, using the method of least squares, a graph which presents the mean ovule crop of two-year-old cones. The curve is seen in Figure 61 as a dashed line above the curve presenting the mean annual seed crop. From this diagram it is seen that on poor sites where the pollination is weak, the relative amount of aborted ovules rises to more than 30 % of the total number of ovules, whereas on the most fertile sites, where the pollination is on the average much more abundant, the aborted ovules make up only about 17 %.

The cone samples collected from the ground do not, however, furnish any information about the frequency of aborted conelets dropping during the first growing season. The most concrete and dependable information in this respect is obtained with the seed traps. Since these measurements have been made during only a few years in the present investigation, the results now

available are only orientative. Therefore, there is not cause here for a detailed examination of the measurements, but only the final results of the calculations is presented. It is seen in Figure 61 as the highest dotted-line diagram. Here the similarity between the calculation made for sample stand XXIII at Tuusula (p. 158) and the diagram now presented can be noted. It has also been possible to make a couple of other similar comparisons.

The dropping conelets thus represent a very considerable loss in seed crop. Especially on poor sites this loss is surprisingly high: on the average, only under 20 % of the potential seed crop develops into seeds (and even then part of them are empty). On fertile sites the loss, due to more abundant pollination, is both in absolute and in relative terms, in particular, noticeably smaller.

At this point it is also important to note that the average total ovule crop on fertile sites is greater than on poor sites, although the difference is smaller in this respect than in the actual seed crops on fertile and poor sites.

The comparison of the potential and actual seed crops of Scotch pine shows in most definite terms that the abundance of pollination is one of the most decisive minimum factors in the development of pine seed crop.

Regional Differences in the Quantity of Seed Crop

On medium and poor sites, which most often form the habitat of Scotch pine stands, the difference between the potential and actual seed crop is great. Consequently, the abundance of pollen in a particular place or area is of great importance to the seed crop in stands not of normal pollination. In areas where pine grows abuntantly (see, e. g., Y. Ilvessalo 1960, Fig. 17), especially if it occurs on the better forest sites as is the case in much of Eastern Finland, for instance, the cone crops of small stands and of trees growing in a mixed stand are on the average noticeably larger than, for instance, in small pine stands in areas where spruce is the dominating tree species (because the dropping of conelets is less frequent), and the average number of seeds per cone is higher. It naturally follows that good seed years in stands not of normal pollination are more frequent in areas where pine is common than in areas where it is less abundant. Examination of the reports on the cone crops sent to the Forest Research Institute each year in fact confirms that in the large pine forest areas surrounding e. g. the lakes Saimaa, Lestijärvi, and Kemijärvi, the pine cone crop has been estimated to be abundant, more often than elsewhere in the country.

The differences possibly occurring in the average annual seed crop of pollination normal pine stands of different geographical regions can be studied

by comparing the results from seed-trap measurements in pollination normal stands in different parts of Scotch pine's range.

The discussion of seed crop in relation to the fertility of site in the preceding section was concerned with both Southern and Northern Finland. An important discovery was made that these two geographical regions can well be considered together (Fig. 60); when the dominant height of pine stands in Southern Finland and Northern Finland are the same, the mean annual seed crops are also of the same order. It is particularly interesting to note that as far north as Pallasjärvi, Kittilä, near the northern limit of Scotch pine's range, the average seed crop has even been slightly greater than on comparably fertile sites in Southern Finland. From this one can conclude that the average annual seed crop of pine as measured in number of seeds is not significantly different between Southern and Northern Finland when the fertility of the stands is comparable. In fact, Renvall (1919, p. 32) noticed already that even at the timber line, pine often had cones in relatively great abundance. — However, since the seed weight in Northern Finland is markedly smaller than in Southern Finland, the seed crop in terms of weight is smaller in Northern Finland under the conditions specified above.

In Northern Finland, however, the forest sites are generally much poorer than those in Southern Finland, chiefly because of short and cool summers. As a result, the seed crop also in terms of number of seeds is in Northern Finland as a whole, when not considering the differences in site fertility, much smaller than in Southern Finland.

Among the seed-crop studies in Scotch pine made in other countries those conducted in the Soviet Union and Poland offer the best means of comparison. As mentioned above, the seed-crop studies and the use of seed traps were in these countries started already at the end of the last century.

The oldest available information concerning pollination normal Scotch pine stands is perhaps that published by Martshenko (1912). It is based on measurements initiated by Orlov in 1901 in the Ruda forest district in the vicinity of the city of Nowaja-Alexandria, Poland (Gouvernement Lublin, lat. 51°25′, 8°23′ west of Pulkova, 147 meters above sea level). The measurement results from this investigation are available for the years 1901—1910. Most interesting from the standpoint of the present investigation are the results from the sample stands in section B 30, where the trees have been 100-year-old pines, density 0.9, and dominant height 30 meters, and the soil composed of sand with little clay. Three box-shaped seed traps were placed in the stand, two of them were one square meter and one was four square meters in area. The average seed crop for the ten years was 115 seeds per square meter. The viability of the seed was about 82 % on the average. In a Southern-Finland pine stand of comparable fertility the average seed crop could be estimated as 125 seeds per square meter (see Fig. 60, p. 157).

Tolsky (1924) studied the Scotch pine seed crop during the period 1911—1917 in Borowoje research forest, which is located between the towns of Samara and Ohrenburg along the railroad from Samara to Taschkent, Soviet Union. His most important results were from four groups of seed traps which were placed in a pure, 90-year-old, extensive pine stand called Buzulusky Bor. The site was gently sloping with sand downs and the crown coverage varied from 35.5 % to 47.2 %. The site was classified III. The most abundant seed crop was recorded in 1912 with 243 seeds per square meter. Tolsky reported that an average seed crop of 240 seeds per square meter was obtained this year in a similar pine stand in Nowaja-Alexandria. Further, it is possible to calculate on the basis of the information published by Tolsky, that the average annual seed crop in the stand was 84 seeds per square meter. In a Southern-Finland pine stand of corresponding fertility (site class III has a dominant height of approximately 22 m. at 100 yrs.), the average annual seed crop would be approximately 52 seeds per square meter.

Measurements were begun in a research station of the Brjanski Forestry Institute in Southern Russia at about the same time that the above series was started. Rasumow (1940) has explained these studies which include the twenty-year period from 1912 to 1931. The work is very remarkable among other things in that the series was not interrupted even by the First World War and the ensuing difficult revolutionary period. The most important measurements have been made in a 100-year-old Scotch pine stand classified as III, most closely corresponding to *Vaccinum* type. The average annual seed crop for the entire twenty-year period was 38.8 seeds per square meter.

At the same time as the aforementioned investigator, Jurkevitsh et al. (1940) published results from Scotch pine seed-crop studies in White Russia. The studies have been made during the period 1927—1936 at the Veljatitshk and Goretski Experimental Stations of the Poland belonging now to the Soviet Union. In this investigation the results from research forests Nos. 3 and 4 attract special attention. Both of them are to be considered as *Calluna-Vaccinium* types and site class III. The latter was a pure Scotch pine stand and the former had a slight mixture of birch. The density in the former was 0.8 and in the latter 0.6. The corresponding numbers of trees per hectare were 210 and 483. The average annual seed crop for stand No. 3 for the ten-year period was 52.4 seeds per square meter and for stand No. 4, 42.4 seeds per square meter.

By comparing the above results obtained by the Russian and Polish scientists in Southern Russia and White Russia with corresponding results from Finland, noticeable similarities in the seed crop become evident.

Thus it would appear that Scotch pine seed crop when expressed in number of seeds is about the same throughout most of the climatic regions from the northern limits of the range to The Steppes of Southern Russia.

The Quality of Pine Seed Crop

Contributing Factors

The quality of a certain lot of seeds, its value in forestry, is made up of a number of factors. The most conspicuous of these is perhaps the occurrence of empty seed. As shown before, the empty seeds of pine are primarily caused by the aborting of embryos; pollination has no direct bearing on the formation of empty seeds. Injuries by insects and severe spring frosts, on the other hand, can markedly increase the quantity of empty seed.

In evaluating the quality of seed, however, numerous other factors must also be noted. Weight, which is often expressed in terms of the weight of 1 000 seeds, is important. Near the limits of the range of Scotch pine both the north and at high elevations, on the other hand, the question of seed ripening is most vital in determining the quality, etc.

In the following paragraphs discussing the quality of pine seed crop, only the frequency of empty seed will be considered, for it has been more thoroughly investigated in the present work than other factors. The author hopes to have an opportunity later to deal with the other factors.

Variation in the Quality of Seed Crop within a Stand

It is perhaps profitable to begin the discussion of the quality of seed crop with an examination of the different parts of the cone. Particularly well suited as the basis for this sort of examination are the cone data collected from numbered trees in sample stand XXIII at Tuusula for many years. Each cone in the material has been studied scale by scale and the results recorded in such a way that the position of each seed in order, for instance, from the base is indicated in the records. A total of approximately 1 200 cones has been studied in this manner.

Let us first consider the location of empty seed in the cone. In Figure 62 are combined the results from the studies of cones collected in 1953—56.

Since the number of ovules can vary greatly in cones, the data has been divided into groups each of which has had the same number of fertile ovules.

The most significant feature shown by the diagram is the approximately horizontal course of the lines. What this indicates is that the empty seeds are somewhat evenly distributed among the scales in the fertile part of the cone. Apparently the tree's own pollen, which is the one of primary causes for empty seed, is distributed rather evenly among the ovules of the strobilus. Theoretically, the empty seed could be expected to be most abundant in the apical part of the cone, because pollination is weakest at the apex of the strobilus, and therefore the number of fertilized archegonia per ovule is smaller here than lower down. In fact, poorly pollinated cones in particular do often exhibit this increase of empty seeds toward the apex of the cone, which also can be observed in the course of several of the broken lines in Figure 62.

A rather general impression among professional foresters seems to be that the empty seed is at its minimum around the center of the fertile part of the cone; this impression, however, is not supported by the findings now presented. An especially common assumption perhaps is that the empty seed is abundant in the most basal part of the fertile region and, for example, that the increase of the proportion of empty seed in particularly thorough seed extractions mainly stems from the more obstinate opening of these basal scales. Such evidently is not the case. The primary reason for the relatively greater yield of empty seed in repeated extracting is the fact that empty seed is incompletely developed not only in respect to the contents of the seed but also to the tissues involved in seed extraction and dispersal, thus making empty seed usually less easily extracted than full seed.

The variation of seed quality in different crown parts is of special interest. It has considerable practical significance, and when explained it sheds light on the quality characteristics of great seed lots. The question has been considered together with the studies on the occurrence of aborted ovules in different parts of the crown and the results appear in the earlier-presented Table 34 on page 145.

