

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN
SUONTUTKIMUSOSASTON TIEDONANTOJA

2/1979

Keidasrämeen mätäsvarpujen Calluna vulgaris (L.)
ja Empetrum nigrum L. pituuskasvu

Tapio Lindholm

Helsinki 1979

Keidasrämeen mätäsvarpujen Calluna vulgaris (L.) Hull ja
Empetrum nigrum L. pituuskasvu

Tapio Lindholm

Lindholm, Tapio.
Pro gradu
Kasvitieteen laitos
Kevät 1979

LINDHOLM, TAPIO: Keidasrämeen mätäsvarpujen Calluna vulgaris (L.) Hull ja Empetrum nigrum L. pituuskasvu.

Pro gradu, 109 s.

Kasviekologia.

Tammikuu 1979

Karun rämeen mätäspintojen kenttäkerroskasvillisuuden kahden pääosakkaan Calluna vulgaris (L.) Hull ja Empetrum nigrum L. kasvun ekologiaa tutkittiin pituuskasvua seuraamalla. Tutkimusalueena oli karu eteläsuomalainen keidasräme, joka on metsäojituskelvoton sekä sitä vastaava n. 10 vuoden ikäinen ojitettu ja lannoitettu muuttuma. Tutkimusaineisto käsitti vuosien 1975 - 1977 kasvukausien varpujen kasvun. Tutkimuksen tarkoituksena oli selvittää varpujen kasvun tapa, miten nämä kaksi kasvilajia eroavat tässä suhteessa toisistaan, miten kasvutapa vaihtelee eri vuosina ja mitä karun rämeen metsänparannuskäsittely vaikuttaa varpujen kasvuun.

Päivittäisin pituuskasvumittauksin saatu aineisto käsiteltiin ns. kasvun dynaamisella mallilla, joka perustuu kasvun lämpötilariippuvuuteen ja kasvun fysiologisen tilan etenemiseen. Lisäksi verrattiin eri kasvutapahtumia toisiinsa.

Molemmilla kasvilajeilla kasvukausi oli pitkä. Kasvu alkoi toukokuun lopulla. Kasvu loppui elokuun puolellesvälän. Kasvukauden pituus oli n. 80 vrk. Lajit eivät poikenneet merkittävästi toisistaan, eikä myöskään ojitus-lannoituskäsittelyllä ollut kasvuun vaikutusta. Vuonna 1975 koko rämeen kasvillisuuden kasvua häiritsi halla. Tuhoutuneiden versojen tilalle kasvoi uusia.

Molempien varpujen pituuskasvun kasvukäyrät olivat koko aineistossa samanlaiset. Niihin aiheuttivat muutoksia vain lämpötilatekijät. Varpujen kasvukäyrät ilmensivät hidasta ja kauan kestävästä kasvusta. Kasvumalli selitti kasvusta yli 80 % ja todellisuudessa enemmänkin. Kasvu koostui kolmesta eri vaiheesta, jotka kummallakin varpulajilla kuvastavat logistista muotoa.

Kanerva ja variksenmarja osoittautuivat siten kasvutavaltaan samanlaisiksi varvuiksi, joten niitten nichet ainakin tällä resurssien käytön ulottuvuudella leikkaavat toisiaan. Niitten yhteisesiintyminen karulla rämeellä saattaa kuitenkin selittyä sillä, että kasvupaikat ovat tilapäisiä: ne itse vanhenevat ja myös niitten mättäät vanhenevat. Niinpä ne eivät hitaalla kasvullaan ehdi hävittää toista lajia ekosysteemistä. Varpujen ankariin olosuhteisiin sopeutunut kasvutapa on ilmeisesti luonteeltaan sellaista, että kasvien pyrkimys on ennemminkin pysyä hengissä kuin täyttää koko kasviyhdyksunta.

ALKUSANAT

LuK Tapio Lindholmin pro gradu -työ kuuluu tutkimusprojektiin "Luonnontilaisten ja ojitettujen soiden vertaileva ekosysteemianalyysi", joka vuodesta 1975 lähtien on pitänyt sisällään myös Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston työohjelmassa vuonna 1973 aloitetun aiheen "Suoekosysteemin ja sen metsätaloudellisten muutunnaisten rakenteen ja toiminnan vertailu". Projektissa ovat mukana Helsingin yliopiston kasvitieteen laitos, Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosasto ja Lammin Biologinen asema. Hanketta rahoittaa vuodesta 1978 lähtien pääosin Suomen Akatemian luonnontieteellinen toimikunta, mutta tiettyjä osia edelleen myös Metsäntutkimuslaitos. Työryhmän vastuullisena johtajana toimii apul.prof. Rauno Ruuhijärvi.

Tässä työssä esitetään tuloksia osatutkimuksesta, jonka lopullisena tavoitteena on luonnontilaisen ja mp-käsitellyn karun rämeen perustuotantodynamiikan analysointi sekä mallin laadinta perustuotantoprosesseista ja kasvibiomassan muutoksista. Työssä käsitellyt rämeen valtavarpujen kasvumallit lämpötilariippuvuuteen perustuvina ovat sellaisinaankin käytettävissä yhdyskuntien tuotantorytmiikan kokonaistarkastelussa. Samalla kun pyritään ainakin vastaavaan tarkkuuteen muiden kasvillisuuden pääosakkaiden (ensisijaisesti puusto, saramaiset kasvit ja rahkasammalet) kohdalla, koetetaan kuitenkin myös nyt esitettävien mallien realistisuutta parantaa suoekosysteemille tyypillisten epäsäännöllisesti vaihtelevien ympäristötekijöiden suhteen.

Helsinki 1.3.1979

työryhmän puolesta

Antti Reinikainen

SISÄLLYS

	sivu
1. JOHDANTO	2
2. TUTKIMUSAINEISTO	4
21. Tutkimusalue	4
22. Aineiston keruu	9
3. AINEISTON KÄSITTELY	17
31. Yleistä kasvumalleista	17
32. Fysiologisen ajan kasvumalli ja sen perusteet	18
4. TULOKSET	29
41. Kasvun kasvukautinen kulku	29
42. Kasvumalli	60
43. Varpuversojen pituuden ja biomassan välinen suhde	76
5. TARKASTELU	80
51. Menetelmien virhelähteet	80
52. Tulosten tarkastelua	83
6. TIIVISTELMÄ	94
KIRJALLISUUS	98

1. JOHDANTO

Suot ovat boreaalisen vyöhykkeen pääekosysteemejä. Niille on ominaista puutteellisen hajotustoiminnan tuloksena tapahtuva turpeen akkumulaatio. Tähän on syynä ja siihen liittyy kasvualustan suuri kosteus ja hapettomuus. Tästä on seurauksena ravinteiden heikko mobilisaatio, joka erityisesti korostuu turpeen akkumulaation seurauksena syntyvillä ombrotrofisilla soilla. Tällöin suoveden ravinnemäärät eivät typpeä lukuunottamatta kohoa paljoakaan sadeveden arvoja korkeammiksi. (EUROLA & KAAKINEN 1978).

Tällaiset olosuhteet edustavat varsin erikoislaatuista tekijäyhdistelmää ajatellen kasvien sopeutumista verrattuna esim. metsäkasvillisuuteen. Niinpä suokasvillisuus koostuukin joko sellaisista specialistikasvilajeista, jotka ovat adaptoituneet vain ja ainoastaan soille tai jopa vain tietyille ekologisesti kapealaisille suotyypeille sekä sellaisista kasvilajeista, jotka ovat ekologisesti enemmän generalisteja ja enemmän tai vähemmän samoihin ekosysteemeihin sopeutuneita. Näiden habitaattivalikoimaan kuuluvat esim. boreaaliset havumetsät, tundra ja nummet.

Karun rämeen kenttäkerroksen tärkeimpiä osakkaita ovat generalistiluonteiset varvut, tässä kanerva ja variksenmarja. Tässä työssä on pituuskasvun seurannan avulla yritetty selvittää sitä tapaa l. strategiaa, jolla varvut ovat adaptoituneet karuun kasvupaikkaansa. Vertailevan pituuskasvututkimuksen avulla päästään käsiksi resursien käyttöön ja toisaalta sillä on merkitys kasvien esiintymisen väliselle suhteelle l. ns. kasvien koeksistenssille. Näitä asioita

on tarkasteltu myös osana metsänparannuskäsittelyä seuraavaa sukkessiokehitystä. Versopituuskasvua on kvantitatiivisesti analysoitu kasvun fysiologiseen etenemiseen perustuvalla mallilla.

Tämä työ on samalla myös osan laajemmasta kokonaisuudesta, jossa pyritään selvittämään karun rämeen keskeisimpien perustuotajien tuotantobiologista rytmikkaa. Kun huomioidaan eri kasvillisuuskerrosten tärkeimmät osakkaat ja määritetään niiden kasvurytmiikka ja selvitetään kasvurytmiikan suhde biomassan karttumiseen voidaan laatia koko rämeen tuotannon kasvukautisesta koostumisesta synteesi. Tässä työssä tavoitetta lähestytään rämeen kenttäkerroksen varpumaisen elomuodon pääkomponenttien pituus- kasvun osalta.

Työ on osa Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston, Helsingin yliopiston kasvitieteen laitoksen ekologian osaston sekä eräiden muiden laitosten tutkimusprojektia, jota myös Suomen Akatemia on rahoittanut. Hankkeen tarkoituksena on selvittää karun rämeen ekosysteemin ekologiaa ja metsänparannustoimenpiteiden vaikutusta siihen (vrt. REINIKAINEN 1976), ja siten tuottaa oloihimme soveltuva tietoa suoekosysteemin toiminnasta ja rakenteesta sekä täydentää niitä tuloksia, joita on saatu esim. Abiskon palsasoilta (ks. ROSSWALL & HEAL 1975 sekä WIELGOLASKI 1975) sekä Moorhausen peittosoilta (ks PERKINS & HEAL 1978). Tällöin olisi käytettävissä tietoa mm. metsänparannussovellutuksiin suomalaiselta keidassuolta. Tämänkaltainen tutkimus palvelee tietysti yhtäläillä ympäristön-suojelusovellutuksia.

2. TUTKIMUSAINEISTO

21. Tutkimusalue

Tutkimus on tehty Lammin biologisen aseman läheisyydessä, Lammin (EH) Jahkolan kylässä sijaitsevalla Laaviosuolla - 61°, 02' N, 24°, 58' E -. Alue kuuluu toisen Salpausselän etumaastoon (OKKO 1972), jossa sijaitsevaan laaksoon suo on syntynyt. Suon korkeus merenpinnasta on korkeimmalta kohdalta 151,1 m. Alue kuuluu eteläboreaaliseen havumetsävyöhykkeeseen (AHTI, HÄMET-AHTI & JALAS 1968) ja sen tehoisten lämpötilojen summa on hivenen yli 1200 (KOLKKI 1966). Muita Lammin pitäjän yleisiä klimatologisia tunnuksia on kuvattu taulukossa 1 (RUUHIJÄRVI 1974). Aineisto perustuu vuosien 1961-1971 keskiarvoihin.

Taulukko 1. Lammin pitäjän makroilmasto

vuoden keskilämpötila	+3,1 C
Alle 0 C keskilämpötilaperiodin pituus	181 vrk
kasvukauden pituus (yli +5C)	163 vrk
vuotuinen keskisadanta	600 mm
evapotranspiraatio	450 mm
lumipeitteen kesto aika	137 vrk
pysyvän lumipeitteen sataminen ja sulaminen	7. XII - 23. IV

Laaviosuo sijaitsee Rannikko-Suomen konsentristen keidassoiden vyöhykkeen ja Sisä-Suomen eksentristen keidassoiden vyöhykkeen rajalla (EUROLA 1962).

Suo ei edusta puhtaasti kumpaakaan vyöhyketyyppiä, vaan on välittävää muotoa. Etenkin suon koillisosassa (kuva 1) on pitkiä samansuuntaisia kuljuja ja kermejä, jotka ovat tyypillisiä eksentrisille soille. Silti Laaviosuolla on selvä keskus ja keskusalue (keskustasanne), joskin se sijaitsee aivan suon etelälaidassa. Se on konsentrisen suon tunnusmerkki. Alempi reunaluisu on suolla varsin heikosti kehittynyt, mutta ylempi reunaluisu ja sen mätäsvoittoinen rämekasvillisuus muodostaa valtaosan suon pinta-alasta. RUUHIJÄRVI (1974) lukee kuvatunlaisen suon eksentristen soiden vyöhykkeeseen. AARTOLAHTI (1965), joka on selvitellyt soiden vaihettumismuotoja Laaviosuota hiukan lännempänä, puhuu tällaisessa tapauksessa epäkeskisesti konsentrisesta keidassuosta (einseitig konzentrisches Hochmoor). Laaviosuollakin voidaan pitää konsentristen soiden piirteitä vallitsevina ja täten se on epäkeskisesti konsentrisen Rannikko-Suomen suo, jossa on Sisä-Suomen eksentristen soiden piirteitä. Suon itäpuolisella jatkeella ovat sisäsuomalaiset piirteet vallitsevia ja se on lähinnä Sphagnum fuscum-keidas, joka sukkessiossaan kehittynee keidassuoksi (EUROLA 1962).

Varsinainen Laaviosuo on kuitenkin mättäiden ja kuljujen muodostamaa kompleksikasvillisuutta. Mättäiden rahkarämeet (RR) ovat kanervavaltaisia ja pääosin Calluna-Sphagnum fuscum-Cladonia-rahkarämettä (PAASIO 1933 ja EUROLA 1962). Tyyppi on yleislevinneisyydeltään lounainen. Laaviosuolla on kuitenkin seassa yleislevinneisyydeltään itä-pohjoisen Empetrum-Sphagnum fuscum-rahkarämeen piirteitä, joten Laaviosuon kasvillisuus on näiden kahden suotyypin välisellä gradientilla ja lähempänä edellämainittua suotyyppiä.

Ylemmällä reunaluisella on mätäspintatason kasvillisuus vallitsevaa ja kuljut ovat kuivahkoja välipintakasvillisuuden luonteisia Eriophorum-Sphagnum balticum-nevoja (PAASIO 1933) eli yleisemmin lyhytkortisia nevoja (LkN) (esim. LUKKALA & KOTILAINEN 1951). Suon keskusosissa ovat märkäpintatason kuljut (vrt. EURO-LA & KAAKINEN 1978) vallitsevia ja niinpä siellä on edellisten tyyppien ohella runsaasti märkiä Scheuchzeria palustris - Sphagnum majus - (Sphagnum dusenij) -nevoja (PAASIO 1933) eli silmäkeneväkuljuja (SiN). Tällaisesta kompleksisesta kasvillisuudesta muodostuu kokonaisuudessaan kasviyhdyksunta, jota CAJANDER (1913) on nimittänyt keidasrämeeksi (KsR). Tämä yhdistelmäsuotyyppi esiintyy Laaviosuolla niukkapuustoisena suon keskustasanteella ja runsaspuustoisempaa reunaluisun alueella (Kuva 1).

Laaviosuo on paksuturpeinen ombrotrofinen keidassuo, jonka turpeen paksuus suon keskiosissa on noin 8 m. (Suota on kairannut mm. maantieteen kenttäkurssi 1976). Laaviosuon kehitys lienee noudattanut samoja linjoja kuin sen välittömässä läheisyydessä sijaitsevan Kaurastensuon. Kaurastensuo (NIIRANEN 1973) edustaa kehityshistorialtaan varsin tyypillisesti etelä-hämäläisten soiden kehitystä. Sen soistuminen on lähtenyt käyntiin muinaisjärven umpeenkasvun seurauksena atlanttisena ilmastokautena noin anno 7000 B.P.. Umpeenkasvua on seurannut korpivaihe, jota on luonnehtinut tervaleppä Alnus glutinosa (L.) Gaertn.. Tätä vaihetta edustavaa metsäsaraturvetta on varsin paksult (n. 1 m). Tervaleppävaihetta on seurannut nevaräme ja nevakorpivaihe noin anno 4500 B.P., jolloin on muodostunut saraturvetta. Samoihin aikoihin on turpeen kertymänopeus huomattavasti kasvanut. Saraturve muuttuu ilman selvää rajaa

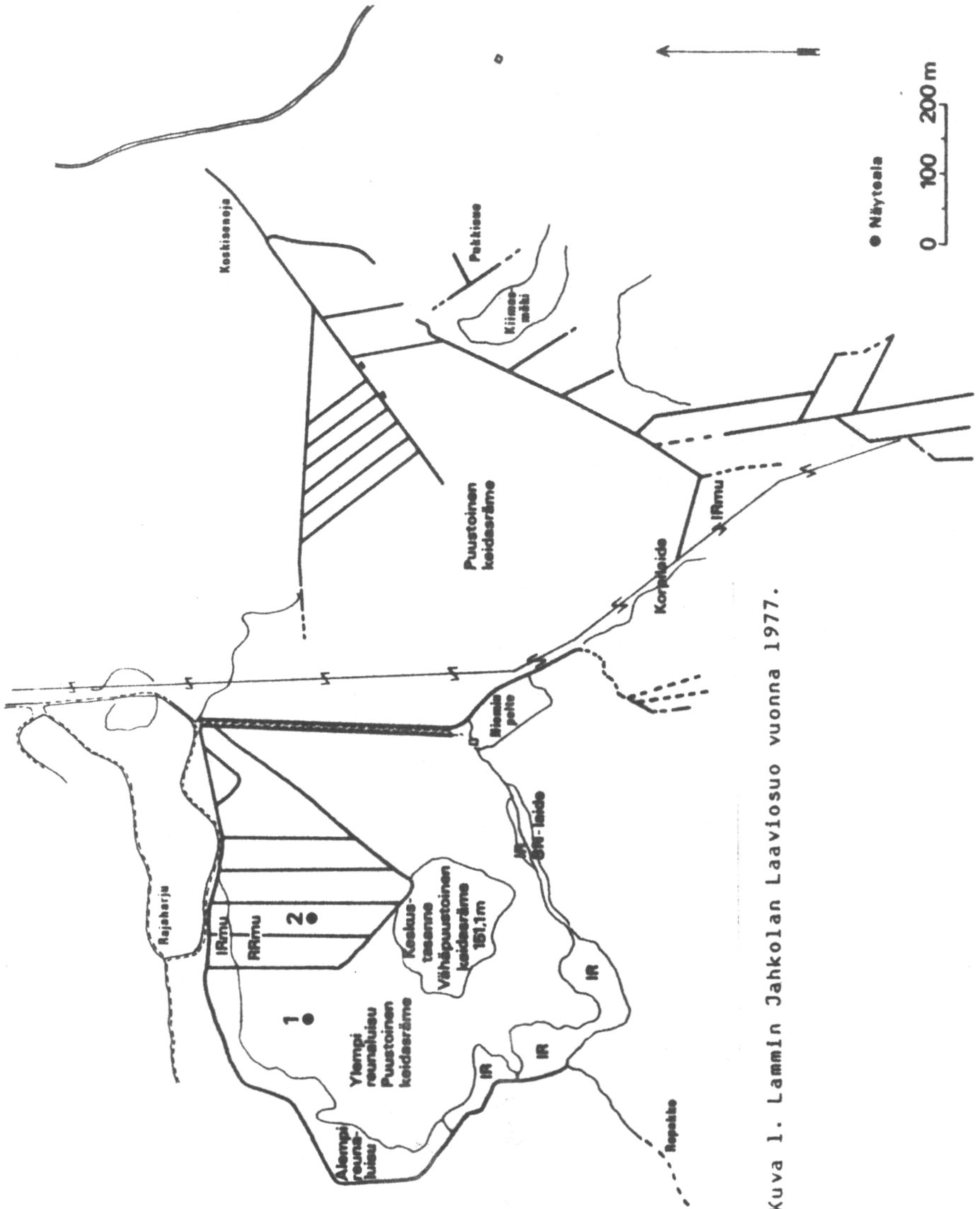
ombotrofiseksi rahkaturpeeksi noin anno 4000 B.P. Rahkaturvetta on paksultti (3 m). Alaosistaan kerros koostuu Sphagnum magellanicum Brid. Turpeesta ja yläosistaan Sphagnum rubellum Wils. ja Sphagnum fuscum (Schimp.) Klinggr. lajien luonnehtimasta turpeesta, joka vastaa suon nykykasvillisuuttakin.

Metsänparannuskäsittelyt

Keskeinen osa keidasrämeestä joutui vuonna 1966 metsänparannustoimien kohteeksi (asiaa koskevat tiedot peräisin maanomistaja EERO TYRKKÄÄLTÄ). Kyseisenä vuonna ojitettiin suosta kaivurilla 5,9 ha kokoinen ala (kuva 1). Sarkaleveys on 45 m. Pääosa ojitusalueesta sijaitsee ns. ylemmän reunaluisun alueella, missä keidasräme on jo luonnontilaisena ollut puustoinen. Tämän rämekasvillisuuden osalta alueella on suurehkoja pitkänomaisia kuljuja. Etenkin mätäskasvillisuuden osalta ojitusalue on alkuaan muistuttanut suon luonnontilaista osaa.

Ojitusta seurasi vuonna 1970 lannoitus. Suon alhaisen boniteetin tähden siihen ei saatu metsänparannusvaroja, joten maanomistaja suoritti sen omalla kustannuksellaan. Lannoitus suoritettiin vuoden lopulla alkutalvesta. Lannoitteet vietiin ahkiolla suolle ja levitettiin käsin. Lannoitteina oli kaikki kolme pääravinnetta: typpi, fosfori ja kali. PK-lannoitetta (fosfori ja kali) levitettiin 400 kg/ha ja urea-lannoitetta (typpi) 100 kg/ha.

Ojitusta on seurannut pohjavesipinnan alentuminen. Pohjavesipintoja ojitetulla ja ojittamattomalla suon puoliskolta vuodelta 1977 esittää kuva 2. Ojitus on alentanut sekä mätäskasvillisuutta että kuljupintojen



Kuva 1. Lammin Jahkolan Laaviosuo vuonna 1977.

pohjavettä noin 20 cm, mikä näkyy koko kasvukauden ajan, vaikka pohjaveden syvyys muuten vaihtelee sateiden mukaan.

Ojitusta ja etenkin lannoitusta on seurannut voimakas sekundäärisukcession käynnistyminen. Ratkaisevana ravinteena ombrotrofisen suon kasvien kasvun kiihdyttäjänä on typpi (vrt. PAAVILAINEN 1972). Puuston kasvu on elpynyt, taimiaines on tullut näkyviin, märän ombrotrofisen kasvualustan specialistikasvilajit ovat menettäneet elinmahdollisuutensa ja ovat häviämässä. Eräät generalistikasvilajit ovat voimakkaasti lisääntyneet. Etenkin varvut, tupasvilla sekä mänty ovat hyötäneet sukcession käynnistymisestä. Ojitusalueen kasvillisuuden rakenne on selvästi muuttunut ekosysteemin radikaalin ja keinotekoisien muuttamisen seurauksena. SARASTO (1961) on luokitellut ojitussukcessiossaan näin pitkälle edenneet suot alkuperäisen suotyyppinsä muuttumiksi (mu). Joten tässä yhteydessä on kyse rahkarämemuuttumasta (RRmu), ja koko kasviyhdykskunnan kohdalla keidasrämemuuttumasta (KsRmu).

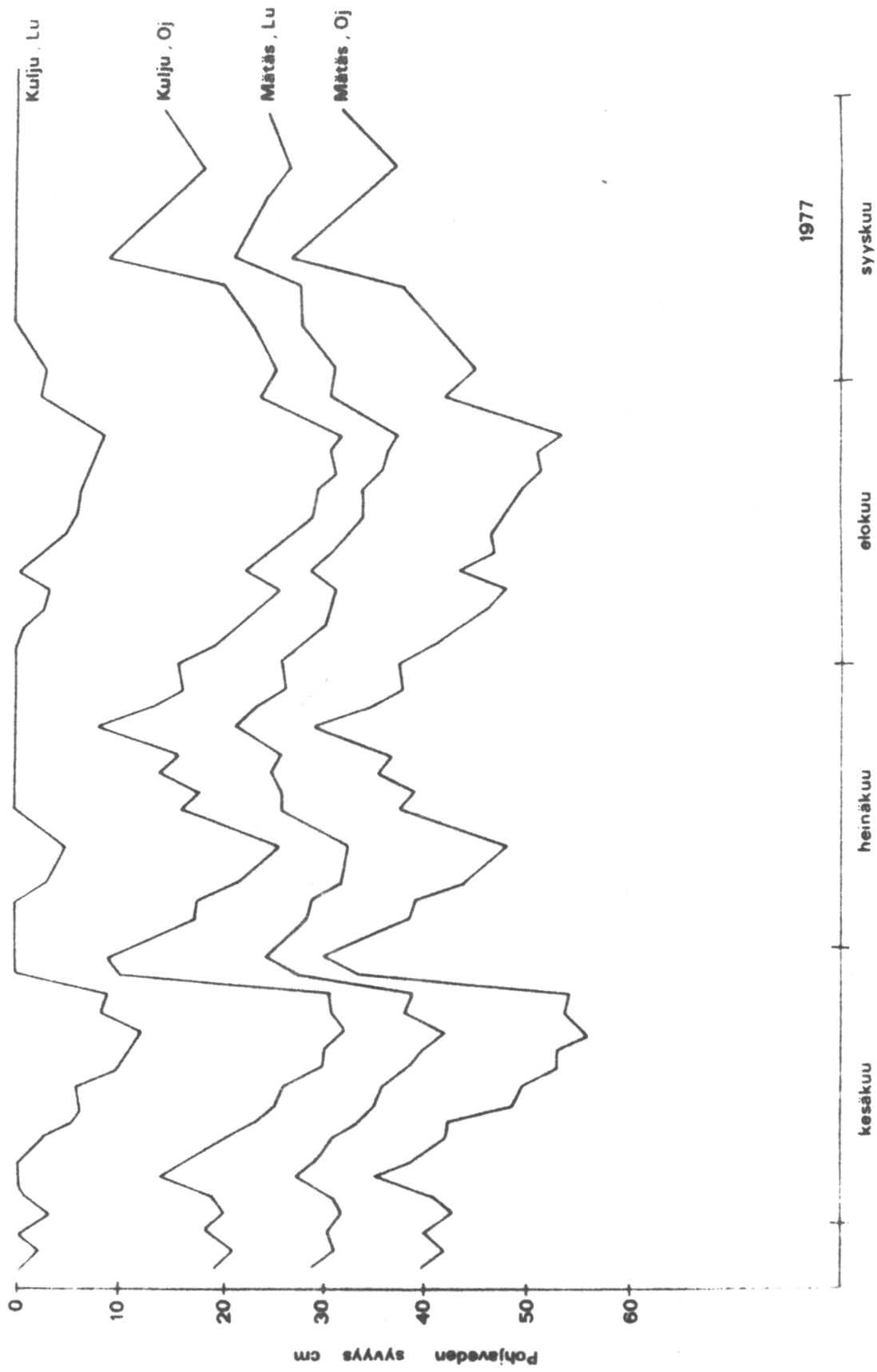
22. Aineiston keruu

Näytealat

Näytealat perustettiin vuonna 1975 Laaviosuon kummallekin habitaatille; luonnontilaiselle rahkarämeelle ja rahkarämemuuttumalle.

Näytealat sijaitsivat alueella (kuva 1), mikä tyypillisimmin edustaa Calluna - Sphagnum fuscum - Cladonia rahkarämettä.

Suon keskustasanne ^{oli} suon vastakkaisella puolella, joten näyte-



Kuva 2. Pohjaveden syvyys Laaviosuon kummallakin habitaatilla sekä mättäällä että kuljussa vuoden 1977 kasvukauden aikana: 10

alat edustavat myös puustoista mätäsvoittoista keidasrämettä ja sen muuttumaa suon ylemmällä reunaluisuella. Tässä työssä keskityttiin kummallakin näytealalla vain mätäspintojen 1. rahkapintojen kenttäkerroksen varpukasvillisuuteen. Rahkarämemuuttuman näyteala sijaitsi 45 m leveän ojitusosan keskellä ja n. 150 m päässä suon reunasta.

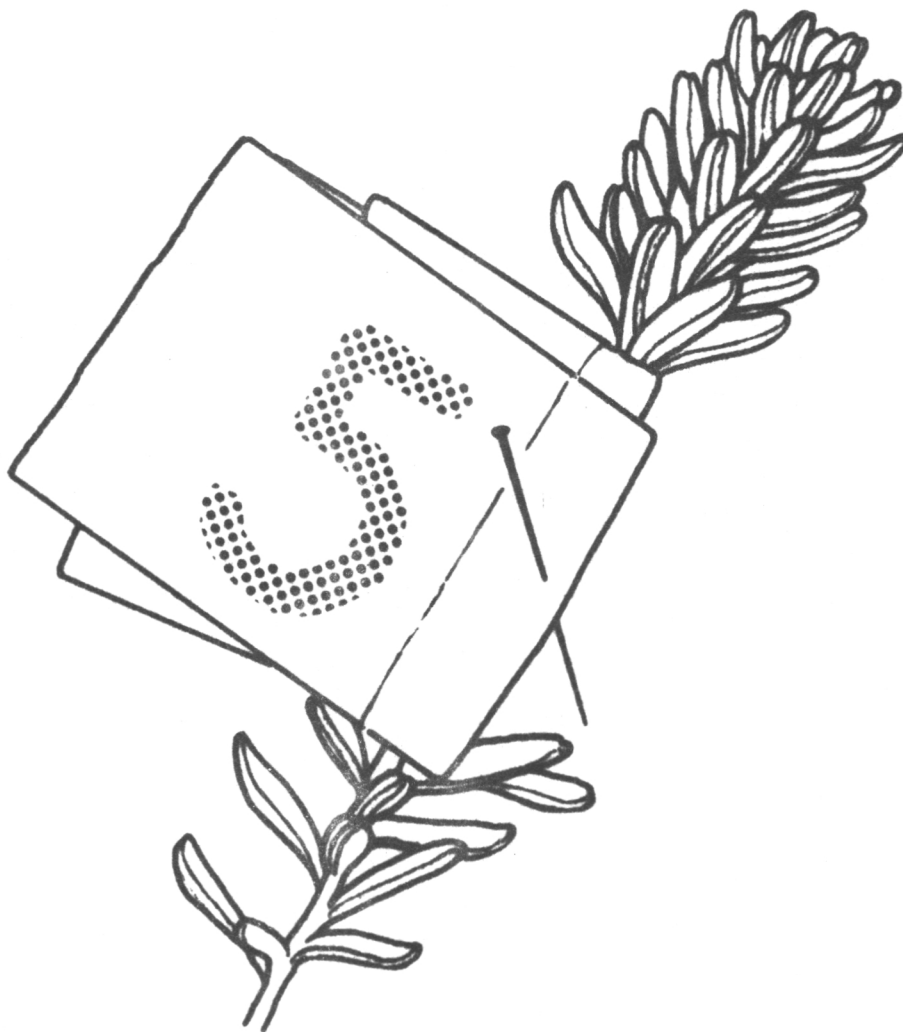
Luonnontilaisen rahkarämeen näyteala sijaitsi n. 75 m päässä ojitusalueen reunasta ja n. 140 m päässä suon reunasta, missä kulki laitaoja. Suon luonnontilaisella puolella pohjavesi on aivan pinnassa (kuva 2), eikä kosteudessa ollut silminhavaittavaa eroa muun luonnontilaisen suonosan välillä. Ojitusvaikutuksen on todettu karuilla rämeillä keskittyvän ojien lähituntumaan ja vähenevän varsin jyrkästi kauempana ojista (esim. SEPPÄLÄ 1969, 1972, HUIKARI et al. 1966). Niinpä etäisyyden ojista voidaan katsoa olevan riittävän ja näytealan olevan kasvien vesitalouden kannalta luonnontilassa. Lannoitusvaikutus ei myöskään ulotu ojitusalueen ulkopuolelle, mikä on selvästi havaittavissa kasvien kasvureaktioissa.

Kasvumittaukset

Kasvurytmiikkaa mitattiin rahkarämeen kahdesta valtavarvusta; variksenmarjasta (Empetrum nigrum L.) sekä kanervasta (Calluna vulgaris (L. Hull)). Kanerva on dominoiva varpulaji Rannikko-Suomen kermikeitaille ja variksenmarja yleistyy Sisä-Suomen kermikeitaille. Lammin Laaviosuolla ovat kummatkin lajit runsaita, joskin kanerva ^{on} jonkinverran runsaampi. Kuivilla mätäspinnoilla on muiden varpulajien määrä vähäinen.

Pituuskasvun mittausta varten valittiin joukko versoja kummastakin lajista, jotka merkittiin ja niihin kiinnitettiin pituuskasvumittausten tukipiste. Varvut merkittiin kunkin kasvukauden alussa. Merkintään käytettiin värillistä ja säänkestävää teippiä, jota kierrettiin verson ympärille hiukan kasvupisteen alapuolelle. Teippiin taitettiin pieni uloke, johon kirjoitettiin verson kooditunnus. Teippiin työnnettiin tämän jälkeen tukevahko hyönteisneula siten, että neula sijaitsi aivan varvun verson tuntumassa kuitenkin itse versoa vahingoittamatta. Merkkiteipin ja neulan kiinnittyminen varpuun näkyy kuvasta 3. Neula on kasvumittausten kiintopiste ja se pysyy tukevasti paikoillaan teipin kierrosten välissä. Kasvumittauksia suoritettiin vuosina 1975, 1976 ja 1977.

