

Männiköiden tuotoksen ja laadun ennustaminen

Annikki Mäkelä, Harri Mäkinen, Petteri Vanninen,
Jari Hynynen, Anu Kantola ja Kari Mielikäinen



VANTAAN TUTKIMUSKESKUS

Männiköiden tuotoksen ja laadun ennustaminen

Annikki Mäkelä, Harri Mäkinen, Petteri Vanninen,
Jari Hynynen, Anu Kantola ja Kari Mielikäinen

Mäkelä, A., Mäkinen, H., Vanninen, P., Hynynen, J., Kantola, A. & Mielikäinen, K. 2000. Männiköiden tuotoksen ja laadun ennustaminen. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 794. 89 s. ISBN 951-40-1760-9. ISSN 0358-4283.

Tutkimushankkeen tavoitteena oli kehittää menetelmiä, joiden avulla männyn laadun kehitystä erilaisissa olosuhteissa voidaan ennustaa. Lähtökohtana oli, että kun rungon laatuominaisuudet liitetään kasvumalleihin, näillä voidaan simuloida paitsi kasvun, myös laadun kehitystä eri tavoin käsitellyissä metsiköissä. Laatutunnuksia liitettiin sekä Metsäntutkimuslaitoksessa kehitettyihin tilastollisiin kasvumalleihin että Helsingin yliopistossa kehitettyyn puun elintoimintoihin perustuvaan malliin. Hankkeessa tehtiin mittauksia rungon ja oksien ominaisuuksista eri ikävaiheita ja käsittelytapoja edustavissa metsiköissä. Kerätyn aineiston perusteella laadittiin rungon ja oksien ominaisuuksia kuvaavia malleja, jotka liitettiin Metlan kasvumalleihin. Samoja mittauksia ja malleja hyödynnettiin elintoimintoihin perustuvassa mallissa rungon ja oksikkuuden kuvauksessa. Lisäksi kerättiin biomassa-aineisto, jota käytettiin elintoimintoihin perustuvan mallin kehittämiseen ja testaukseen. Kehitettyjen kasvu- ja laatumallien avulla voidaan verrata metsänhoitotoimenpiteiden vaikutusta puutavaran saantoon ja arvoon erilaisia laatukriteerejä soveltaen. Tutkimus on kuitenkin keskittynyt pääasiassa menetelmien kehittämiseen, ei käytännön metsänkäsittelyohjeistojen luomiseen.

Molemmilla malleilla tehtiin esimerkinomaisesti simulointoja, joissa verrattiin eri harvennustapojen vaikutusta puiden laatuun. Harventamattomassa metsikössä oksat jäivät ohuiksi ja puut kehittyivät hyvälaatuisiksi, mutta toisaalta suuri osa kasvusta menetettiin luonnonpoistumana. Simulointien perusteella paras kokonaistuotoksen ja laadun yhdistelmä saavutettiin nykyisiä ohjeita hieman lievemmällä harvennuksilla, joissa luonnonpoistuma korjattiin talteen mutta harvennukset eivät alentaneet metsikön tuotospotentiaalia eivätkä heikentäneet puiden laatua. Elintoimintoihin perustuvaa mallia sovellettiin lisäksi eri perustamistiheyksien vertailuun ja puiden perimästä johtuvien rakenteellisten ominaisuuksien vaikutusten tutkimiseen. Tulokset osoittivat, että etenkin tyvitukin laatu riippui huomattavasti puun nuoruusvaiheen kasvusta. Taimikon tiheys paransi puiden laatua mutta hidasti samalla kasvua. Puiden perimä vaikutti myös runkojen laatuun, mutta sen vaikutus oli suhteellisen pieni metsikön tiheyden vaikutukseen verrattuna. Empiirisen aineiston perusteella oksaisuudessa oli eroja kasvupaikkojen välillä, mutta viljavuuden ei havaittu vaikuttavan rungon ja oksien koon välisiin suhteisiin. Karulla kasvupaikalla korkea laatu saavutetaan puiden hitaamman kasvun kautta.