The empty seed percentage is seen in the table to be much lower in the cones of the upper third of the crown than in those of the lower crown parts the differences being highly significant. Apparently the probability of self-pollination in the peak is less due to the scarcity of male strobili there in comparison to the lower crown where the female strobili are often entirely surrounded by the male strobili. In addition to this »distance barrier», there seem to be other factors having similar influence. The flowering of a tree usually begins in the peak and progresses downward. The differences in time are often only a matter of a few hours, but frequently they can also be longer, ranging from one to two days. Since female flowering starts slightly earlier

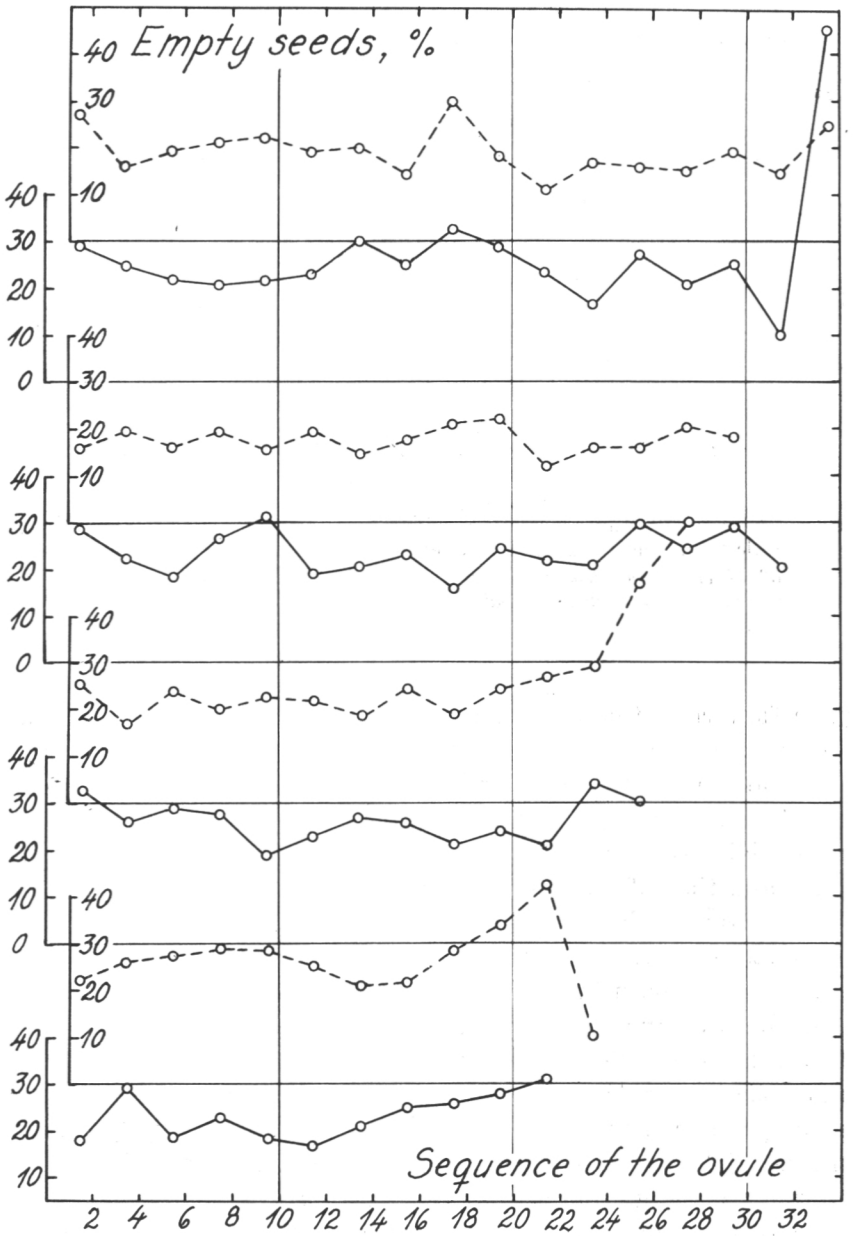


Figure 62. Distribution of empty seeds in different parts of the cone (base of the cone to the left, apex to the right). Sample stand XXIII, Tuusula. Samples collected in 1953—1956. Total of 1 200 cones.

Kuva 62. Tyhjien siementen jakaantuminen kävyn eri osiin (vasemmalla kävyn tyvi, oikealla kärki). Koeala XXIII Tuusula. Näytteet otettu vuosina 1953—1956. Yhteensä 1 200 käpyä.

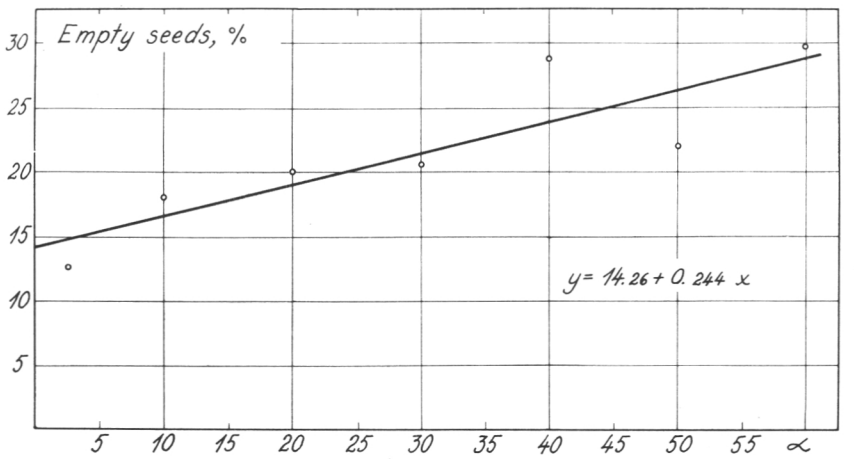


Figure 63. The empty seed percentage in seed samples and the abundance of male flowers in different parts of the crown; α = the percentage of shoots with male flowers multiplied by the average length of male flower scars.

Kuva 63. Siemennäytteiden tyhjäsadannes ja hedekukkien runsaus latvuksen eri osissa; α = hedekasvainten sadannes · hedeosan keskimääräinen pituus.

than male flowering, this »time barrier» can, nevertheless, be of great importance in some cases. — Further, the quantities of foreign pollen carried to the peak are more abundant, and the lower the branches in question the smaller is the share of foreign pollen, because of the filtering effect of the crowns of neighboring trees, and the greater is the proportion of the tree's own pollen and that of related trees growing nearby.

Supplementary to the earlier described studies concerned with the effects of self-pollination on the occurrence of empty seed are the studies in which shoot samples have been taken from the vicinity of the studied cones. Each sample has been composed of approximately 20 cones and 200 shoots. The shoots have been examined to determine the percentage containing male flowers and the average length of the clusters of male storbili. By multiplying the percentage of shoots with male flowers by the average length of the clusters, an index (α) is obtained which illustrates the abundance of male flowering. Figure 63 is a graphical presentation of the regression of the empty seed percentage of cones on the abundance of male strobili in the nearby shoots, the correlation coefficient being 0.930 (highly significant). From this diagram, too, the close interrelationship of the abundance of the trees own pollen and the empty seed percentage appears.

The differences in the quality of seed produced in different crown parts have been observed also before. Thus, A c a t a y (1938) noticed in his studies, conducted in the vicinity of Tharandt, Germany, that in Scotch pine

Table 39. The percentage of empty seeds in different tree individuals of the same stand.

Taulukko 39. Tyhjien siementen sadannes saman metsikön eri puuyksilöissä.

Flowering year *Kukkimisvuosi*	Tree No. *Puun n:o*										Average *Keskimäärin*
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
	Empty seeds, % of all seeds *Tyhjiä siemeniä, % kaikista siemenistä*										
Sample stand XXIII, Tuusula — *Koeala XXIII, Tuusula*											
1953	17	32	33	24	17	23	·	·	·	·	24
1954	35	24	29	27	47	32	15	18	40	32	30
1955	10	20	14	17	43	9	14	15	43	19	20
1957	16	18	22	20	27	21	27	22	39	12	22
1958	45	15	24	17	13	37	37	24	52	26	29
Average *Keskimäärin*	25	22	24	21	29	24	23	20	44	22	25
Sample stand XXVII, Rovaniemi — *Koeala XXVII, Rovaniemi*											
1953	61	15	58	18	73	·	·	·	·	·	45
1954	54	·	·	19	45	·	·	·	·	·	39
1955	49	9	28	12	7	·	·	·	·	·	21
1956	47	14	42	10	21	36	43	12	17	18	26
1957	22	53	56	24	24	66	26	·	29	21	36
1958	46	8	27	9	17	41	6	14	9	7	18
Average *Keskimäärin*	47	20	42	15	31	48	25	13	18	15	31

the empty seed percentage increased toward the lower crown parts and that it was higher on the northern side than on the southern side of the crown.

As a consequence of the larger size of the cones in the top third of the crown in comparison to those lower down and the less frequent occurrence of empty seed in these cones, the empty seed percentage in large cones generally is lower than in smaller cones (the negative correlation between the size of the cones and the empty seed percentage has been noted before e. g. by Eliason 1940, Squillace 1957, and Simak 1960).

There is also another apparent reason for the relatively smaller quantity of empty seed in large cones as compared to small ones. Particularly when pollination is poor or medium, the dropping of larger cones in the conelet stage as a result of insufficient pollination occurs more readily, as indicated earlier. Consequently, the remaining large cones, on the average, are more abundantly pollinated than the remaining small cones. For a constant embryo mortality the empty seed percentage, in turn, is lower the more abundant the pollination.

Because of smaller size, and more frequent self- and sib-fertilization in the cones of the lower branches, the absolute amount of full seed contained by them is only about one half to two thirds of that in the cones in the upper third of the crown. For instance, in seed collection the cones of the lower and middle crown yield much less seed than the cones of the upper crown.

The differences in the quality of seed crop in different trees are illustrated by Table 39. The trees are the same individuals met in the earlier discussions on the number of fertile scales and aborted ovule percentages (pp. 105 and 149). The variations in empty seed percentage among the trees of a single stand is seen to be considerable even during the same year. For example, in 1955 the empty seed percentages of trees Nos. I and V in sample stand XXIII were 10 % and 43 % respectively; numerous similar examples could easily be pointed out. The empty seed percentage of a single tree can also vary considerably from year to year, and the variations in the different trees of the same stand do not always necessarily follow the same pattern.

This very distinct variation in the percentage of empty seed between trees, and between years even in the same tree, is apparently a result of several factors: the wide scale in the abundance of male flowering in different trees, which is known to be even wider in Northern Finland than in Southern Finland; the uneven distribution of the sources of pollen within a stand (see Figures 3—5, for example); the filtering effect of the crowns of the tree itself and of neighboring trees, as it depends on the changing wind relations; and in general the climatic factors during the flowering period, especially the winds. The variation in the abundance of male flowering in different years can be ascribed partly to phenotype and partly, more readily, to modifications. The extent to which the variation in the empty seed percentage is caused by differences related to inherent factors other than a different tendency for male flowering cannot be evaluated, because the possible influence of the other factors seems, excluding several exceptional trees, to be hidden by the differences in male flowering.

Variation in the Quality of Seed Crop between Stands

The material collected in the present investigation provides an opportunity to examine the relations between the quality of the seed crop of a stand and the fertility of site. The information gained from the results of seed-trap studies (as presented on p. 154) can help clarify these relations. In these studies the empty seed percentage has varied from 10 % to 18 %. No distinct differences on different sites can be observed. Theoretically, the empty seed percentage could be expected to be higher in pine stands on poor sites

than on fertile sites because the pollination on poor sites is, on the average, less abundant and therefore there are fewer fertilized archegonia per ovule. As seen from Figure 54, page 134, a stand with a dominant height of 19 meters at 100 years (mean annual pollen catch approx. 140 grains per sq. mm.) could be expected to have about 14 % empty seed and a stand with a dominant height of 25 meters (mean annual pollen catch of 320 grains per sq. mm.) about 13 % empty seed. The expected values differ only by 1 % and it is therefore easily hidden by other factors.

The average empty seed percentage in the sample stands has been 13.7 % (Table 31, p. 133) and the deviations from the average have been only ± 4 %. Here, as in numerous earlier investigations, it has thus become apparent that the quality of Scotch pine seed crop is characterized by conspicuous uniformity. This uniformity in quality is above all the result of the characteristic of pine whereby the nonpollinated ovules do not develop into empty seed as they do in many other conifers, but remain simply as aborted ovules. One more important reason for the uniformity in quality is the dropping of poorly-pollinated conelets, because the quantity of empty seed in insufficiently pollinated cones would be the one deviating most from the average.