Kasvumittaukset suoritettiin kiintopisteen (neulan tyven) ja verson kasvupisteen etäisyyksien mittauksina. Mittavälineenä oli herkkäliikkeisellä luistimella varustettu työntötuumain (Mauser inox). Näin voitiin välttää verson kärjen vahingoittuminen mittauksen aikana. Lukematarkkuus oli 0,05 mm. Mittausta tehtäessä verso otettiin varovasti käsin suoraksi. Mittaajasta johtuvien mittavirheiden eliminoimiseksi tehtiin mittaukset mahdollisimman standardoidusti ja esim. mittaajan tilapäisiä vaihdoksia vältettiin. Mittaukset tehtiin kasvukausien aikana joka päivä (muutamien välipäivien arvot interpoloitiin). Jotta mittausvälit muodostuisivat samanpituisiksi oli mittausajankohta mahdollisimman samaan aikaan vuorokaudesta. Vuosina 1975 ja 1977 oli mittausajankohta noin kello 16 iltapäivällä ja vuonna 1976 aamupäivällä noin kello 10.



Kuva 3. Variksenmarja ja sen mittausvarustus.

Mitattavia versoja valittiin samasta mättäästä viisi kappaletta. Tällöin eri versojen välinen etäisyys oli 10-20 cm. Niinpä ne useimmiten olivat joko samaa yksilöä tai kloonina. Tällaisia viiden verson kohteita oli lähekkäisillä mättäillä noin 2-3 m päässä toisistaan useampia. Vuonna 1975 oli luonnontilaisella rahkarämeellä kolme mittauskohdetta kanervaa - neljäs rapistui mittauksen aikana ja se jouduttiin hylkäämään - ja neljä variksenmarjaa. Vuonna 1976 perustettiin kummallekin habitaatille neljä mittauskohdetta kummastakin lajista. Vuonna 1977 oli molemmilla habitaateilla vain yksi kanerva- ja yksi variksenmarjakasvusto mittauskohteena.

Versot valittiin satunnaisesti, kuitenkin niin, että ne olisi helppo mitata, jolloin etusija oli hyväkuntoisilla mättäillä. Tosin merkitsemisajankohtana keväällä oli jokseenkin mahdotonta ennustaa tulevaa kasvua. Kustakin mittauskohteesta laskettiin viiden verson keskimääräinen päivittäinen pituuskasvu. Näin saatuja lukemia käytettiin perusaineistona jatkokäsittelyssä.

Ympäristötekijöiden mittaukset

Kummallekin näytealalle perustettiin keväällä 1975 ympäristötekijöiden mittausasemat, joilta on havainnoitu useita ympäristötekijöitä.

Kummallakin habitaatilla tärkeimpänä, ja tässä käytettynä, lämpötilanmittaustasona oli 1,5 m, jossa oli ilmatieteen laitoksen käyttämä standardoitu säähavaintokoju ja sen sisällä termohygrografi (malli Lambrecht 252, joka oli varustettu piirturi-

paperilla 82 TH 35-0-45, 100-0). Mittarit kalibroitiin kunkin mittausperiodin alussa tarkkuuslämpömittarilla vakiolämpötiloissa ja niiden mittaustarkkuuden muutoksia seurattiin maastossa kasvukauden aikana tarkkuuslämpömittarilla ja poikkeama merkittiin muistiin myöhempää tulosten lukemisen yhteydessä tehtyä korjausta varten.

Lämpötilanmittaus alkoi kunakin vuonna lumien sulattua keväällä, paitsi vuonna 1975 vasta asemien perustamisen jälkeen toukokuun puolessavälin, ja mittauksia jatkettiin syksyyn saakka. Viikoittain vaihdetut piirturipaperit luettiin myöhemmin kahden tunnin välein ja asteen tarkkuudella lävistyslistoille reikäkorttilävistystä varten. Lämpötilakorjaukset tehtiin tässä vaiheessa.

Pohjavesimittaukset tehtiin säähavaintokojujen välittömässä läheisyydessä olleista pohjavesikaivoista, joista veden syvyys mitattiin metrimitalla päivittäin. Kaivoja oli neljä, kaksi kummallakin habitaatilla toinen mättäällä ja toinen kuljussa. Pohjavesituloksia ei tässä yhteydessä jatkokäsitelty.

Versonäytteet

Variksenmarjan verson pituuden ja biomassan välisen suhteen selvittämiseksi kerättiin vuonna 1976 vuosiversoja kummaltakin habitaatilta viikon välein pituuskasvun kestäessä. Kullakin näytteenottokerralla otettiin versoja neljältä satunnaisesti valitulta rahkaräme- ja rahkarämemuuttumamättäältä. Kustakin mättäältä poimittiin 25 versoa. Näytteenottokertoja oli kaikkiaan kymmenen.

Versojen pituudet mitattiin tuoreeltaan työntötuumaimella 0,05 mm tarkkuudella, jonka jälkeen ne kuivattiin mättäittäin 25 kappaleen erissä. Kuivatus tapahtui 60 C lämmössä vähintään 24 h ajan tai kunnes ne olivat täysin kuivia. Tämän jälkeen ne punnittiin mättäittäin 0,01 g tarkkuudella.

Pituuden ja painon välinen suhde analysoitiin regressiomenetelmällä.

3. AINEISTON KÄSITTELY

31. Yleistä kasvumalleista

Kasvien kasvu on monien fysiologisten prosessien lopputulos. Hyvin monia tietokonemalleja on konstruoitu viime vuosina kasvuprosessien tulkitsemiseksi ja ennustamiseksi. Erityisesti sato-fysiologian nimellä kulkeva uusi tieteenala on ollut kasvun mallittamisesta kiinnostunut (esim. MILTHORPE & MOORBY 1974). Ekologisia malleja on yleensäkin syytetty yhteismitattomuudesta (vrt. OKSANEN 1978). Ja varsin vähän on kasvumallejakin verrattu toisiinsa. HESKETH & JONES (1976) ovat kuitenkin tehneet eri mallien luokittelua sekä koonneet niitä käsittelevää kirjallisuutta. Varsin suuri osa malleista käsittelee fotosynteesiä. Muita mallituksen kohteita ovat olleet: respiraatio, yhteytystuotteiden translokaatio, valon hyväksikäyttö ja heijastus, evapotranspiratio, maa ja kasvin veden saanti, yhteytystuotteiden käyttö, fysiologinen aika, stressifysiologia ja kasvin ravinteiden käyttö.

Tässä työssä on käytetty fysiologiseen aikaan perustuvaa kasvumallia. Fysiologinen aika on määriteltävissä suureeksi, jota ns. fysiologinen kello "mittaa". Tämän kellon "käynti" poikkeaa yleensä huomattavasti normaalista ajan kulusta. Sensijaan on todettu, että erilaiset lämpösummakäsitteet kuvaavat aika hyvin fysiologisen ajan etenemistä (vrt. SARVAS 1972, 1974 sekä SARVAS 1977). Fysiologisen ajan kulkuun perustuvia malleja on useita (vrt. HESKETH & JONES 1976). Tässä käytetyn mallin on laatinut HARI (1976). Sitä on metodisesti kehitelty töissä: HARI (1968), HARI et al. (1970), HARI (1972), HARI & SIREN (1972),

HARI & LEIKOLA (1974), HARI et al. (1977)
sekä POHJONEN & HARI (1973).

Luonteeltaan fysiologiseen aikaan perustuva malli on varsin ekologinen. Kasvuprosessien kvantitatiivisen analysoinnin avulla on mahdollista tarkastella kasvilajien ja kasviyhdykskuntien ekologisia parametrejä. Kasvun kulku ja ilmeneminen sekä siihen vaikuttavat tekijät ovat ekosysteemin toiminnan kannalta keskeisiä. Kasvureaktioihin kohdistuu myös luonnon valintapaine, joka vasta toissijaisesti heijastuu kasvien rakenteeseen.

32. Fysiologisen ajan kasvumalli ja sen perusteet

Kasvunopeus ja kasvu

Kasvin elintoiminnot ovat ajan funktiona tapahtuvia muutoksia. Kasvu on näistä ehkä keskeisin. Kasvu on määriteltävissä kasvin koon tai orgaanisen ainesmäärän (tai orgaanisen hiilimäärän) lisääntymiseksi aikayksikköä kohden. Kasvunopeus (g) voidaan tällöin määritellä esim. orgaanisen ainemäärän (W) aikaderivaattina (t).

$$(1) \quad g(t) = \frac{dW}{dt}$$

Kääntäen voidaan kasvu esittää kasvunopeuden (g) integraalina ajan suhteen.

$$(2) \quad W(t) = \int_0^t g(t) dt,$$

josta voidaan laskea hetkellä j (esim. vuorokauden aikana) syntynyt koon muutos tai orgaanisen aineen määrä kasvunopeuden in-

tegraalina alkuhetkestä t_j loppuhetkeen t_{j+1} .

$$(3) \quad W_j = \int_{t_j}^{t_{j+1}} g_j(t) dt.$$

Kasvuun vaikuttavista ympäristötekijöistä on todettu useassa yhteydessä lämpötilan olevan tärkeimmän. Erityisesti tämä pitää paikkansa boreaalisessa vyöhykkeessä, missä suotuisten lämpötilaedellytysten vallitessa eivät muut kasvua säätelevät tekijät, mm. valo ja kosteus, tule määrääviksi. (esim. LAITAKARI 1920, MORIK 1941, LEIKOLA 1969 ja SARVAS 1972, 1974).

Näistä kasvua rajoittavista tekijöistä on kosteutta yleensä Suomessa riittävästi käytettävissä kasvukauden aikana (MIKOLA 1950, SARVAS 1972). Suoekosysteemin maaperässä kosteutta yleensä on jopa liikaa, jolloin syntyvä anaerobisuus vaikeuttaa monien kasvilajien kasvua ja menestymistä (esim. HUIKARI 1959a ja AMSTRONG 1976). Täten on syntynyt hapettomiin pohjavesiolosuhteisiin sopeutuneita kasvilajeja; varsinaisia suokasveja (esim. GORE & URQUHART 1966). Ojitetuilla soilla aerobisuus periaatteessa paranee, mutta silti kosteutta jää riittävästi (esim. HUIKARI 1959b) muille paitsi varsinaisille suokasveille, jotka häviävät (vrt. SARASTO 1961). Mätäsvarpujen juuret ovat luonnontilaiselakin suolla varsin pinnassa so. pohjavesipinnan yläpuolella (METSÄVAINIO 1931). Niinpä kosteuden merkitys voitaneen tässä yhteydessä jättää sekundäärisenä syrjään.

Myös valon välitön vaikutus voidaan jättää huomiotta, sillä valolla ei ole todettu olevan merkitystä samassa valoilmastossa tapahtuvan kasvun vaihtelun selittäjänä (DEWIT et al. 1970, PROMNITZ 1975 sekä HARI 1976). Toisaalta valo säätää vain kasvun rajat, ei sen kasvukautisia vaihteluja (VÄISÄNEN et al. 1977). Suolla ei myöskään ole valosta puutetta, sillä luonnontilainen räme on hyvin aukea eikä nuori muuttumakaan ole vielä ehtinyt muuttua puustoltaan kovin sulkeutuneeksi.

Niinpä kasvuun suoraan vaikuttavista ympäristötekijöistä jää jäljelle vain lämpötila, johon tässä työssä käytetty kasvun dynaaminen malli perustuu. Perustana kasvumallissa on lillukan (Rubus saxatilis L.) rönsyjen pituuskasvun lämpötilariippuvuus, mikä on yleistetty koskemaan myös muita kasveja. (HARI et al. 1978) Lillukka on ollut lähtökohtana voimakkaan rönsypituuskasvunsa vuoksi. Sen kasvun lämpötilariippuvuus on muodoltaan eksponentiaalista ja sen kynnyisarvo on 0. C, mikä on myös dynaamisen mallin kasvun lämpötilariippuvuuden kynnyisarvo.

Koska kasvi käyttää kasvuun hiilihydraattivarantojaan (esim. HARI et al. 1977), joita uudistetaan yhteyttämällä, ei fotosynteesi ilmene kasvussa suoraan. Sensijaan on todettu, että alhainen yhteyttämisen määrä vaikuttaa kasvuun pitkällä aikavälillä, esim. puilla edellisen kesän olosuhteet määräävät seuraavan kasvukauden tuotoksen tason (LAIKARI 1920, MIKOLA 1950, 1962, KOZLOWSKI & WINGET 1964). Ravintovarastojen kerääminen on eräänlainen pohjoinen adaptaatio, sillä PROMNITZ (1975) on havainnut että pohjoisilla kasveilla on suuremmat ravintovarannot kuin eteläisillä muodoilla.

Kasvilla menee itse kasvuprosesseihinkin niin paljon aikaa, että lämpötilan ja sitä vastaavan kasvun välillä on selvä viive. Viiveen on katsottu johtuvan hiilihydraattien kulkeutumisesta varastosolukoista kasvupisteeseen (esim. ODIN 1972). Tämän viiveen suuruudeksi on eri yhteyksissä määritetty kuusi tuntia (HERTZ 1969, MORK 1941 ja HARI 1976). Tämä pätee myös lillukkaan (HARI et al. 1977) ja ilmiö yleistäen ulotetaan tässä kanervaan ja variksenmarjaan.

HARI et al. (1977) totesivat lillukan pituuskasvun (h) riippuvuuden lämpötilasta olevan muotoa

$$(4) \quad h(x) = Ae^{bx} - 1$$

missä parametrien A ja b arvot ovat seuraavat:

$$A = 3,9$$

$$b = 0.026$$

Tämän perusteella voidaan kasvunopeus esittää muodossa $g(t) = h(x(t))$, missä on otettu huomioon kasvunopeuden riippuvuus lämpötilasta. Lämpötilariippuvuudessa ilmenevän kuuden tunnin viiveen

$$t = \frac{6}{24}$$

huomioon ottaminen saattaa yhtälön muotoon

$$(5) \quad g(t) = h\left(x\left(t - \frac{6}{24}\right)\right) \quad (\text{HARI et al. 1977})$$

Vuorokauden j kasvua vastaavan lämpötilariippuvuustekijän arvo (k_j) saadaan kasvunopeuden integraalina kyseiselle vuorokaudelle j .

$$(6) \quad k_j = \int_{t_j}^{t_{j+1}} h\left(x\left(t_j - \frac{6}{24}\right)\right) dt. \quad (\text{HARI et al. 1977})$$

Kasvun lämpötilariippuvuustekijä k_j on päivittäinen lämpösumma, minkä muodostamisessa on käytetty lähtökohtana lillukan rönkyjen kasvun riippuvuutta lämpötilasta.

Yhtälön (6) mukainen integraali laskettiin approksimaationa termografin liuskoilta kahden tunnin välein luetuista lämpötiloista (i)

$$(7) \quad k_j = \int_{i=1}^{12} h(x(t_j + \frac{i-3}{12})) \cdot \frac{1}{12}$$

Näin saatua vuorokautisen kasvun riippuvuutta lämpötilasta täytyy kuitenkin täydentää erityisellä tasoparametrillä a, sillä kasvun taso vaihtelee huomattavasti kasvien kunnosta riippuen (KELLOMÄKI et al. 1977).

Edellä esitetystä saadaan muodostettua päivittäiselle kasvulle W_j seuraava malli:

$$(8) \quad W_j = a \cdot k_j \quad (\text{HARI et al. 1977})$$

Fysiologinen kehitysvaihe

Paitsi pelkät ympäristötekijät, vaikuttavat kasvin kasvuun myös kasvin sisäiset kasvua säätelevät tekijät. Näitä sisäisiä tekijöiden ilmentymiä voidaan kutsua kasvin fysiologiseksi tilaksi. Fysiologiselle tilalle on ominaista, että se muuttuu kasvin vuotuisen kehityksen edetessä. Tätä on kutsuttu myös kasvin fysiologiseksi kelloksi (SARVAS 1972 ja 1974, SARVAS 1977). Tätä fysiolo-

logisen kellon määräämää kehityksen tilaa kutsutaan mm. kasvin fysiologiseksi kehitysvaiheeksi (HARI 1968, POHJONEN 1975).

Fysiologista kehitysvaihetta vastaavia käsitteitä kasvin vuotuisen kehityksen eri vaiheiden kuvaamisessa ovat käyttäneet mm. - DEWIT et al. (1970)-stage of development - sekä SARVAS (1972) - syklusväli vuotuisessa sykluksessa - .

Tässä käytetyssä mallissa kasvien vuotuista kehityksen etenemisnopeutta kuvataan käsitteellä kehitysnopeus M (HARI 1968, 1972). Sillä tarkoitetaan kehitysvaiheen muutosta pientä ajan muutosta kohti. Fysiologista kehitysvaihetta merkitään kirjaimella s . Kehitysnopeus voidaan tällöin määritellä kehitysvaiheen aika-derivaattina

$$(9) \quad M = \frac{ds}{dt} \quad (\text{HARI 1968})$$

Fysiologinen kehitysvaihe ajan hetkellä t määritellään kehitysnopeuden aikaintegraalina

$$(10) \quad s(t) = \int_0^t M dt \quad (\text{HARI 1968})$$

Kehitysnopeuteen M vaikuttavat eri ympäristötekijät, jotka muodostavat ympäristön tilan X . Sen osaset $X = (x, y, \dots, z)$, koostuvat siten esim. lämpötilasta (x), valosta (y), kosteudesta (z) jne. Tällöin voidaan esittää, että $M = M(X)$. Kasvin ympäristön tilan vaihdellessa ajan t funktiona saadaan kehitysnopeuden, ympäristön ja ajan välille seuraava riippuvuus

$$(11) \quad M = M(X(t)) .$$

Kasvien aktiivissa periodissa vaikuttaa kasvien kehitysnopeuteen miltei ainoastaan lämpötila (x) ja aika (t), (esim. SARVAS 1972). Tällöin voidaan yhtälö (11) saada muotoon

$$(12) \quad M = M(x(t)).$$

Näin fysiologinen kehitysvaihe hetkellä t , ja sen riippuvuus lämpötilasta ja ajasta saadaan määritettyä tekemällä yhtälöön (10) sijoitus $M = M(x(t))$.

$$(13) \quad s(t) = M(x(t)) dt \quad (\text{HARI 1968})$$

SARVAS (1972) on todennut, että kehitysnopeuden riippuvuus aktiivissa periodissa noudattaa sigmoidista käyrää. Tämän selvittäminen tapahtui tutkimalla mittoosin etenemistä vakiolämpötiloissa. Menetelmä on kuitenkin työläs ja hankala, joten HARI et al. (1970) sovelsivat tietoa, että kuusella (*Picea abies* (L.) Karst.) pimeähengityksen määrä indikoi kehitysnopeutta. Pimeähengityksen ja kehitysnopeuden lämpötilariippuvuuden funktioiden onkin todettu olevan likipitään samanlaisia (POHJONEN 1973). Näin on yhdistetty toisiinsa pimeähengitys ja kasvuprosessien aktiviteetti. Meidän ilmasto-olosuhteissamme normaaleissa kasvukautisissa lämpötiloissa (+5 - +20 C) ei näillä kahdella menetelmällä suuria eroja olekaan.

Niinpä tässä työssä käytetyssä mallissa lähdetään olettamuksesta, että teoreettinen pimeähengitys (R) antaa riittävän aproksimaation kasvin kehitysnopeudelle (M). Joten $M = R$ ja yhtälöön (12) sijoitetaan kehitysnopeuden aproksimaatio.

$$(14) \quad M(x(t)) = R(x(t)) \quad (\text{HARI et al. 1970})$$

Edelliseen perustuen saadaan päivän j aikana tapahtunut fysiologisen kehitysvaiheen eteneminen (s_j) yhtälön (10) perusteella integraalina päivän j alkuhetkestä t_j sen loppuhetkeen t_{j+1}

$$(15) \quad s_j = \int_{t_j}^{t_{j+1}} R(x(t)) dt \quad (\text{HARI et al 1970})$$

HARI (1976) on normittanut yhtälön (14) avulla lasketut kehitysnopeuden arvot siten, että kehitys etenee yhden yksikön vuorokaudessa, kun lämpötila pysyy 24:n tunnin ajan vakiona (10 C).

Tällaisenaan malli kuvaa kasvien fysiologisen kellon periaatetta. Kasvin ajan funktiona tapahtuvat muutokset normeerataan lämpötilan vaikutuksella. Tätä voidaan kutsua kasvin fysiologiseksi ajaksi. Niinpä fysiologinen aika etenee hitaasti matalissa lämpötiloissa ja nopeasti kun lämpötila on korkea.

Ominaiskasvunopeus ja kasvurytmi

Jos tarkastellaan kasvin orgaanisen ainesmäärän muutosta fysiologisen ajan funktiona, tarvitaan käsite, ominaiskasvunopeus, jolla tarkoitetaan kuiva-ainemäärän lisäystä pientä fysiologisen ajan muutosta kohti. Ominaiskasvunopeus $p(s)$ määritellään kuiva-ainemäärän derivaataksi fysiologisen ajan suhteen

$$(16) \quad p(s) = \frac{dW}{ds} \quad (\text{POHJONEN 1975})$$

Orgaanisen aineen määrä $W(s)$ fysiologisessa kehitysvaiheessa s on siten ominaiskasvunopeuden integraali

$$(17) \quad W(s) = \int_0^s p(s) ds \quad (\text{POHJONEN 1975})$$

Ominaiskasvunopeudessa on poistettu viilleiden ja lämpimien päivien aiheuttamat erot kasvunopeudessa. Ominaiskasvunopeudella pyritään kuvaamaan kasvunopeuden riippuvuutta kasvin kehitysvaiheesta ja se on siten tulkittavissa kasvin sisäiseksi tilaksi (POHJONEN 1975). Ominaiskasvunopeus on normitettu siten, että se saa maksimissaan arvon 1, ja se vaihtelee nollan ja yhden välillä. Normitettua ominaiskasvunopeutta kutsutaan kasvurytmiksi ja merkitään $f(S)$. Kasvurytmin ja kronologisen ajan välillä on riippuvuus $f(s(t))$. Kasvurytmin kuvaajaa aproksimoidaan funktiolla, joka koostuu kolmesta lineaarisesta komponentista (kuva 4) (HARI & LEIKOLA 1974).

Kasvurytmin kolme osaa ovat:

1. osa: lisääntyvän kasvun vaihe
2. osa: maksimaalisen kasvun vaihe
3. osa: vähenevän kasvun vaihe

Nämä vaiheet on mallissa esitetty seuraavien parametrien avulla (ks. myös kuva 4.).

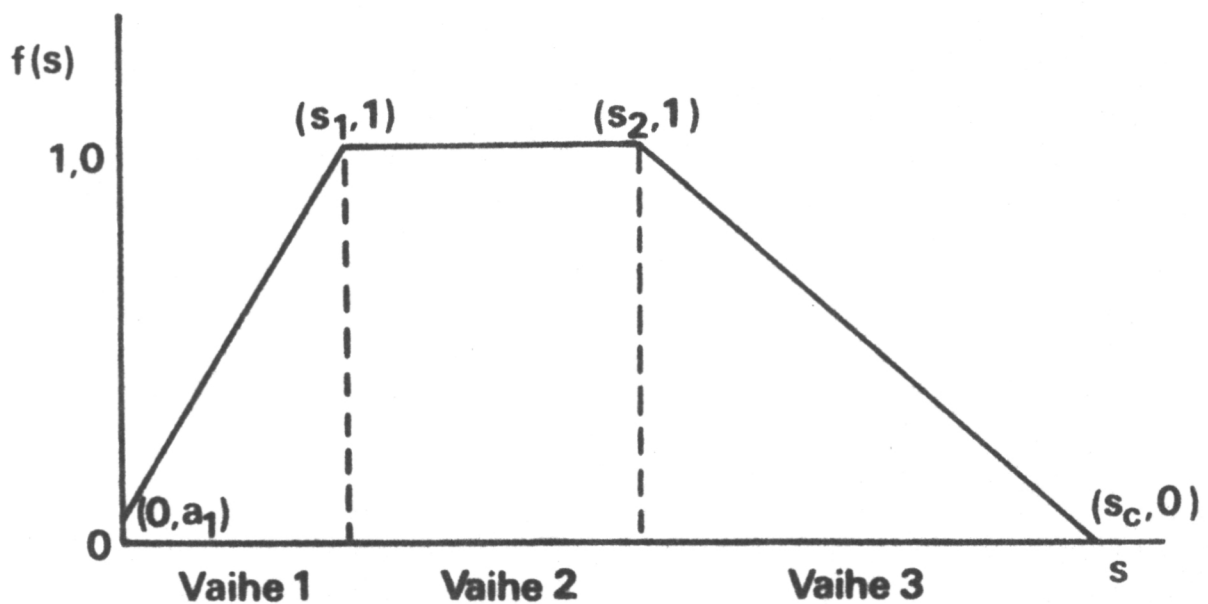
a_1 : päivittäisen kasvun taso kasvumittauksen alussa

s_1 : fysiologinen kehitysvaihe, missä maksimikasvun vaihe on alkanut

s_2 : fysiologinen kehitysvaihe, missä maksimikasvun vaihe päättyy ja kasvu alkaa vähetä

s_c : fysiologinen kehitysvaihe, missä kasvu päättyy

Kasvurytmin ensimmäisessä ja kolmannessa osassa ns. sisäiset tekijät säätelevät voimakkaasti kasvua. Maksimaalisen kasvun vaiheessa kasvin kasvu on ns. referenssitilassa ja kasvu on riippuvainen vain ympäristön tilasta (vrt. yhtälö (6)).



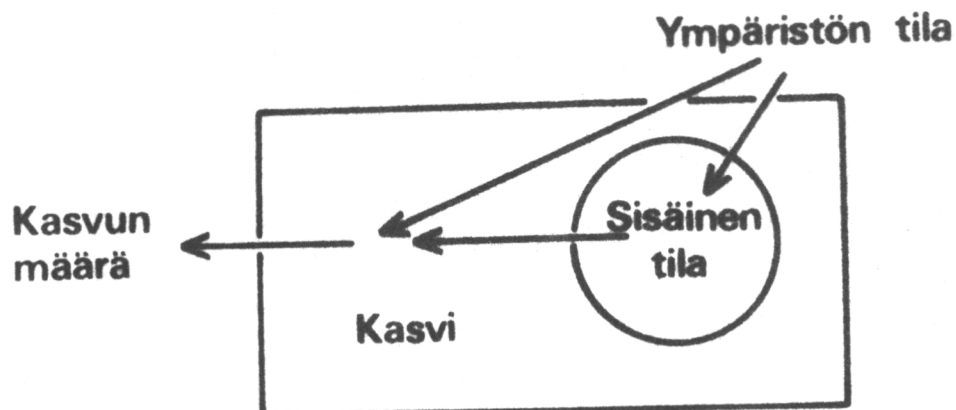
Kuva 4. Kasvurytmifunktion $f(s)$ ja sen parametrien välinen yhteys (HARI & LEIKOLA 1974).

Kasvurytmifunktion parametrien arvot määritettiin tutkittavasta aineistosta pienimmän neliösumman menetelmällä.

Kasvun dynaaminen malli

Kasvin kasvu on kahden muuttujan yhteisvaikutuksen tulos. Ensinnäkin kasvuun vaikuttaa ympäristön tila, jonka muutokset saattavat aiheuttaa suuriakin muutoksia kasvunopeudessa. Toiseksi kasvua

säätölee kasvin sisäinen tila, mikä muuttuu ympäristön vaikutuksesta kehitysvaiheesta toiseen. Niinpä kasvua voidaan havainnollistaa seuraavanlaisella kaaviolla (kuva 5).



Kuva 5: Ympäristön tilan, kasvun ja kasvin välinen suhde

Kasvin kuhunkin kehitysvaiheeseen liittyy tietty kasvupotentiaali, jonka kasvi voi suotuisissa oloissa saavuttaa. Se on kasvurytmin $f(s(t))$ hetkellinen tila. Kasvun välitön riippuvuus ympäristötekijöistä esitetään mallissa päivittäisen kasvun lämpötilariippuvuustekijän k_j avulla. Päivittäisen kasvun malli voidaan siten esittää seuraavasti

$$(18) \quad W_j = f(s_j) \cdot k_j. \quad (\text{vrt. Kellomäki 1977})$$

Eri kasviyksilöitä varten täytyy malliin lisätä tasoparametri a , mikä ilmoittaa komponenttikohtaisen kasvun tason

$$(19) \quad W_j = f(s_j) \cdot K_j \cdot a. \quad (\text{vrt. Kellomäki 1977})$$

Mallissa on lyhyenä aikavälinä t kasvu kasvurytmin, kasvun lämpötilariippuvuustekijän ja tasoparametrin tulo. Kullekin aikavälille määrätään omat kasvurytmin ja lämpötilariippuvuustekijän arvot. Mallissa on oletettu, että yhden päivän aikana fysiologinen kehitysvaihe muuttuu hyvin vähän, ja muuttumisen on oletettu olevan vakio.

4. TULOKSET

41. Kasvun kasvukautinen kulku

Lämpötilaolosuhteet vuosina 1975, 1976 ja 1977

Yleensä kasveille on niiden fenologiset prosessit so. kasvutapah-
tumat varsin lajiominaisia ja sen perusteella määräytyy kasvu-
paikkakohtaisesti mm. kasviyhdyksuntien ns. aspektivaihtelu.

Pohjoisilla alueilla, kuten Suomessa, määräytyy kasvukauden alku
ja kasvien kasvuprosessien käynnistyminen lähinnä ilmasto-olosuh-
teiden, erityisesti lämpötilaolosuhteiden, kehityksen perusteella
(ks. SARVAS 1965 ja 1972). Yleensä käytetään kevään ja kasvukau-
den etenemisen mittana ns. lämpösummaa sen eri muodoissa.

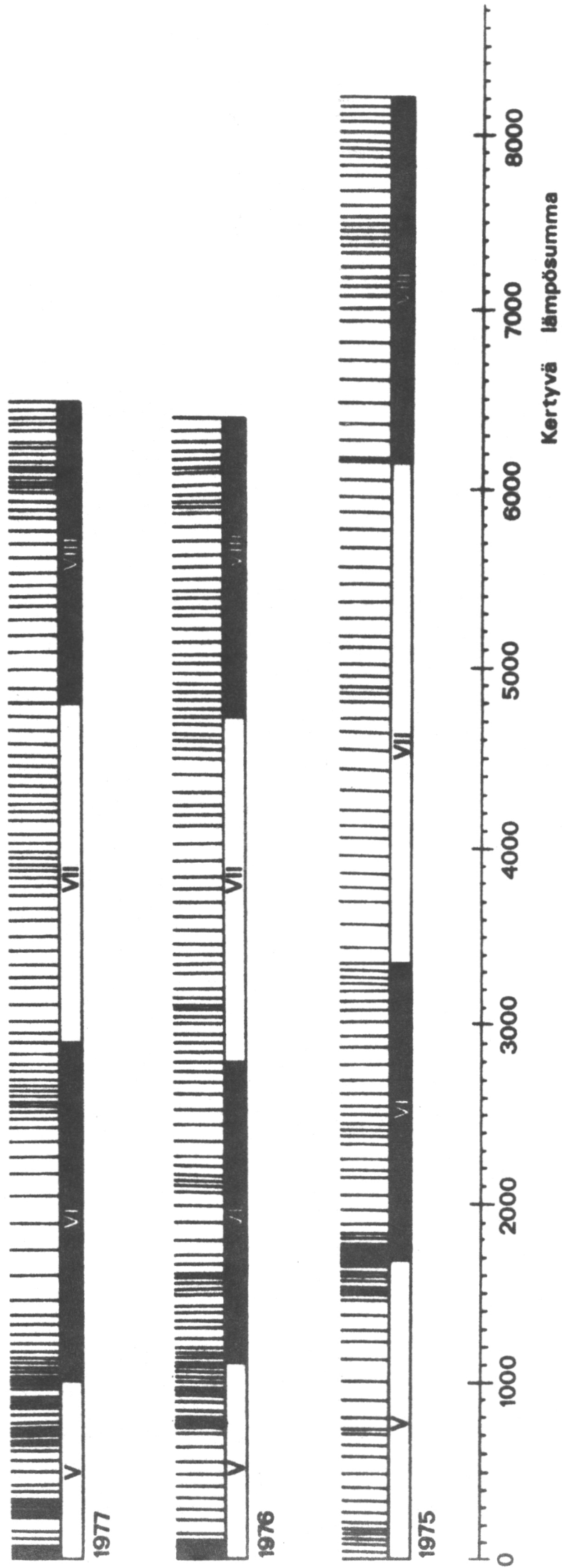
Tavallisesti se on muodostettu lämpömäärän lineaarisena mitta-
yksikkönä. Tässä työssä on kuitenkin käytetty eri fenologisten
prosessien välisten etäisyyksien ja kasvukauden etenemisen mittana
kasvun lämpötilariippuvuustekijää (k_j). Se mittaa samoja asioita
kuin konventionaalisetkin lämpösummayksiköt (esim. ns. tehoisan
lämpötilan summa), joskin on realistisempi ja tarkempi. Sen vuoksi
siitä käytetään seuraavassa lyhykäisyyden vuoksi nimitystä lämpö-
summa (päivittäinen lämpösumma k_j).

Tutkimusperiodin kolmen kasvukauden päivittäiset lämpösummat on
esitetty kuvassa 6. Kun vuorokausi on lämmin, saa k_j suuren arvon
ja kun on kylmää on vastaavasti k_j arvo pieni. Arvot on laskettu
kunakin vuonna toukokuun alusta lukien. Huhtikuun lopulla ei vielä
ole normaalivuosina niin lämmintä, että k_j saisi kovin suuria
arvoja, eikä niillä senvuoksi liene käytännössä kovin suurta
merkitystä. Arvot on laskettu Laaviosuon luonnontilaisen keidas-
rämeen lämpötilojen perusteella, paitsi vuoden 1975 toukokuun
ensimmäisen puoliskon lämpösummat, jotka on laskettu Lammin bio-
logisen aseman yleisilmastoaseman termografitietojen perusteella.