Tutkimus on ensimmäisiä, joissa empiiristen ja elintoimintoihin perustuvien mallien ennusteita on verrattu toisiinsa osittain samoja osamalleja käyttäen. Molemmat mallityypit toimivat esitetyissä esimerkeissä pääpiirtein samalla tavalla, joten tehtävät johtopäätökset eivät riippuneet siitä, kumpaa mallia sovellettiin. Mallien sovellusalueet olivat kuitenkin jossain määrin erilaiset, mikä tulee ottaa huomioon mallia valittaessa ja tuloksia arvioitaessa. Rinnakkaisen kehittämisen etuna olivat yhteiset mallin laadinta- ja testiaineistot. Pitkällä tähtäyksellä rinnakkainen kehitystyö voi johtaa uuteen, yhdistettyyn malliin, jossa voidaan hyödyntää entistä kattavammin biologista tietoa ja kokeellisia mittauksia.

Avainsanat: mänty, oksikkuus, puun laatu, tuotos, elintoimintoihin perustuva kasvumalli, tilastollinen kasvumalli

Julkaisija: Metla, Vantaan tutkimuskeskus. Hyväksynyt ylijohtaja Eljas Pohtila 12.12.2000.

Kansikuva: Erkki Oksanen

Painopaikka ja vuosi: Hakapaino Oy, 2000

Tilaukset: Metsäntutkimuslaitos, Vantaan tutkimuskeskus, kirjasto, PL 18, FIN-01301 Vantaa, puh. 09-857 051, faksi 09-8570 5582, sähköposti kirjasto@metla.fi.

Lukijalle

Suomen Akatemian rahoituksella käynnistyi vuonna 1996 tutkimushanke ”Männyn laatu- kasvatuksen teoreettiset ja empiiriset perusteet ja simulointi”, jonka tavoitteena oli kehittää välineitä mäntysahapuun laatu- kasvatuksen edellytysten tutkimiseen. Hanke sai rahoitusta myös Metsämiesten Säätiöltä. Tutkimushankkeen johtajana oli prof. Kari Mielikäinen ja tutkijoina MMT Annikki Mäkelä, Harri Mäkinen, PhD, ja MMM Petteri Vanninen. Tutkimus jatkui edelleen Suomen Akatemian Wood Wisdom -tutkimusohjelman osana Annikki Mäkelän johtamassa hankkeessa ”Elintoimintoihin perustuva puun laadun ennustemalli”, jossa hanke kuului prof. Arto Useniuksen vetämään konsortioon ”Puuraaka-aineen optimaalinen ohjaus”. Annikki Mäkelä on hankkeissa vastannut lähinnä elintoimintoihin perustuvan mallin kehitystyöstä, Harri Mäkinen puun laatu- tunnusten mittauksista ja malleista ja Petteri Vanninen biomassaa- aineiston keruusta ja analyysistä. Jari Hynynen vastasi Metlan kasvumallien ja hankkeessa tehtyjen laatumallien kytkennästä (luku 5.2) ja Anu Kantola vertasi elintoimintoihin perustuvan mallin tuloksia mittausaineistoon (luku 6.1).

Suuri osa tutkimustuloksista on jo julkaistu kansainvälisillä foorumeilla, mutta koska tutkimuksen aihe oli käytännönläheinen ja soveltava, katsottiin tarpeelliseksi koota tuloksista nyt käsillä oleva suomenkielinen yhteenveto, jossa sekä aineistot, menetelmät, kehitetyt mallit että keskeiset tulokset esitellään kattavasti ja yleistajuisesti. Julkaisu on samalla hankkeiden loppu- raportti.

Monet kollegat ovat osallistuneet tutkimukseen sen eri vaiheissa uhraamalla aikaansa ja asiantuntemustaan asetettujen tavoitteiden saavuttamiseksi. Kiitämme erityisesti Dr Francis Colinia, Dr Jennifer Gracea, prof. Seppo Kellomäkeä, MMT Risto Ojansuuta, TkT Risto Sievästä ja prof. Arto Useniusta heidän antamistaan neuvoista ja tuesta. Jukka Lehtimäki, Juha Metros, Hilikka Ollikainen, Hannele Saloseutu ja useat Savonlinnan Saima-yksikössä työskennelleet tutkimusapulaiset ovat osallistuneet aineistojen hankkimiseen ja mittaukseen. Metlan Punka- harjun tutkimusasema tarjosi vastikkeetta tiloja aineiston käsittelyyn ja säilytykseen. Tutkimuk- sessa käytettyjen Metsäntutkimuslaitoksen ja Helsingin yliopiston harvennuskokeiden perus- tamiseen ja ylläpitoon ovat osallistuneet niin monet henkilöt, ettei heitä pysty tässä luettelemaan. Mallien tulosten tarkastelussa on ollut korvaamattomaksi avuksi, että olemme saaneet käyt- töömme prof. Seppo Kellomäen Joensuun yliopistossa kehittämän sahaussimulaattorin. Erityi- set kiitokset Veli-Pekka Ikoselle, joka on simulaattorin ohjelmointityössä ottanut toiveitamme huomioon. Marja-Liisa Herno hoiti kirjan viimeistelyn verrattomalla ammattitaidolla.