The difference between the average empty seed percentages of Scotch pine and Norway spruce, for example, is in fact not so great as one would expect at first glance. According to Heikinheimo (1937, p. 67), the empty seed percentage in the seed crop of Norway spruce in Southern Finland is, on the average, approximately 45 % (cf. also Schmidt 1930, p. 95: »Bei Kiefer . . . stets 20—30 % Hohlkorn im Durchschnitt erhalten. . . . Bei Fichte schwankte das Hohlkornprozent viel stärker. Es betrug im Durchschnitt 50 %, konnte aber bis zu 10 % herunter und bis zu 70 % herauf gefunden werden.») Since some 25 % of the ovules of Scotch pine in Southern Finland abort in stands growing on average sites for Scotch pine (cf. Figure 61, p. 159, dominant height 23 m.) and on the average about 10 % of all (including nonpollinated) ovules (14 × 75 = 10 %) will develop into empty seed, their sum, 35 corresponds to the empty seed percentages of Norway spruce, and does not differ appreciably from the empty seed percentages in pollination normal spruce stands, which apparently are smaller than the average percentages for spruce mentioned above.

Since this investigation has been concentrated primarily on fully stocked Scotch pine stands (under sound silvicultural treatment), it does not give a comprehensive picture of the variation of seed crop quality due to the density of the stand. This question is particularly important in natural reproduction by e. g. the seed-tree method. Bärring (1956) is probably the first to publish results indicating that, at least for certain years, the empty seed percentages of Scotch pine in a seed-tree or shelter-tree stand are higher than

in a closed stand. The same result has been obtained in the present investigation. The extent to which they differ varies from year to year depending on the type of flowering during each year.

Regional Differences in the Quality of Seed Crop

The following discussion will be concerned with the possible differences in the empty seed percentage of the Scotch pine seed crop in different geographical regions in only the pollination normal stands.

The same data that was used in the foregoing in connection with the quantity of seed crop are suited for the examination of regional differences in the empty seed percentage.

The percentages of empty seed in the sample stands of Northern Finland, because of their close agreement with the results from Southern Finland, were combined in a joint analysis of all the sample stands.

Information from regions to the south of Finland is provided by the investigations carried out by the earlier mentioned Soviet scientists.

In the large pollination normal pine stand of the forest district of Ruda (see p. 161) studied by Martshenko (1912), the average empty seed percentage in the seed crop between 1901 and 1910 was 18 %. Tolsky (1924, p. 156) states:» Was das Keimprozent aller frisch gesammelten Samen anbelangt, so ist dasselbe im allgemeinen sehr ansehnlich: höher als 90, nicht selten 100.» Rasumow (1940, p. 97, Table 23) has obtained values even under 10 % (5.6 % to 9.0 %) by applying the sample tree method.

Best suited for comparison with the results of the present investigation are those by Jurkevitsh (1940, p. 69, Table 17) based on measurements in White Russia. Apparently the empty seed percentage is the difference between the »absolute» and the »technical» viability. In sample stands Nos. 3 and 4 (see also p. 162) these differences were 14.9 % and 15.8 % respectively.

These Soviet investigations suggest that the average empty seed percentage in the seed crop of pure, extensive Scotch pine stands in Eastern Europe would be slightly smaller than in corresponding pine stands in Southern Finland. However, the grounds for accurate comparison are so indefinite because of the lack of information on the details, and the differences are so slight, that they can hardly be considered significant even though the results might suggest the existence of real differences. — It should also be recalled that the general estimate by Schmidt quoted on page 169 gives the average empty seed percentage for German pine stands as 20—30 %.

As seen before, the value of empty seed percentage in pollination normal pine stands depends above all on the abundance of pollination, the capacity of the pollen chamber, the number of archegonia in the ovules, and the lethal load of the population being studied. Later investigations will perhaps reveal more exactly any differences existing between Eastern European pine races, especially those in the southern parts of Russia, and the Scotch pine of Finland.

Discussion of the Results

The flowering and seed crop have, as is known, two somewhat different functions: to maintain evolution of the species, in other words, to secure the existence of the species over long periods of time, and to propagate the species, that is, to secure the existence of the species under the present conditions. In attempting to create an image of Scotch pine as a genetic system and to study its features, the former evolutional function is undoubtedly predominant. The complicated mechanism of sexual reproduction would not be necessary merely for the propagation of the species; for that purpose there exists a much simpler means, vegetative propagation. However, as pine, for example, has evolved and these two functions have been mostly combined into the same phenomenon, even the latter, viz., the propagation of the species, cannot be without significance to the whole. Thus, in the following both of the functions will be given attention.

From the evolutionary standpoint, the efficiency of a genetic system should apparently be evaluated primarily according to its ability to fulfill its main function, the churning of the existing gene pool. For this purpose, both self-fertilization and for the most part sib-fertilization are inefficient, and therefore most genetic systems have factors limiting these.

Probably the most characteristic feature of the genetic system of Scotch pine (and apparently of many other coniferous trees) is the lack of barriers to self-fertilization, regardless of which the proportion of self-fertilized seed in all viable seed remains rather small. For instance, in pollination normal Scotch pine stands approx. 26 % of pollination consists of the tree's own pollen, but nevertheless only about 7 % of all filled seed results from self-fertilization. This is made possible by the multi-archegonia system and the polyzygotic polyembryony which allow a rather high embryo mortality without noticeably reducing the birth-rate (the percentage of full seed).

The multi-archegonia system and the consequent polyzygotic polyembryony are thus of fundamental importance. They cannot be regarded as some sort of relic from earlier stages of phylogenetic development which accordingly would have only historical interest. Even the fact that the average number of archegonia per ovule in the pollination normal stands studied

has been close to two, which is the optimum for the efficiency of the system in the environment where the data has been collected, points to the importance of the functions at the very present. The same probably is true of monozygotic polyembryony, although its role has remained problematic both in this as well as in many earlier investigations; the function of the mechanism seems to be to bring more quickly the competition between polyzygotic embryos to conclusion.

Because of the special characteristics of the genetic system now under consideration, the embryo mortality frequency in particular and the empty seed percentage to some extent give indications of the population genetic structure of the species, a situation which is not found in most of the angiosperms, in which the withering of an ovule usually is simply the outcome of lack of pollination and therefore also lack of fertilization (e. g., birch).

The number of archegonia and the capacity of the pollen chamber, that is, the number of pollen grains for which there is room in the pollen chamber, have closely corresponded in the investigated material. It will be interesting to see to what extent this relation holds true with other *Pinus* species and possibly with other coniferous genera.

The development of the seed over two growing seasons particularly characteristic of pines also arouses interest. What is its genetic and physiological interpretation? Present knowledge is evidently so insufficient that it seems of little use to attempt to answer this question. We can note, however, that the withering of nonpollinated ovules during the early stages of development and the dropping of poorly-pollinated conelets appears to be most effective in a system in which the development of seed requires two summers. Whether the savings in material thus achieved represent any selection pressure is difficult to evaluate. The saving in question is in any case a rather slight one. However, the genetic selection possibly related to the dropping of conelets might be of more importance. Since in poorly-pollinated female strobili, which subsequently are shed during the first growing season, a relatively great number of ovules have received only one pollen grain, the multiarchegonia system has not had a chance to function. In other words, if the poorly-pollinated conelets did not drop, the share of full seed arising from self-fertilization would be considerably higher than what it now has been.

Pollination proper appears as the component of the genetic system in pine which differs least from the corresponding component in wind-pollinated angiosperms.

The efficiency of wind pollination is greatly dependent on the degree to which the wind actually snatches up the pollen. When this requirement is met sufficiently, as is the case with the dominant trees of a stand, the wind apparently is a very efficient pollen carrier. In the present investigation it has been observed, for instance, that in pollination normal pine stands an

essential part of the pollen received by individual trees has arrived from a distance of over fifty meters and a considerable part has been carried by the wind for several kilometers. In wind pollination, pollen carried over extensive areas will beyond doubt be effectively mixed, and accordingly the basic evolutionary requirements become fulfilled. It has also appeared in the investigation that, chiefly because of the rapidity of wind pollination, poor weather conditions (rains) affect surprisingly little the success of the wind pollination. In this respect insect pollination, requiring a longer period, is apparently inferior. It should be emphasized that the development from gymnosperms to angiosperms has hardly denoted a general increase in the efficiency of pollination. It has been seen that the female strobilus of Scotch pine, for example, is a very efficient pollen-receiving organ, and in that respect it is scarcely generally surpassed by the angiosperms. Pine and birch provide an interesting comparison in this respect. In the present investigation it has been seen that in pollination normal pine stands approximately 25 % of ovules do not develop due to a lack of pollination, whereas in birch stands the corresponding figure, according to earlier investigations (Sarvas 1952), is as high as 40 %.

The great quantity of pollen necessary for wind pollination is probably its most outstanding drawback. In this investigation it has been found that the average annual pollen crop of pollination normal stands on fertile sites can be as much as 35 kilograms per hectare, or 190 pollen grains per square millimeter. And yet, in spite of this enormous amount of pollen, the efficiency of pollination remains indisputably the minimum factor in the success of flowering. Notwithstanding the apparently extravagant pollen crops, an average of one fourth of the ovules in pollination normal Scotch pine stands are left without pollen, not even to mention smaller stands and scattered trees in a mixed stand.

The close dependence of the average pollen crop on the fertility of the site suggests that the nutrient balance is a primary factor limiting the pollen crop. It is possible that in regions with a climate more favorable than that of Finland, the nutrient balance is so much better as to support even greater pollen production than that recorded in this investigation. However, if pollen crops exceed the level achieved on the most fertile sites of Southern Finland, the percentage of non-pollinated ovules is only gradually reduced (cf. Fig. 47, p. 113).

In the present investigation, in accordance with some of the earlier investigations, the most important reason behind the formation of empty seed in Scotch pine has proved to be embryos factor mortality. Because the empty seed percentage for time varies commonly even in pollination normal pine stands, where it is at its minimum from 10 to 20 %, this is a clear indication of the abundance of lethally defective genes. In this investigation it has become

evident, however, that embryo mortality is nearly always noticeable higher than the empty seed percentage. This signifies that the quantity of lethally defective genes is to be estimated as being even greater than what would be assumed on the basis of the quantity of empty seed. As a genetic system Scotch pine is thus in this respect analogous to the crossbreed animals and plants which have been submitted to detailed study.

Although certain comparisons between the genetic systems of Scotch pine and of angiosperms have been made in the foregoing discussion, it is apparent that the grounds for such a comparison are mostly lacking, as the systems are in a sense incommensurable. The genetic systems of Scotch pine and apparently of a number of other coniferous groups are highly specialized and efficient units in their present environments. This in part explains the firmness with which the conifers have established themselves and their ability to compete with other vegetation in the northern hemisphere, especially in the cool climatic zone.

As genetic systems, Scotch pine and the conifers in general are less well known than many angiosperm groups. Although several features of this system have been considered orientatively in this investigation, the multitude of new details makes one suspect that more, and maybe even the most essential, is yet to be seen.

Practical Applications

It is not the purpose here to discuss all the questions encountered in practical forestry for which the findings of this investigation possibly can be of help. However, there is reason to consider several of the most important ones. They can be divided into three main groups: the natural regeneration of forest, the artificial regeneration of forest, and forest-tree breeding.

Of the many problems in natural reproduction, this investigation can, of course, bring further light only to the problem of seeding regeneration areas. It has been possible to supply information on the quantity and quality of pine seed crop and its interrelationship with flowering and environment.

A fact worth noting is the great variation in seed crop on different sites: in Scotch pine stands on poor sites the mean annual seed crop is only about one third of the crop on fertile sites.

In the study of the quality of seed crop special attention has been focused on the effect of self-fertilization. The results indicate that in pollination normal stands, approx. 7 % of the full seed has originated from self-fertilization. In more open mature pine stands, in seed-tree stands, and in mixed stands, the share of self-fertilized full seed may rise to about 10—20 % of the total full seed crop. The self-fertilized progeny of Scotch pine are commonly known to be physiologically inferior and to be poorly formed in general from forestry standpoints. Thus the question is raised as to the importance of such a recognizable quantity of self-fertilized full seed in the natural reproduction of forests; should, for instance, the usefulness of the seed-tree method in the natural regeneration of Scotch pine be newly evaluated.