Vuotta 1975 luonnehti erittäin lämmin alkukevät. Parhaimpien päivien lämpösumma-arvoiksi muodostui jopa yli 100 k - yksikköä. Lämmin jakso päättyi kuitenkin toukokuun lopulla erittäin kylmään periodiin, jolloin esiintyi jopa pahoja yöhalloja eivätkä päivä-lämpötilatkaan nousseet muutamaa lämpöastetta korkeammalle. Kesäkuu oli viileähkö, muttei kuitenkaan kylmä. Suuria päivittäisiä lämpötilaeroja ei esiintynyt. Kuun lopulta alkoi pitkä lämmin jakso, joka kesti miltei yhtäjaksoisena aina elokuun alkupuoliskolle saakka. Tämän jälkeen alkoivat viileämmät ilmat, jotka jatkuivat syksyn tuloon saakka. Kokonaisuudessaan vuoden 1975 kesä oli lämmin ja kertyvä lämpösumma sai toukokuun alusta elokuun loppuun arvoksi 8211.

Vuonna 1976 oli vielä toukokuun alussa varsin kylmää. Kuun puolessavälin oli noin puolentoista viikon mittainen lämpimämpi kausi, mutta viileät joskaan eivät kovin kylmät ilmat vallitsivat kuun lopun ja jatkuivat hiljaksen lämmeten kesäkuun alkupuoliskolla. Loppu kasvukaudesta oli varsin tasalämpöistä, eikä kovin lämmintä. Lämpimämmät jaksot olivat lyhyitä, vain muutaman päivän pituisia. Kertyvä lämpösumma jäi edellisvuotta huomattavasti pienemmäksi. Aikana 1.5.-1.8. se sai arvon 6876.

Vuonna 1977 oli miltei koko toukokuun kylmää ja viileää. Lämmintä oli vasta kesäkuun puolessavälin. Silloin olikin runsaan viikon mittainen hellejakso, ja k_j sai tänä aikana arvoiksi jopa yli 100. Kuun loppupuoli oli jälleen viileämpää. Heinäkuun alkupuolisko oli lämmintä ja loppupuoli viileämpi. Elokuun alussa oli jälleen lämpimämpää, mutta ilmat viilenivät kuun lopulla syksyä kohti mentäessä. Koko tarkastelujakson kertyväksi lämpösumma-arvoksi tuli hivenen enemmän kuin edellisvuonna eli 7077.



Kuva 6. Kesien 1975, 1976 ja 1977 lämpöolosuhteet kertyvän lämpösusman mukaan ilmaistuna Laaviosuolla.

Kuukaudet merkitty roomalaisilla numeroilla. Päivät erotettu pystyviivoin. Viileänä päivänä viivojen väli on kapea, lämpimänä leveä.

Kasvun alku

Kasvun liikkeellelähtö tapahtuu kasveilla aluksi hyvin vähittäisinä muutoksina, joten kasvun alkamishetken tarkka havaitseminen ei ole helppoa. Kanervan ja variksenmarjan kasvun alkamista seurattiin kolmena kasvukautena. Tulokset kummaltakin habitaatilta on esitetty taulukossa 2. Kasvun alkamishetken eroja vuosien, habitaattien ja molempien kasvilajien välillä on testattu testillä. Tulokset testistä on esitetty taulukossa 3 A ja B. Samat testit on toistettu kasvun alkamisajankohdan kertyvän lämpösumman mukaan: taulukko 4 A ja B.

Vuoden 1975 kevään lämpötilakehitys oli suotuisa ja variksenmarjan kasvu pääsi alkuun jo toukokuun puolessa välin. V. 1976 ja 1977 kasvu alkoi merkitsevästi myöhemmin so. noin 20.5. Näiden vuosien kasvun alkamishetkellä ei ollut eroa. Myöskään habitaattien välillä ei kasvun alkamisajankohdalla ollut eroa. Kanervan kasvu alkoi vähän myöhemmin kuin variksenmarjan eli vasta kuun vaihteessa. Habitaatti ei vaikuttanut kanervankaan kasvun alkamishetkeen. Ero lajien kasvun alkamishetken välillä oli selvä muina paitsi viimeisenä tarkastelukautena, jolloin molempien kasvu alkoi samanaikaisesti eli noin 20.5. Tätä koskeva aineisto on tosin niukka.

Kertyvän lämpösumman mukaan määritetty kasvun alkamisajankohta kuvaa paremmin ajan kulkua kasvin fysiologisten prosessien etenemisen kannalta. Näin vuosi 1975 eroaa muista kaikissa suhteissa. Kasvu alkoi tällöin aikaisemmin kuin muina vuosina, mutta silti lämpösumman kertymä oli suurempi. Variksenmarjan kasvuunlähtö erosi lämpösumma-arvojen mukaan ilmaistuna vähemmän kuin kalenteri-

Taulukko 2. Variksenmarjan ja kanervan kasvuunlähtö- ja kasvun loppumisajankohdat sekä kasvukauden pituudet.

	kasvun alku pvm	kasvun loppu pvm	kasvukauden pituus vrk	kertyvä lämpösusma alussa dh ₁	kertyvä lämpösusma lopussa dh ₂	dh ₂ - dh ₁	pituuskasvu mm
<u>Empetrum nigrum</u>							
1975 RR							
I	16. 5	12. 7	57	1000	4549	3549	11.68
II	16. 5	6. 7	51	1000	3959	2959	6.34
III	17. 5	10. 7	54	1120	4318	3198	8.02
IV	20. 5	6. 7	47	1365	3959	2594	5.23
RRmu							
V	16. 5	12. 7	47	1000	4549	3549	13.84
VI	16. 5	13. 7	58	1000	4635	3635	9.41
VII	16. 5	13. 7	58	1000	4635	3635	22.41
VIII	16. 5	13. 7	58	1000	4635	3635	8.31
<u>Calluna vulgaris</u>							
1975 RR							
I	5. 6	13. 8	69	1795	7243	5448	7.76
II	31. 5	4. 8	65	1687	6478	4796	11.68
III	7. 6	3. 8	57	1883	6359	4476	3.38
RRmu							
V	3. 6	25. 8	83	1726	7918	6192	16.27
VI	3. 6	11. 8	69	1726	7135	5409	9.36
VII	31. 5	4. 8	65	1687	6478	5453	16.81
VIII	4. 6	30. 7	56	1761	6050	4289	8.89
<u>Empetrum nigrum</u>							
1976 RR							
I	20. 5	15. 8	88	765	5572	4807	12.13
II	22. 5	14. 8	85	847	5502	4655	17.32
III	19. 5	15. 8	89	750	5572	4872	19.22
IV	24. 5	14. 8	83	931	5502	4571	13.67
RRmu							
V	21. 5	21. 8	93	799	5926	5127	44.21
VI	17. 5	21. 8	97	716	5926	5210	31.09
VII	20. 5	11. 8	84	765	5335	4570	19.47
VIII	22. 5	28. 8	68	847	6270	5423	18.11
<u>Calluna vulgaris</u>							
1976 RR							
I	6. 6	6. 8	62	1350	5027	3677	19.13
II	29. 5	21. 8	85	1069	5926	6995	45.36
III	3. 6	6. 8	65	1202	5027	3825	7.63
IV	5. 6	23. 8	80	1315	6019	4704	34.92
RRmu							
V	28. 5	23. 8	88	1036	6019	4983	32.71
VI	28. 5	20. 8	85	1036	5899	4863	22.29
VII	11. 5	16. 8	98	225	5475	5250	45.73
VIII	19. 6	20. 8	63	2076	5899	3823	33.10
<u>Empetrum nigrum</u>							
1977 RR							
I	20. 5	9. 8	82	701	6125	5724	38.33
RRmu							
II	21. 5	7. 8	78	730	5985	5255	40.21
<u>Calluna vulgaris</u>							
1977 RR							
I	20. 5	22.7	64	701	4240	3539	22.05
RRmu							
II	20.5	14.8	86	701	3861	3160	30.12

a

		Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum	75 RRmu	—						
Calluna	75 RR	***	/					
Calluna	75 RRmu	/	***	—				
Empetrum	76 RR	*	/	/	/			
Empetrum	76 RRmu	/	**	/	/	—		
Calluna	76 RR	/	/	—	/	***	/	
Calluna	76 RRmu	/	/	/	—	/	—	—

b

		Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT	Calluna 77 TOT
Calluna	76 TOT	***	/		
Empetrum	76 TOT	***	/		
Calluna	77 TOT	/	—	*	
Empetrum	77 TOT	*	/	—	
Calluna	77 TOT	/	***	/	—

Taulukko 3. Kasvun alkamispäivämäärien erojen merkitsevyyden testaaminen (t-testi). Taulukkoihin merkitty eri merkitsevyydet seuraavasti: xxx = ero 0.1 % riskitasolla, xx = ero 1 % riskitasolla, x = ero 5 % riskitasolla sekä o = 10 % riskitasolla.

a

		Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum	75 RRmu	—						
Calluna	75 RR	★ ★						
Calluna	75 RRmu		★ ★ ★	—				
Empetrum	76 RR	★						
Empetrum	76 RRmu		★ ★ ★			—		
Calluna	76 RR			★ ★ ★		★ ★		
Calluna	76 RRmu				—		—	—

b

		Empetrum 75 TOT	Calluna 75 TOT	Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT
Calluna	75 TOT	★ ★ ★				
Empetrum	76 TOT	—				
Calluna	76 TOT		★ ★	0		
Empetrum	77 TOT	—		—		
Calluna	77 TOT		★ ★ ★		—	—

Taulukko 4. Kasvun alkamispäivämäärien kertyvien lämpösummien erojen testaaminen (t-testi). Merkinnät kuten taulukossa 3.

päivämäärien mukaan ilmaistuna. Kanervan kohdalla tilanne on päinvastainen. Niinpä esim. vuonna 1975 oli varsin korkeat lämpösumma-arvot jo kasvun alkaessa. Näin lämpimät alkukevääät lienevät niin poikkeuksellisia, että kasveilla ei ole syytä olla mekanismeja siirtyä nopeasti talven dormanssista aktiiviseen periodiin. Muilta osin eivät kasvuunlähdon erot olleet riippuvaisia tarkastelutavasta.

Kokonaisuudessaan kanerva oli hiukan myöhäisempi aloittamaan kasvunsa kuin variksenmarja. Esim. vuonna 1976 variksenmarjan kasvu alkoi keskimäärin 21.5. ja kanervan 1.6. Vaihtelu on suuri, joten ero on merkitsevä vain 5 % tasolla ja lämpösumman mukaan ilmaistuna 10 % tasolla. Vuonna 1975 ero oli erittäin merkitsevä.

Kasvun kesto

Kasvun kesto eri lajien, habitaattien ja vuosien välillä testattiin kalenteriajan sekä kasvun aikana kertyneen lämpösumman määrän suhteen t-testillä. Tulokset on esitetty taulukoissa 5 A ja B sekä 6 A ja B.

Habitaattien välillä ei lajien kasvukauden pituuksissa ollut eroja muulloin kuin vuonna 1975 variksenmarjalla; sen kasvukausi oli RR-muuttumalla jokseenkin merkitsevästi pitempi so. 5 % tasolla. Mutta tätäkin lienee pidettävä varsinaisesti habitaatista riippumattomana erona, koska ao. vuoden poikkeukselliset olosuhteet aiheuttivat runsasta satunnaisvaihtelua. Kummankin varpulajin kasvukaudet olivat tarkasteluvuosina keskenään yhtäpitkiä. Esim. vuonna 1976 oli kanervan kasvukauden pituus keskimäärin 78 vrk (sd=13.4) ja variksenmarjalla 86 vrk (sd.=8.6). Huomattakoon

a

		Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum	75 RRmu	*						
Calluna	75 RR	*						
Calluna	75 RRmu		-	-				
Empetrum	76 RR	***						
Empetrum	76 RRmu		**			-		
Calluna	76 RR			-		0		
Calluna	76 RRmu				-		-	-

b

		Empetrum 75 TOT	Calluna 75 TOT	Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT
Calluna	75 TOT	-				
Empetrum	76 TOT	***				
Calluna	76 TOT		0	-		
Empetrum	77 TOT	***		-		
Calluna	77 TOT		-		-	-

Taulukko 5. Kasvukauden pituuden (vrk) erojen testaaminen (t-testi). Merkinnät kuten taulukossa 3.

a

	Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum 75 RRmu	—						
Calluna 75 RR	★ ★						
Calluna 75 RRmu		—	—				
Empetrum 76 RR	★ ★ ★						
Empetrum 76 RRmu		—			—		
Calluna 76 RR			—		—		
Calluna 76 RRmu				—		—	—

b

	Empetrum 75 TOT	Calluna 75 TOT	Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT
Calluna 76 TOT	★ ★ ★				
Empetrum 76 TOT	★ ★ ★				
Calluna 76 TOT		—	—		
Empetrum 77 TOT	★ ★ ★		★		
Calluna 77 TOT		★ ★		—	★

Taulukko 6. Kasvukauden aikana kertyneen lämpösunnan määrän erojen testaaminen (t-testi). Merkinnät kuten taulukossa 3

kasvukausien pituuksissa olevat suuret hajonnat. Vuoden 1975 kasvukausi oli etenkin variksenmarjalla lyhyempi (tilastollisesti erittäin merkitsevästi) kuin muina vuosina. Kanervan kasvukausi oli vuonna 1975 vain suuntaa antavasti lyhyempi kuin vuonna 1976. Kaikenkaikkiaan vuosia 1976 ja 1977 voidaan pitää "häiriintymättömän" kasvun vuosina ja vuotta "häiriintyneen" kasvun vuotena, sillä kyseisen vuoden alkukesän kylmä kausi (katso tarkemmin luku Halla ja kasvu) vaurioitti vuosiversoja ja tästä syystä ne ilmeisesti kasvoivat lyhyemmän aikaa kuin "normaalisti".

Kasvun aikana kertyneen lämpösumman määrä oli kummankin kasvilajin kohdalla pienempi vuonna 1975 kuin vuosina 1976 ja 1977.

Eniten lämpösummaa ehti kertyä vuonna 1976. Kasvilajien välillä ei lämpösumman kertymisessä ollut juuri eroa vuonna 1976.

Vuonna 1975 oli kanervan kasvun aikainen lämpösumma erittäin merkittävästi enemmän kuin variksenmarjalla. Vuonna tilanne oli tosin niukemmalla aineistolla 5 % tasolla merkitsevästi toisinpäin. Vuonna 1976 ei lajien välillä ollut eroa. Habitaateilla ei ollut eroa.

Keskimäärin ei siis ollut osoitettavissa kasvilajien kasvukauden pituudessa eroa. Variaatio on suuri ja on mahdollista, että pienehkö ero olisi osoitettavissa paljon laajemmasta aineistosta.

Kasvun loppuminen

Kuten kasvun alku, ei myöskään kasvun loppumishetkeä voida määrittää kovin tarkasti. Kasvumuutokset tulevat ennen kasvun loppumista yhä pienemmiksi kunnes eivät enää ole mitattavissa, mikä vaihe on tässä käytännön syistä katsottu kasvun loppumishetkeksi. Eri koejäsenet testattiin t-testillä kalenteripäivämäärien ja kertyneen lämpösumman arvojen mukaan. Tulokset on esitetty taulukoissa 7 A ja B sekä 8 A ja B.

Kasvun loppumishetki kasvilajien välillä erosi huomattavimmin vuonna 1975, jolloin variksenmarjan kasvu loppui jo 11.7., mutta kanervan kasvu vasta 11.8., kuukautta myöhemmin. Ero on niin suuri, että se on tilastollisesti erittäin merkitsevä suuresta hajonnasta huolimatta. Vuonna 1976 ei lajien välillä tässä suhteessa ollut eroa. Kasvu loppui kanervalla keskimäärin 16.8. ja variksenmarjalla 17.8. Vuonna 1977 ero oli tilastollisesti merkitsevä (aineisto niukka). Se ero varvuilla oli, että kanervalla ei juuri ollut suuria eroja kasvun loppumishetkessä vuosien välillä, sensijaan variksenmarjan kasvu loppui vuosittain eri aikaan. Vuonna 1975 huomattavasti aikaisemmin kuin vuonna 1976 ja 1977. Vuonna 1976 loppui kasvu jonkin verran myöhemmin kuin vuonna 1977.

Lämpösumman kertymän mukaan lasketut kasvun loppumishetket ilmentivät suurempaa eroa kasvun loppumishetkien välillä kuin kasvun loppumisen kalenteripäivämäärät. Näin kasvilajien välille muodostui suuremmat erot. Erityisesti vuoden 1975 kasvun loppuminen verrattuna kahteen seuraavaan vuoteen korostui. Ainoat ryhmät, jotka

a

		Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum	75 RRmu	*						
Calluna	75 RR	***						
Calluna	75 RRmu		**	-				
Empetrum	76 RR	***						
Empetrum	76 RRmu		***			-		
Calluna	76 RR			-				
Calluna	76 RRmu				-		-	-

b

		Empetrum 75 TOT	Calluna 75 TOT	Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT
Calluna	75 TOT	**				
Empetrum	76 TOT	***				
Calluna	76 TOT			-		
Empetrum	77 TOT	***				
Calluna	77 TOT		-		-	*

Taulukko 7. Kasvun loppumispäivämäärien erojen testaaminen (t-testi). Merkinnät kuten taulukossa 3.

a

		Empetrum 75 RR	Empetrum 75 RRmu	Calluna 75 RR	Calluna 75 RRmu	Empetrum 76 RR	Empetrum 76 RRmu	Calluna 76 RR
Empetrum	75 RRmu	*						
Calluna	75 RR	***	/					
Calluna	75 RRmu	/	**	-				
Empetrum	76 RR	***	/	/	/			
Empetrum	76 RRmu	/	***	/	/	-		
Calluna	76 RR	/	/	*	/	-	/	
Calluna	76 RRmu	/	/	/	*	/	-	-

b

		Empetrum 75 TOT	Calluna 75 TOT	Empetrum 76 TOT	Calluna 76 TOT	Empetrum 77 TOT
Calluna	75 TOT	***				
Empetrum	76 TOT	***	/			
Calluna	76 TOT	/	***	-		
Empetrum	77 TOT	***	/	-	/	
Calluna	77 TOT	/	***	/	**	***

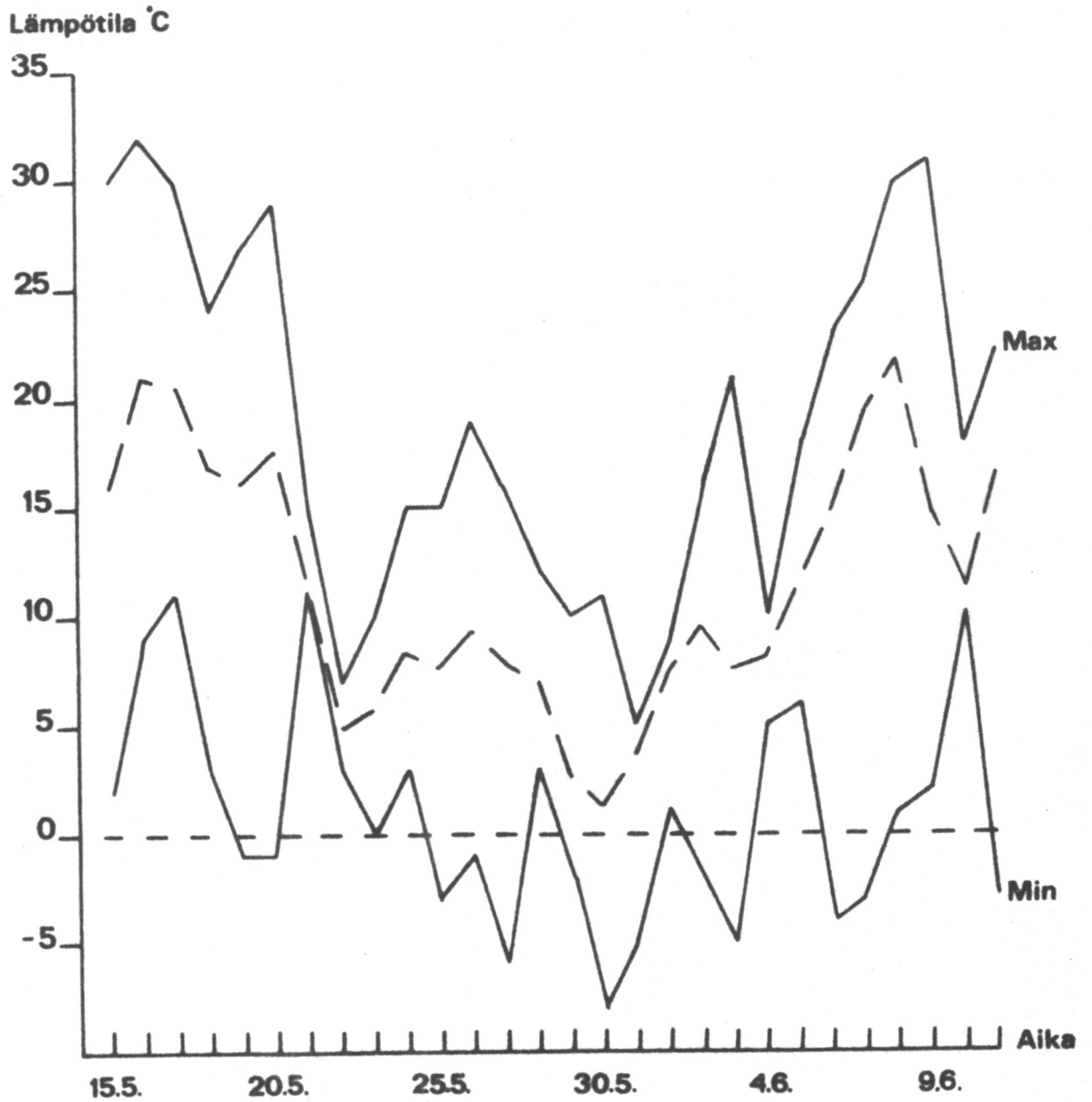
Taulukko 8. Kasvun loppumishetken kertyvän lämpösunnan erojen testaaminen (t-testi). Merkinnät kuten taulukossa 3.

lopettivat kasvunsa miltei samoilla kertyvän lämpösumman lukemilla olivat keskenään vuoden 1976 molemmat varvut sekä vuosien 1976 ja 1977 variksenmarjat. Habitaattien välinen ero ei näinkään tarkasteltuna näkynyt kasvun loppumistapahtumassa.

Varpuysteisön kasvu ei siis lopu kovin samanaikaisesti, eikä kummallakaan varpulajilla ole omaa spesifistä kasvun lopettamishetkeä, vaan variaatio on tässäkin melkoinen.

Halla ja kasvu

Kolmen tarkastelun kohteena olleen kasvukauden aikana ilmeni kasvussa selviä eroja, jotka johtuivat paleltumavahingoista. Kokonaisuudessaan ei kasvun määrässä ole kasvilajien välillä suurta eroa. Oleellinen ero on kuitenkin vuoden 1975 ja vuosien 1976 ja 1977 välillä. Kasvun määrää ilmoittavat lukemat on esitetty taulukossa 2. Vuosi 1975 oli kasvun kulun kannalta poikkeuksellinen. (ks. kuva 6). Silloin vallitsi lämmin kasvulle suotuinen kesä yhtä lyhyttä ajanjaksoa lukuunottamatta. Touko-kesäkuun vaihteeseen vuonna 1975 sattui lyhyt, mutta kylmä periodi ja se oli kasvun kannalta dramaattinen. Tämän ajanjakson lämpötilakehitys on esitetty kuvassa 7, joka perustuu Lammin Laavionsuolta rahkärämeen mättäältä mitattuihin termografitietoihin. Termografi on ollut paljaaltaan avomaalla, piirturirumpu eteläänpäin, joten varsinkin päivälämpötilalukemat ovat äärevämpiä kuin ilmastohavaintokojusta tehdyissä mittauksissa.



Kuva 7. Lämpötilakehitys Laaviosuon maanpinnalla hallakautena vuonna 1975. Vuorokauden keskilämpötilat ja minimi ja maksimi lämpötilat.

Vuorokauden keskilämpötilat olivat toukokuun puoliväliin mennessä saavuttaneet yli 15°C lämpötilan. Tällöin päivälämpötilat olivat hyvin korkeita, mutta yölämpötilat alhaisia voimakkaan ulossäteilyn seurauksena. Kuun lopulla lämpötilat kuitenkin äkisti laskevat ja 22.5. keskilämpötila oli vain $4,7^{\circ}\text{C}$ ja muutamana seuraavanaakin päivänä lämpötila pysytteli alle 10°C . Yölämpötilat olivat kuitenkin edelleen laskusuunnassa, esim. 27.5. saavutettiin -6°C . Myös vuorokauden keskilämpötilat olivat edelleen laskussa. Minimi saavutettiin 30.5., jolloin keskilämpötila oli vain $1,3^{\circ}\text{C}$. Saman päivän vastaisena yönä laskei lämpötila jopa -8°C asti. Jääriite säilyi yön jäljiltä pitkälle päivään ojitetun rämeen ojissa. Vaikka lämpötilat alkoivat pian tämän jälkeen nousta oli vielä 3.6. yöpakkasta -5°C . Vielä tämänkin jälkeen pysyivät lämpötilat varsin äärevinä.

Poikkeuksellisen suotuisan toukokuun ansiosta oli suon kasvillisuus jo päässyt kasvun alkuun, ja kylmät ilmat pysäyttivät kasvun moneksi päiväksi. Sen lisäksi reagoivat useat suon kasvit paljon dramaattisemminkin hallaan; ne paleltuivat. Näitä paleltumavammoja tavattiin ainakin taulukossa 8 esitetyillä kasvilajeilla.

Taulukko 8. Eri kasvilajien hallavauriot Laaviosuolla kesällä 1975.

laji	vaurion laatu
<i>Andromeda polifolia</i> L.	versot ja kukat paleltuivat
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	suilmuista osa paleltui
<i>Empetrum nigrum</i> L.	versoista osa paleltui
<i>Ledum palustre</i> L.	versot ja kukat paleltuivat
<i>Pinus sylvestris</i> L.	emikukinnot paleltuivat
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	lehdet ja kukat paleltuivat
<i>Vaccinium microcarpum</i> (Turcz. ex Rupr.) Schmalh.	versot paleltuivat
<i>Vaccinium oxycoccus</i> L.	versot paleltuivat

Hallavauriota ei havaittu sammalilla eikä tupasvillalla (*Eriophorum vaginatum* L.). Variksenmarjassa havaittiin kylmimmän jakson jälkeen 5.6.75 versojen muuttuvan ruskeiksi ja vähitellen kuivuvan. Varsin suuri osa kasvaimista tuhoutui tällä tavoin. Ne, jotka olivat vahingoittuneet vähemmän, jäivät kituvina kasvaamaan. Kuhunkin paleltuneeseen versoon muodostui vahingoittuneiden kasvaimien tilalle leposilmuista useita uusia kasvaimia. Myös uusien versojen pituuskasvu jäi vähäiseksi. Ne versot, jotka suosuisan mättäänsisäisen ekspositionsa ansiosta jäivät vaurioitumattomiksi, kasvoivat hyvin.

Kanerva oli juuri hallaperiodin sattuessa aloittelemassa kasvu-
aan. Uusia kasvaimia ei juuri ollut ehtinyt muodostua, joten halla
ei tuottanut kovin näkyviä vahinkoja. Kuitenkin kanervan sil-
mut paleltuivat osa kokonaan, osa vikaantuen. Niinpä kasvu häi-
riytyi pahoin ja useassa tapauksessa kanervalle ominaisen pitkä-
verson muodostuminen estyi (ks. CHAPMAN & al. 1975). Kasvi yrit-
ti kuitenkin kompensoida vahinkoa muuttamalla osan lyhytversois-
taan pitkäversoiksi, jotka kuitenkin kasvoivat normaalia vähem-
män.

Ne hallan vikaannuttamat versot, jotka jäivät eloon ja jatkoivat
kasvuun kasvoivat niinkään heikosti. Heikko kasvu ilmeni, paitsi
määrän vähäisyytenä, myös versojen lisääntyneenä rapistumisena
kasvukauden lopulla. Hallan vaikutuksesta ei kuitenkaan tehty
tuotantobiologisesti kvantitatiivista analyysiä, joten hallan
lopullista vaikutusta suon tuotantoon ei ole tiedossa. Hypoteesin-
omaisesti voitaneen kuitenkin esittää, että vähimmin hallan vau-
rioittamat versot pystyivät ravintovarastojensa turvin kompen-
soimaan hallan aiheuttaman menetyksen, mutta pahemmin vaurioitu-
neiden kohdalla eivät edes korvausversot pysty kompensoimaan
hallavaurioita. Tällaisia tapauksia lienee ollut Laaviosuolla
runsaastikin vuonna 1975.

Vuosina 1976 ja 1977 ei variksenmarjan ja kanervan kasvussa il-
mennyt hallan aiheuttamia häiriöitä, joten kasvu näiden lajien
osalta eteni "normaalisti". Kuitenkin näinäkin vuosina suolla
esiintyi alhaisia kevätlämpötiloja, mutta ne olivat niin aikaisin,
etteivät nämä varpulajit olleet vielä vapautuneet dormanssista.
Mutta sensijaan vuosi 1978 oli koko suon kannalta paha halla-
tuhovuosi kuten oli vuosi 1975 (oma julkaisematon aineisto).

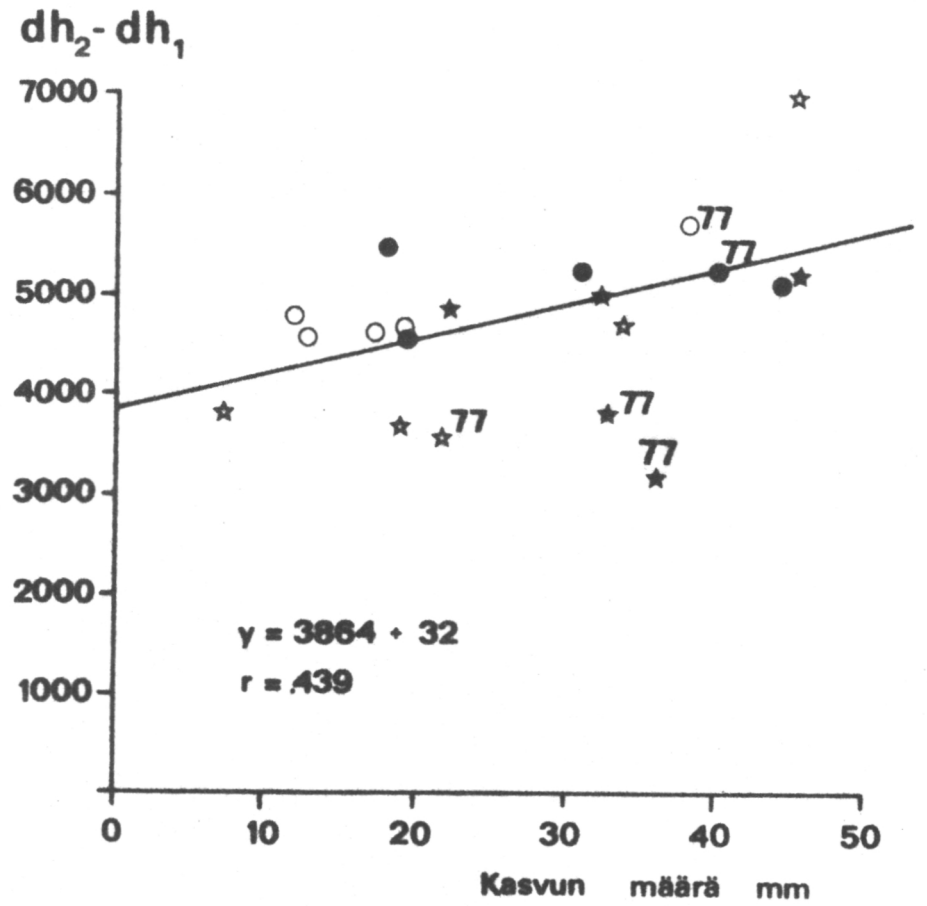
Kasvun määrä

Pituuskasvun määrä vaihteli varsin huomattavasti eri versojen välillä. Käsillä oleva materiaali ei mahdollista kvantitatiivista määräsuhteiden selvittelyä. Kuitenkin mittauksen kohteena olleiden versojen määrittäiset kokonaispituuskasvut on muiden tietojen ohella esitetty taulukossa 2. Kummankin lajin kasvu vaihtelee samoissa mitoissa. Kituliaisissa versoissa se on vain muutamia millimetrejä kasvukaudessa ja runsaskasvuissa noin viisi senttimetriä. Populaatioiden eri versojen kasvun määrä vaihteli näiden ääriarvojen välillä.

Kasvun määrän luulisi vaikuttavan kasvukauden pituuteen.

Niinpä runsaaseen kasvuun voisi olettaa menevän enemmän aikaa kuin vähäiseen kasvuun. Niinpä kasvun määrän vaikutusta kasvukauden pituuteen analysoitiin regressioanalyysillä (kuva 8). Kasvukauden pituus ei kuitenkaan riippunut kovinkaan paljon kasvun määrästä. Selitysaste oli vain noin 20 %, joskin korrelaatiokerroin on sentään merkitsevä 10 % virhetasolla. Analyysistä jätettiin pois vuoden 1975 halleista kärsinyt aineisto, jossa kasvukauden pituuteen vaikutti kasvun määrä vieläkin vähemmän. Eri kasvilajien välillä ei suuren mätäsikohtaisen vaihtelun takia voi havaita mitään eroa, eikä tässä aineistossa näy myöskään habitaattien vaikutusta.