Esitämme parhaimmat kiitokset kaikille henkilöille ja yhteisöille, jotka ovat tukeneet työtämme sen eri vaiheissa.

Helsingissä 01.12.2000

Tutkimuksen tekijät

Kirjoittajien yhteystiedot: Helsingin yliopisto, Metsäekologian laitos, PL 24, 00014 Helsingin yliopisto:
Mäkelä, A. (annikki.makela@helsinki.fi), *Vanninen, P.* (petteri.vanninen@helsinki.fi)
c/o Saima-Savonlinnan ekotieteet, Linnankatu 11, 57130 Savonlinna
Metla, Vantaan tutkimuskeskus, PL 18, FIN-01301 Vantaa, puh. 09-857 051:
Mäkinen, H. (harri.makinen@metla.fi), *Hynynen, J.* (jari.hynynen@metla.fi), *Kantola, A.*
(anu.kantola@metla.fi)
Metla, Helsingin tutkimuskeskus, Unioninkatu 40 A, 00170 Helsinki, puh. 09-857 051:
Mielikäinen, K. (kari.mielikainen@metla.fi)

Merkinnät

Muuttuja Määritelmä

<i>clrel</i>	Latvuksen suhteellinen pituus (h_{cr}/h)
<i>d</i>	Rungon läpimitta rinnankorkeudella
<i>f_a</i>	Latvuksen neulastiheys (neulasmassa / latvuskartion pinta-ala)
<i>f_v</i>	Latvuksen neulastiheys (neulasmassa / latvuskartion tilavuus)
<i>gbl</i>	Oksien suhteellinen keskipituus (verrattuna keskimääräiseen eteläsuomalaiseen mäntyyn)
<i>h</i>	Rungon pituus
<i>h₁₀₀</i>	Pituusboniteetti
<i>h_{cr}</i>	Latvuksen pituus
<i>hd</i>	Rungon pituuden ja läpimitan suhde (h/d)
<i>ibr</i>	Oksien vuotuinen massan kasvu
<i>ih</i>	Rungon vuotuinen pituuskasvu
<i>ikä</i>	Rungon tai oksan ikä
<i>inm</i>	Puuhun vuosittain syntyvien neulasten massa
<i>ir</i>	Rungon vuotuinen sädekasvu
<i>irb</i>	Oksan vuotuinen sädekasvu
<i>is</i>	Rungon vuotuinen puuaineen massan kasvu
<i>kiehkura</i>	Kiehkuran numero latvasta lukien
<i>kiehkura_la</i>	Kiehkuran numero latvusrajalta lukien
<i>maxod</i>	Kiehkuran paksuimman oksan tyviläpimitta
<i>n</i>	Havaintojen määrä
<i>nm_{eff1}</i>	Neulasten yhteyttämistehokkuus ($= (is + ibr) / \text{neulasmassa}$)
<i>nm_{eff2}</i>	Neulasten yhteyttämistehokkuus ($= (is + ibr + inm) / \text{neulasmassa}$)
<i>od</i>	Oksan tyviläpimitta
<i>okulma</i>	Oksakulma
<i>omaara</i>	Kiehkuran oksien lukumäärä
<i>pra</i>	Oksan elossaolotodennäköisyys
<i>prdb</i>	Oksien määrä kiehkurassa / kiehkuran alkuperäinen oksien määrä
<i>r_i</i>	Rungon säteen pituus (ytimestä pintaan)
<i>r_{bc}, w_{bc}</i>	Vuosien määrä, joka kului oksan syntymästä sen kasvun päättymiseen (r) sekä vastaavan vyöhykkeen leveys runkopuussa (w)
<i>r_{cd}, w_{cd}</i>	Vuosien määrä, joka kului oksan kasvun päättymisestä oksan kuolemaan (r) sekä vastaavan vyöhykkeen leveys runkopuussa (w)
<i>r_{dr}, w_{do}</i>	Vuosien määrä, joka kului oksan kuolemasta sen kylestymiseen (r) sekä vastaavan vyöhykkeen leveys runkopuussa (w)
<i>r_{hr}, w_{ho}</i>	Kokonaisaika oksan syntymästä sen kylestymiseen (r) sekä vastaavan vyöhykkeen leveys runkopuussa (w)
<i>u_s, u_p, u_i</i>	Mallien varianssikomponentit; metsikkö-, koeala- ja puutaso
<i>α_i</i>	Rungon säteen (ytimestä pintaan) suuntakulma pohjoissuunnasta
<i>β</i>	Mallien parametrit
<i>σ</i>	Varianssi
<i>ε</i>	Mallien residuaalit
<i>γ_{br}</i>	Oksien osuus vuotuisesta biomassan kasvusta ($= ibr / (is + ibr + inm)$)
<i>γ_{in}</i>	Neulasten osuus vuotuisesta biomassan kasvusta ($= inm / (is + ibr + inm)$)
<i>γ_s</i>	Rungon osuus vuotuisesta biomassan kasvusta ($= is / (is + ibr + inm)$)
<i>η_b</i>	Neulasten massa oksien yhteenlaskettua mantopuun poikkileikkauspinta-alaa kohti
<i>η_s</i>	Neulasten massa latvusrajalta mitattua rungon mantopuun poikkileikkauspinta-alaa kohti
<i>ξ</i>	Latvuksen neulastiheys allometrisessä mallissa