As the self-fertilized seedlings lack vitality, most of them are apparently eliminated before the stand has completely closed. D e n g l e r' s (1939) findings definitely bear out this assumption. The principal negative effect of self-fertilization would then be in that the effective seeding of regeneration areas is considerably smaller than that indicated by the amount of full seed. The percentage of self-fertilized seedlings among the dominating seedlings apparently is so low in even the most unfavorable cases that it has no practical significance in lowering the quantity or quality of the produced stand. This has been evident also in the experiments with the progenies representing different amounts of self-fertilization.

Special note should be taken of the fact that although the self-fertilized seedlings are physiologically weak, racially they are not inferior. Self-fertilization brings with it no new genes, neither good nor bad, but on the contrary, the union of lethal genes into homozygotic allels and the consequent embryo mortality already in the seed-producing stage eliminates a great number of lethally defective genes. In fact, self-fertilization in a sense purifies the race of its lethal load. The lack of vigor in self-fertilized seedlings has a similar effect; it apparently eliminates a great deal of the semi-lethal and some of the less fatal defective genes. The few self-fertilized seedlings which possibly remain alive and develop into mature trees of good quality can, on the average, be considered racially more valuable than their cross-fertilized neighbors.

Of the different phases in the artificial regeneration of forest, the present investigation can provide information mostly on the questions arising in planning and organizing the collection of seed.

The findings of the investigation indicate that those regions in Finland where pine is the dominating tree species, and where it occurs not only on medium and poor forest sites but also on fertile sites in abundance, are superior areas for seed collection because of the greater quantity and better quality of seed produced. Attention has to be focused on these areas in planning seed collection on a national level. Within such regions the pine stands on fertile sites have the greatest seed crops and superior seed quality. Of the different types of stands, pure pine stands are to be preferred to mixed stands. However, care must be taken to prevent overemphasis on pure pine stands, which could often lead the seed collector to poor forest sites, since pure pine stands are most readily found on such sites. Of the pine stands receiving different treatments, the mature stands treated with low thinnings are rated first; when such a stand is cut to a seed-tree position or clear cut, the cut trees provide an excellent source of seed. The seed trees are to be regarded as a slightly poorer source of seed, and more or less isolated pine individuals growing in a mixed stand are the least desirable. When no choice exists, the seed-tree stands and the pine in a mixed stand, however, provide a satisfactory object for seed collection.

In collecting and grading seed, the empty seed should receive more attention than it has thus far been given. Especially with Scotch pine the empty seed percentage is a good index of seed quality; from it the frequency of genetically severly defective full seed can be approximately estimated. The processing of seed should be so planned that the empty seed percentage is determined before the elimination of the empty seeds.

As already brought out in the presentation of results, the genetically more or less severely defective full seed should be estimated as comprising 11 % of all full seed, even under the best conditions for cross-fertilization. In seed-tree stands and mixed stands the self-fertilized full seed occupies a

greater share of the total (approximately 10—20 %). Because the seedlings originating from such seed are usually physiologically weak, there ought to be culled in nursery sorting at least this percentage of the seedlings. Note, for instance, at this phase it is good to know the original empty seed percentage in order to estimate the appropriate cull per cent.

The importance of adequate nursery sorting has been proved in cultivation experiments which have been carried out with seedlings sorted into different classes in the nursery (see, e. g., Heikinheimo 1949, p. 39). It is an established fact that the seedlings classified among the least vigorous in the nursery often remain inferior over decades in comparison to the seedlings placed in the vigorous classes. It is entirely conceivable that the long-lasting and considerable effectiveness of sorting seedlings stems from the concentration of genetically severely defective seedlings in that class of least-vigorous seedlings. This is also suggested by the lack of uniformity in the results of the mentioned experiments: in some experiments the sorting has had a very conspicuous effect, whereas in others only slight. We can suppose that in the former case the experiment has been conducted with seedlings with a very high load of defective genes and the latter ones with seedlings including only few severely defective individuals.

In forest-tree breeding work, self-fertilization in pine and its consequences deserve special attention.

This question has perhaps received the major emphasis in planning the composition of a seed orchard. Self-fertilization has usually been considered a negative phenomenon in the formation of a seed orchard seed crop. The poor physiological condition of the self-fertilized seedlings is the primary argument. The share of self-fertilization can apparently be reduced by taking care to use a great number of clones and by distributing them efficiently. The most essential part of the self-fertilizing pollen, however, originates from the mother tree itself, and this part, in the light of present knowledge is difficult to reduce without effecting a simultaneous reduction in female flowering; if male flowering could be limited, it could hardly be done without endangering the total pollen crop of the seed orchard. Current information suggests that a certain, not insignificant part of the fertilizations will be self-fertilizations. This in turn results in a rather high proportion of empty seed in the seed crop, and in using the seed, the sorting of seedlings in the nursery must be rather heavy.

Referring to the negative effect of self-fertilization, the inclusion of exceptionally »self-fertile» pine clones in the seed orchard has been considered unfavorable. The lack of sufficient information on the question at the present prevents one from taking a firm stand on the matter. Self-fertility, in fact, is generally simply an indication of the small lethal load of the individual. It could even be supposed that, on the average, exceptional self-

fertility indicates something even more important. It is possible that such trees in many cases have originated through self-fertilization (or sib-fertilization) and as such represent, on the average, a higher degree of homozygosis than »self-sterile» trees, on the average. Although the increased homozygosis resulting from self-fertilization usually leads to poor condition of seedlings because of the union of defective genes into homozygotic allels, self-fertilization can, of course, in exceptional cases yield also vigorous tree individuals, even such as compare with phenotypic plus trees. Such »self-fertile» plus trees would perhaps be very valuable genetically, because their good reaction norm in most cases would supposedly be based on a more homozygotic genotype having considerably fewer defective genes than Scotch pine normally has. In seed orchards such trees could well be very good pollen sources, although poor as mother trees. If this latter negative feature were to prove significant, the situation could be avoided by not collecting cones from such clones.

As regards forest tree breeding, however, it is perhaps most significant that the high embryo factor mortality verified in the present investigation is an indication of the extreme strain to Scotch pine, as apparently the most cross-breed plants and animals, stemming from defective genes of varying degrees. The findings of the present investigation lend strong support the concept earlier set forth by Gustafsson (1952) that this is one of the fundamental facts which must be of characteristic importance to the entire forest tree breeding work.

Summary of the main Results

Introduction

The goal of the investigations has been to discover the factors on which the quantity and quality of Scotch pine seed crop depend. Special attention has been devoted to the importance of the abundance of pollination.

Male Flowering

The most dependable information on the abundance of male flowering and the pollen crop in different types of stands has been obtained from determinations of falling male flower residue by means of funnel-shaped traps (Fig. 6) made from sheets of galvanized iron. The results of these studies are most clearly demonstrated in Figure 7. It is seen that the pollen crop of pine stands is closely dependent on fertility of site; on fertile sites it is approximately four times the yield on poor sites. The absolute quantities on poor sites (e. g., *Calluna* type) reach a value of about 9 kilograms per hectare and on fertile sites (for instance, *Myrtillus* type) about 35 kilograms per hectare. In terms of the number of pollen grains, these quantities are approximately 50 and 190 grains per square millimeter per year, respectively.

The annual and daily course of male flowering has been studied with a registering meter developed by the author in connection with earlier studies. It has been demonstrated that the pollination of Scotch pine (and apparently of many other anemophilous trees) is surprisingly independent of the weather occurring during the flowering period, for instance, rains. The main reason is apparently the rapidity of pollination. In the spring the male flowering usually does not commence until the weather is warm and dry, and once it has begun, the essential part of it takes place in a very short time, within one day in the best instances. Perhaps the most serious negative climatic factor is the rather constant wind direction which has been characteristic of most of the flowerings studied in detail (cf. Figure 13, p. 37). The lack of

shift in wind direction results in a more or less one-sided pollination of the ovules in the female strobilus. Even when the pollen crop has been at its best, a considerable part of the ovules on the leeward side of the female strobilus have been left without pollen due to the constancy of wind direction.

The quantity of pollen carried to and received by the ovules has been measured in terms of pollen catch, by which is meant the number of pollen grains adhering within a certain period of time to the surface of a petrolatum-coated globe with a 30-millimeter diameter, the number being expressed per square millimeter of the great circle of the sphere. The effective pollen catch refers to the catch during the period of receptiveness of female strobili and the total pollen catch to the catch over the entire period of male flowering.

The results of pollen catch measurements made in the sample stands are compiled in Table 11, p. 48. It has turned out that the pollen catch varies greatly within a stand. The primary reason for this is the irregular distribution of pollen sources, that is, trees with abundant flowering.

Pollination

In the present investigation pollination refers to the adhering of pollen grains to the lip and tube of the micropyle of the ovules in the female strobilus. Pollination is thus a synthesis of female and male flowering.

In studying the mechanism of pollination in Scotch pine it has appeared that the pollen carried into the female strobilus and adhered to the micropyle are fully protected from rain; rain cannot penetrate the fissures between the ovulate scales since they are too narrow and surface tension, accordingly, too great.

The functioning of the pollination drop has been observed and it has been interpreted as a phenomenon comparable to guttation. The drop appears to function during several nights in the same ovule regardless of there being pollen already carried to the tip of the nucellus.

The viability of pollen carried to the pollen chambers has been seen to be especially high. On the average it has been about 96 %. No difference has been observed in the germination of pollen grains in the pollen chamber with the germination pore towards the nucellus or away from it.

The study of the quantity of pollen received by ovules has revealed that the variation is very great and it deviates essentially from random, in other words, does not follow the Poisson distribution. On the other hand, a very marked similarity has been noted in the distribution of pollen among ovules and on the pollen meters used in the measurements.

In investigating the details of pollen distribution, its dependence on the wind relations of the flowering period has been demonstrated: there is a marked concentration of pollen on the windward side of the female strobilus with a corresponding deficiency on the leeward side. Further, it has been recorded that the equator zone of the female strobilus is most abundantly pollinated and the upper pole most poorly.

The quantities of pollen in pollen chambers after the flowering have, on the average, been considerably smaller than during the flowering at the mouth of the ovule. The reason is found in the limited capacity of the pollen chamber and not, for instance, in deficient functioning of the pollination drop. The pollen chambers with room for one pollen grain only at the most have been seen to make up about 18 % of all the ovules, the pollen chambers with room for two pollen grains about 54%, the chambers for three grains 19 %, for four grains 6 %, and for five grains 1 %. Consequently, the distribution of pollen among pollen chambers differs greatly from the distribution of pollen among ovules. Once the volume of the pollen chambers had been determined, it was possible to derive the distribution of pollen among pollen chambers from the pollen distribution on the globe meters (Fig. 29, p. 79).

Archegonia and Fertilization

The number of archegonia in the ovules of the Scotch pine stands studied in this investigation has been found to be smaller than the values given in earlier literature on the subject. On the average, there have been 2.1 archegonia per ovule.

The examination of ovules fixed immediately after fertilization has shown the number of fertilized archegonia to be only slightly smaller (about 2 % on the average) than the maximum number of possible fertilizations calculated on the basis of the effective pollen catch and the distribution of pollen. This has been interpreted as indicating the completeness with which the reproduction phenomena have taken place in the pollination-fertilization phase. The pollen grains have not only been very viable, but with great regularity they have developed sperm nuclei capable of fertilizing and the sperm nuclei are carried with great accuracy to the eggs by the pollen tube. The eggs also have generally been fertile, and what is important, no genetic barriers have significantly prevented fertilization, although self-pollination in the investigated material has been frequent.

In the study of embryo development attention has been drawn to the competition among embryos arising when several archegonia in an ovule are

fertilized and several polyzygotic embryos produced. The competition is often decided by genetic factors; for instance, the union of semilethal and defective genes into homozygotic alleles upon fertilization may mean the defeat of the embryo in the competition in the embryo cavity. This competition thus has the nature of genetic selection.