Vähäisestä selitysasteesta huolimatta on kasvun määrällä ja kasvukauden pituudella siis riippuvuutta, joskin se on varsin väljärajaista.



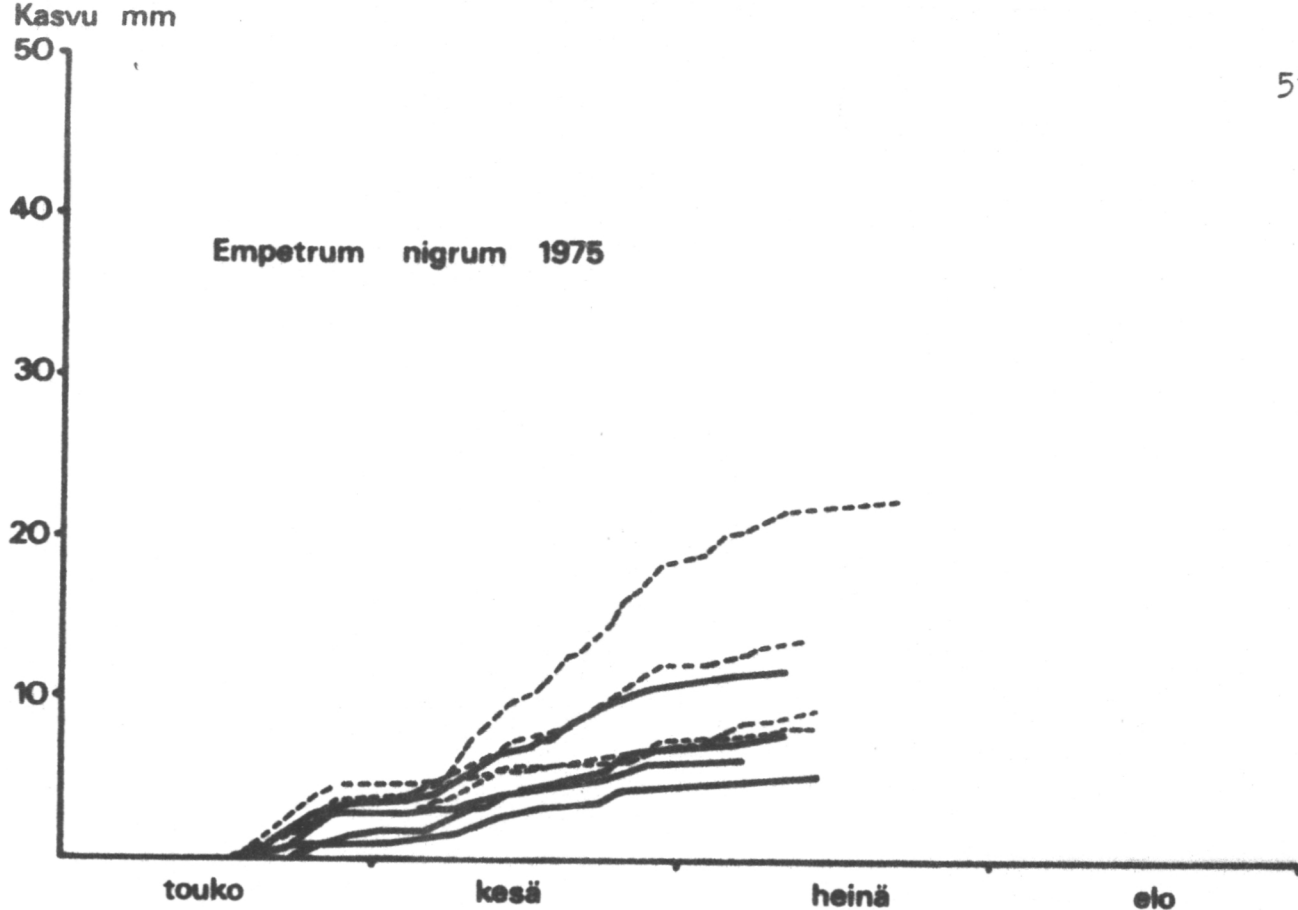
Kuva 8. Kasvun määrän ja kasvukauden 1976 ja 1977 pituuden välinen suhde: Kasvukauden pituus on ilmaistu lämpösummakertymänä ($dh_2 - dh_1$). ○ Empetrum RR, ● Empetrum RRmu, ☆ Calluna RR, ☆ Calluna RRmu.

Kasvukäyrä

Kasvu alkaa vähittäisinä pituuden lisäyksinä, jotka vähittäin suurenevat ja jotka taas ennen kasvun loppumista vähittäin pienevät. Ajan funktiona kasvukauden mittaan esitettyä kumulatiivista pituuskasvua nimitetään pituuden kasvukäyräksi. Mitatuista varvuista on esitetty tällaiset tavalliset kasvukäyrät kuvissa 9, 11, 13, 15, 17 ja 19.

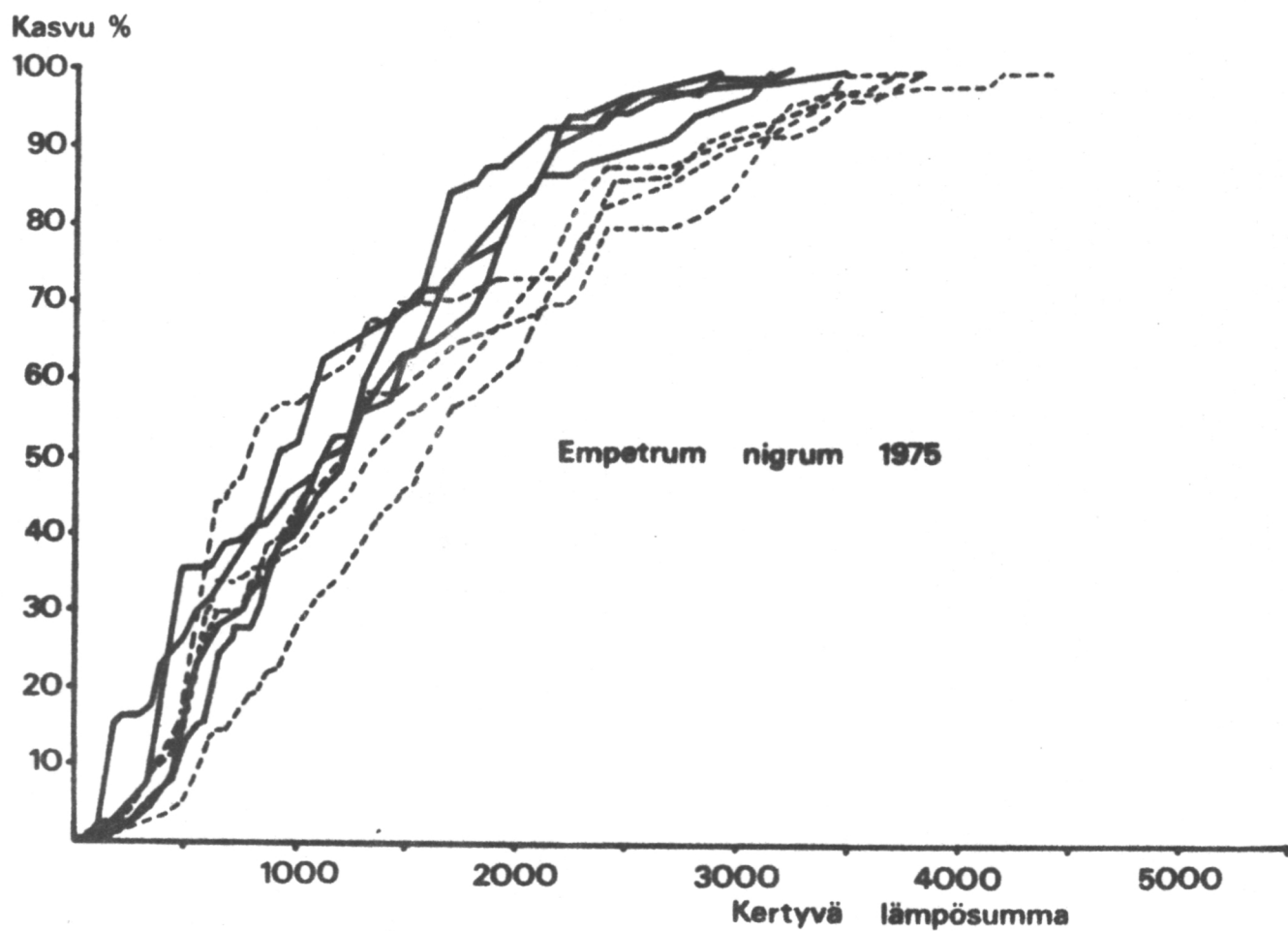
Kuvina on lisäksi esitetty kumulatiivisesta pituuskasvusta toisenlaiset kasvukäyrät ns. suhteellisen kasvun kasvukäyrät. (kuvat 10, 12, 14, 16, 18 ja 20). Näissä pituuskasvu on esitetty prosentteina lopullisesta kokonaiskasvusta kumulatiivisen lämpösumman funktiona. Näin on eliminoitu kasvukäyrästä toisaalta kasvun määräästä johtuvat kasvukäyrän erot ja toisaalta erilaisten lämpötilojen aiheuttamista kasvunopeuden muutoksista johtuvat kasvukäyrän erot, jotka aiheuttavat kasvun kulkuun suurimmat muutokset. Lämpösummat on laskettu kertymään kunkin mittauskohteen kohdalla erikseen kasvun alkamishetkestä lähtien.

Vuonna 1975 variksenmarja kasvoi hallan vuoksi niukalti (kuva 9). Tämä näkyy erittäin selvästi kasvukäyrän muodossa. Voimakkaana alkaneen pituuskasvun jälkeen ilmenee kasvussa pitkä kasvuton periodi, jonka jälkeen kasvu taas jatkuu. Suurin osa varvuista ei tämän jälkeen enää kuitenkaan saavuta yhtä suurta kasvunopeutta kuin ennen hallaperiodia (noin 25,5,-7.6.). Eri habitaattien välillä ei kasvukäyrissä ole suuria eroja.

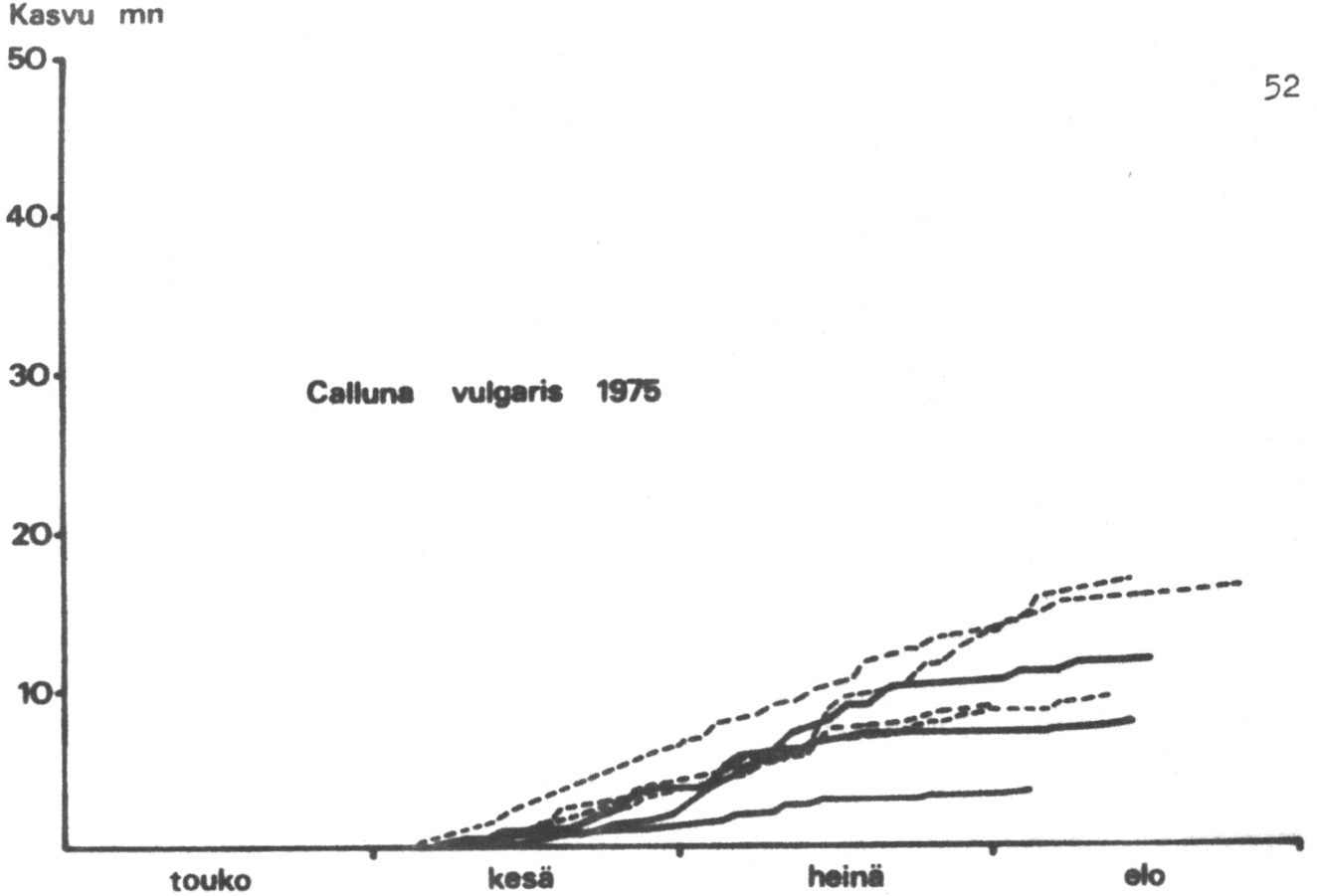


Kuva 9. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1975:

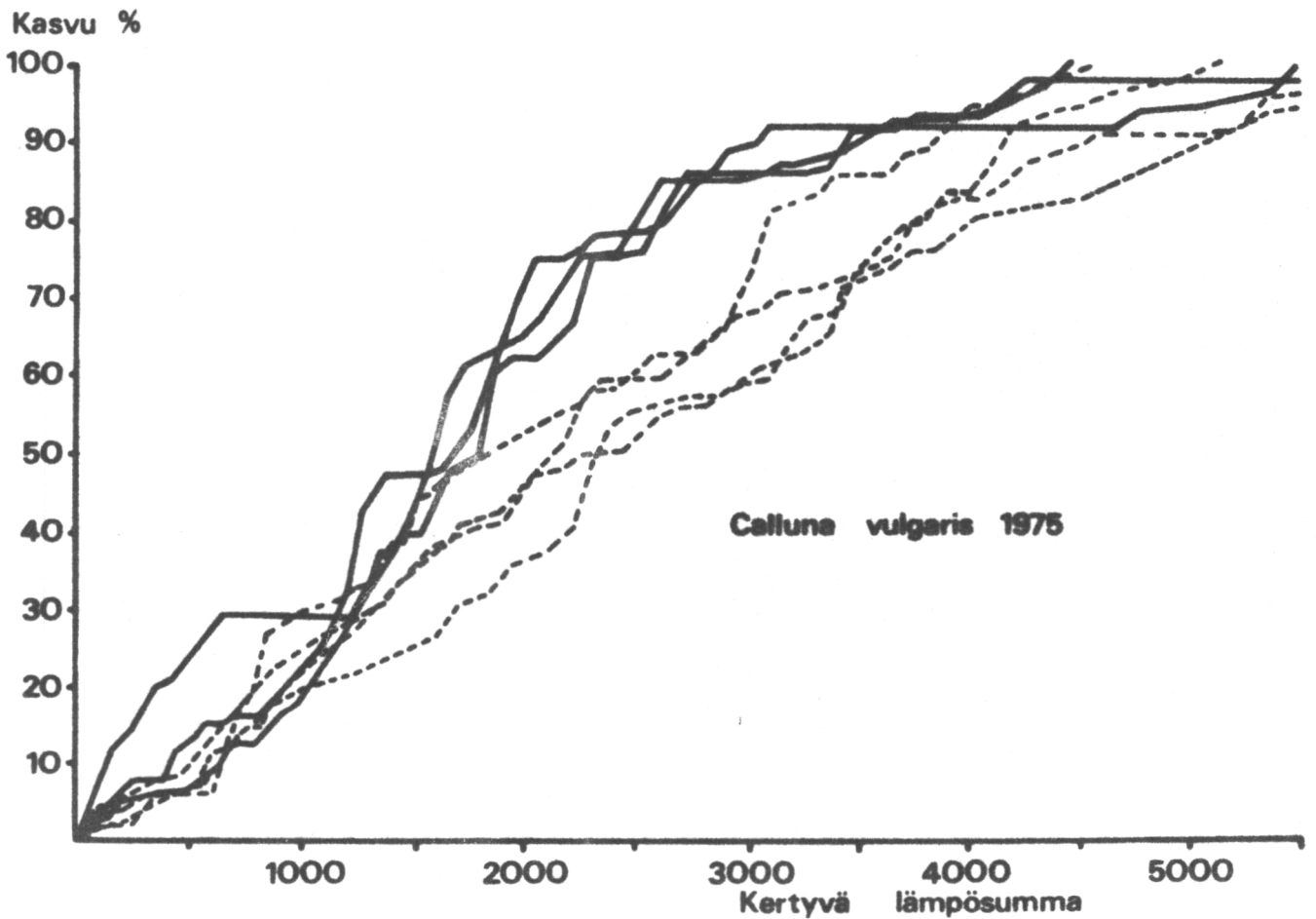
— RR, - - - - RRmu.



Kuva 10. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonaiskasvusta kertyvän lämpösomman mukaan vuonna 1975, joka on laskettu kunkin kohteen kasvun alkamishetkestä lukien: — RR, - - - - RRmu.



Kuva 11. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1975: — RR, - - - - RRmu.



Kuva 12. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonaiskasvusta kertyvän lämpösumman mukaan vuonna 1975, joka on laskettu kunkin kohteen alkamishetkestä lukien: — RR, - - - - RRmu.

Variksenmarjan normeerattu ns. suhteellista kasvua kuvaava kasvukäyrä (kuva 10) on erimuotoinen kuin vastaavan tavallisen kasvukäyrän muoto. Kasvunopeuden tasossa ei ilmene kesken kasvukautta vaihtelua. Kasvukauden alussa kasvu saavuttaa varsin pian suuren nopeuden. Sensijaan kasvuperiodin lopussa on pitempi hidastuvan kasvun vaihe.

Kanervan kasvu oli niukkaa vuonna 1975. Kasvukäyrä koostuu miltei kokonaisuudessaan vähäisestä kasvunopeudesta johtuvasta tasaisesta vaiheesta (kuva 11). Vasta aivan kasvun lopussa ilmenee pitkä erittäin vähäisen kasvun vaihe, jonka päätyttyä useat versot kuolivat kokonaan. Luonnontilaisen habitaatin versot lopettivat kasvunsa aikaisemmin kuin ojitetun habitaatin versot. Tämä näkyy hyvin selvästi normeeratussa kasvukäyrässä (kuva 12). Muuten normeerattu kasvukäyrä koostuu varsin tasanopeuksisesta kasvusta. Käyrissä olevat suuret poikkeamat eivät johdu kasvusta, vaan ovat mittausvirheitä.

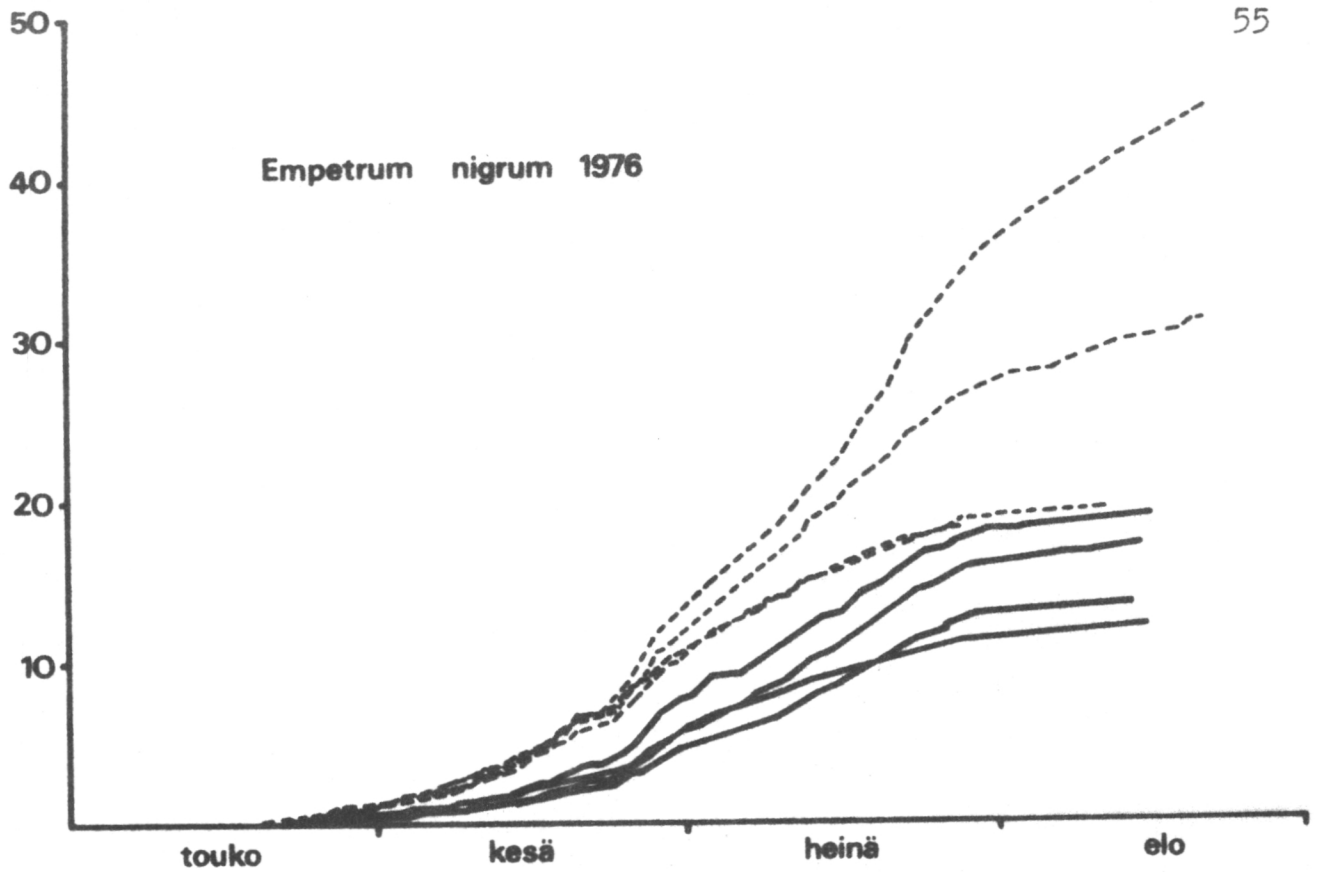
Vuonna 1976 variksenmarjan kasvu tapahtui ilman suuria kasvuun vaikuttavia häiriöitä. Normaali kasvukäyrä koostuu varsin loivista kasvunopeuden muutoksista, eikä eri käyrien välillä ole juuri eroa (kuva 13). Kasvukausi on pitkä ja kasvuprosessit varsin samanaikaisia. Habitaattien välinen ero on selvä. RRmu-varpujen kasvu on voimakkaampaa. Erot kasvunopeudessa kasvavat kasvukauden loppua kohti. Kasvukäyrät eivät leikkaa kuin yhdessä tapauksessa, mikä kuvastaa kasvuilmiöiden samanaikaisuutta.

Normeeratun kasvun eri kasvukäyrät variksenmarjalla 1976 ovat muodoltaan hyvin samanlaisia, vain pari voimakkaimman kasvun käyrää eroaa muodoltaan (kuva 14). Luonteenomaista on varsin pitkä

tasaisen kasvunopeuden vaihe kasvukauden keskellä. Laantuvan kasvun vaihe on varsin pitkä. Kasvusta johtumattomat mutkat normeeratussa kasvukäyrässä ovat pienehköt, joten mittavirheet ovat pienehköt.

Kanervan kasvukäyrät vuodelta 1976 ovat myös keskenään varsin samanmuotoisia (kuva 15). Kanervalle on ominaista hyvin pitkä erittäin vähäisen kasvunopeuden vaihe kasvukauden alussa. Joillakin versoilla kasvu alkaa jo varsin varhain, mutta voimistuu vasta kesäkuun lopulla. Suurimman nopeuden kasvu kuitenkin saavuttaa vasta heinäkuun lopulla. Elokuussa on varsin pitkä laantuvan kasvun vaihe. Kanervallakin ero hyvin kasvavien ja kituvien kasvukäyrissä korostuu vasta kasvun loppuvaiheissa. Niukkimmin kasvavilta mättäiltä puuttuu kasvunopeuden suurentuminen heinäkuun alussa, silloin kun voimakkaasti kasvavat mättäät lisäävät pituutta runsaasti.

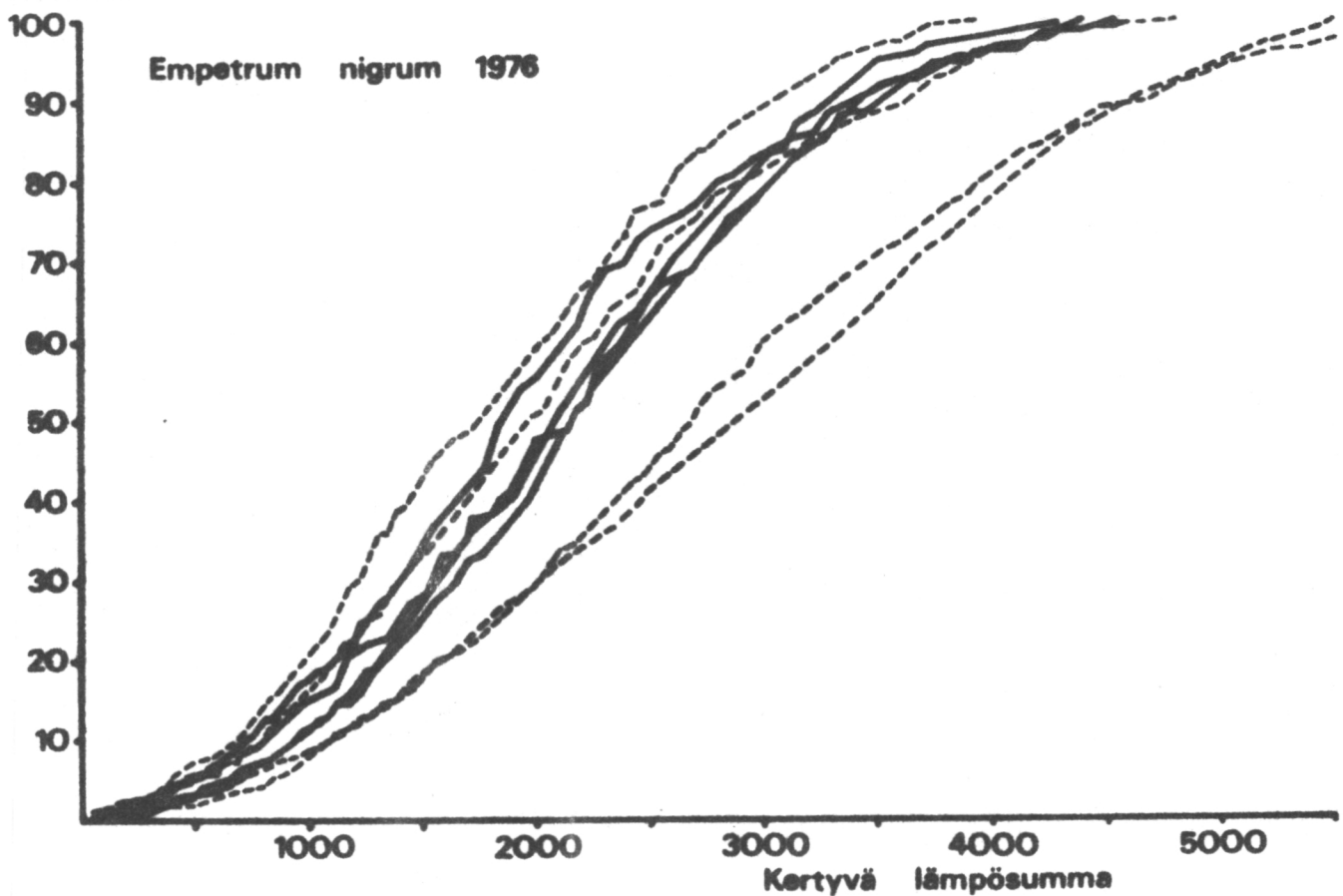
Normeeratut kasvukäyrät ovat muodoltaan hyvin toistensa kaltaisia (kuva 16). Käyrille on ominaista pitkä tasaisen kasvunopeuden vaihe keskellä kasvukautta. Muutos kasvunopeudessa tämän sekä kasvun alku- ja loppuvaiheen välillä on suurehko. Pari rahkarämeen niukkakasvuista varpumätästä eroaa muiden mättäiden joukosta. Niillä ei ole pitkä kasvun alkuvaihetta, eikä myöskään pitkä loppuvaihetta. Vastaavasti yhdellä rahkarämemuuttuman kanervamättäällä on hyvin pitkä kasvun alkuvaihe, sillä kasvu alkoi muita varpuja huomattavasti aikaisemmin.



Kuva 13. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1976:

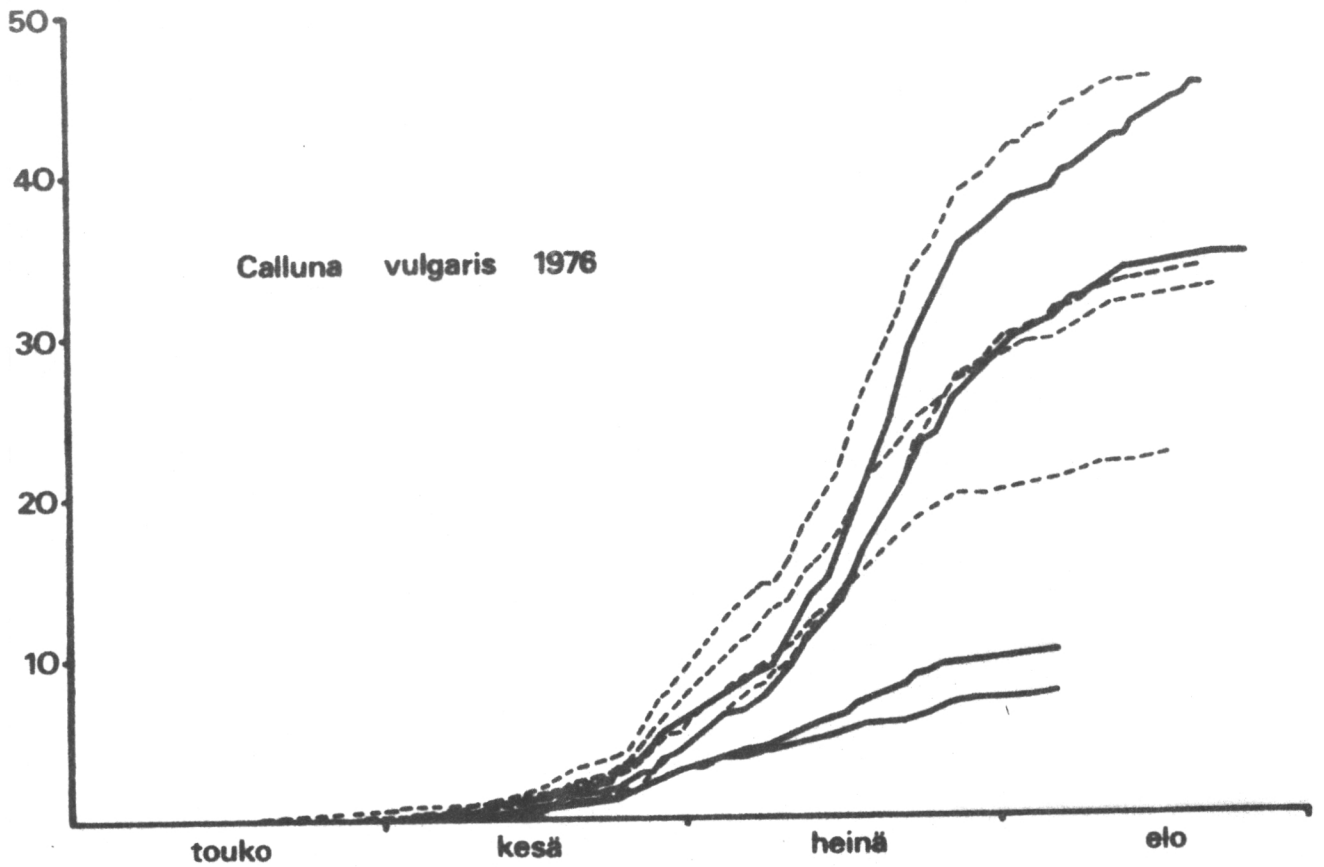
— RR, ---- RRmu.