Sisällys

Lukijalle	3
Merkinnät	4
Sisällys	5
1 Johdanto	7
2 Hankkeen kasvumallit ja laatutekijöiden liittäminen niihin	8
2.1 Tilastolliset kasvu- ja laatumallit	8
2.2 Elintoimintoihin perustuvat kasvu- ja laatumallit	8
2.3 Yhteenveto: tutkimuksen menetelmät ja aineistot	9
3 Aineisto	10
3.1 Koealat ja koepuut	10
3.1.1 Harvennuskoeaineisto	10
3.1.2 Biomassa-aineisto	12
3.2 Aineiston mittaus ja esikäsittely	13
3.2.1 Harvennuskoeaineisto	13
3.2.2 Biomassa-aineisto	15
3.3 Tilastolliset analyysit	16
3.3.1 Harvennuskoeaineisto	16
3.3.2 Biomassa-aineisto	17
4 Tulokset	18
4.1 Oksien ja rungon ominaisuudet: Empiirisiä tuloksia harvennuskokeista	18
4.1.1 Oksien syntyminen, kuoleminen ja karsiutuminen	18
4.1.2 Rungon sisäinen oksikkuus	21
4.1.3 Oksakulma ja oksien läpimitta	24
4.1.4 Oksien sädekasvu	26
4.1.5 Runkojen epäpyöreys	29
4.1.6 Pituuskasvun ja sädekasvun vuotuinen vaihtelu	31
4.2 Puun biomassaositteet: empiirisiä tuloksia	32
4.2.1 Puiden rakenne eri ikävaiheissa ja kasvuoloissa	32
4.2.2 Neulasten tuottavuus ja kasvun jakaantuminen	37
4.2.3 Hienojuurten ja neulasten massa	40
5 Kasvumallit	42
5.1 Elintoimintoihin perustuva kasvumalli PipeQual	42
5.1.1 Mallin perusteet: hiilitase ja toiminnallinen tasapaino	42
5.1.2 Hiilitaseen laskenta	43
5.1.3 Rakenteen säännönmukaisuudet	44
5.1.4 Latvusrajan kehitys ja puiden kuoleminen	45
5.1.5 Kiehkura- ja oksatason dynamiikka sekä rungon rakenne	46
5.1.6 Mallin ominaisuuksia	48
5.1.6.1 Metsikön kokonaistuotos	49
5.1.6.2 Läpimittajakauman kehitys	50
5.1.6.3 Runkojen ominaisuudet	50
5.2 Puiden kasvun ja oksikkuuden ennustaminen empiirisillä malleilla	52
6 Tulosten sovelluksia	55
6.1 Laadun kehitys harvennetuissa ja harventamattomissa metsiköissä	55