The role of monozygotic polyembryony has in this investigation as well as in earlier ones remained problematical. A working hypothesis has been presented according to which the competition among polyzygotic embryos is decided sooner through the effect of monozygotic polyembryony.

Deficient Ovules

Typical of the regular development of a Scotch pine female strobilus is the lack of normal ovules at the base of certain ovulate scales. At the base of the lowest scales there is nothing even resembling an ovule. Only about one fourth of the ovulate scales are fertile and the remaining three fourths sterile. The latter are at the base and the apex of the cone, the greater concentration being found at the base; at the apex there are only about 2—4 sterile scales. The ovules at the base of sterile ovulate scales wither in about a month from flowering, but the wings are formed normally, especially on the scales near the fertile zone of the cone.

Nonpollinated Ovules

In accordance with several earlier investigations it has appeared that the ovules whose pollen chambers are left without pollen gradually collapse, mostly during the first growing season. The relation between the percentage of collapsing ovules and the effective pollen catch bas heen established. At the same time it has been seen that the lack of pollination is practically the only reason for the collapse of ovules during the first growing season.

These discoveries have provided a method of estimating effective catch from the aborted ovule percentage.

Insufficient pollination does not result only in the aborting of a number of ovules, but when the female strobilus as a whole is poorly pollinated, it deteriorates and in most instances drops during the first growing season or at the beginning of the second without continuing its development during the second growing season.

In Scotch pine about 20 collapsing ovules appear to be the limit which, when exceeded, results in the dropping of the conelet. In small female strobili

(where there are only a few fertile scales) this limit is slightly lower, about 18, and in large cones slightly higher, about 22. However, the limit is more absolute than relative. Due to this fact, poorly-pollinated large conelets drop more redily than small conelets with corresponding pollination. Conversely, this signifies that of the remaining cones large cones on the average are better pollinated than small cones. This in turn explains why the cone crop of poor pollen years is generally composed of smaller cones than the crop of good pollen years.

The dependency of the percentage of dropping conelets on the effective pollen catch has been determined.

It has also turned out that the dropping of poorly-pollinated conelets is an apparently common phenomenon in the genus *Pinus*. In detail it has been studied, for instance, in *Pinus Peuce* and *Pinus cembra*.

Self-Fertilization

The possibility of self-pollination is evident in pine. Although the female strobili, on the average, are located higher in the crown than the male strobili, there is usually a large region in the crown where both are abundant. It is true that the female flowering often begins slightly earlier than the male flowering, but the difference on the average is so small, usually ranging from one half to one day, that it is not sufficient to effectively prevent self-pollination.

And in general, there has not been found in the material any other mechanisms in Scotch pine preventing self-fertilization or even functioning effectively in favor of cross-fertilization.

In studying the consequences of self-fertilization, empty seed percentage and embryo mortality have received attention. By embryo mortality is meant in this investigation the dying of embryos from their own inability to develop. This takes place in both ovules with only one polyzygotic embryo and with several of them. In the latter case the competition between a vigorous and a weak embryo may hasten the dying of the weak one, but in principle this is included in embryo mortality as here defined. In this investigation the high embryo mortality resulting from self-fertilization has been ascribed, in accordance with several earlier investigations, to the union of lethally defective genes into homozygotic alleles in many of the self-fertilized progeny. If such is the case, controlled self-pollination of a certain tree individual can be expected to yield a constant embryo mortality (genotype specific embryo mortality). The same cannot be said of the empty seed percentage which, due to polyzygotic polyembryony, is negatively correlated to the abundance of pollination.

The embryo mortality is thus better suited for the study of the consequences of self-fertilization than the empty seed percentage.

In all sample stands the percentage of ovules collapsed during the first growing season and the empty seed percentage have been determined from random cone samples. From these determinations it has been possible to estimate the embryo mortality. Embryo mortality has varied from 18 to 28 %. The total amplitude of variation has thus been only 10 %. On the average, the embryo mortality in the sample stands has been 24 %.

Based on the hypothesis that the embryo mortality in pollination normal stands remains constant of the above magnitude, a diagram has been drawn indicating the empty seed percentage to be expected for different values of effective pollen catch, provided that the quantity of empty seed is primarily the result of embryo mortality due to the homozygosis of lethally defective genes. As the agreement between the observed and expected empty seed percentages has been satisfactory, it has been concluded that in pollination normal Scotch pine stands the above reason is the chief cause of the formation of empty seed.

In several stands the proportion of self-pollinations in the total pollination has been studied by means of female tree individuals and castrated trees. In pollination normal stands self-pollination has varied between 22 % and 37 %. The average self-pollination percentage has been 26 %.

From a known self-pollination percentage it appears possible to estimate the share of self-fertilized full seed among all full seed. Such a calculation has given about 12 % as the share of self-fertilized embryos among all potentially live embryos in the pollination normal stands. Assuming that potentially live self-fertilized embryos, in encountering competition by a cross-fertilized embryo in the same embryo cavity, will be defeated in three fourths of the cases, the share of self-fertilized full seed will be reduced to about 7 % for the average values of effective pollen catch.

The effect of factor mortality was also studied by setting up progeny experiments with seed lots collected from stands representing different degrees of self-fertilization. The mean maximum and minimum heights were measured. The mean height was the arithmetic mean of all the live seedlings. The maximum height was the mean height of the highest seedlings (one third of the original number minus the number that died in the nursery) and the minimum height the height of the shortest seedlings (one third of the original number of seedlings minus the number that died in the nursery). When the seedlings were four years old there was no significant difference in the mean and maximum height of different progenies, but the minimum height of the seedlings originating from abundantly self-fertilized seed was significantly smaller than of the seedlings among which the self-fertilization in the mother trees was estimated to be small.

Quantity of Pine Seed Crop

The quantity of seed crop in the present investigation refers to the total amount of seed attaining more or less normal size. It includes both full and empty seed but not aborted ovules. Primary attention is given to the total number of seed produced per unit area.

The research results show the seed crop of Scotch pine increasing with increased site fertility. For instance, in Southern Finland pine stands on *Calluna* type (dominant height of 19 meters at 100 years) the average annual seed crop in mature, normally-treated stands is about 40 seeds per square meter, on *Vaccinum* type (dominant height 23 meters) 60 seeds per square meter, and on *Myrtillus* type (dominant height 27 meters) 90 seeds per square meter. The proportions of seed crop on poor, medium, and fertile sites thus are approx. 1: 2: 3. Comparison to Scotch pine stands in Northern Finland and in the Soviet Union indicates that no major regional differences occur, contrary to what is exhibited by spruce *(Picea Abies)*, for example.

The studies of seed crop quantity have also indicated that a pronounced portion of ovules never develops into seed, mostly because of insufficient pollination. A special reason for this is the dropping of poorly-pollinated conelets. Thus, on poor sites the average actual annual seed crop drops below 20 % of the potential seed crop. This strongly emphasizes the fact that pollination is the most important minimum factor of Scotch pine seed crop.

Quality of Pine Seed Crop

No distinct differences have been recorded in the empty seed percentage of Scotch pine stands on poor and fertile sites. Comparison between Southern Finland and Northern Finland, on the one hand, and Southern Finland and the Soviet Union, on the other, proves also the regional variations to be slight.

Bibliography

A c a t a y, A. 1938. Untersuchungen über Menge und Güte des Samenansatzes in verschiedenen Kronenteilen einheimischer Waldbäume. Tharandter forstl. Jahrb. 89: 265—364.

A n d e r s o n, E. 1954. Några data om pollenvariationen och pollenfertiliteten hos gran och tall. Summary: Some data concerning pollen variation and pollen fertility of spruce and pine. Svensk papperstidning 57: 242—55 and 654—76.

B i n g h a m, R. T. and S q u i l l a c e, A. E. 1955. Self-compatibility and effects of self-fertility in Western white pine. Forest science 1: 121—8.

B r a n t s e g, A. 1954. Frøproduksjon og tilvekst hos gran. Tidsskr. f. skogbr. 62: 67—72.

B r o w n, A. G. 1959. A simple pollen viability test. Australian forestry: 10—2.

B u c h h o l z, J. T. 1918. Suspensor and early embryo of Pinus. Bot. gaz. 66: 185—228.

—»— 1920. Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers. Amer. jour. bot. 7: 125—45.

—»— 1922. Developmental selection in vascular plants. Bot. gaz. 73: 249—86.

—»— 1926. Origin of cleavage polyembryony in Conifers. Bot. gaz. 81: 55—70.

—»— 1946. Volumetric studies of seeds, endosperms, and embryos in Pinus ponderosa during embryonic differentiation. Bot. gaz. 108: 232—44.

—»— 1950. Embryology of gymnosperms. Proc. and transac. 7th intern. bot. congr. Stockholm.

B ä r r i n g, U. 1956. Groningsprocenten hos kusttallens frö i förhållande till inlandstallens frö i Halland. Svenska skogsvårdsför. tidskr. 54: 423—32.

C a j a n d e r, A. K. 1917. Metsänhoidon perusteet, II. Suomen dendrologian pääpiirteet. Porvoo.

—»— 1949. Forest types and their significance. Acta forest. fenn. 20.

D a n i l o v, D. N. 1953. The influence of the seed crop on the structure of the annual ring of Norway spruce (*Picea excelsa Link.*) (in Russian). Akademija Nauk SSR, Botanitsheskii shurnal 38.

D e n g l e r, A. 1932. Künstliche Bestäubungsversuche an Kiefern. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 64: 513—55.

—»— 1939. Über die Entwicklung künstlicher Kiefernkreuzungen. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 71: 457—85.

—»— 1940. Über die Befruchtungsfähigkeit der weiblichen Kiefernblüte. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 72: 48—54.

D e n g l e r, A. and S c a m o n i, A. 1939. Über die Keimungsbedingungen von Waldbaumpollen. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 71: 1—40.

D i x o n, H. H. 1894. Fertilization of Pinus silvestris. Ann. bot. 8: 21—34.

Doyle, J. and O' Leary, Mary. 1935. Pollination in Pinus. The sc. proc. of the Royal Dublin Society 20: 181—90.

Durham, O. C. 1937. Incidence of air-borne fungus spores, I. Alternaria. Jour. allergy 8: 480—90.

—»— 1942. A critical interpretation of data on the incidence of air-borne allergens. Jour. allergy 13: 31—40.

—»— 1943. The volumetric incidence of atmospheric allergens, I. Specific gravity of pollen grains. Jour. allergy 14: 455—61.

—»— 1944. The volumetric incidence of atmospheric allergens. II. Simultaneous measurements by volumetric and gravity slide methods. Results with ragweed pollen and Alternaria spores. Jour. allergy 15: 226.

—»— 1946 a. The volumetric incidence of atmospheric allergens. III. Rate of fall of pollen grains in still air. Jour. allergy 17: 70—78.

—»— 1946 b. The volumetric incidence of atmospheric allergens. IV. A proposed standard method of gravity sampling, counting, and volumetric interpolation of results. Jour. allergy 17: 79—86.

Eide, E. 1923. Om temperaturmaalinger og frøsaetning i Nord-Norges furuskoger 1920. Referat: Über Temperaturmessungen und Samenertrag in den Kiefernwäldern des nördlichen Norwegens in 1920. Medd. Norske skogforsøksvaesen 3.

—»— 1927. Undersøkelse av nordenfjelsk granfrø 1925. Referat: Samenuntersuchungen in den Fichtenwäldern des nördlichen Norwegens in 1925. Medd. Norske skogforsøksvaesen 8.

Ehrenberg, C., Gustafsson, Å., Plym Forshell, C. and Simak, M. 1955. Seed quality and the principles of forest genetics. Hereditas 41: 291—366.

Eiche, V. 1955. Spontaneous chlorophyll mutations in Scots pine. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 45.