Kasvu %



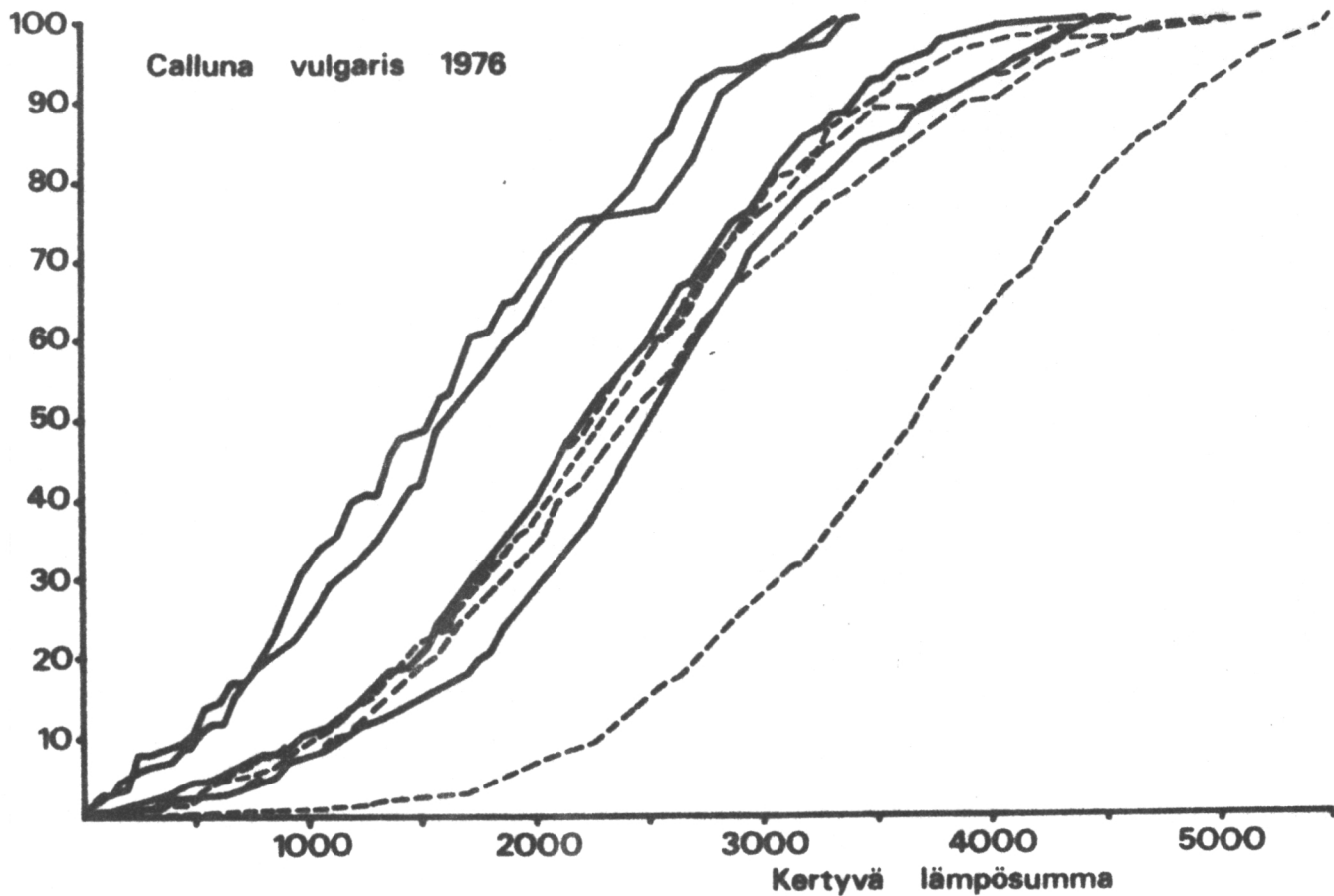
Kuva 14. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonaiskasvusta kertyvän lämpösumman mukaan vuonna 1976, joka on laskettu kunkin kohteen kasvun alkamishetkestä lukien: — RR, ---- RRmu.

Kasvu mm



Kuva 15. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1976: — RR, - - - - - RRmu.

Kasvu %

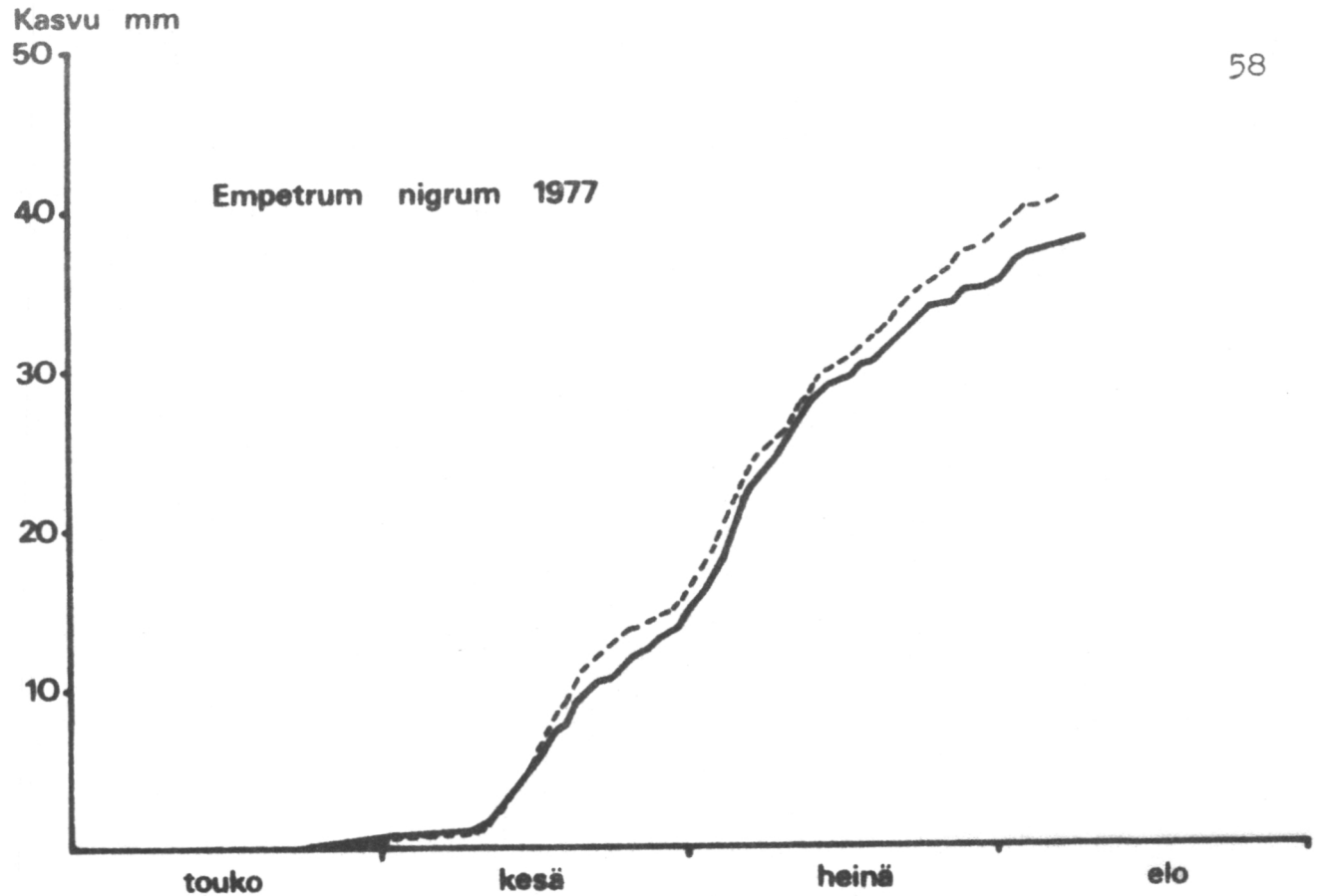


Kuva 16. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonais kasvusta kertyvän lämpösumman mukaan vuonna 1976, joka on laskettu kunkin kohteen kasvun alkamishetkestä lukien: — RR, - - - - - RRmu.

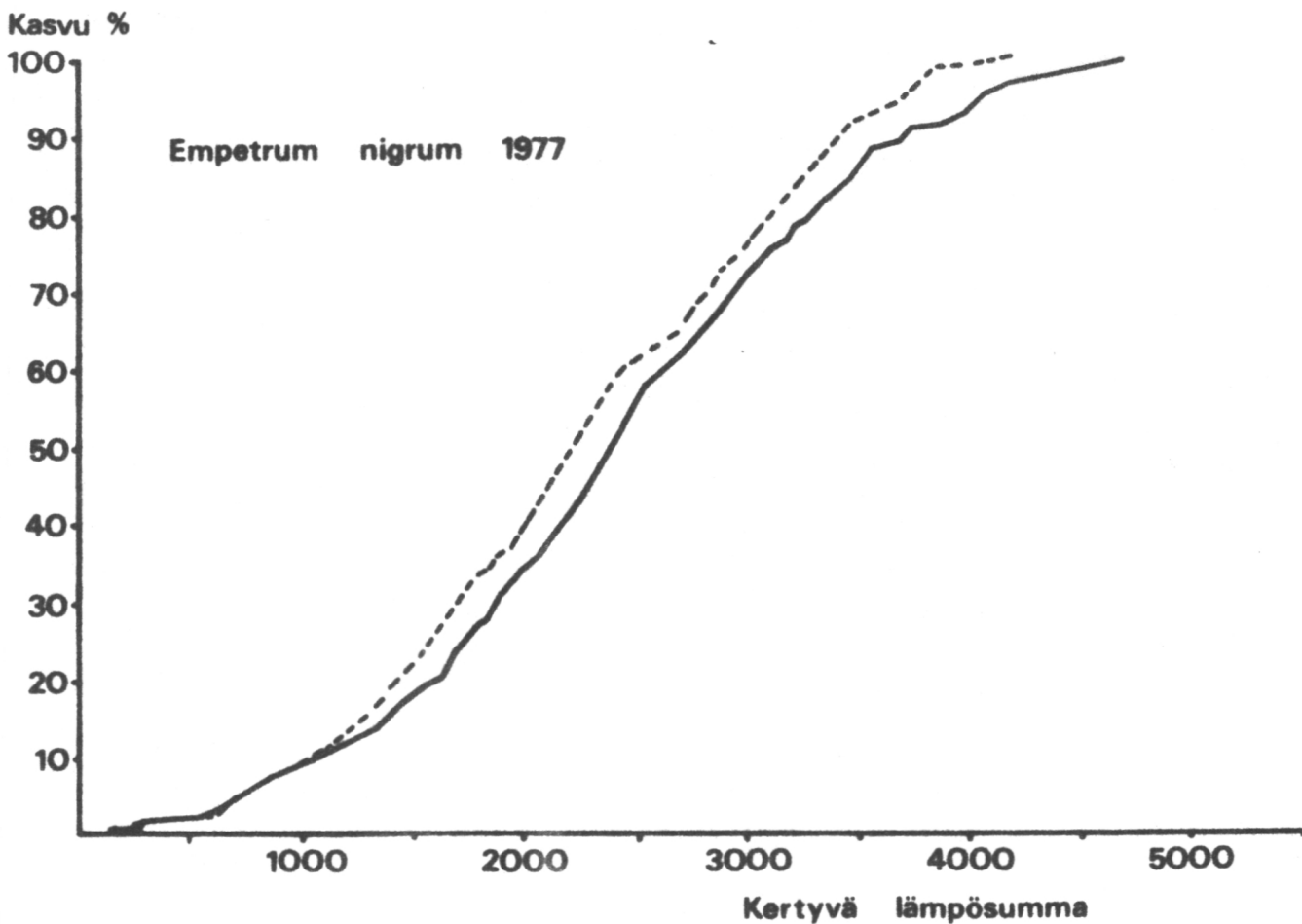
Variksenmarjan vuoden 1977 kasvukäyrissä on voimakkaita kasvunopeuden muutoksia kesken kasvukautta (kuva 17). Normeeratuissa kasvukäyrissä näitä ei kuitenkaan enää ilmene (kuva 18), joten ne johtuvat pelkästään lämpötilaolosuhteista. Muuten käyrät eivät eroa vuoden 1976 kasvukäyristä. Eri habitaattien väliset erot kasvukäyrissä ovat mitättömiä.

Myös kanervan vuoden 1977 kasvukäyrissä (kuva 19) on voimakkaita kasvunopeuden muutoksia, jotka johtuvat lämpötiloista. Rahkarämeen niukkakasvuisempi varpumättään pituuskasvu jää erittäin selvästi jälkeen runsaskasvuisemmasta mättästä kasvukauden loppupuolella. Kasvukauden alkupuolen kasvukäyrät ovat hyvin toistensa muotoisia. Huomattakoon myös, että rahkarämemuuttuman kanervan kasvunopeus ei ole aivan tasainen edes kasvukauden keskivaiheella, vaan välillä kasvunopeus suurenee ja välillä pienenee. Tämä liittyy kesän 1977 hellekauteen ja sitä seuraavaan viilleään periodiin. Muuten kasvukäyrät muistuttavat vuoden 1976 kasvun muotoja.

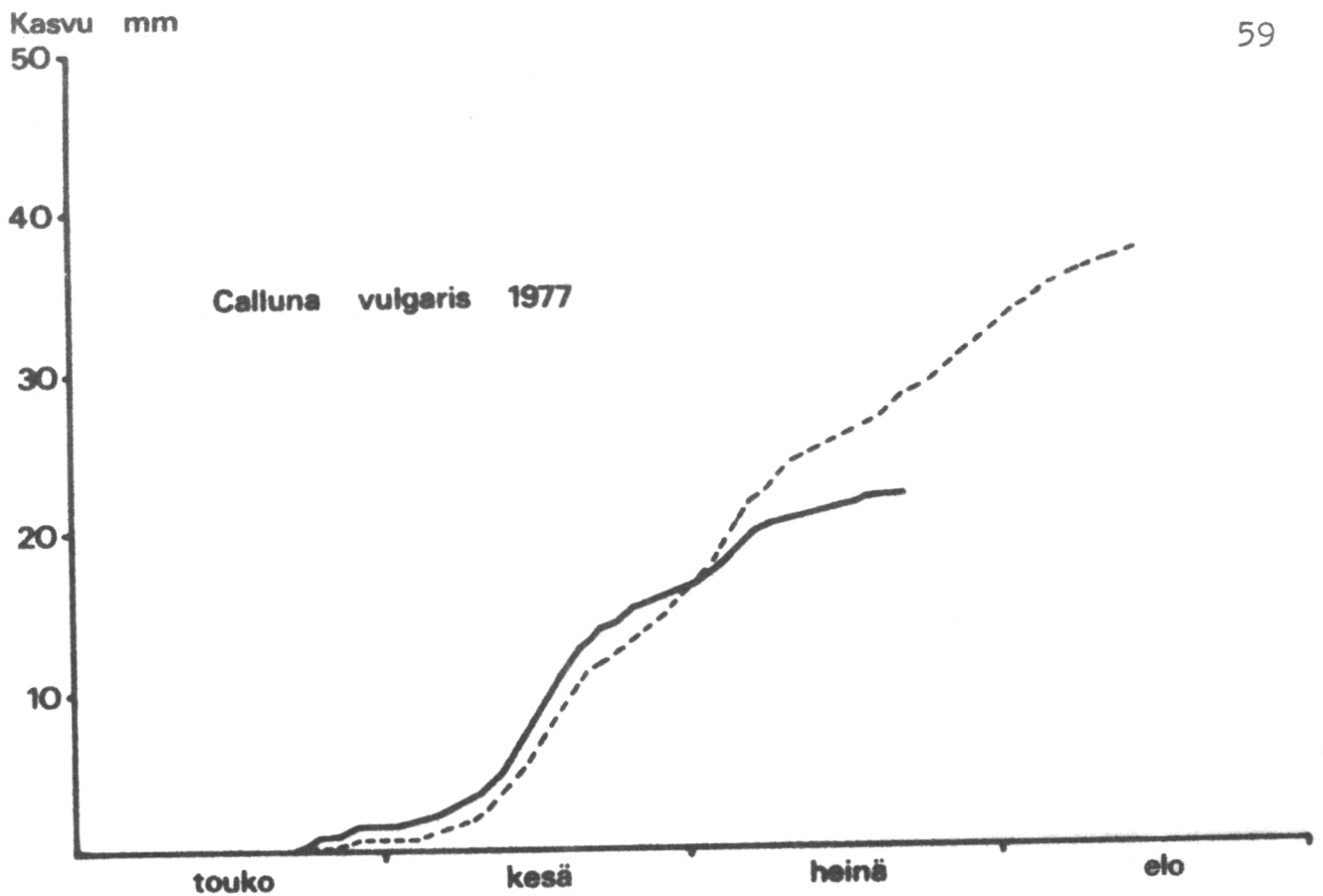
Kokonaisuudessaan kasvukäyrät osoittavat, että mätäsvarpujen pitkä, miltei koko kesän lämpimän jakson kestävä kasvu koostuu varsin vähäisestä kasvunopeudesta ja ne kesken kasvukautta ilmevät kasvunopeuden muutokset, joita käyrissä on, häviävät suhteellista kasvunopeutta osoittavista kuvaajista, normeeratuista kasvukäyristä, jotka perustuvat lämpösumman kertymiseen. Toisaalta kasvu alkaa hyvin vähittäisenä ja kiihtyy vähitellen kunnes saavuttaa maksiminopeuden, jossa kasvit ovat suhteellisen pitkän aikaa. Lopulta kasvunopeus alkaa vähetä, mutta tämäkin vaihe on pitkä ennenkuin kasvu vähittäin lakkaa kesän lopulla. Molemmat varvut kasvavat siten verkkaan, mutta kauan.



Kuva 17. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1977:
 — RR, - - - - RRmu.

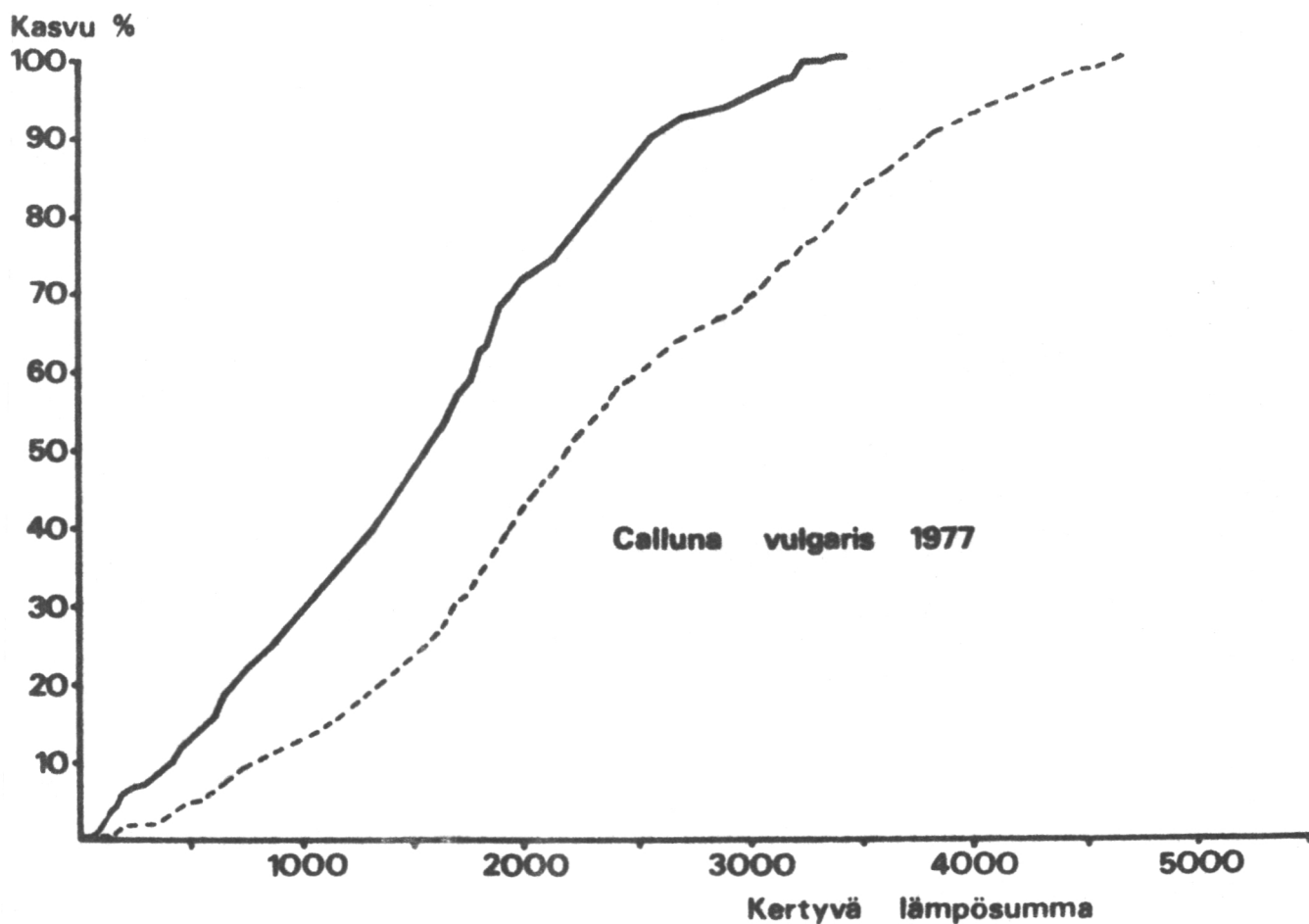


Kuva 18. Variksenmarjan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonaiskasvusta kertyvän lämpösusuman mukaan vuonna 1977, joka on laskettu kunkin kohteen kasvun alkamishetkestä lukien: — RR, - - - - RRmu.



Kuva 19. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu vuonna 1977:

— RR, - - - - RRmu.



Kuva 20. Kanervan kumulatiivinen pituuskasvu prosentteina kokonais kasvusta kertyvän lämpösomman mukaan vuonna 1977, joka on laskettu kunkin kohteen kasvun alkamishetkestä lukien:

— RR, - - - - RRmu.

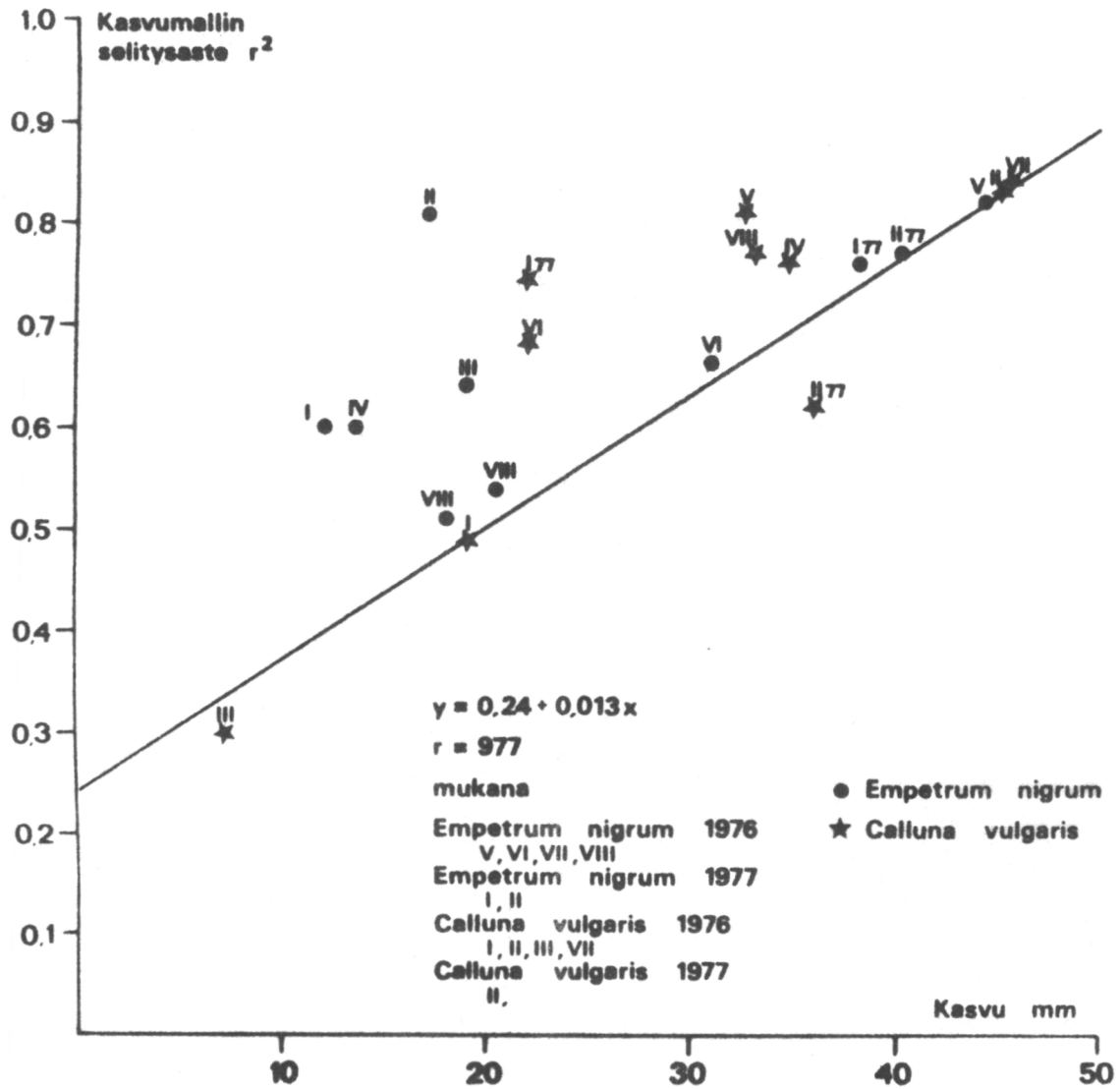
42. Kasvumalli

Varpujen kasvu ja kasvumallin selittävyys.

Jotta tässä työssä käytettyä dynaamista kasvun mallia voitaisiin soveltaa aineistoon, on tehtävä tarkkoja päivittäisiä kasvumittauksia. Vuoden 1975 varpumittaukset sisälsivät etenkin hallavaurioista mutta myös mittauksen teknisistä puutteista johtuen niin paljon poikkeamia normaalista verson pituuskasvusta, ettei niihin voitu soveltaa mallia. Sensijaan vuosien 1976 ja 1977 varpujen kasvun analysointiin malli soveltui muodollisesti hyvin.

Kasvumallin eri parametrit sekä selitysasteet eri varpumättille on esitetty taulukossa 9. Mallin selitysasteiden havaittiin vaihtelevan suuresti. Parhaimmillaan malli selittää kasvusta kummallakin varvulla habitaatista riippumatta yli 80 prosenttia (Empetrum nigrum V 1976: 82 % ja Calluna vulgaris VII 1976: 84 %). Kuitenkin joukossa on varsin alhaisiakin selitysasteita. (Esim. Calluna vulgaris III 1976: 30 %)

Aineisto koostui määrällisesti varsin eri tavoin kasvavista varpumättilästä. Niinpä parhaimmilla saattoi päivittäinen kasvu nousta jopa yli 1 mm, kun niukalti kasvavissa määrä jäi pariin millin kymmenykseen. Mittausepä tarkkuuksien merkitys oli siten suhteellisesti paljon suurempi kitukasvuisten varpujen mittaustuloksissa kuin voimakkaammin kasvien varpujen. Niinpä kasvumallin sopivuuden aineistoon voi olettaa riippuvan kasvun määrästä. Jos kasvu on ollut vähäistä, huononee malli heikon mitattavuuden takia, tätä tutkittiin regressioanalyysillä (kuva 21).



Kuva 21. Kasvumallin selitysasteen riippuvuus varpujen kasvun määrästä. Regressiosuora muodostettu eri kasvumäärien heikoimpien selitysasteiden perusteella.

Taulukko 9. Kasvumallin parametrien arvot ja selityksasteet kullekin varpumättäälle.

mittauskohteet	a	a ₁	s ₁	s ₂	s _c	r ²
<i>Empetrum nigrum</i> 1976 RR						
I	0.05	0.13	35.50	44.77	109	0.60
II	0.07	0.30	49.00	49.00	105	0.81
III	0.07	-0.07	36.88	56.27	110	0.64
IV	0.05	0.13	49.00	60.51	103	0.60
RRmu						
V	0.10	0.08	40.75	93.00	130	0.82
VI	0.09	-0.02	46.50	63.52	136	0.66
VII	0.07	0.08	33.25	46.47	114	0.54
VIII	0.06	0.18	23.50	55.95	93	0.51
<i>Calluna vulgaris</i> 1976 RR						
I	0.04	0.43	31.63	58.42	79	0.49
II	0.20	-0.27	56.57	62.54	107	0.83
III	0.03	0.23	21.38	21.38	81	0.30
IV	0.14	-0.02	41.50	61.34	103	0.76
RRmu						
V	0.11	-0.07	44.50	61.05	121	0.81
VI	0.08	-0.02	43.88	54.68	118	0.68
VII	0.19	-0.82	80.00	80.00	137	0.84
VIII	0.13	0.23	35.75	51.37	96	0.77
<i>Empetrum nigrum</i> 1977 RR						
I	0.16	-0.12	53.43	57.69	110	0.76
RRmu						
II	0.14	-0.22	37.88	75.27	99	0.77
<i>Calluna vulgaris</i> 1977 RR						
I	0.08	-0.17	3.38	46.78	82	0.74
RRmu						
II	0.10	0.18	37.50	80.43	110	0.62

Analyysin avulla on määritetty se mallin selityksasteen taso, joka samalla mittaustarkkuudella kullakin kasvun määrän tasolla antaa yhtä hyvänä pidettäviä selityksasteita. Regressioanalyysiin sisällytettiin kunkin kasvun tason heikoimmat selityksasteet, sillä eri selityksasteet sijoittuvat kasvun määrään nähden regressiosuoran yläpuolelle. Niukkasvuisistakin varvuista on saatu kasvulle varsin hyviä selityksasteita, kun mittausolosuhteet ovat olleet suotuisia. Eritoten variksenmarjasta on saatu varsin korkeita selityksasteita vaikka kasvu on ollutkin vähäistä. Kanerva sensijaan on vaikeammin mitattavissa. Huonosti päivittäistä kasvua osoittavaa aineistoa ei mukana juuri ole, sillä pisteitä ei suoran alapuolelle sijoitu. (poikkeuksena Calluna vulgaris II 1977 ja sekin sijoittuu suoran tuntumaan.) Koko aineisto vuosilta 1976 ja 1977 on siis olosuhteisiin katsoen hyvin kasvumalliin soveltuva.

Edellä esitetyn perusteella voidaan olettaa kasvun lämpötilariippuvuuteen ja kasvin fysiologiseen tilaan perustuvan kasvumallin selittävän kanervan ja variksenmarjan kasvusta ainakin 80 %. Todellisuudessa ilmeisesti enemmänkin, sillä mitattavuus ei missään tapauksessa ollut täysin moitteetonta. Niinpä kasvu etenee jokseenkin täydellisesti mallin simuloimalla tavalla.

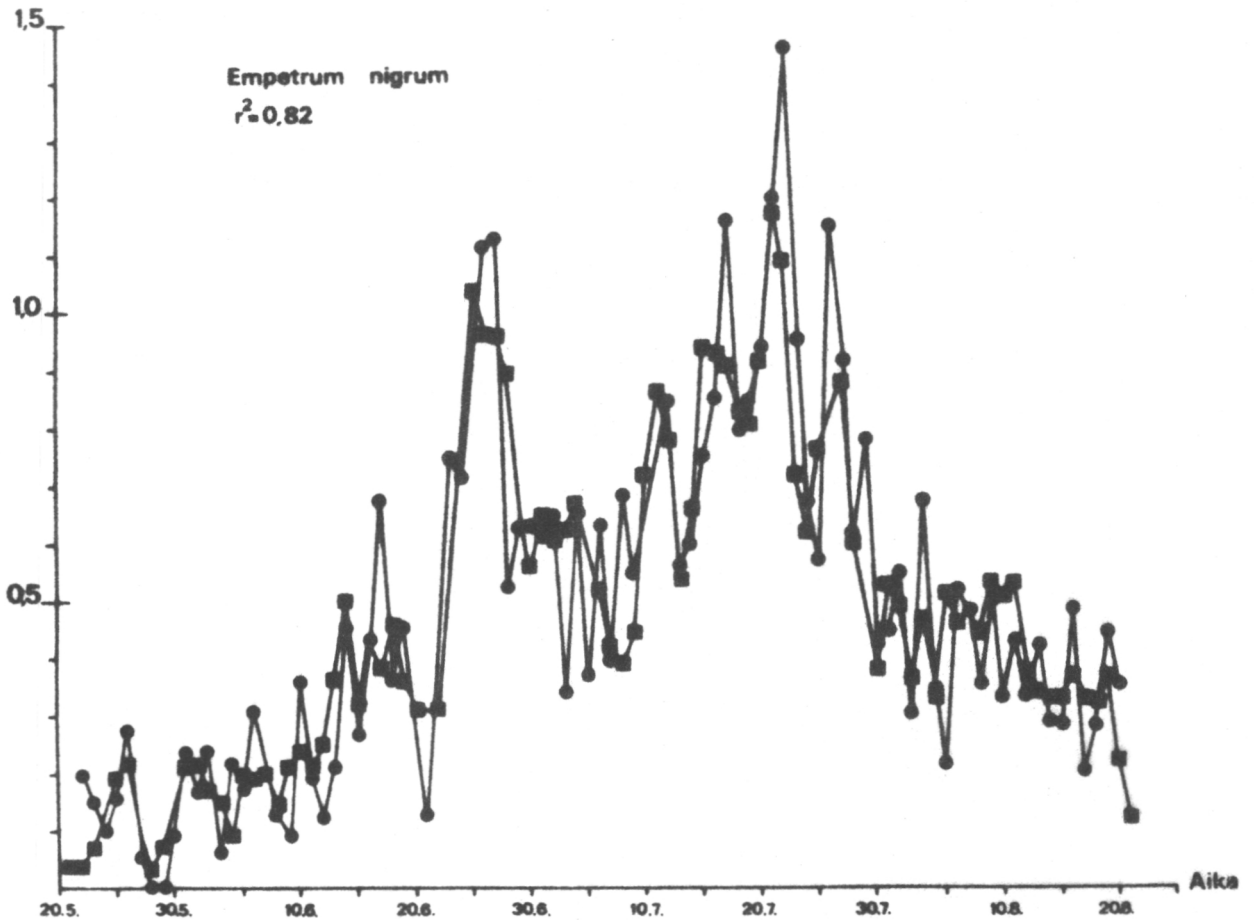
Varpujen kasvunopeus

Mallin laskemisen perustana oli varpujen kasvunopeus. Jokaiselle varpumättäälle määritettiin mallin kasvuennuste erikseen, josta saatiin kasvun parametrit ja mallin selittävyys. Kummastakin varpulajista on valittu esimerkiksi yksi hyvin kasvanut varpumätäs sekä yksi niukasti kasvanut varpumätäs, jotka on esitetty kuvissa 22, 23, 24, ja 25. Samoissa kuvissa on myös mallin avulla laskettu ennustettu kasvu.

Kasvunopeus noudattelee varsin tarkkaan mallin mukaisesta lämpötilariippuvuudesta johdettua päivittäistä kasvua. Kuumina päivinä kasvu on voimakasta ja kasvunopeus saa suuria arvoja. Arvojen absoluuttinen suuruus riippuu kokonaiskasvun määrästä. Kylminä päivinä ja kasvukauden alku- ja loppuvaiheessa kasvunopeus on pieni. Mitattu ja laskettu kasvunopeus seuraavat toisiaan samalla tavoin sekä hyvin kasvavissa tapauksissa että niukasti kasvavissa tapauksissa. Mitatuissa kasvunopeuksissa ilmenee voimakkaampaa päivittäistä kasvunopeuden määrän vaihtelua kuin lasketuissa kasvunopeuksissa, mikä johtunee suurelta osin kasvumittausten epätarkkuudesta. Malli siis ennustaa oikeampaa kasvua kuin mitä mittauksilla on aikaansaatu, eli tasoittaa mittausvirheitä. Mittausvirheet ovat näkyvissä kahdessa peräkkäisessä mittausarvossa. Liian suuri (tai pieni) mittauslukema, johtaa seuraavana päivänä liian pieneen (tai suureen) mittauslukemaan.

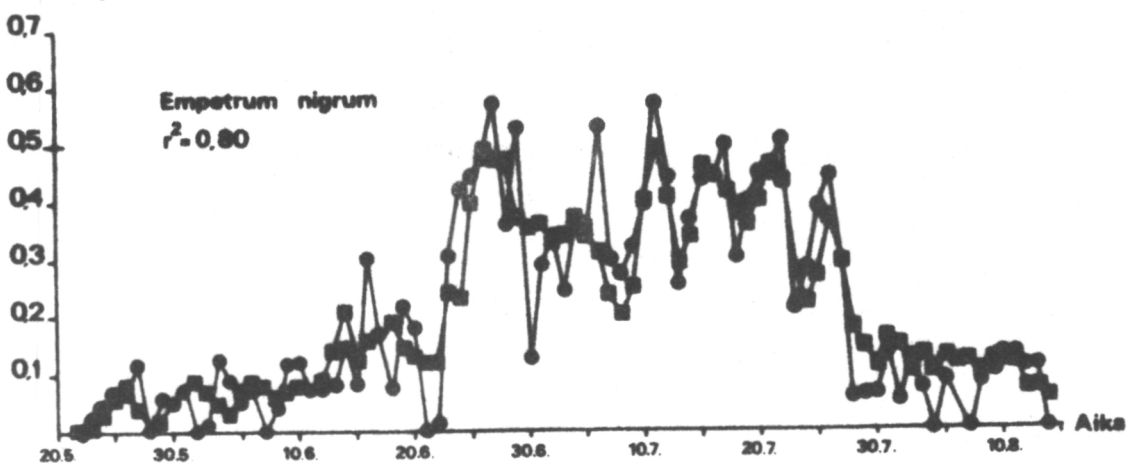
Vuoden 1976 eri lämpöjaksot erottuvat varpujen mitatuissa kasvunopeuksissa varsin selvästi. Kesäkuun lopussa oleva hellekausi saa aikaan suuria kasvunopeuden arvoja, jonka jälkeen olevat kylmemmät ilmat johtavat vähäisempään kasvuun ja taas heinäkuussa olivat lämpimät ilmat

Kasvunopeus mm/vrk



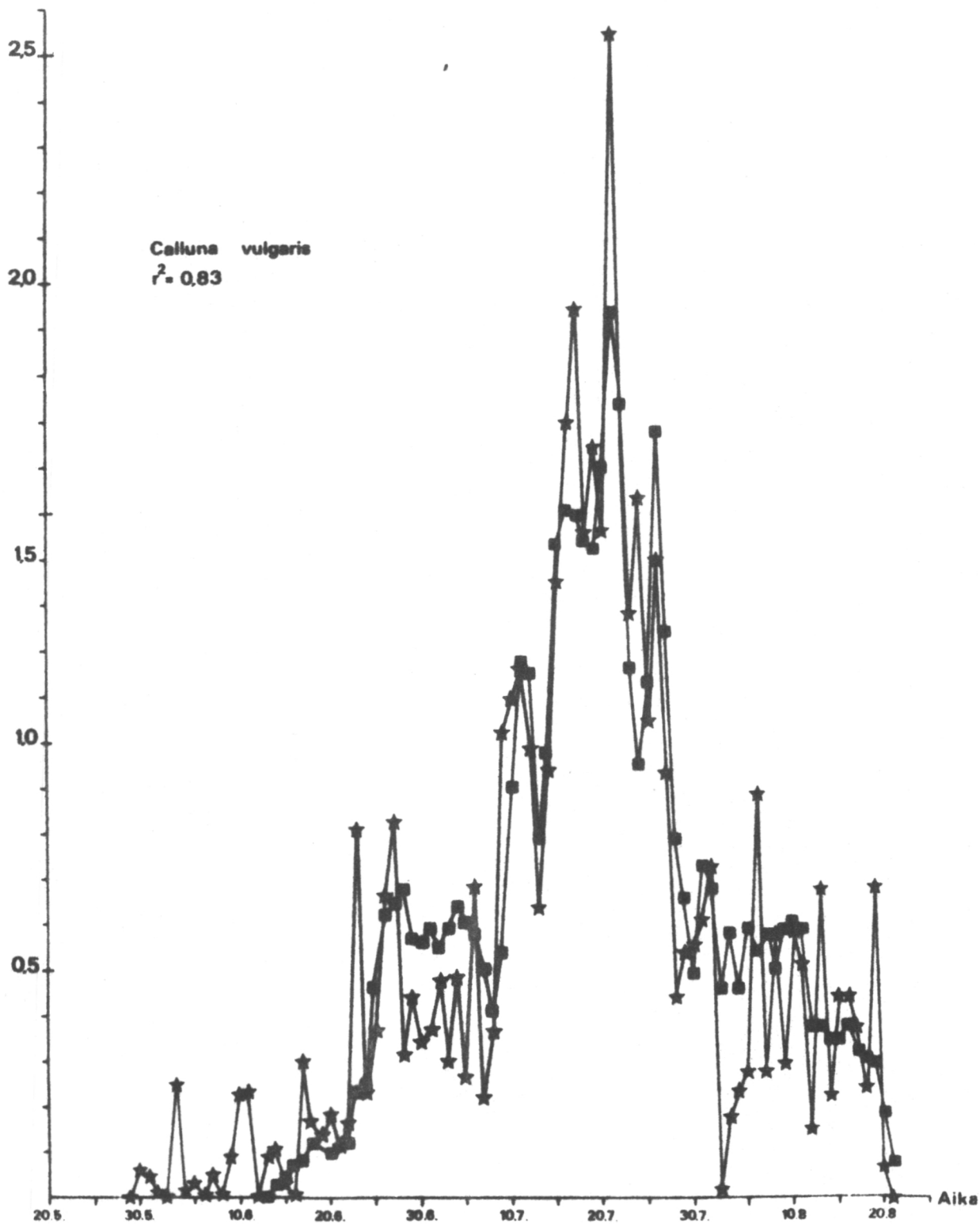
Kuva 22. Variksenmarjan päivittäinen pituuskasvu (Empetrum V 1976) ja kasvumallilla laskettu ennustettu kasvu ja sen selitysaste. ● mitattu kasvu, ■ ennustettu kasvu. Esimerkki runsaasti kasvaneesta mättäästä.

Kasvunopeus mm/vrk



Kuva 23. Variksenmarjan päivittäinen pituuskasvu (Empetrum II 1976) ja kasvumallilla laskettu ennustettu kasvu ja sen selitysaste. ● mitattu kasvu, ■ ennustettu kasvu. Esimerkki niukasti kasvaneesta mättäästä.

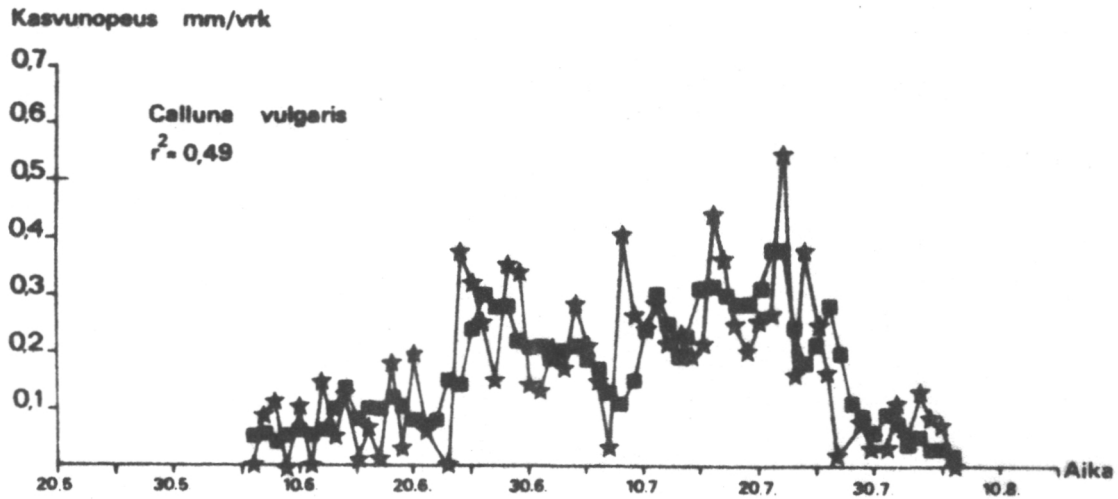
Kasvunopeus mm/vrk



Kuva 24. Kanervan päivittäinen pituuskasvu (Calluna II 1976) ja kasvumallilla laskettu ennustettu kasvu ja sen selitysaste.

★ mitattu kasvu, ■ ennustettu kasvu

Esimerkki runsaasti kasvaneesta mättäystä.



Kuva 25. Kanervan päivittäinen pituuskasvu (Calluna I 1976) ja kasvumallilla laskettu ennustettu kasvu ja sen selityskaste. ★ mitattu kasvu, ■ ennustettu kasvu. Esimerkki niukasti kasvaneesta mättäystä.

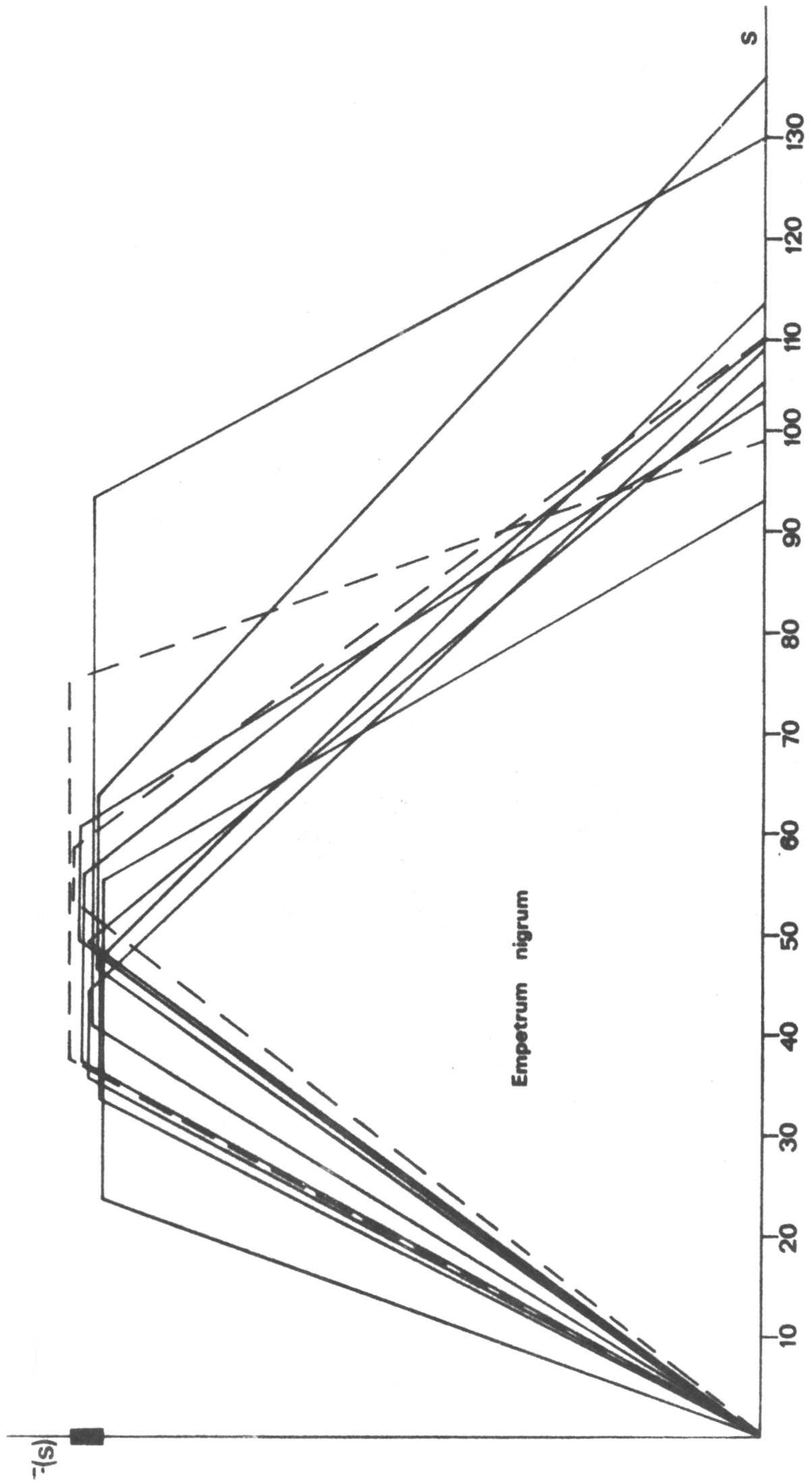
näkyvät suurina päivittäisinä kasvun määrinä. Kuitenkin näyttää siltä, että kaikkein kuumimpien päivien kohdalla malli ei täysin pysty ennustamaan suurta kasvun määrää, kokonaisuuden kannalta tällä ei ole juuri mitään merkitystä.

Kasvurytmi ja kasvun eri vaiheet

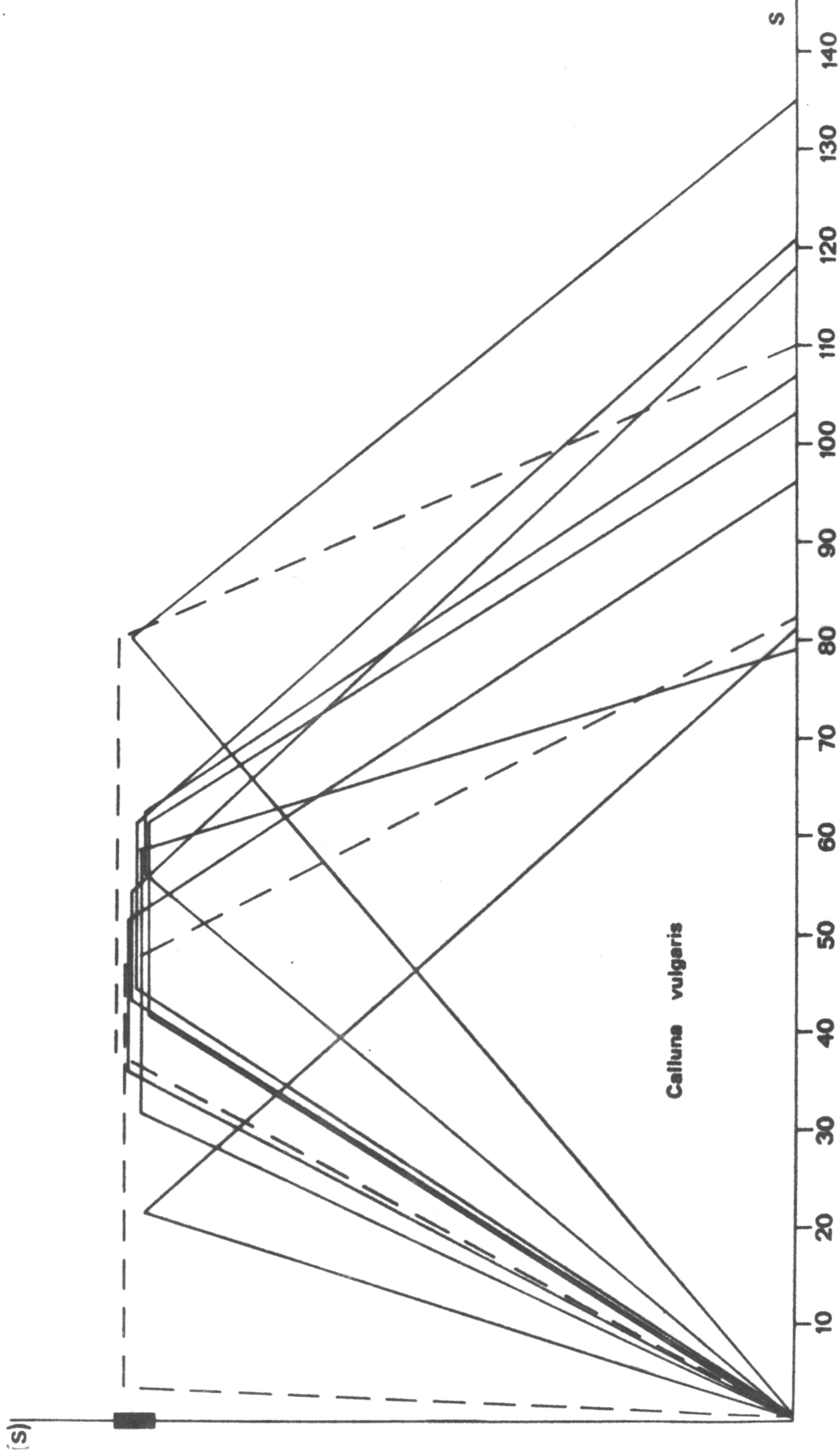
Kasvurytmifunktio koostuu kolmesta eri osasta. Eri varpumättäille laskettu kasvurytmi on esitetty variksenmarjalle kuvassa 26 ja kanervalle kuvassa 27. Niissä kasvurytmifunktio $f(s)$ saa arvoja nolasta yhteen. Funktion parametrit on esitetty taulukossa 9. Aika-akselissa on fysiologinen aika (s), joka on saatu normeeraamalla kronologinen aika kasvun lämpötilariippuvuuden (k_j) avulla.

Vaihtelu sekä variksenmarjan että kanervan kasvurytmifunktiossa on erittäin suurta. Joissakin mättäissä on vaihe, jolloin kasvurytmi saa arvon yksi ($s_1 - s_2$), eli kasvilla on meneillään ns. maksimaalisen kasvun vaihe, hyvin pitkä kun se toisilla on tuskin päivän pituinen. Maksimaalisen kasvun vaiheessa kasvunopeuteen mallin mukaan vaikuttaa vain lämpötila.

Taulukon 9 parametri a kuvaa kasvun tasoa. Sen avulla eri määrän kasva-
neet varpumättäät on normeerattu toisiinsa nähden vertailukelpoisiksi. Parametri a_1 kuvaa mittauksen alkamisajankohdan suhdetta kasvun alkamiseen, jolle annetaan arvo 0.0. Tuloksissa a_1 arvot ovat hyvin lähellä tätä arvoa, joten mittaukset ovat alkaneet aika tarkkaan kasvun alussa.



Kuva 26. Variksenmarjan kasvurytmi funktion fysiologisen ajan (s) suhteen: Vuosi 1976 — ja vuosi 1977 ---.



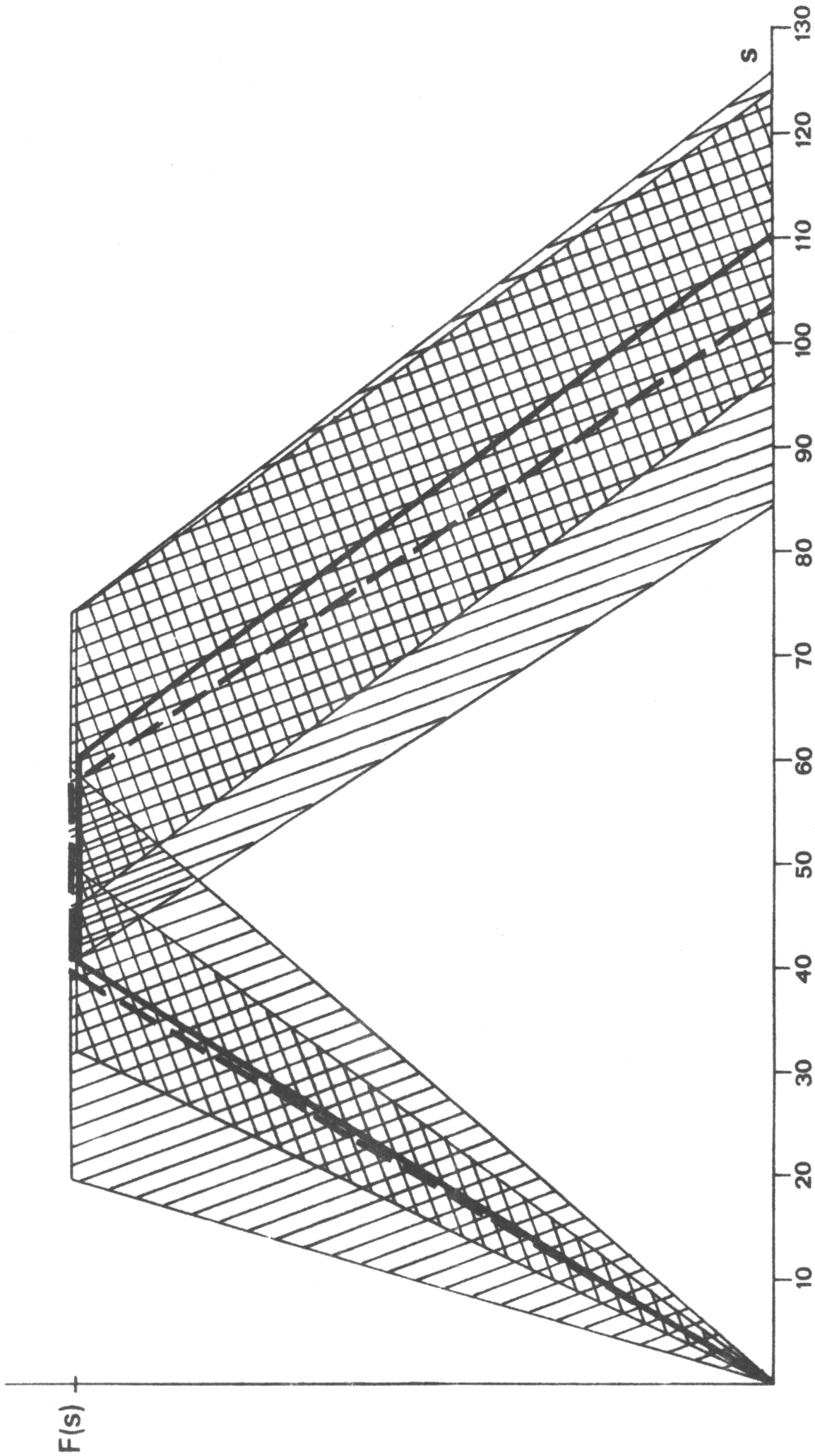
Kuva 27. Kanervan kasvurytmi funktion fysiologisen ajan (s) suhteeseen:
 Vuosi 1976 — ja vuosi 1977 - - - .

Parametri s_1 kuvaa nousevan kasvun vaiheen päättymistä ja maksimaalisen kasvun vaiheen alkamista. Tämän parametrin arvo vaihtelee kummallakin varvulla suuresti. Samoin tekee myös parametri s_2 , joka kuvaa maksimaalisen kasvun vaiheen päättymistä ja laskevan kasvun vaiheen alkamista. Vaihtelu on suurta ja samanlaista kummallakin habitaalilla. Samalla tavoin ilmenee suurta variaatiota kasvun päättymisajankohtaa kuvaavan S_c :n arvoissa.

Kuvassa 28 on esitetty kummankin lajin keskimääräiset kasvurytmifunktiot sekä niiden keskihajonnat. Kasvurytmifunktioiden parametrit eivät tilastollisesti poikkea toisistaan. Kanerva ja variksenmarja kasvavat siis samalla tapaa. Kasvurytmi on eräänlainen kasvilajin kasvustrategian ilmaisija ja se kuvaa myös kasvilajin erästä nichen ulottuvuutta, mikäli niche kuvataan multidimensionaaliseksi hypervolumiksi relevanttien ekologisten parametrien suhteen. Niinpä variksenmarja ja kanerva ovat tämän ulottuvuuden mukaan samanlaisia.

Variksenmarjan keskimääräisen kasvurytmifunktion parametrit saavat arvot: $a_1 = 0$, $s_1 = 40.57$, $s_2 = 60.25$, ja $s_c = 110.90$ ja kanervalla parametrit: $a_1 = 0$, $s_1 = 39.61$, $s_2 = 57.80$ ja $s_c = 103.40$. Jos indeksoidaan kanervan maksimaalisen kasvun vaihe luvulla sata saadaan seuraavanlainen asetelma:

	$a_1 - s_1$	$s_1 - s_2$	$s_2 - s_c$	$a_1 - s_c$
<u>Empetrum nigrum</u>	40.57	19.68	50.65	110.90
<u>Calluna vulgaris</u>	39.61	18.19	45.60	103.40
<u>Empetrum nigrum</u> -indeksoitu	223	108	278	610
<u>Calluna vulgaris</u> -indeksoitu	218	100	251	569



Kuva 28. Variksenmarjan keskimääräinen kasvuytimifunktio (\bar{x} —
 ja sd . ---) ja kanervan keskimääräinen kasvuytimi-
 funktio (\bar{x} --- ja sd . ---) fysiologisen ajan (s) suhteen

Kummankin varvun kasvuaajasta kuuluu valtaosa sisäisen säätelyn vallitessa. Nousevan kasvun vaihe on kanervilla 38 % kasvunajasta, maksimaalisen kasvun vaihe 18 % ja laskevan kasvun aika miltei puolet koko ajasta eli 44 %. Variksenmarjalla jakaantuu kasvu vastaavasti seuraavasti: nouseva kasvu 37 %, maksimaalinen kasvu 18 % sekä laskeva kasvu 45 %. Tässäkään suhteessa ei kasvilajien välillä eroa ole ja hajonta eri mittauskohteiden välillä on kuitenkin suuri.

Kasvufunktion derivaattaa voidaan myös verrata erilaisiin kuvaajiin. Kasvurytmifunktion referenssivaiheen puoliväli on kanervalla 47 % kohdalla koko kasvun määrästä, Variksenmarjalla tämä piste on 45 % koko määrästä. Logistisessa kuvaajassa tämä piste on 50 % kohdalla (esim. RICKLEFS 1967), joten kummankin varpulajin kasvun kuvaajat ovat varsin lähellä logistista kuvaajaa. Jonkin verran niissä ovat kasvun loppuvaiheet kasvun alkuvaiheita pitempiä, mutta vaihtelun huomioonottaen ne eivät vielä lähene ns. Gompertzin kuvaajaa (RICKLEFS 1967), missä tämä piste on 37 % kohdalla. Kasvukäyrän logistinen muoto osoittaa sen, että varpulajien kasvu on painottunut keskelle kasvukautta.

Kasvun eri vaiheet eri mittauskohteissa

Koska kasvumallin osoittamat kasvun vaiheet vaihtelivat suuresti, verrattiin kasvun määrää kasvun eri vaiheisiin kummallakin habitaatilla ja molemmilla varpulajeilla. Tätä esittävät tulokset ovat kuvissa 29, 30 ja 31.

Kasvukauden alussa ns. lisääntyvän kasvun vaiheessa selittää kasvun määrä 30 % vaiheen pituudesta. Joukossa on pari muista varvuista eroavaa kanervamätästä. Heikosta selitysasteesta huolimatta vaiheen pituuden ja kasvun määrän välillä on trendi. Kasvilajien välillä kuten ei myöskään habitaattien välillä ole tässä suhteessa eroa.

Maksimaalisen kasvun vaiheen pituus ei ole riippuvainen kasvun määrästä. Vaikka paljon kasvaneilla varvuilla onkin pitempi maksimaalisen kasvun vaihe, häviää sen merkitys muiden tekijöiden aiheuttamaan vaihteluun.

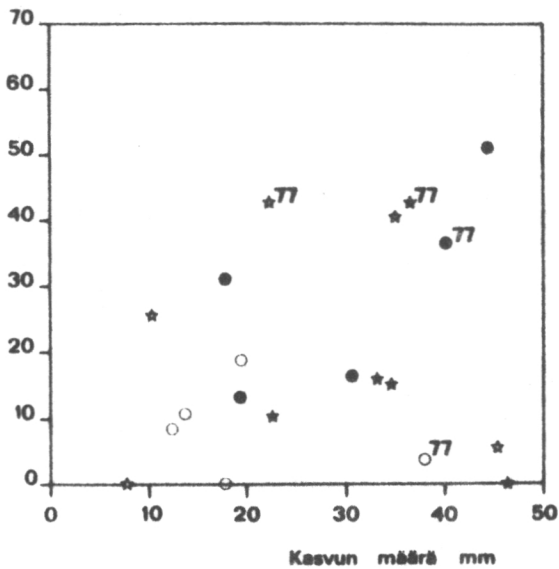
Vähenevän kasvun vaiheen pituus on vieläkin vähemmän riippuvainen kasvun määrästä. Ei lajeilla, habitaateilla eikä edes vuosien 1976 ja 1977 välillä ole erotettavissa edes mitään trendiä.

Kokonaisuudessaan ei kasvun määrä juuri selitä eri kasvun vaiheiden pituutta. Tässä suhteessa eivät eroa kasvilajit eikä metsänparannuskäsittely myöskään ole vaikuttanut kasvien reagoointeihin. Kasvun määrän vaikutus on suurimmillaan kasvun alussa. Pitkä alkuvaihe ilmeisesti liittyy kasvin elinvoimaisuuteen. Miiten siis ei vaiheitten pituuksilla ole liittymäkohtia kasvun määrään.

Kuva 29.
Lisääntyvän kasvun vaiheen
pituuden riippuvuus koko-
naiskasvun määrästä,

- variksenmarja RR,
- variksenmarja RRmu,
- ☆ kanerva RR,
- ★ kanerva RRmu.

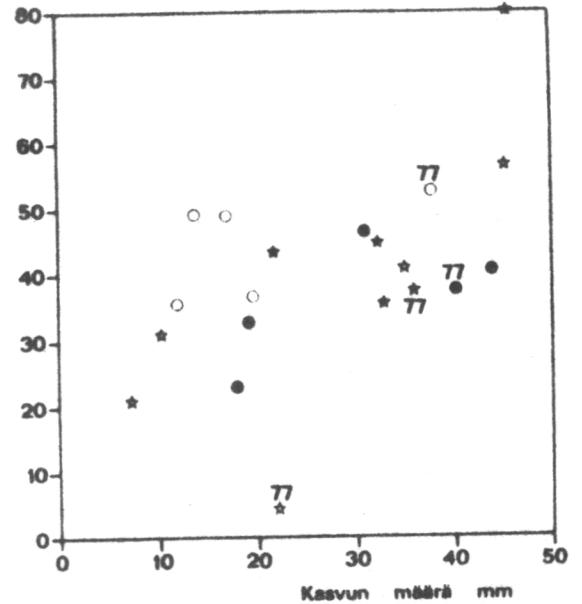
Maksimaalisen kasvun
vaiheen pituus s



Kuva 31.
Vähenevän kasvun vaiheen
pituuden riippuvuus kokonais-
kasvun määrästä. Merkintätapa
kuten kuvassa 29.