Eklundh Ehrenberg, Carin and Simak, M. 1956. Flowering and pollination in Scots pine *(Pinus silvestris L.)*. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 46.

Eliason, E. J. and Heit, C. 1940. The size of Scotch pine cones as related to seed size and yield. Jour. forestry 38: 65—6.

Ferguson, Margaret C. 1901 a. The development of the pollen-tube and the division of the generative nucleus in certain species of pines. Ann. bot. 15: 193—223.

—»— 1901 b. The development of the egg and fertilization in Pinus strobus. Ann. bot. 15: 435—479.

—»— 1904. Contributions to the knowledge of the life history of Pinus with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proc. Washington academy of sciences 6.

Fielding, J. M. 1957. Notes on the dispersal of pollen by Monterey pine. Australian forestry 21: 17—22.

—»— 1960. Branching and flowering characteristics of Monterey pine. Forestry and timber bureau bull. 37. Canberra.

Fisher, R. A. and Yates, F. 1957. Statistical tables. Fifth edition. Edinburgh and London.

Fowells, H. A. and Schubert, G. H. 1956. Seed crops of forest trees in the pine region of California. U. S. Dpt. Agr. technical bull. 1150.

Goebel, K. 1933. Organographie der Pflanzen. III Teil. Samenpflanzen. Jena.

Goroshankin, J. 1883. Ueber den Befruchtungs-Process bei Pinus pumilio. Strasburg.

Gregory, P. H. 1951. Deposition of air-borne Lycopodium spores on cylinders. The annals of applied biology 38.

Gustafsson, Å. 1952. Skoglig växtförädling. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 42.

Hagem, O. 1917. Furuens og granens frøsaetning i Norge. Medd. Vestlandets forstlige forsøksstation 2.

Hawes, R. C., Small, S., and Miller, H. 1942. An apparatus for determining the pollen content of air and notes on pollen survey methods. Journal allergy 13: 474—87.

Heikinheimo, O. 1920. Die Schneeschadengebiete in Finnland und ihre Wälder. Comm. Inst. forest. fenn. 3.

—»— 1921. Suomen metsärajametsät ja niiden vastainen käyttö. Referat: Die Waldgrenzwälder Finnlands und ihre künftige Nutzung. Comm. Inst. forest. Finl. 4.

—»— 1932. Metsäpuiden siementämiskyvystä, I. Referat: Über die Besamungsfähigkeit der Waldbäume, I. Comm. Inst. forest. fenn. 17.

—»— 1937. Metsäpuiden siementämiskyvystä, II. Referat: Über die Besamungsfähigkeit der Waldbäume, II. Comm. Inst. forest. fenn. 24.

—»— 1948. Metsäpuiden siementämiskyvystä, III. Summary: On the seeding capacity of forest trees, III. Comm. Inst. forest. fenn. 35.

—»— 1949. Tuloksia kuusen ja männyn maantieteellisillä roduilla suoritetuista kokeista. Summary: Results of experiments on the geographical races of spruce and pine. Comm. Inst. forest. fenn. 37.

Hesselman, H. 1934. Några studier över fröspridningen hos gran och tall och kalhyggets besåning. Referat: Einige Beobachtungen über die Beziehung zwischen der Samenproduktion von Fichte und Kiefer und der Besamung der Kahlhiebe. Medd. Stat. skogsförsöksanst. 27.

—»— 1939. Fortsatta studier över tallens och granens fröspridning samt kalhyggets besåning. Referat: Weitere Studien über die Beziehung zwischen der Samenproduktion der Kiefer und Fichte und der Besamung der Kahlhiebe. Medd. Stat. skogsförsöksanst. 31.

Hirst, J. M. 1952. An automatic volumetric spore trap. The annals of applied biology 39.

Håkansson, A. 1956. Seed development of Picea abies and Pinus silvestris. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 46.

Ilvessalo, L. 1917. Tutkimuksia mäntymetsien uudistumisvuosista Etelä- ja Keski-Suomessa. Referat: Studien über die Verjüngungsjahre der Kiefernwälder in Süd- und Mittelfinnland. Acta forest. fenn. 6.

Ilvessalo, Y. 1920. Kasvu- ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivumetsille. Referat: Ertragstafeln für die Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte von Finnland. Acta forest. fenn. 15.

—»— 1960. Suomen metsät kartakkeiden valossa. Summary: The forests of Finland in the light of maps. Referat: Die Wälder Finnlands im Licht von Karten. Comm. Inst. forest. fenn. 52.

Johansen, D. A. 1950. Plant embryology. Waltham, Mass.

Johnson, A. G. 1948. Albinism in the Austrian pine. Jour. hered. 39: 9—10.

Johnson, C. G. 1950. The comparison of suction trap, sticky trap and tow-net for the quantitative sampling of small airborne insects. The annals of applied biology 37.

Johnson, L. P. V. 1945. Reduced vigour, chlorophyll deficiency, and other effects of self-fertilization in Pinus. Canad. jour. research 23 C: 145—9.

Jurkevitsh, I. D. and Lubjako, M. V. 1955. The seed crop of the Norway spruce in mixed forests of pine and spruce (in russian). Akademija Nauk Bjelorusskoi SSR, Sbornik Nautschnyh rabot 6. Minsk.

Jurkevitsh, I. D., Lubjako, M. N., Kruglikov, G. G. 1940. The seed crop of pine and spruce in the forests of White-Russia (in russian). Sbornik rabot po lesnomu hozjaistvu I. Minsk.

Kapper, O. G. 1931. Samenertrag der Kiefer in Südrussland. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 63: 734—40.

Keitt, C. W. and Jones, L. K. 1926. Studies of the epidemiology and control of apple. Agricultural exp. station, University of Wisconsin research bul. 73. Madison.

Kiaer, T. 1922. Raahumus-studier. Medd. Forstl. forsøksstation paa Solberg i Løiten VI.

Knoll, F. 1932. Über die Fernverbreitung des Blütenstaubes durch den Wind. Froschungen und Fortschritte 23/24. Berlin.

Kujala, V. 1927. Untersuchungen über den Bau und die Keimfähigkeit von Kiefern- und Fichtensamen in Finnland. Comm. Inst. forest. Finl. 12.

Lakari, O. J. 1915. Studien über die Samenjahre und Altersklassenverhältnisse der Kiefernwälder auf dem nordfinnischen Heideboden. Acta forest. fenn. 5.

Lehto, J. 1956. Tutkimuksia männyn luontaisesta uudistumisesta Etelä-Suomen kangasmailla. Summary: Studies on the natural reproduction of Scots pine on the upland soils of Southern Finland. Acta forest. fenn. 66.

Leibundgut, H. and Marcet, E. 1953. Pollenspektrum und Baumartenmischung. Beobachtungen über den Pollenniederschlag auf dem Uetliberg bei Zürich im Jahre 1950. Résumé: Spectres polliniques et mélange des essences. Schweiz. Zeitschr. Forstw. 104: 594—611.

Lewis, D. 1954. Comparative incompatibility in Angiosperms and fungi. Advances in genetics VI.

Lyons, L. A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones *(Pinus resinosa Ait.)*. Canad. jour. bot. 34: 27—36.

Malmström, C. 1923. Degerö Stormyr. Referat: Degerö Stormyr. Medd. Stat. skogsförsöksanst. 20.

Marcet, E. 1951. Pollenuntersuchungen an Föhren *(Pinus silvestris L.)* verschiedener Provenienz. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 27.

Martshenko, A. G. 1912. The seeding of pine forests (in Russian). Trudy po lesnomy opytnomu dely v Rossii Bybysk 38. St.-Petersburg.

McWilliam, J. R. 1958. The role of the micropyle in the pollination of Pinus. Bot. gaz. 120: 109—17.

—»— 1960. Interspecific incompatibility in Pinus. Amer. journ. bot. 46: 425—33.

McWilliam, J. R. and Mergen, F. 1958. Cytology of fertilization in Pinus. Bot. gaz. 119: 246—9.

Mergen, F. 1954. Self-fertilization in slash pine reduces height growth. U. S. Forest Serv. Southeastern forest exp. sta. res. note 67.

Miyake, K. 1903. On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*. Ann. bot. 17.

Mork, E. 1933. Temperaturen som foryngelsesfaktor i de nordtrønderske granskoger. Referat: Über die Bedeutung der Temperatur für die Verjüngung in den Fichtenwäldern von Nord-Tröndelag. Medd. Norske skogforsøksvesen 16—19.

Morosow, G. F. 1928. Die Lehre vom Walde (translated from Russian). Neudamm.

Müller, K. G. 1937. Über die Geschlechtsverteilung und den Eintritt der Geschlechtsreife bei der Waldkiefer *(Pinus silvestris L.)*. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 69: 177—200.

Müller-Olsen, C. and Simak, M. 1954. X-ray photography employed in germination analysis of Scots pine *(Pinus silvestris L.)*. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 44.

Noren, C. O. 1907. Zur Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis. Uppsala.

Orr-Ewing, A. L. 1957. A cytological study of the effects of self-pollination on Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. Silvae genetica 6: 179—85.

—»— 1957. Possible occurrence of viable unfertilized seeds in Douglas-fir. Forest science 3: 243—8.

Plym Forshell, Christina. 1953. Kottens och fröets utbildning efter själv- och korsbefruktning hos tall *(Pinus silvestris L.)*. Summary: The development of cones and seeds in the case of self- and cross-pollination in *(Pinus silvestris L.)*. Medd. Stat. skogsforskningsinst. 43.

Pohl, F. 1937. Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 57 A. Dresden.

Rasumov, V. P. 1940. The seed crop of pine in Brjansk forest district (in Russian). Trudy Brjanskovo lesnovo instituto.

Renvall, A. 1912. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Acta forest. fenn. 1.

—»— 1919. Suojametsäkysymyksestä, I. Mäntymetsän elinehdot sen pohjoisrajalla sekä tämän rajan alenemisen syyt. Acta forest. fenn. 11.

Roeser, J. Jr. 1942. The influence of climate on seed production in Douglas fir. Jour. forestry 40: 304—7.

Roy, D. F. 1959. Small seed traps perform well in the Douglas-fir type of California. U. S. Dept. Agr. Forest Service Pacific Southw. for. exp. sta research note 150.

Saarnijoki, S. 1941. Versuche über die Keimung von Waldbaumpollen. Comm. Inst. forest. fenn. 29.

Sarvas, R. 1945. Metsikön siemensadon arvioimisesta. Metsätal. aikakausl. 62: 389—93.

—:— 1950. Tutkimuksia Perä-Pohjolan harsimalla hakattujen yksityismetsien luontaisesta uudistumisesta. Summary: Investigations into the natural regeneration of selectively cut private forests in northern Finland. Comm. Inst. forest. fenn. 38.

—»— 1952. On the flowering of birch and the quality of seed crop. Comm. Inst. forest. fenn. 40.

—»— 1953. Measurement of the crown closure of a stand. Comm. Inst. forest. fenn. 41.

—»— 1955. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees. Comm. Inst. forest. fenn. 45.

—»— 1957. Studies on the seed setting of Norway spruce. Medd. Norske skogforsøksvesen 48.

—»— 1958. Tallens fröskörd och dess tillvaratagande. Skogsbruket: 9—15.

Scamoni, A. 1938. Über Eintritt und Verlauf der männlichen Kiefernblüte. Zeitschr. Forst- u. Jagdw. 70: 289—315.

Schmidt, W. 1930. Unsere Kenntniss vom Forstsaatgut. Berlin.

Schnarf, K. 1933. Embryologie der Gymnospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie X/2 Berlin.

Schnarf, K. 1937. Anatomie der Gymnospermen-Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie X/I. Berlin.

Selik, M. 1959. Pinus brutia in der Türkei. Forstw. Zentralbl. 78: 43—58.

Simak, M. 1960. Influence of cone size on the seed produced (*Pinus silvestris L.*) Medd. Stat. skogsforskningsinst. 49.

Soboleff, A. N. and Fomitzeff, A. W. 1908. Der Samenertrag der Bestände (Orig. Russian with German summary). Die Beilage zum 18. Bande der Mitt. des Kaiserlichen Forstinst. zu St. Petersburg.

Soper, H. E. 1914—1915. Tables of Poisson's exponential binomial limit. Biometrica 10: 25—35.

Squillace, A. E. 1957. Variation in cone properties, seed yield and seed weight in Western white pine when pollination is controlled. Montana State University School of Forestry bul. 5. Missoula.

Squillace, A. E. and Bingham, R. T. 1958. Selective fertilization in *Pinus monticola Dougl.* Silvae genetica 7: 188—96.

Stockwell, W. P. 1939. Preembryonic selection in the pines. Jour. forestry 37: 541—3.

Strasburger, E. 1869. Die Befruchtung bei den Coniferen. Jena.

—»— 1871. Die Bestäubung der Gymnospermen. Jenaisch. Zeitschr. f. Medic. u. Naturwissensch. 6: 247—62.

—»— 1892. Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena.

Sylvén, N. 1908. Om könsfördelningen hos tallen. Referat: Über die Geschlechtsverteilung bei der Kiefer. Medd. Stat. skogsförsöksanst. 5.

Tolsky, A. P. 1924. Ueber den Samenabfall in Weissföhrenbeständen. Centralbl. ges. Forstw. 50: 153—7.

Wenger, K. F. and Trousdell, K. B. 1958. Natural regeneration of Loblolly pine in the South Atlantic Costal Plain. U. S. Dept. Agr. South. Eastern for. exp. sta. production research report No. 13.

Wettstein, W. 1940. Zur Blütenbiologie von Pinus silvestris. Zeitshr. Forst- u. Jagdw. 72: 409—9.

Wright, W. 1953. Notes on flowering and fruiting of Northeastern trees. U. S. Dept. Agr. Northeastern for. exp. sta paper 60.

Suomenkielinen selostus

Johdanto

Tutkimuksen tavoitteena on ollut niiden tekijäin selvittäminen, joista männyn siemensadon määrä ja laatu riippuvat. Erityistä huomiota on kiinnitetty pölytyksen runsauden merkityksen selvittämiseen.

Männyn kukkiminen

Hedekukkiminen

Luotettavimmat tiedot hedekukkien runsaudesta ja siitepölysadosta erilaisissa metsiköissä on saatu mittaamalla pellistä valmistettuja suppiloita (kuva 6) käyttäen maahan varisevat hedekukkien tähteiden määrät. Tulokset suoritetuista tutkimuksista nähdään havainnollisimmin kuvasta 7. Siitä ilmenee, että männiköiden siitepölysato on riippuva kasvupaikan viljavuudesta; viljavien kasvupaikkojen männiköissä sato on n. 4-kertainen verrattuna karujen kasvupaikkojen männiköihin. Absoluuttiset määrät nousevat karuilla kasvupaikoilla (esim. kanervatyypillä) n. 9 kg/ha v. ja viljavilla (esim. mustikkatyypillä) n. 35 kg/ha v. Vastaavat kappalemäärät ovat n. 50 ja 190 kpl/mm² v.

Hedekukkimisen vuotuista ja vuorokautista kulkua on selvitetty tekijän jo aikaisemmin kehittämillä rekisteröivillä mittareilla. Näissä tutkimuksissa on mm. ilmennyt, että männyn (ja nähtävästi useimpien anemofiilisten puiden) pölytys on yllättävän vähän riippuva kukkimisajan sääsuhteista, esim. sateista. Tärkeimpänä syynä tähän on ilmeisesti pölyttymisen nopeus. Pölytys ei yleensä keväällä ala ennen kuin ilma on lämmin ja poutainen, ja kerran alettuaan se olennaiselta osalta tapahtuu hyvin lyhyessä ajassa, jopa puolenkin vuorokauden kuluessa. Ehkä kielteisimmin eri säätekijöistä vaikuttaa tuulen suunnan yksipuolisuus, mikä on ollut ominaista useille yksityiskohtaisesti tutkituille kukkimistapahtumille (vrt. kuva 13, s. 37). Tuulen suunnan yksipuolisuudesta näet johtuu, että emikukinnot tavallisesti pölyttyvät verraten yksipuolisesti. Jopa silloinkin kun siitepölysato kohoaa korkeimmilleen, huomattava osa siemenaiheista jää tuulen alapuolella säännöllisesti pölyttymättä.

Siemenaiheisiin kulkeutuvien ja takertuvien siitepölyhiukkasten määrää on mitattu soveltamalla mittayksikköä, josta käytetään nimeä takertuma, ja jolla tarkoitetaan läpimitaltaan 30 mm:n suuruisten, vaseliinilla siveltyjen pallojen pintaan pallon isoympyrän mm²:iä kohden tietyssä ajassa takertuneiden siitepölyhiukkasten lukumäärää. Tehokkaalla takertumalla tarkoitetaan emikukintojen aukioloaikana takertuneiden ja kokonaistakertumalla koko kukkimisaikana takertuneiden hiukkasten määrää.

Tulokset tutkimusmetsiköissä suoritetuista takertuman mittauksista on yhdistetty taulukkoon 11, s. 48. Takertuma on osoittautunut vaihtelevan paljon metsikön eri kohdissa. Ensisijaisena syynä tähän on siitepölyn lähteiden, so. runsaasti hedekukkivien puiden, epätasainen jakaantuminen.

Pölytys

Pölytyksellä on käsillä olevassa tutkimuksessa tarkoitettu siitepölyhiukkasten tarttumista emikukinnoissa olevien siemenaiheiden mikropylen suulle ja mikropyleen. Pölytys on siis eräänlainen synteesi emi- ja hedekukkimisesta.

Pölytyksen mekanismia selvitettäessä on ilmennyt, että emikukintojen sisään kulkeutuneet ja mikropyleen takertuneet siitepölyhiukkaset ovat hyvin suojassa sateelta; sade ei pääse tunkeutumaan emisuomujen raoista kukinnon sisustaan, raot ovat liian pieniä ja syntyvät pintajännitysvoimat siitä syystä liian suuria.

Pölytyspisaran toimintaa on seurattu ja tultu siihen käsitykseen, että kyseessä on eräänlainen lähinnä guttatioon verrattava ilmiö. Näyttää ilmeiseltä, että pisara toimii useina öinä samassa siemenaiheessa siitäkin huolimatta, että siitepölyä jo on kulkeutunut nukelluksen kärjelle.

Siemenaiheiden pölykammioon kulkeutuneen siitepölyn itävyys on todettu erittäin hyväksi. Keskimäärin se on ollut 96 %. Mitään eroa ei ole voitu todeta niiden hiukkasten itävyydessä, jotka ovat asettuneet pölykammioon ituhuokonen nukellukseen päin tai päin vastoin.

Selvitettäessä siemenaiheiden saamia siitepölymääriä on käynyt ilmi, että vaihtelu on hyvin suuri, eikä jakaantuma noudata umpimähkäisyyden periaatetta eli ns. Poisson-jakautumaa. Sitä vastoin on todettu huomattavaa yhdenmukaisuutta siitepölyn jakautumassa eri siemenaiheiden kesken sekä siitepölyn jakaantumassa siitepölyn mittauksessa käytetyille mittaripalloille.

Tutkittaessa yksityiskohtaisemmin siitepölyn jakaantuman rakennetta, on voitu todeta sen olennaisesti riippuvan kukkimisajan tuulisuhteista: kukkimisaikana vallinneen tuulen yläpuolella on emikukinnoissa hyvin paljon runsaammin siitepölyä kuin tuulen alapuolella. Edelleen on voitu todeta, että parhaiten pölyttyy emikukinnon keskivyöhyke, huonoimmin kukinnon päällystä eli huippu.

Siitepölyn määrät kukkimisen jälkeen pölykammioissa ovat osoittautuneet keskimäärin huomattavasti pienemmiksi kuin kukkimisen kuluessa siemenaiheiden suulle takertuneiden hiukkasten määrät. Syynä ei ole esim. pölytyspisaran puutteellinen toiminta, vaan pölykammioiden rajoitettu tilavuus. On osoittautunut, että esim. niiden pölykammioiden määrä, joiden tilavuus on n. yhden siitepölyhiukkasen suuruinen, on 18 % kaikista siemenaiheista, 2 hiukkasen kokoisia pölykammioita on 54 %, kolmen hiukkasen kokoisia 19 %, neljän hiukkasen 6 % ja viiden 1 %. Tästä on seurauksena, että siitepölyn jakaantuma eri pölykammioihin on varsin erilainen kuin siitepölyn jakaantuma siemenaiheisiin. Sen jälkeen kun pölykammioiden tilavuus oli määritetty saatettiin kuitenkin siitepölyn jakaantuma pölykammioihin johtaa siitepölyn jakaantumasta mittaripalloille (kuva 29, s. 79).

Arkegoniot ja hedelmöittyminen

Arkegonioiden lukumäärä on nyt tutkituissa männiköissä todettu pienemmäksi kuin useat aikaisemmat kirjallisuudessa esitetyissä tiedoissa mainitut luvut. Keskimäärin siemenaihetta kohden arkegonioita on ollut 2.1 kpl.

Välittömästi hedelmöittymistapahtuman jälkeen fikseerattuja siemenaiheita tutkimalla on voitu todeta hedelmöittyneiden arkegonioiden lukumäärän jäävän vain vähän (keskimäärin n. 2 %) pienemmäksi kuin tehokkaan takertuman ja siitepölyn jakaantuman perusteella laskettu suurin mahdollinen hedelmöitysten lukumäärä. Tämän on tulkittu merkitsevän sitä, että uudistumistapahtuman kulun pölytyksestä hedelmöitykseen on täytynyt tapahtua suurella täydellisyydellä. Siitepölyhiukkaset eivät ole olleet vain hyvin itämiskykyisiä, vaan niistä on kehittynyt suurella säännöllisyydellä myös hedelmöittämiskykyisiä spermatumia, jotka siiteputket taas ovat johtaneet suurella täsmällisyydellä munasoluihin. Munasolut ovat myös olleet yleisesti hedelmöittymiskykyisiä, ja mikä tärkeätä, hedelmöityksen esteenä ei ainakaan merkittävässä määrässä ole ollut mitään geneettisiä barriäärejä, vaikka tutkitussa aineistossa esim. itsepölytys on ollut voimakasta.

Alkioiden kehitystä tarkasteltaessa on jouduttu kiinnittämään huomiota siihen, että milloin samassa siemenaiheessa hedelmöittyy useita arkegonioita ja tästä syystä syntyy useita polytsygoottisia embryoita, joutuvat alkiot keskenään kilpailuun. Kilpailun ratkaisu riippuu usein geneettisistä tekijöistä; esim. tiettyjen puoliletaali- ja defektigeenien yhtyminen hedelmöityksessä homotsygoottisiksi, voi kyseisen alkion kohdalla merkitä tappiolle jäämistä alkio-ontelossa tapahtuvassa kilpailussa. Kilpailu saa täten tietyn geneettisen valinnan luonteen.

Monotsygoottisen polyembryonismin merkitys on käsillä olevassa tutkimuksessa, kuten aikaisemmissakin tutkimuksissa, jäänyt problemaattiseksi. Työhypoteesina on esitetty, että sen vaikutuksesta polytsygoottisten embryoiden välinen kilpailu ehkä ratkeaa nopeammin kuin ilman sitä.