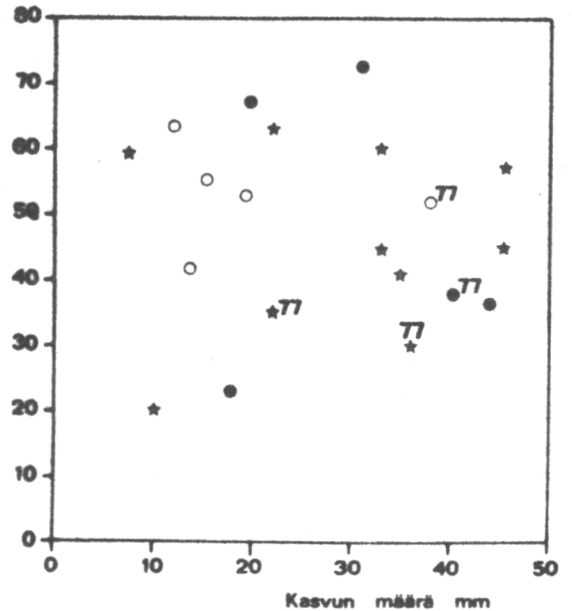
Lisääntyvän kasvun
vaiheen pituus s

75



Kuva 30.
Maksimaalisen kasvun vaiheen
pituuden riippuvuus kokonais-
kasvun määrästä. Merkintätapa
kuten kuvassa 29.

Vähenevän kasvun
vaiheen pituus s



Kasvuvaiheiden osuudet selittyvät kasvien fysiologisesta tilasta tai ympäristötekijöistä johtuvilla tekijöillä, joita ei ole analysoitu ja selvitetty tarkemmin tässä työssä.

43. Varpuversojen pituuden ja biomassan välinen suhde

Varvun pituuskasvu merkitsee kasvin yhteytystuotteiden pysyvää sitomista varvun rakenteisiin ja samalla se luo uutta fotosynteettistä pinta-alaa. Pituuskasvun ohella varvun rakenteet lisääntyvät juuriston sekä maanpäällisten osien puuvartisten osien paksuuden kasvun myötä. Kasvukautista biomassanlisäystä kuitenkin vähentää vanhempien kasvinosien kuoleminen ja kulutus. Vaikka paksuuskasvullakin on merkittävä osuus varpujen kasvussa, on pituuskasvu kuitenkin tavallaan edellytys sille.

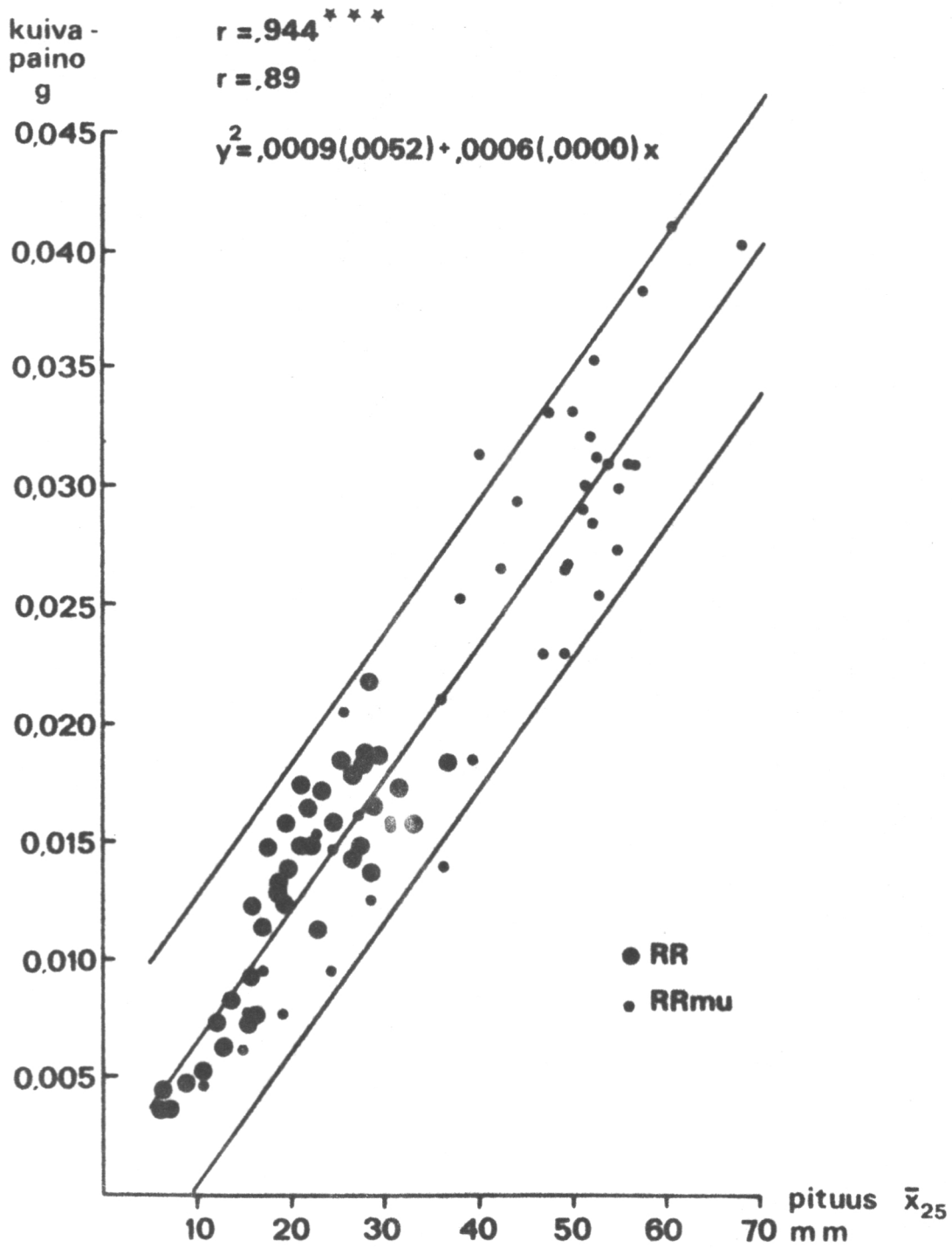
Variksenmarjan biomassan karttumista verson pituuden lisääntymisen funktiona tutkittiin regressioanalyysillä (kuva32). Lineaariregressio selittää koko aineistossa esiintyvää vaihtelusta 89 % (rahkarämeeltä 79 % ja rahkarämemuuttumalla 85 %)

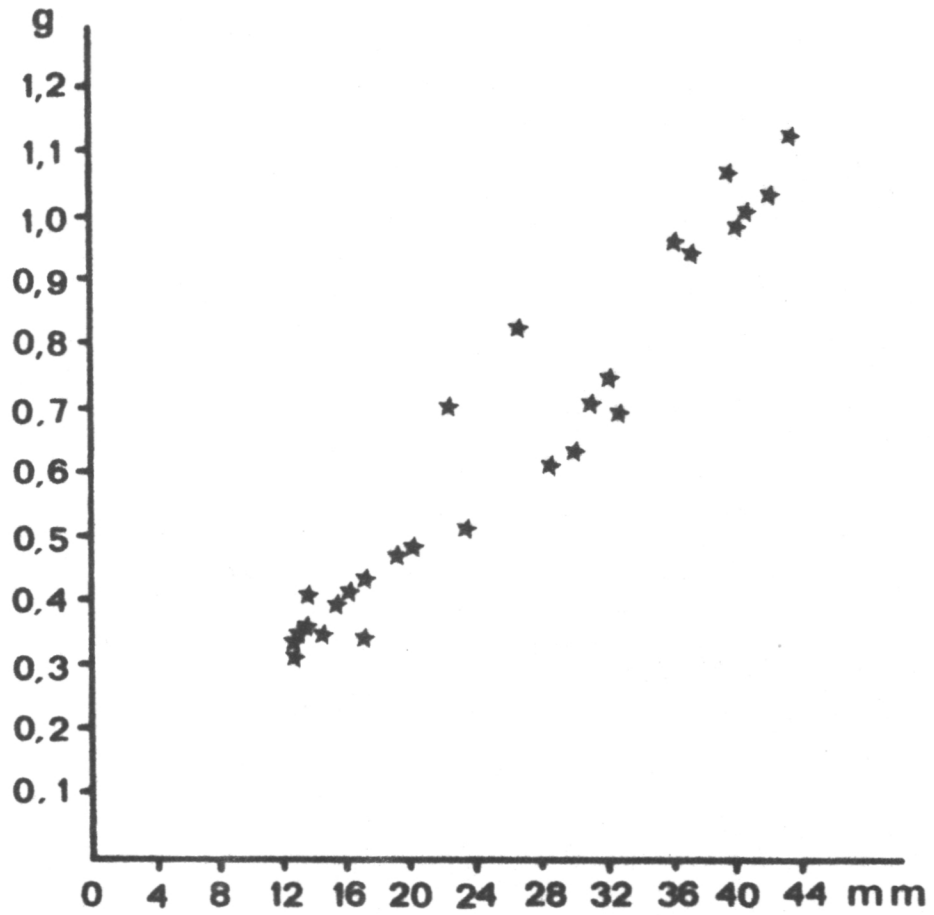
Tämän lisäksi etsittiin biomassan määrää ja verson pituutta parhaiten kuvaava funktio. Saatu yhtälö on muotoa

$$Y = \exp(-4.1786 - 98705 \ln X)$$

missä Y on biomassan kuiva-ainemäärä ja X verson pituus.

Kuva 32. Variksenmarjan versojen kuivapainon ja pituuden välinen riippuvuus. Piste vastaa 25 versoa (\bar{x}).





Kuva 33. Kanervan versojen kuivapainon ja pituuden välinen riippuvuus (KANNINEN 1977).

Sen antaman selitys verson pituuden ja biomassan väliselle riippuvuudelle on kuitenkin hivenen parempi kuin Lineaariregression antama selitys, so. se selittää siitä 90 %. Korrelaatiokerroin on .95072. Täten sekin on muodoltaan varsin lähellä lineaarista.

Kanervan versojen pituudesta ja biomassan määrästä ei ollut käytettävissä omaa aineistoa, mutta KANNINEN (1977) on esittänyt kangas- metsäkanervien kasvainten pituuden ja kasvainten biomassan väliseksi riippuvuudeksi

$$Y = \exp(0.0000 + 1.3229 \ln X)$$

missä Y ja X ovat kuten edellä. Tämä yhtälö selittää Y:n vaihtelusta 92 %. Tämäkin funktio on muodoltaan lähellä lineaarista. (Ks. kuva 33).

Koska biomassan ja pituuden välinen riippuvuus on hyvin lähellä lineaarista voidaan pitää aktuaalista pituuskasvun määrää suoraan verrannollisena kertyneen biomassan määrään. Tarkka riippuvuus tosin poikkeaa suoraviivaisesta riippuvuudesta jonkin verran, mutta sitä ei näillä lajeilla voida pitää merkitsevänä. Niinpä pituuskasvumittauksien tuloksia voidaan pitää sellaisenaan versobiomassan karttumista osoittavina. Tässä esitetyn aineiston nojalla ei kuitenkaan ole syytä esittää biomassan karttumista, sillä pelkkien varpumittauksien nojalla ei voida päästä kvantitatiivisiin tuloksiin suon varpujen koko tuotannon etenemisestä.

5. TARKASTELU

51. Menetelmien virhelähteet

Kasvumittaukset

Tutkimuksen kohteeksi valitut rämevarvut eivät ole kovinkaan optimaalisia työssä käytettyyn mittausmetodiikkaan. Ne kasvavat vähän joten päivittäiseksi kasvuksi ei kerry kovin monta millin kymmenystä. Toisaalta suon varvut - etenkin kanerva - ovat mutkaisia, joten mittaukseen tukipisteestä kasvupisteeseen tulee varovaisellakin mittauksella mittausvirhettä, joka kasvun kokonaismäärän ollessa vähäinen voi edustaa varsin huomattavaa osaa saadusta tuloksesta. Toisaalta mittaus muuttuu kasvun edetessä koko ajan epätarkemmaksi. Etäisyyden kasvupisteeseen kasvaessa myös mittavirhe kasvaa. Tätä mittavirhettä ei saa niin selvästi näkyviin, sillä kyseessä ovat suurehkon kasvunopeuden omaavat varvut, joiden tuloksissa ei mittavirhe näyttele merkittävää osaa, muutenkuin kasvun loppuvaiheessa, jolloin päivittäisen kasvun määrä on hyvin vähäinen. Tämä seikka vaikeutti mm. kasvun loppumishetken määrittämistä. Oman problematiikkansa kasvumittausten tarkkuuteen aiheuttivat hallavauriot, joiden seurauksia tarkasteltiin jo luvussa 41.

Mittausvaiheessa syntyneet virheet tulevat selvimmin näkyviin kasvumallin selittävyuden ja pituuskasvun suuruuden välillä (kuva 21.) Kasvumallin selitysasteet vaihtelivat noin 80 - 30 % välillä, joten heikomman selitysasteen saaneet varpumättäät, saavat jopa 50 %-yksikköä heikomman selitysasteen vain vähäisen kasvun aiheuttaman suuren suhteellisen mittavirheen takia.

Mittavirhettä sisältyy kaikkiin tuloksiin ja niin parhaankin mitattavuuden omaavien varpujen korkeat selitysasteet voisivat olla parempia ilman virhelähteitä.

Kasvumittausten yhdistäminen määrittäisiksi johtaa siihen, että koko ajan tuloksissa on kyse useiden versojen keskimääräisistä kasvuista. Näin tosin minimoidaan mittavirheiden osuutta, mutta samalla ajaututaan myös eri tavoin kasvavien versojen keskimääräisten tarkasteluun. Saman määttään versot kuuluvat samaan yksilöön tai klooniiin joten geneettisistä ominaisuuksista johtuvia kasvun eroja ei ole odotettavissa. Sensijaan versojen fysiologinen kunto saattaa vaihdella yhtä suuresti kuin määttäjien välillä. Myös välittömät ympäristötekijät, lähinnä lämpötila, saattavat jonkin verran poiketa versojen välillä. Eri versojen ekspositiot poikkesivat toisistaan, ja silloin ne joutuvat alttiiksi niille eroille, jotka johtuvat mm. siitä että päiväsaikaan tiiviimmissä määttäissä on viileämpää kuin harvoissa, ja joissa on myös lämpötilaerot pienemmät ja suhteellinen kosteus suurempi kuin harvoissa määttäissä (DELANY 1953).

Kasvumallin rajoitukset

Mallin laatimisessa kasvin kasvusta joudutaan luonnon tilanne yksinkertaistamaan ja tekemään useita oletuksia. Malli pätee vain mikäli näin asetetut ehdot pitävät paikkansa. Käytetyssä mallissa on ehtona kasvun lämpötilariippuvuuden ja pimeähengityksen lämpötilariippuvuuden samankaltaisuus. Näin onkin lämpötila-alueella +5 - +20 C. Tämän lämpötila-alueen ylä- ja alapuolella malli antaa virheellisiä tuloksia. Kylminä alle +5 C lämpötilajaksoina malli siis antaa liian voimakasta kasvua osoittavan ennusteen ja vastaavasti yli +20 C lämpötiloissa ennustavat liian vähäistä kasvua. Näillä lämpötila-alueilla ei tosin ole kokonaisuuden kannalta kovin suurta merkitystä. (POHJONEN 1975). Tästä huolimatta on tämä virhe ehkä suon lämpötilaltaan ekstreemimmissä lämpötilaoloissa merkittävämpi kuin esim. sulkeutuneessa metsäkasvillisuudessa, missä mallia on etupäässä sovellettu.

Mallissa on redusoitu kasvin kasvusta pois kaikki muut tekijät paitsi lämpötila ja muuttuva fysiologinen tila, joka muuttuu ns. fysiologisen ajan funktiona (HARI 1976). Niinpä muiden ympäristötekijöiden välitön ja välillinen vaikutus ei tule näkyviin. Mutta niillä ei näytä olevan kasvun päälinjojen kannalta suurta merkitystä. Tai sitten ne ovat implisiittisesti mukana kasvurytmifunktiossa. Muutenkin eri ympäristötekijät saattavat vaikuttaa mm. erilaisten stressien muodossa päivittäiseen kasvunopeuteen ja fysiologisen ajan etenemiseenkin. Ainakin on todettu, että mm. vedenpuute heikentää fotosynteesiä (esim. HARI & LUUKKANEN 1973 ja 1974) sekä inhiboi kasvua (esim. ZAERR & HOLBO 1976 ja KAUFMANN 1977). Suollakin saattanevat kosteusolosuhteet olla heikot mättäissä kuivuusjaksoina. Myöskään ravinnetekijät eivät ole mallissa mukana.

52. Tulosten tarkastelua

Varpujen kasvutapa

Sekä variksenmarja että kanerva kuuluvat systemaattisesti Ericales lahkoon. Niitten kasvumeکانismit ovat siten samantyyppisiä ja sillä on heijastuksensa myös kasvien ekologiaan. Niinpä HAGERUP (1946) on esittänyt, että Empetrum nigrum valmistaa jo edellisenä vuonna edellytykset verson kasvamisella. Tällöin muodostuu talvehtimissilmu, jossa on valmiiksi suuri joukko tulevan verson soluja. Keväällä kasvu alkaa näiden solujen koon kasvamisella. Näin syntyy ns. kevätverso, jossa ei ole haarautumissilmuja eikä kukintosilmuja. Vasta myöhemmin kesällä kevätverson muodostumisen jälkeen alkaa uusista soluista koostuvan kesäverson kasvu. Koko kasvaimesta nämä eri osat muodostavat jokseenkin yhtä suuret osat. Samantyyppinen kaksijaksoisen verson muodostuminen on ominaista myös kanervalle (NORDHAGEN 1938). Tämä kasvutapa liittyy ravintovarastojen varassa tapahtuvaan kasvuun. Havupuilla myös kasvu on ennalta määräytynyttä, niillä on jo silmussa pitkälle määräytynyt versorakenne (esim. LAITAKARI 1920 ja KOZLOWSKI 1971), jolloin mm. neulasten lukumäärä on määräytynyt edellisvuonna. Samoin on todettu, että havupuilla saattaa suurin osa kasvusta tapahtua hiilihydraattivarantojen turvin (KOZLOWSKI & WINGET 1964). Kanervalla on todettu (GRACE & WOOLHOUSE 1973), että kasvukauden alkuosan tuotanto perustuu ylitalvisiin hiilihydraattivarantoihin, joista ainakin osa sijaitsee talvehtivissä lehdissä.

Verson pituuskasvu edustaa vain osaa koko kasvin kasvusta ja resursien allokoinnin täytyy tapahtua myös lehtien, jällen, sivuhaarojen ja juurien kesken. Nämä eri osat ovat funktionaalisesti varsin erilaisia, joten allokaatiotapa kuvastaa myös kasvin nicheä. Kuitenkin verson kasvu on variksenmarjalla ja kanervalla keskeinen kasvuprosessi

ja mm. fotosynteettisen pinta-alan lisääntymisen muodossa se luo edellytykset mm. paksuuskasvulle. Niinpä kasvu jakaantuu siten, että valtaosa tuotannosta sijaitsee lehdistä (osa versosta): mm. variksenmarjalla n. 70 % (FORREST 1971 ja FLOWER-ELLIS 1972). Kun esim. vuotuinen paksuuskasvu on n. 0.09 mm (FLOWER-ELLIS 1972) - Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup. Kanervalla paksuuskasvu on n. 0.06 - 0.12 mm (GRACE & WOOLHOUSE 1970). Kummallekin kasvilajille on ominaista kasvukauden huomattava pituus. Myös KANNINEN (1977) on todennut kanervan pitkän kasvukauden. Sensijaan eräillä muilla varvuilla kasvukausi on lyhyempi, esim. KELLOMÄKI al. (1977) ovat todenneet huomattavasti lyhyemmän ja alkukesään painottuvan kasvutavan mustikalla (Vaccinium myrtillus L.) sekä puolukalla (Vaccinium vitis-idaea L.). Samantyyppisiä kasvukäyriä esiintyy myös suokukalla (Andromeda polifolia L.) (oma julkaisematon aineisto). Myös männyllä verson kasvukausi on vain noin kolmannes kanervan ja variksenmarjan versonkasvun pituudesta (esim. PARVIAINEN 1974 sekä oma julkaisematon aineisto).

Kummankaan kasvilajin kasvun kaksijaksoisuus ei aiheuta kasvuun mitään kasvunopeudessa ilmeneviä vaihteita. Kasvukäyrät ovat muodoltaan logistisia, joten niissä on erotettavissa kolme osaa; nouseva, maksimaalinen ja laskeva osa. Maksimaalisen kasvun kausi vastanee logistisen käyrän ns. vähäisen muutoksen vaihetta. Pelkässä pituuskasvussa ei myöskään ilmene sellaisia tuotantohuippuja, mitä on todettu mm. kanervan kokonaistuotannossa (GRACE & WOOLHOUSE 1973). Tämä johtuu eri kasvuprosessien eriaikaisesta ajoittumisesta. Eikä kasvunopeudessa ole kaksihuippuisuutta, minkä SILVOLA & HEIKKINEN (1978) havaitsivat viereisen Kaurastensuon variksenmarjojen kaasunvaihtokapasiteetissa. Siinä ilmeni vuonna 1975 tuotantohuiput kesäkuussa ja elokuussa. Esim. hallan merkitystä ei näissä tuloksissa ole huomioitu, koska kyse oli laboratorionkokeista. Pituuskasvun etenemisessä on siten havaittavissa

pelkästään monille biologisille ilmiöille ominainen muoto, joka vastaa ilmenemismuodoillaan aikaansaava kasvilajien ekologisia ominaisuuksia. Kasvukäyrä ilmentää kasvin geneettisten, ontogeneettisten sekä ympäristötekijöiden yhdessä aikaansaamaa lopputulosta (GRIME & HUNT 1975).

Kummankin kasvilajin pitkän kasvukauden huomioonottaen eivät erot kasvun ajoittumisessa ole kovin suuria. Variksenmarja näyttää olevan kasvussaan jonkinverran aikaisempi, mutta tämän lisäksi huomattakoon eri versojen kasvun alkamisen suuri vaihtelu. Kanervan kasvun myöhempi käynnistyminen liittyy siihen, että kanerva on hieman mereisempi laji, minkä vuoksi se odottaa kesän tuloa pitempään. Suhteellisesti ottaen kumpikin kasvilaji aloittaa kasvunsa myöhään. Tämä lienee sopeuma ikivihreille kasveille, jotka paljastuvat aikaisin lumesta. Liian aikainen kasvuunlähtö johtaisi väistämättä paleltumiseen (vrt. WIELGOLASKI & KÄRENLAMPI 1975).

Vaikka ojitus muuttaa kasviyhdyskunnan rakennetta ratkaisevasti (esim. KOSONEN 1976) ei sen vaikutus näy kasvien kasvukäyrissä ja kasvurytmisissä. Erot mitä ovatkin johtuvat varpujen elinmahdollisuuksien parantumisesta. Pelkällä habitaatilla ei siis ole vaikutusta kasvien kasvutapaan eli lähinnä kasvukäyrän muotoon, ellei niissä ole geneettisesti erilaista materiaalia tai ellei habitaateissa ole ilmastoeroja. Tämän lisäksi kasvissa ilmenee organismien dualistinen luonne. Ympäristötekijät muovaavat fenotyypin, ja siten lajit pyrkivät aklimatisoitumaan ympäristöönsä niin että samalla paikalla erot kasvukäyrien muodossa pyrkivät pienentymään (esim CANNELL & WILLET 1976) vaikka pieniä geneettisiä eroja olisikin.

Pelkkä kasvunopeus ja kasvukäyrä ei kuitenkaan yksin kuvaa kasvu-
tapaa, vaan on otettava huomioon myös kasvien muunlaiset reagoinnit
ympäristöönsä. Tässä yhteydessä sellainen tekijä oli halla. Sen mer-
kitys lienee usein ns. produktioekologisissa tarkasteluissa jäänyt
vähälle huomiolle. Halla itsessään on kyllä tutkittu. Hallaa met-
säkasvillisuudessa on tarkastellut MULTAMÄKI, (1942) ja hallaisuuden
vaikutusta kasviemme levinneisyyteen on tutkinut KOTILAINEN (1948).
Suot tunnetaan hallaisina paikkoina, mutta hallaisuuden merkitystä
suoekosysteemin toiminnan ja rakenteen kannalta ei ole selvitetty.
Kuitenkin halla on ainakin Etelä-Suomen soilla jokseenkin säännönmu-
kainen ilmiö. Hallaisuuden on tietysti todettu vaikuttavan metsitystoi-
menpiteissä, ja tässä yhteydessä on havaittu (KOSKELA 1970), että lan-
noitus, eritoten PK-lannoitus, vähentää hallavaurioita.

Toistuvat hallatuhot varvuissa osoittavat, että ne elävät karuilla,
ympäristöään alempana olevilla soilla suboptimaalisissa olosuhteis-
sa. Pituuskasvun häiriytymisestä seurannee tuotantotehokkuuden ale-
neminen. Niinpä karun rämeen vähäisten tuotantoarvojen takana on pait-
si niukkaravinteisuus ja anaerobinen kasvualusta, niin myös eksposi-
tiosta ja kasvupaikan avoimuudesta johtuvat alttiudet alhaisten in-
versiolämpötilojen syntymiselle. Hallat vaivaavat metsäaluskasvil-
lisuutta varsinaisesti vain varhaisissa sukkessiovaiheissa sekä
taimikoissa ja hakkuualoilla (vrt. KOKKONEN 1921, LEIKOLA & PYLKKÖ
1969, YLI-VAKKURI 1971 sekä SUOMINEN 1976).

Halla näyttää vaikuttavan myös erityisellä tavalla suon varpujen muodon dehitteemiseen. Versojen tuhoutuminen johtaa uudisversojen kasvuun, mikä esim. variksenmarjalla tapahtuu "sateenvarjomaisesti" (vrt. HAGERUP 1946). Kanervalla uudisversot syntyvät lyhytversojen muuntumisen tuloksena, mutta tällöinkin yhtä paleltunutta versoa korvaa useampi uusi. Koko kasvusto kehittyy esim. metsävarpuihin verrattuna paljon oksaisemmaksi ja mutkaisemmaksi kun apikaalidominanssi on näin ulkoisista syistä häiriytynyt. Hallatuhojen kvantitatiivinen analyysi vaatisi tuotoksen eri fraktioiden erittelyä. Esim. niillä menetelmillä, joita ovat käyttäneet mm. CHAPMAN & al. (1975) ja FORREST (1971). Varvuston rakenteeseen vaikuttaa hallojen lisäksi mm. lumi painollaan, sekä talviset pakkasvauriot. (FORREST 1971). Avoin kysymys on kuinka paljon ekstreemit mikroilmastotekijät ovat vaikuttaneet räme-ekosysteemin evoluutiossa varpuvaltaisen pintakasvillisuuden kehittymiseen. Mereisillä soilla joka tapauksessa on ruohoja enemmän kuin mantereisilla soilla (esim. WATT 1955), vaikka tähän tietysti vaikuttavat muutkin tekijät.

Tässä yhteydessä ei todettu habitaattien välillä silminnähtäviä eroja hallatuhojen voimakkuudessa. Ilmeisesti halla on ollut niin voimakas, että mahdollinen lannoituksen vaikutus ei ilmene. Päinvastoin pinta-turpeen kuivuminen tekee lämpötilaolosuhteista äärevämpiä (FRANSSILA 1949) joskin ojitetulla suolla kehittyvä puusto ennenpitkää tulee tasoittamaan lämpötilaoloja (vrt. LEIKOLA & PYLKKÖ 1969). Hallavaurioista kärsiminen ei ole kasveille edullista ja epäedullisen kylmiä ilmoja ne voivat välttää joko sietämällä niitä tai olemalla tällöin dormanssissa. Niinpä kasvit ovat adaptoituneet ympäristönsä olosuhteisiin ja mm. varvuilla on esiintymisalueen eri osissa samankin lajin sisällä fenologisten tapahtumien pituudessa ja ajoittumisessa eroa (vrt. BANNISTER 1978).

Koska keidassuon rämeen varvut vioittuvat hallowista, voidaan olettaa, että ne eivät ole joko ehtineet tai niillä ei syystä tai toisesta ole joko ehtineet tai niillä ei syystä tai toisesta ole ollut tarvetta sopeutua.

Pitkäikäiselle varpukasvillisuudelle ovat ominaisia rakenteessa ilme-
nevät ns. sykliset prosessit. Kanervakasvillisuudesta näitä ovat ku-
vanneet WATT (1947) ja BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM (1969), Variksen-
marjalta niitä ei tiettävästi ole selvitetty, mutta pohjanvariksen-
marjalta (Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup) on MAINI (1966)
esittänyt kasvuston syklisyyden. Nämä kasvuston eri sukkessiovaiheet
eli ikävaiheet ovat: pioneerivaihe, kehitysvaihe, kypsä-kehitysvaihe,
kypsyysvaihe sekä rappeutumsvaihe. Vaiheet on selvimmin ha-
vaittavissa aika-ajoin kulotettavassa nummikasvillisuudessa (esim.
CHAPMAN & al. 1975), mutta suon varvut ovat keskenään eri-ikäisiä ja
siten syklisen kehityksen eri vaiheessa, vaikka koko eko-ststeemi si-
nällään on tasapainotilassa (FORREST 1971), sillä suolla ei ole kasvil-
lisuuden kehitystä rytmittävää tekijää. Tämä vaikeuttaa eri vaiheiden
erojen havaitsemista. Lisäksi suokasvillisuudessa on se erityispiir-
re, että kasvavat rahkasammalet - lähinnä Sphagnum fuscum (Schimp.)
Klinggr. - hautaavat kasvullaan varpuja (vrt. LINDHOLM 1977 ja PAKARI-
NEN & TOLONEN 1977), joten mitä vanhempi yksilö sitä syvemmälle hautau-
tunut.

Varvun ikävaiheiden mukaan ovat siten myös versot erilaisessa fysio-
logisessa tilassa. Verson elinvoimaan vaikuttavat lisäksi myös muut
tekijät: mm. halla, talvivauriot (FORREST 1971 ja WATSON & al. 1966)
ja konsumptio (vrt. GRANT 1976). Nämä tekijät vaikuttavat versoihin
hyvin eri tavoin. Näillä kaikilla tekijöillä on vaikutuksensa nii-
hin suuriin eroihin, mitä ilmeni eri mätittäistä lasketuissa kasvurytmi-
funktioissa. Tämä vaihtelu oli niin suurta ettei edes kasvilajille

eikä habitaatilla ollut vaikutusta saatuihin tuloksiin. Tähän suureen vaihteluun ei ole kiinnitetty riittävästi huomiota. Esim. KELLOMÄKI & al (1977) on laskenut vain yhden kasvurytmifunktion lajia kohti metsävarvuille; mustikalle ja puolukalle. Mahdollista on, että vaihtelulla ei metsävarvuilla ole niin suurta merkitystä kuin suo-
varvuilla, mutta silti vaihtelua voi olettaa ilmenevän. Sama koskee myös muita metsäkasvillisuuden osakkaita (VUOKKO & al. 1977) Vertailun eri männyn provenienssien kasvurytmeistä on osoittanut (PARVIAINEN 1974), että eri provenienssien kasvurytmifunktioiden muodossa ei juuri ollut eroja, mutta kussakin provenienssissä oli sisäinen kasvurytmien arvojen vaihtelu suurta. Kasvurytmifunktio on sinällään sellainen käsite, joka kätkee sisälleen epämääräisen joukon kasvin fysiologista tilaa kuvaavia tekijöitä. Erilaiset ympäristötekijät vaikuttavat kasvurytmifunktion arvoihin ilmeisesti varsin paljon.

Laaviosuon kummallakin habitaatilla varpujen geneettiset ominaisuudet lienevät samanlaiset. Eri yksilöiden välistä geneettistä vaihtelua ei testattu, joten sen merkitystä kasvurytmifunktion arvoihin ei voi todeta, mutta sen merkitys ei liene suuri. Lähekkäisyydestä johtuen määrittäät ovat osittain jopa samaa kloonina. Tästä huolimatta kasvurytmifunktion arvot vaihtelivat jopa saman yksilön eri versoissa varsin suuresti, joskaan niitä ei versokohtaisesti määritetty. Niinpä kasvurytmifunktion arvojen vaihtelu on luonteeltaan fenotyypistä ja kasvien -
tai jopa versojen - fysiologisesta tilasta riippuvaa. Kasvurytmifunktion arvot ovat siten vain karkeasti geneettisesti määräytyneitä. Suuri kasvutavan vaihtelu on ilmeisesti tärkeä rämeikasvillisuuden varpu-
kasvillisuuden moninaisen tilan kuvastaja.

Mätäsvarpujen koeksistenssi ja kasvun strategia

Sekä kanerva että variksenmarja ovat ekologiselta amplitudiltaan varsin laajarajaisia. Tästä on osoituksena kummankin lajin varsin runsas habitaattivalikoima ja laaja levinneisyys (ks. GIMINGHAM 1960 ja BELL & TALLIS 1973). Substraattinsa puolesta lajit painottuvat karuhkoille kasvupaikoille, mutta kosteusamplitudi on laaja. Lajit ovat esiintymiseltään mereisehköjä, vaikka esiintymiä on mm. pitkälle taigavyöhykkeelle. Kanerva on taksonomisesti selvärajainen. Variksenmarjalla on lähilajeja; meillä pohjanvariksenmarja, jonka esiintyminen painottuu Pohjois-Suomeen ja toisaalta rannikolla (MARKLUND 1939), mutta sen kanssa esiintyy usein myös tavallinen variksenmarja.

Eteläboreaalisessa vyöhykkeessä variksenmarja esiintyy tosin useassa habitaatissa, mutta painottuu rämekasvillisuuteen. Kanerva sensijaan on yleinen sekä kangas- että rämekasvillisuudessa. Pohjoisemmissa metsäkasvillisuuden vyöhykkeissä molemmat lajit ovat myös kuivien kankaiden luonteenomisia osakkaita (esim KALELA 1961). Suokasvillisuudessa on EUROLA (1962) todennut variksenmarjan olevan suolevinneisyydeltään jonkin verran painottunut itään, sisämaahan ja Perämeren rannikolle pohjoisessa. Kanervan levinneisyyden painopiste on lounaassa ja etelässä.