Vaillinaisesti muodostuneet siemenaiheet

Männyn kävyn säännölliseen kehitykseen kuuluu, että kaikkien käpysuomujen tyvelle ei muodostu kehityskelpoisia siemenaiheita. Alimpien suomujen tyvellä ei ole edes siemenaiheita muistuttavia muodostumiakaan. Vain noin neljännes käpysuomuista on fertiilejä ja kolme neljännestä steriilejä. Viimeksi mainitut muodostavat emikukinnon tyven ja kärjen. Pääosa steriileistä suomuista on kukinnon tyvessä; kärjessä steriilejä suomuja on tavallisesti vain 2—4 kpl. Steriilien käpysuomujen tyvellä olevat siemenaiheet surkastuvat n. kuukauden kuluessa kukkimisesta, mutta varsinkin ylimpiin steriileistä suomuista kehittyy lenninsiipiä.

Pölyttymättä jääneet siemenaiheet

Kuten eräissä aikaisemmissakin tutkimuksissa on käsillä olevassa tutkimuksessa ilmennyt, että ne siemenaiheet, joiden pölykammio jää ilman itävää siitepölyä, luhistuvat asteittain pääasiassa ensimmäisen kasvukauden kuluessa. Näiden luhistuvien siemenaiheiden sadanneksen ja tehokkaan takertuman välinen riippuvaisuussuhde on selvitetty. Samalla on käynyt ilmi, että pölyttymättä jääminen on käytännöllisesti katsoen jokseenkin ainoa syy siemenaiheiden luhistumiseen ensimmäisen kasvukauden kuluessa.

Viimeksi mainittu toteamus on tehnyt mahdolliseksi käyttää luhistuvien siemenaiheiden sadannesta tehokkaan takertuman arvioimiseen.

Heikosta pölytyksestä ei kuitenkaan ole seurauksena vain useiden siemenaiheiden luhistuminen, vaan on osoittautunut, että milloin emikukinto kokonaisuudessaan on

heikosti pölyttynyt, se rappeutuu ja useimmissa tapauksissa varisee ensimmäisen kasvukauden aikana tai toisen alussa jatkamatta toisena kasvukautena kehitystään.

On osoittautunut, että keskimäärin n. 20 luhistunutta siemenaihetta muodostaa sen rajan, jonka ylittäminen aiheuttaa kävyn varisemisen. Pienissä (so. vähän fertiilejä suomuja) kävyissä tämä raja on hiukan alempana, n. 18, ja suurissa kävyissä hiukan korkeampi, n. 22. Kuitenkin raja on pikemminkin absoluuttinen kuin suhteellinen. Viimeksi mainitusta seikasta johtuu, että huonosti pölyttyneet suurien käpyjen aiheet varisevat herkemmin kuin vastaavasti pölyttyneet pienien käpyjen aiheet. Kääntäen tämä merkitsee, että jäljelle jäävät suurien käpyjen aiheet ovat keskimäärin pölyttyneet runsaammin kuin pienien käpyjen aiheet. Nyt sanotusta johtuu edelleen, että huonojen pölyvuosien käpysato koostuu keskimäärin pienemmistä kävyistä kuin hyvien.

Varisevien pikkukäpyjen sadanneksen riippuvaisuus tehokkaasta takertumasta on selvitetty.

On myös käynyt ilmi, että huonosti pölyttyneiden pikkukäpyjen variseminen ilmeisesti on *Pinus*-suvussa laajalle levinnyt ilmiö. Yksityiskohtaisesti sitä on selvitetty mm. *Pinus Peucen* ja *Pinus cembran* osalta.

Itsehedelmöitys

Itsepölytyksen mahdollisuus on männyllä ilmeinen. Vaikkakin emikukinnot sijaitsevat keskimäärin ylempänä latvuksessa kuin hedekukinnot, muodostuu latvukseen kuitenkin tavallisesti laaja vyöhyke, jossa on runsaasti sekä emi- että hedekukintoja. Emikukkiminen tosin usein alkaa hiukan aikaisemmin kuin hedekukkiminen, mutta ero on keskimäärin siksi vähäinen, useimmin vaihdellen vain puolesta yhteen vuorokauteen, ettei ero kukkimisajoissa ainakaan tehokkaasti rajoita itsepölytystä.

Yleensäkään nyt tutkitussa mäntyä koskevassa aineistossa ei ole tavattu mekanismejä, jotka ehkäisisivät itsehedelmöitystä tai edes vaikuttaisivat tehokkaasti selektiivisesti vierashedelmöityksen hyväksi.

Tutkittaessa itsehedelmöityksen seurauksia käsillä olevassa tutkimuksessa on jouduttu kiinnittämään huomiota tyhjäsiemensadannekseen ja alkiokuolleisuuteen. Alkiokuolleisuudella tarkoitetaan käsillä olevassa tutkimuksessa alkioiden kuolemista omaan kehityskyvyttömyyteensä. Sitä tapahtuu sekä sellaisissa siemenaiheissa, joissa on vain yksi polytsygoottinen embryo että sellaisissa, joissa niitä on useampia. Viimeksi mainitussa tapauksessa voi elinvoimaisen alkion taholta elinkyvyttömään kohdistuva kilpailu jouduttaa viime mainitun kuolemista, mutta periaatteessa viime mainittu luetaan edellä määriteltyyn alkiokuolleisuuteen.

Käsillä olevassa tutkimuksessa on yhdenmukaisesti eräiden aikaisempien tutkimusten kanssa katsottu itsehedelmöityksen seurauksena muodostuvan suuren alkiokuolleisuuden pääasiallisena syynä olevan letaaligeenien yhtymisen suuressa osassa itsehedelmöitysjälkeläisiä homotsygoottisiksi. Mikäli näin on, voidaan tietyn puuyksilön kontrolloitujen itsehedelmöitysten tuloksena odottaa vakiona pysyvää alkiokuolleisuutta (kyseisen genotyypin ominaisalkiokuolleisuus). Samaa ei voida sanoa tyhjäsiemensadanneksesta, joka polytsygoottisen polyembryonismin vuoksi on herkästi riippuva pölytyksen runsaudesta.

Alkiokuolleisuus soveltuu tämän vuoksi paremmin kuin tyhjäsiemensadannes itsehedelmöityksen seurausten tutkimiseen.

Kaikissa tutkimusmetsiköissä on umpimähkäisesti otettuja käpynäytteitä tutkimalla määritetty ensimmäisenä kasvukautena luhistuneiden siemenaiheiden sadannes

ja tyhjäsadannes. Näiden määritysten perusteella on ollut mahdollista arvioida alkiokuolleisuus. Alkiokuolleisuus on vaihdellut 18:sta 28 %:iin. Vaihtelun laajuus on siis kokonaisuudessaan ollut vain 10 %. Keskimäärin alkiokuolleisuus on tutkituissa pölytysnormaaleissa männiköissä ollut 24 %.

Lähtien siitä olettamuksesta, että alkiokuolleisuus pölytysnormaalaissa männiköissä pysyy suunnilleen edellä mainitun suuruisena vakiona, on ollut mahdollista piirtää diagramma, joka osoittaa millaisia tyhjäsiemensadanneksia on odotettava erilaisilla tehokkaan takertuman arvoilla, edellyttäen että tyhjän siemenen määrä johtuu pääasiallisesti letaaligeenien yhtymisen seurauksena olevasta alkiokuolleisuudesta. Kun empiirit tyhjäsiemensadannekset ovat varsin tyydyttävästi noudattaneet laskennallista odotusta, on tästä päätelty, että pölytysnormaaleissa männiköissä tärkeimpänä syynä tyhjän siemenen kehittymiseen todella on letaaligeenien yhtyminen.

Muutamissa metsiköissä on vain emikukkivia sekä myös kastreerattuja puita apuna käyttäen määritetty itsepölytyksen osuus kokonaispölytyksestä. Tämä on pölytysnormaaleissa männiköissä vaihdellut 22:sta 37 %:iin. Itsepölytyksen keskimääräiseksi sadannekseksi pölytysnormaaleissa männiköissä on saatu 26 %.

Kun tunnetaan itsepölytyksen osuus kokonaispölytyksestä, näyttää mahdolliselta arvioida, suuriko osa täydestä siemenestä on syntynyt itsehedelmöityksestä. Tällaisen laskelman tulokseksi on saatu, että kaikkien potentiaalisesti elävien alkioiden määrästä on nyt tutkituissa pölytysnormaaleissa männiköissä n. 12 % itsehedelmöityksestä syntyneitä. Olettaen, että potentiaalisesti elinkykyiset itsehedelmöitysalkiot joutuessaan samassa alkio-ontelossa kilpailuun vierashedelmöitysalkioiden kanssa kolmessa neljänneksestä tapauksista joutuvat tappiolle, supistuu itsehedelmöityksestä syntyneiden täysien siementen osuus käytännössä yleisillä tehokkaan takertuman arvoilla n. 7 %:iin.

Itsehedelmöityksen vaikutusta tutkittiin vielä perustamalla jälkeläiskokeita siemenerillä, jotka oli kerätty eriasteista itsehedelmöityksen määrää edustavista männiköistä. Kun taimet olivat 4-vuotisia, mitattiin keski-, valta- ja alapituus. Keskipituus oli = kaikkien elossa olevien taimien aritmeettinen keskipituus, valtapituus = ($\frac{1}{3}$ alkuperäisestä taimiluvusta minus taimitarhassa kuolleet) - pisimmän taimen keskipituus ja alapituus = ($\frac{1}{3}$ alkuperäisestä taimiluvusta minus taimitarhassa kuolleet) - lyhyimmän taimen keskipituus. Kun taimet olivat 4-vuotisia, ei keski- eikä valtapituudessa ollut eroa, mutta alapituus oli niissä taimistoissa, jotka olivat runsaasti itsehedelmöittyvien metsiköiden jälkeläisiä, pienempi kuin niissä, joiden emopuustoissa itsehedelmöityksen osuus oli vähäisempi.

Männyn siemensadon määrä

Siemensadon määrällä on käsillä olevassa tutkimuksessa tarkoitettu kaikkien niiden siementen määrää, jotka saavuttavat kutakuinkin normaalin koon. Siihen sisältyy sekä täyttä että tyhjää siementä, mutta eivät luhistuneet siemenaiheet. Huomiota on kiinnitetty ensisijassa kokonaissatoon kappalemääränä pinta-alayksikköä kohden.

Tutkimustulokset osoittavat, että männyn siemensato lisääntyy kiihtyvästi karuilta viljaville kasvupaikoille. Esim. Etelä-Suomen kanervatyypin männiköissä (valtapituus 100 vuoden iällä 19 m) männyn keskimääräinen vuotuinen siemensato on hakkuukypsissä hoitonormaaleissa metsiköissä n. 40 kpl/m^2, puolukkatyypillä (valtapituus 23 m) 60 kpl/m^2 ja mustikkatyypillä (valtapituus 27 m) 90 kpl/m^2. Karujen, keskihyvien ja viljavien kasvupaikkojen männiköiden siemensadot suhtautuvat siis kuin

1 : 2 : 3. Vertailu Pohjois-Suomeen ja Neuvostoliittoon osoittaa, että mitään mainittavia regionaalisia eroja ei esiinny, kuten esim. kuusella.

Siemensadon määrää koskevat tutkimukset ovat samalla osoittaneet, että lähinnä puutteellisesta pölytyksestä johtuen hyvin huomattava määrä siemenaiheista ei koskaan kehity siemeniksi. Erityisesti puutteellisesta pölytyksestä johtuva pikkukäpyjen variseminen on syynä tähän. Niinpä karuilla kasvupaikoilla aktuaalinen keskimääräinen vuotuinen siemensato on vain alle 20 % potentiaalisesta. Tämä osoittaa samalla, että yleisesti katsoen pölytys on männyn siemensadon tärkein minimitekijä.

Männyn siemensadon laatu

Karujen ja viljavien kasvupaikkojen männiköiden tyhjäsiemensadanneksissa ei ole mainittavia eroja. Vertailu Etelä-Suomen ja Pohjois-Suomen sekä Etelä-Suomen ja Neuvostoliiton välillä osoittaa, että regionaalisetkin vaihtelut ovat vähäisiä.

III

3010

Metsäntutkimuslaitoksen