Mätäskasvillisuudessa kanerva ja variksenmarja kuuluvat samaan kiltaan (guild, ks. ROOT 1967), sillä ne hyödyntävät samantapaisia resursseja ja ovat siten myös potentiaalisia kilpailijoita. Kasvutapa on katsottavissa erääksi keskeiseksi nichen ulottuvuudeksi, kun niche todellisuudessa on multidimensionaalinen (HUTCHINSON 1958 ja esim. WHITTAKER & LEVIN 1975), sillä kasvutapa kuvaa resurssien käyttöä.

GIMINGHAM (1978) on todennut, että eräs koeksistenssin syy (nummi-ekosysteemissä) on varpujen ikäsyklit, jolloin kasvuston eri ikävaiheissa tarjoutuu resursseja muilla kasvilajeilla. Rämekosysteemisä on tämän syklisyyden lisäksi mätäskehityksen oma syklinensä (esim. TOLONEN 1966), josta johtuu, että habitaatti itse on alati muuttuvassa tilassa. Näin koko ajan syntyy uusia resursseja ja vanhat muuttuvat elinkelvottomiksi ja samalla varpujen joukossa on eriasteisessa hyödyntämistilassa olevia yksilöitä. Tämä eriasteinen hyödyntämistehokkuus on ilmeisesti ulotettavissa versotasolle, tähän viittaavat kasvurytmissä olevat suuret erot. Tästä voidaan sen vuoksi yleistäen esittää hypoteesi, että mätäsvarvusto on eräänlainen ajallisesti lyhytikäinen saaristo, joka ei koskaan saavuta "vanhuutta" sillä se tuhoutuu sekä substraattinsa että kasvillisuutensa puolesta. Näin ei kilpailu lajien välillä pääse koskaan vaikuttamaan loppuun saakka. Aina on olemassa resursseja samaankin kiltaan kuuluville lajeille, sillä huonommin resursseja hyödyntävä laji löytää elinmahdollisuuden, joka yhtälailla tilapäinen niin kuin tehokkaamman lajin elintilatkin.

Niinpä vaikka kumpikin varpulaji on ekologisesti hyvin samanlaisia, ne eivät pysty omalla kasvullaan poistamaan toisiaan ekosysteemistä. Mutta näiden varpulajien nichet eivät ole täysin samanlaiset, sillä teoriassa ei samassa nichessä voi olla kahta lajia. Paitsi substraatin temporaalisuus ja varpujen oma kasvusykli, saattavat koeksistenssiä selittää myös muut kasvua mahdollisesti rajoittavat tekijät, esim. mykorritsat, allelopatia, ravinteiden käyttötapa ym.

Koska suolla ei siemenellinen lisääntyminen ilmeisesti ole tehokas tapa levitä, lienee kasvullinen lisääntyminen tehokkain tapa sulkea toinen laji pois habitaatilta. Kasvussa lajit ovat tasaväkiset, ja lisäksi populaatiossa on aina hyvin erilaisessa fysiologisessa tilassa olevia versoja, joten toisaalla toinen varpu on voimakkaampi ja toisaalla toinen.

Suuri vaihtelu kasvurytmifunktiossa implikoinee myös sitä, että räme ei ole kummankaan varvun optimibiotooppi. Niinpä ne joutuvat kilpailemaan enemmän omasta olemassaolostaan kuin yrittää levittäytyä hyödyntämään koko resurssia. Kaikki muutokset suoyhteisössä ovat hitaita ja niinpä kasvutapakin on osoitus lajien asemasta ns. r - K kontinuumissa (ks. PIANKA 1970). Kanerva ja variksenmarja ovat adaptoituneet ankaraan stressiin. Niille on ominaista ikivihreä neulasmainen monivuotinen habitus (vrt. GRIME 1977), vaikeita resurssien hyödyntämisolosuhteita kuvastava hidaskasvuisuus (vrt. kasvukäyrä, sen muoto, pituus). Tämä osoittaa, että kumpikin laji kuuluu kontinuumin laitaan. Ne ovat äärimmäisiä K - strategisteja, so. ne eivät pyri kasvaamaan mahdollisimman voimakkaasti, vaan hitaasti mutta varmasti. Muutoin ei karun rämeen niukkoja resursseja voi hyödyntää. K - strategisit eivät myöskään allokoiki lajien väliseen kilpailuun. Niitten esiintymiseen suolla vaikuttavat muut tekijät. Ne esiintyvät sillä alueella, missä ilmasto on niille soveltuvaa. Räme-ekosysteemissä eivät tule toimeen voimakkaammat kilpailijat, lajit jotka ovat enemmän r - strategistejä, sillä voimakkaammalle kasvureaktiolle ei riitä resursseja. Niinpä jo vähän paremmilla suotyypeillä nämä vaatimattomat pikkuvarvut joutuvat väistymään. Jo isovarvuisella rämeellä esiintyy isompia

ja reheväkasvuisempia varpuja, joiden täytyy sijoittua $r - K$ kontinuumilla hivenen kohti $r -$ strategiaa, mutta silti akselin K laitaan.

Tässä tarkastelussa päädyttyihin johtopäätöksiin on useassa eri kohdassa päästy deduktiivisesti omia empiirisiä tuloksia ja muiden tutkimusten tuloksia yhdistelemällä. Täten nämä johtopäätökset ovat vain loogisesti perusteltavissa. Niiden verifiointi vaatii empiiristä testaamista tai matemaattista johtamista. Varsinaisesti omista tuloksista voidaan vetää se pääjohtopäätös, että kanervan ja variksenmarjan pituuskasvu tapahtuu samalla tapaa, ja että kummallakin varpulajilla on pituuskasvu kuvaavassa kasvurytmifunktiossa varsin suuri vaihtelu. Se mitä kasvurytmifunktio kuvaa - sehän on mallissa johdettu suoraan aineistosta, - on monessa suhteessa avoin kysymys.

6 TIIVISTELMÄ

Kahden varpulajin, kanervan (Calluna vulgaris (L. Hull) ja variksenmarjan (Empetrum nigrum L.) kasvutapa tutkittiin vuosina 1975 - 77. Tutkimusalueena oli eteläsuomalainen ombrotrofinen keidasräme luonnontilaisena ja tämän niukkatuottoisen suotyypin ojitettu ja lannoitettu muuttuma. Kasvutapaa tutkittiin mittaamalla varpujen versopituuskasvua kasvukauden aikana. Aineiston käsittely suoritettiin ns. kasvun dynaamisella mallilla, joka perustuu kasvun lämpötilariippuvuuteen ja kasvun fysiologisen tilan etenemiseen lämpötilan funktiona. Tämän lisäksi verrattiin eri kasvutapahtumia toisiinsa.

Kummankin varvun kasvun todettiin alkavan toukokuun lopulla, kanervan vähän myöhemmin kuin variksenmarjan. Alkamishetken yksilökohtainen variaatio oli suuri. Varpulajien kasvukauden pituudet olivat yhtäpitkät, yksilökohtainen variaatio oli tosin suurta. Vuonna 1976 kanervan kasvukauden pituus oli 78 vrk (sd. = 13.4) ja variksenmarjan 86 vrk (sd. = 8.6). Kasvukausi päättyi kummallakin lajilla elokuun puolesavälin. Kasvutapahtumat seurasivat yleensä paremmin lämpösumman kertymistä kuin kalenteriaikaa. Kasvutapahtumat ajoittuivat samalla tapaa kummallakin habitaatilla.

Halla osoittautui rämekasvillisuuden kasvun häiriötekijäksi, joka turmelee versoja ja johtaa siten vähäisempään kasvuun. Häiriytyneiden versojen tilalle syntyy uusia versoja ja varvut haaroittuvat. Hallan seurauksena varvut kasvoivat vähemmän kuin vaurioitumattomat varvut. Hallan sattuessa vaurioituu miltei koko rämeen pintakasvillisuus.

Tutkimusvuonna 1975 sattui pahoja hallavahinkoja. Vuosina 1976 ja 1977 ei kuitenkaan hallailmiötä näitten varpulajien osalla eniintynyt.

Kummankin kasvilajin kasvusta esitettiin kasvukäyrät. Kasvukäyrät olivat kummallakin varvulla varsin samanmuotoiset, eikä myöskään vuosilla ja kasvupaikalla ollut vaikutusta kasvukäyrän muotoon. Ainoastaan lämpötilamuutokset näkyivät kasvukäyrien muodoissa, mutta nämäkin poikkeamat karsiutuivat pois kertyvän lämpösumman mukaan esitetyissä kasvukäyristä. Vuoden 1975 kasvukäyrät olivat hallasta johtuen poikkeuksellisen muotoisia. Varpujen kasvukäyrät ilmentävät hidasta ja varsin kauan kestävästä kasvusta.

Työssä käytetty kasvumalli pystyi selittämään kasvusta runsaat 80 %. Selityksastetta vähentävät mittausvirheet, mitkä heikensivät niukasti kasvaneiden varpujen osalta saatuja tuloksia vieläkin enemmän, joten niitten kasvusta malli selitti vain n. 50 %. Erot selittävyyksissä johtuvat vain varpujen mitattavuudesta. Varpujen kasvu on siten valtaosaltaan riippuvainen lämpötilasta ja kasvun sisäisestä säätelystä, jonka rakennetta ei selvitetty.

Varpujen kasvu koostuu kolmesta vaiheesta: nousevan kasvun vaiheesta, maksimaalisen kasvun vaiheesta ja laskevan kasvun vaiheesta, mitkä ovat ominaisia kaikelle kasville. Nämä eri vaiheet jakautuivat järjestyksessä seuraavasti: Kanerva 38 %, 18 % ja 44 % sekä variksenmarja: 37 %, 18 % ja 45 %. Eri mittauskohteiden välinen vaihtelu oli niin suurta, että kasvilajien välillä ei ole tässäkään suhteessa eroa. Keskimäärin kasvuvaiheet jakautuivat siten, että niistä muodostuva

kasvukäyrä on muodoltaan varsin lähellä logistista kuvaajaa. Suurta kasvun vaiheiden pituudessa ilmenevää hajontaa yritettiin selvittää kasvun määrällä, jolla ei kuitenkaan osoittautunut olevan tähän vaikutusta. Molempien varpulajien versojen pituuskasvu todettiin johtavan lähes lineaarisesti karttuvaan versobiomassanlisäykseen.

Saaduista tuloksista johdetussa tarkastelussa kiinnitettiin huomio varpukasvillisuuden rakenteen erityispiirteisiin ja siihen miten kasvutapa kuvastaa lajien ekologiaa. Varvut ovat pitkäikäisiä kasveja, joten kasvuston eri ikävaiheet johtavat syklisiin ilmiöihin. Toisaalta mätäskehityksessä on oma syklisyytensä. Rämeen mätäskasvillisuus on siten mosaikkimainen temporaalinen saaristo. Tästä ilmeisesti johtuu, että samaan kiltaan kuuluvat ekologisesti hyvin lähekkäiset lajit esiintyvät rinnan samalla rämeellä. Kummankin lajin hidaskasvuisuus kuvastaa niiden sopeutuneisuutta niukkoihin ravinneresursseihin, josta seuraa se, että ne eivät omalla kasvullaan ehdi sulkea toista lajia pois kasvustosta ennenkuin niitten omat tai mättään sykliset prosessit muuttavat kilpailutilannetta. Siten on ymmärrettävä kahden ekologisesti läheisen lajin koeksistenssi.

Toisaalta kummankin varpulajin kasvutapa kuvastaa äärimmäistä sopeutuneisuutta ankariin stressiolosuhteisiin. Ne käyttävät koko kasvukauden kasvamiseen, ovat hidaskasvuisia. Lisäksi ne ovat ikivihreitä neulasmaisia ulkoasultaan ja pitkäikäisiä. Niinpä ne sijoittuvat ns. r - K strategia kontinuumin oikeaan laitaan.

KIITOKSET:

Tämä työ ei olisi syntynyt ilman siihen monella tavoin myötävai-
kuttaneiden henkilöiden apua. Paitsi työtovereitani Ilkka Mark-
kulaa ja Harri Vasanderia, joiden kanssa työskentely on ollut
miellyttävää, ja niitä monia tässä yhteydessä anonyymeiksi jää-
viä henkilöitä, haluan kiittää erityisesti seuraavia henkilöitä:
Rauno Ruuhijärveä, joka on ollut työn ohjaaja ja on tarjonnut
työskentelyedellytykset Lammin biologisella asemalla. Lisäksi
hän on ollut koko tämän tutkimushankkeen luoja ja organisoija.
Antti Reinikaista, joka on käytännössä vastannut tämän työn aloit-
tamisesta ja hän on eri vaiheissa opastanut aihepiiriin liitty-
vissä kysymyksissä. Lisäksi hänen kauttaan työ on liittynyt
Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston tutkimusohjelmaan.
Aineiston käsittelyssä olen saanut arvokasta apua Pertti Harilta
ja hänen työryhmältään. Aineiston laskentaongelmissa minua on
auttanut Riitta Heinonen. Käsikirjoituksen ovat hyödyllisiä kom-
mentteja tehden lukeneet Juha Tiainen ja Antti Reinikainen.
Työn ulkoasusta saan kiittää Päivi Lempistä, joka on piirtänyt
kuvat puhtaaksi, ja Maija Tuuria ja Eila Reposta, jotka ovat puh-
taaksikirjoittaneet työn. Lopuksi haluan kiittää sitä Lammin
biologisella asemalla opinnäytetyöntekijöiden piirissä vallin-
nutta tieteellisesti imponoivaa ilmapiiriä, mikä on antanut in-
toa työn pitkäjännitteiselle suorittamiselle.

KIRJALLISUUS:

- AARTOLAHTI, T. 1965: Oberflächenformen von Hochmooren und ihre Entwicklung in Südwest-Häme und Nord-Satakunta. - Fennia 93 (1): 1 - 268.
- AHTI, T., HÄMET-AHTI, L. & JALAS, J. 1968: Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. - Ann. Bot. Fennici 5: 169 - 211.
- ARMSTRONG, W. 1975: Waterlogged soils. - In: ETHERINGTON, J. R. Environment and plant ecology: 181 - 218. John Wiley & Sons, London.
- BANNISTER, P. 1978: Flowering and shoot extension in heath plants of different geographical origin. - J. Ecol. 66: 117-131.
- BARCLAY-ESTRUP, P. and GIMINGHAM, C. H. 1969: The description and interpretation of cyclical processes in a heath community: I Vegetational change in relation to the Calluna cycle. - J. Ecol 57: 737 - 758.
- BELL, J. N. B. and TALLIS, J. H. 1973: Biological flora of the British Isles. Empetrum nigrum L. - J. Ecol. 61: 289 - 305.
- CAJANDER, A. K. 1913: Studien über die Moore Finnlands. - Acta For. Fenn. 2 (2): 1 - 208.
- CANNELI, M. G. R. & WILLETT, S. C. 1976: Shoot growth phenology, dry matter distribution and root:shoot ratios of provenances of *Populus trichocarpa*, *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* growing in Scotland. - Silvae Genetica 25: 49 - 59.

- CHAPMAN, S. B., HIBBLE, J. & RAFAREL, C. R. 1975: Net aerial production by Calluna vulgaris on lowland heath in Britain. - J. Ecol. 63: 233 - 258.
- DAHL, E. & MORK, E. 1959: Temperatur åndning og vekst hos gran (Picea abies (L.) Karst.). (Summary: On the relationship between temperature, respiration and growth in Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) - Medd. Norske Skogforsøksvesen 53: 81 - 93.
- DELANY, M. J. 1953: Studies on the microclimate of Calluna heathland. J. Anim. Ecol. 22: 227 - 239.
- DE WIT, C. T., BROUWER, R. & PENNING DE VRIES, F. W. T. 1970: The simulation of photosynthetic systems. - In: SETLIK, I. (Ed.), Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. of IBP/PP Tech. Meeting 47 - 70. Wageningen.
- EUROLA, S. 1962: "Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. - Ann. Bot. Soc. Vanamo 33 (2): 1 - 243.
- EUROLA, S. & KAAKINEN, E. 1978: Suotyypipiopas. - 87 pp. WSOY, Porvoo, Helsinki, Juva.
- FLOWER-ELLIS, J. G. K. 1973: Growth and morphology in the evergreen dwarf shrubs Empetrum hermaphroditum and Andromeda polifolia at Stordalen. - In: Sonesson, M. (ed.) Progress Report 1972. Swedish IBP projekt Tech. Rep. 14: 47 - 61. Lund.
- FORREST, G. I. 1971: Structure and production of North Pennine blanket bog vegetation. J. Ecol. 59: 453 - 79.
- FRANSSILA, M. 1949: Mikroilmasto-oppi. - 257 pp. Otava, Helsinki.

- GIMINGHAM, C. H 1960: Biological flora of the British Isles.
Calluna Vulgaris (L.) Hull. - J. Ecol. 48: 455 - 483.
- " 1978: Calluna and its associated species: Some aspects of co-existence in communities. - Vegetatio 36: 179-186.
- GORE, A. J. P. & URQUHART, C. 1966:
The effects of waterlogging on the growth of Molinia caerulea and Eriophorum vaginatum. - J. Ecol. 54: 617-633.
- GRACE, J. & WOOLHOUSE, H. W. 1970: A physiological and mathematical study of the growth and productivity of a Calluna - Sphagnum community: I. Net photosynthesis of Calluna vulgaris L. Hull. - J. Appl. Ecol. 7: 363 - 381.
- " J. & WOOLHOUSE, H. W. 1973: A physiological and mathematical study of the growth and productivity of a Calluna - Sphagnum community: III. Distribution of photosynthate in Calluna vulgaris L. Hull. - J. Appl. Ecol. 10: 77 - 91.
- GRANT, S. A., LAMB, W. I. C., KERR, C. D. & BOLTON, G. R. 1976:
The utilization of blanket bog vegetation by grazing sheep. - J. Appl. Ecol. 13: 857 - 869.
- GRIME, J. P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - Amer. Natur. 111: 1169 - 1194.
- " & HUNT, R. 1975: Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. - J. Ecol. 63: 393 - 422.
- HAGERUP, O. 1946: Studies on the Empetraceae. - Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser 20 (5): 1 - 49.

- HARI, P. 1968: A growth model for a biological population, applied to a stand of pine. - *Commun. Inst. For. Fenn.* 66 (7) 1 - 16.
- " 1972: Physiological stage of development in biological models of growth and maturation. - *Ann. Bot. Fennici* 9: 107 - 115.
- " 1976: An approach to the use of differential and integral calculus in plant autecology. - Univ. Helsinki. Dept. Silviculture Res. Notes 13: 1 - 40.
- " KELLOMÄKI, S. & VUOKKO, R. 1977: A dynamic approach to the analysis of daily height growth of plants. - *Oikos* 28: 234 - 241.
- " & LEIKOLA, M. 1974: Further development of the dynamic growth model of plant height growth. - *Flora* 163: 357 - 370.
- " LEIKOLA, M. & RÄSÄNEN, P. K. 1970: A dynamic model of daily height growth of plants. - *Ann. Bot. Fennici* 7: 375 - 378.
- " & LUUKKANEN, O. 1973: Effect of water stress, temperature, and light on photosynthesis in alder seedlings. - *Physiol. Plant.* 29: 45 - 53.
- " & LUUKKANEN, O. 1974: Field studies of photosynthesis as affected by water stress, temperature, and light in birch. - *Physiol. Plant.* 32: 97 - 102.
- " SALMINEN, R., PELKONEN, P. HUHTAMAA, M. & POHJONEN, V. 1976: A new approach for measuring light inside canopy in photosynthesis studies. - *Silva Fenn.* 10: 94 - 102.
- " & SIREN, G. 1972: Influence of some ecological factors and the seasonal stage of development upon the annual ring width and radial growth index. - Royal Coll. For. Dept. Reforest. Res. Notes 40: 1 - 22.

- HARI, P., SMOLANDER, H. & LUUKKANEN, O. 1975: A field method for estimation of the potential evapotranspiration rate. - J. Exp. Bot. 26: 675 - 678.
- HEAL, O. W. & PERKINS, D. F. (eds.) 1978: Production ecology of British moors and montane grasslands. - 426 pp. Ecol. stud. 27, Springer Verlag, Berlin New York.
- HERTZ, M. 1929: Huomioita männyn ja kuusen pituuskehityksen "vuotuisesta" ja vuorokautisesta jaksosta. (Referat: Beobachtungen über die "jährlichen" und täglichen Perioden im Längenwachstum der Kiefer und Fichte.) - Acta For. Fenn. 34 (18): 1 - 26.
- HESKETH, J. D. & JONES, J. W. 1976: Some comments on computer simulators for plant growth. - Ecol. Modelling 2: 235-247.
- HUIKARI, O. 1959 a: On the effect of anaerobic media upon the roots of birch, pine and spruce seedlings. - Commun. Inst. For. Fenn. 50 (9): 1 - 16.
- " 1959 b: Metsäojitetettujen turvemaiden vesitaloudesta. (Referat: Über den Wasserhaushalt waldentwässerter Torfböden.) - Commun. Inst. For. Fenn. 51 (2): 1 - 45.
- " PAARLAHTI, K., PAAVILAINEN, E. ja RAVELA, H. 1966: Sarkaleveyden ja ojasyvyyden vaikutuksesta suon vesitalouteen ja valuntaan. (Summary: On the effect of strip-width and ditchdepth on water economy and runoff on a peat soil.) Commun Inst. For. Fenn. 61 (8): 1 - 39.
- HUTCHINSON, G. E. 1958: Concluding remarks. - Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415 - 427.
- KALELA, A. 1961: Waldvegetationzonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. - Arch. Soc. "Vanamo" 16 (Suppl.): 65 - 83.

- KANNINEN, M. 1977: Männikön puuston ja varvuston maanpäällisen osan päivittäisen kuiva-ainetuotoksen dynamiikka. - Käsikirjoitus, Helsingin yliopiston Metsänhoitotieteen laitoksen kirjasto. 105 s.
- KAUFMANN, M. R. 1977: Soil temperature and drought effects on growth of Monterey pine. - Forest Science 23: 317 - 325.
- KELLOMÄKI, S. 1977: Dynamics of dry matter production in forest ground cover communities with special reference to their successional development. - Univ. Helsinki Dept. Silviculture Res. Notes 16: 1 - 65.
- " HARI, P., VUOKKO, R., VÄISÄNEN, E. & KANNINEN, M. 1977: Above ground growth rate of a dwarf shrub community. Oikos 29: 143 - 149.
- KOKKONEN, P. 1921: Hallan tuhoista kuusissa. - Metsätaloudellinen aikakauskirja 38 (6): 196 - 199.
- KOLKKI, O. 1966: Taulukoita ja karttoja Suomen lämpöoloista kaudelta 1931 - 1960. - Liite Suomen meteorologiseen vuorikirjaan 65, 1a, 1965: 1 - 42.
- KOSKELA, V. 1970: Havaintoja kuusen, männyn, raudaskoivun ja siperialaisen lehtikuusen halla- ja pakkasvaurioista Kivisuon metsänlannoituskoekentällä. (Summary: On the occurrence of various frost damages on Norway spruce, Scots pine, silver birch and Siberian larch in the forest fertilization experimental area at Kivisuo.) - Folia Forest. 78: 1 - 25
- KOSONEN, R. 1976: Ojituksen ja lannoituksen vaikutus isovarpuisen rämeen kasvibiomassaan, perustuotantoon ja kasvillisuuteen Jaakkoin suon ojitusalueella Vilppulassa (PH). - Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston tiedonantoja 1976 (3):1 - 45, 12 liitettä.

- KOTILAINEN, M. J. 1948: Luonnonkasvien hallavaurioista. - Suomalainen Tiedeakatemia, esitelmät, pöytäkirjat. 1948: 137 - 153.
- KOZLOWSKI, T. T. 1971: Growth and development of trees. I Seed germination, ontogeny, and shoot growth. - 443 pp. Academic press, New York, London.
- " & WINGET, C. H. 1964: The role of reserves in leaves, branches, stems, and roots on shoot growth of red pine. - Amer. J. Bot. 51: 522 - 529.
- LAITAKARI, E. 1920: Tutkimuksia sääsuhteiden vaikutuksesta männyn pituus ja paksuuskasvuun. (Referat: Untersuchungen über die Einwirkung der Witterungsverhältnisse auf das Längen- und Dickenwachstum der Kiefer.) - Acta For. Fenn. 17: (1): 1 - 53.
- LEIKOLA, M. 1969: The influence of environmental factors on the diameter growth of forest trees. Auxanometric study. - Acta For. Fenn. 92: 1 - 144.
- LEIKOLA, M. ja PYLKKÖ, P. 1969: Verhopuuston tiheyden vaikutus metsikön minimilämpötiloihin hallaöinä. (Summary: On the influence of stand density on the minimum temperatures during frost nights.) - Silva Fenn. 3 (1): 20 - 32.
- LINDHOLM, T. 1977: Mättäiden rahkasammalten kasvusta Lammin (EH) Laaviosuon rahkarämeellä. - Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston tiedonantoja 1977. (2): 1 - 26.
- LUKKALA, O. J. & KOTILAINEN, M. J. 1951: Soiden ojituskelpoisuus. 5 p. - 63 pp. Tapio, Helsinki
- MAINI, J. S. 1966: Phytosociological study of Sylvotundra at Small Tree Lake, N. W. T. - Arctic 19: 220 - 243.

- MARKLUND, G. 1939: Beobachtungen über *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup und *E. nigrum* L. s. str. - Memor Soc. Fennica 16: 74 - 77.
- METSÄVAINIO, K. 1931: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. - Ann. Bot. Soc Zool. - Bot. Fennicae Vanamo 1 (1): 1 - 417.
- MIKOLA, P. 1950: Puiden kasvun vaihtelusta ja niiden merkityksestä kasvututkimuksissa. (Summary: On variations in tree growth and their significance to growth studies.) - Commun. Inst. For. Fenn. 38 (6): 1 - 131.
- " 1962: Temperature and tree growth near the northern timber line. - In: KOZLOWSKI, T. T. (ed.), Tree growth: 265 - 274. The Ronald Press Company, New York.
- MILTHORPE, F. L. & MOORBY, J. 1974: An introduction to crop physiology - 202 pp. Cambridge University Press, London.
- MORK, E. 1941: Om sambandet mellom temperatur og vekst. (Referat: Über den zusammenhang zwischen Temperatur und Wachstum.) - Medd. Norske Skogsforsøksvesen 27: 1 - 89.
- MULTAMÄKI, S. E. 1942: Kuusen taimien paleltuminen ja sen vaikutus ojitettujen soiden metsittymiseen. (Referat: Das Erfrieren der Fichtenpflanzen in seiner Wirkung auf die Bewaldung der entwässerten Moore.) - Acta For. Fenn. 51 (1): 1 - 353.
- NIIRANEN, A. 1973: Paleobotaanisia tutkimuksia Lammin (EH) Kaurastensuosta. - Käsikirjoitus, Helsingin yliopiston Kasvitieteen laitoksen kirjasto. 84 s.

- NORDHAGEN, R. 1937: Studien über die monotypische Gattung Calluna Salisb. I - Bergens Museums Årbok 1937, Naturvidenskapelig rekke 4: 1 - 55.
- " 1938: Studien über die monotypische Gattung Calluna Salisb. II - Bergens Museums Årbok 1938, Naturvidenskapelig rekke 1: 1 - 70.
- ODIN, H. 1972: Studies of the increment rhythm of Scots pine and Norway spruce plants. - Studia For. Suec. 92: 1 - 32.
- OKKO, M. 1972: Jäätikön häviämistapa Toisen Salpausselän vyöhykkeessä Lammilla. (Summary: Deglaciation in the Second Salpausselkä ice-marginal belt at Lammi, South Finland.) - Terra 84: 115 - 123.
- OKSANEN, L. 1979: Ekosysteemitutkimuksen perusteista. (Summary: On the principles of ecosystem research.) - Luonnon tutkija 84: PAINOSSA
- PAASIO, I. 1933: Über die Vegetation der Hochmoore Finnlands. - Acta For. Fenn. 39 (3): 1 - 210.
- PAAVILAINEN, E. 1972: Reaction of Scots Pine on various nitrogen fertilizers on drained peatlands. - Commun. Inst. For. Fenn. 77 (3): 1 - 46.
- PAKARINEN, P. & TOLONEN, K. 1977: Pintaturpeen kasvunopeudesta ja ajoittamisesta. (Summary: on the growth-rate and dating of surface peat.) - Suo 28: 19 - 24
- PARVIAINEN, J. 1974: Havupuiden latvakasvaimen ja neulasten vuotuisen kasvurytmin määrittäminen: Esimerkkisovellutus männyn jälkeläiskokeeseen. (Summary: Determination on the annual growth rhythm of the terminal leader and needles of conifers: Application to a progeny test.) - Commun. Inst. For. Fenn. 84 (4): 1 - 87.
- PIANKA, E. R. 1970: On r- and K- selection. - Amer. Natur. 104: 592 - 597:

- POHJONEN, V. 1975: A dynamic model for determining the optimum cutting schedule of Italian ryegrass. - J. Scient. Agric. Soc. Finland 47: 71 - 137.
- " & Hari, P 1973: A dynamic model of crop growth rate of Italian ryegrass after cutting. - Acta Agr. Scandinavica 23: 121 - 126.
- PROMNITZ, L. C. 1975: A photosynthate allocation model of tree growth. - Photosynthetica 9: 1 - 15.
- REINIKAINEN, A. 1976: Suoekosysteemi tutkimuskohteena. (Summary: How to study a mire ecosystem.) - Suo 27: 9 - 18.
- RICKLEFS, R. E. 1967: A graphical method of fitting equations to growth curves. - Ecology 48: 978 - 983.
- ROOT, R. B. 1967: The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. - Ecol. Monographs 37: 317 - 349.
- ROSSWALL, T. & HEAL, O. W. (eds.) 1975: Structure and function of tundra ecosystems. - Ecol. Bull. 20: 1 - 450.
- RUUHIJÄRVI, R. 1974: A general description of the oligotrophic lake Pääjärvi, southern Finland, and the ecological studies on it. - Ann. Bot. Fennici 11: 95 - 104.
- SARASTO, J. 1961: Über die Klassifizierung der für Walderziehung entwässerten Moore. - Acta For. Fenn. 74 (5): 1 - 57.
- SARVAS, J. 1977: Mathematical model for the physiological clock and growth. Acta For. Fenn. 165: 1 - 25.
- SARVAS, R. 1965: Metsäpuiden kehityksen vuotuinen periodi. - Suomalainen taideakatemia, esitelmät ja pöytäkirjat. 1964: 239 - 259.
- " 1972: Investigations on the annual cycle of development of development of forest trees. Active period. - Commun. Inst. For. Fenn. 76 (3): 1 - 110.

- SARVAS, R. 1974: Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II Autumn dormancy and winter dormancy. - Commun. Inst. For. Fenn. 84 (1): 1 - 101.
- SEPPÄLÄ, K. 1969: Sarkaleveyden vaikutus suometsien puumäärään ja kasvuun. (Summary: Effect of drain spacing on the volume and growth of peatland-forest stands.) - Suo 20: 55 - 60.
- " 1972: Ditch spacing as a regulator of post-drainage stand development in spruce and pine swamps. - Acta For. Fenn. 125: 1 - 25.
- SILVOLA, J. & HEIKKINEN, S. 1979: CO₂ exchange in the *Empetrum nigrum* - *Sphagnum fuscum* community - Oecologia (Berl.) 37: 273 - 238.
- SUOMINEN, J. 1976: Luonnonkasvien hallavaurioista Satakunnassa - Luonnon Tutkija 80: 59 - 61.
- TOLONEN, K. 1966: Stratigraphic and rhizopod analyses on an old raised bog. Varrassuo, in Hollola, South Finland. - Ann. Bot. Fennici 3: 147 - 166.
- WATT, A. S. 1947: Pattern and process in the plant community. - J. Ecol. 35: 1 - 22.
- " 1955: Bracken versus heather: a study in plant sociology. - J. Ecol. 43: 490 - 506.
- WATSON, A., MILLER, G. R. & GREEN, F. H. W. 1966: Winter browning of heather (*Calluna vulgaris*) and other moorland plants. - Trans. Proc. bot. Soc. Edinb. 40: 195 - 203.
- WHITTAKER, R. H. & LEVIN, S. A. 1975: (ed.) Niche; theory and application - 448 p. Halsted press, Stroudsburg.

- WIELGOLASKI, F. E. (ed.) 1975: Fennoscandian tundra ecosystems. Part I: Plants and microorganisms. - 368 pp. Ecol, Stud. 16. Springer Verlag, Berlin New York.
- " & KÄRENLAMPI, L. 1975: Plant phenology of Fennoscandian tundra areas. - In: WIELGOLASKI F. E. (ed.) Fennoscandian tundra ecosystems. Part I: Plants and microorganisms. Ecol. Stud. 16; 94 - 102. Springer Verlag, Berlin, New York.
- VUOKKO, R., KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1977: The inherent growth rhythm and its effect on the daily height increment of plants. - Oikos 29: 137 - 142.
- VÄISÄNEN, E., KELLOMÄKI, S. & HARI, P. 1977: Annual growth level of some plant species as a function of light available for photosynthesis. - Silva Fenn. 11: 269 - 275.
- YLI-VAKKURI, P. 1971: Havaintoja latvakasvainten pakkasvaurioista kuusen taimistoissa Itä-Savossa. - Silva Fenn. 5: 96 - 104.
- ZAERR, J. B. & HOLBO, H. R. 1976: Measuring short-term shoot elongation of Douglas fir seedlings in relation to increasing water potential. - Forest Science 22: 378 - 382.