6.1.1 Kasvatettavat metsiköt ja harvennukset	55
6.1.2 Harvennusohjelmien vertailu sahaussimulaattorilla	58
6.1.3 Harvennusohjelmien tuottamien tukkien määrä ja laatu	59
6.2 Perustamistiheyden vaikutus laadun kehitykseen	62
6.2.1 Kasvatettavat metsiköt ja harvennukset	62
6.2.2 Perustamistiheyden vaikutus metsiköiden tuotokseen ja tukkien laatuun	63
6.3 Laadun parantaminen jalostuksella – erilaisten geneettisten ominaisuuksien vaikutus puun tuotokseen ja laatuun	66
6.3.1 Jälkeläistöt ja niiden ominaisuudet	66
6.3.2 Jälkeläistöjen kasvu	68
6.3.3 Sahapuun kasvatus kahdella ominaisuusiltaan erilaisella perheellä	70
7 Tulosten tarkastelu ja päätelmät	72
7.1 Aineiston kattavuus ja tulosten yleistettävyys	72
7.2 Simulointien luotettavuus ja mallityyppien vertailu	74
7.3 Männyn laatuun vaikuttavat tekijät	77
7.4 Tutkimuksen jatko	78
9 Summary	80
Kirjallisuus	81
Liite 1	86
Liite 2	88
Liite 3	89

1 Johdanto

Puun laadulla tarkoitetaan sen soveltuvuutta erilaisiin käyttötarkoituksiin. Soveltuvuus riippuu runkojen rakenteesta ja puuaineen ominaisuuksista: puun lujuudesta, oksikkuudesta, väristä, jne. Pitkän ajan – kuten metsän kiertoajan – kuluessa puuraaka-aineen käyttötarkoitukset ja siten myös laatuvaatimukset voivat muuttua. Kuvaamalla puun rakenne riittävän tarkasti päästään riippumattomuuteen kulloinkin voimassaolevista laatuluoituksista. Tätä varten on laadun kriteerit määriteltävä mahdollisimman yleisesti mutta kuitenkin tärkeimmät nyt nähtävissä olevat käyttötarkoitukset kattavalla tavalla.

Hyvälaatuisesta puusta sahausksen saanto on suuri ja sahatavaran laatu korkea. Saantoon vaikuttaa rungon suoruus ja kapeneminen. Puuaineen oksikkuus on tärkein sahatavaran laatuun vaikuttava tekijä (Heiskanen 1954, Kärkkäinen 1980). Rungas oksikkuus heikentää sahatavaran lujuutta ja on yleensä esteettisesti ei-toivottu ominaisuus. Oksikkuus kuvastaa lisäksi hyvin runkojen muitakin ominaisuuksia, koska rungas oksikkuus liittyy yleensä nopeaan kasvuun ja alhaiseen puuaineen tiheyteen (Heiskanen 1965, Persson 1977).

Puuaineen laatuun vaikuttavat kasvupaikan ympäristötekijät, erityisesti ravinteisuus ja metsikön tiheys, sekä puun kasvuasema ja perimä. Parasta sahatavaraa saadaan metsistä, joissa kasvu nuorena on ollut hidasta (Uusvaara 1981). Tiheissä metsiköissä ja karuilla kasvupaikoilla oksat jäävät ohuiksi ja puuaineen tiheys on suuri (Turkia ja Kellomäki 1987). Tiheässä kasvaneet, luontaisesti syntyneet puut kasvattavat lisäksi yleensä suurempia runkoja kuin harvassa kasvaneet istutetut puut. Metsänhoitotoimenpiteiden valinta näyttäisikin olevan helppoa, jos olisi valittava joko puuaineen laadun tai määrän välillä. Metsikön tuotto kuitenkin määräytyy näiden molempien tekijöiden yhteisvaikutuksesta.

Metsänomistajan näkökulmasta kysymys puun laadusta on aina yhteydessä puun määrään ja puutavaran kysyntään: miten paljon laadun parantamiseen kannattaa sijoittaa, jotta kokonaistuotto maksimoituisi? Aiemmin metsikön tuotosta ja laatu-tekijöitä on käsitelty pääasiassa erikseen, ja puiden kasvun simulaattoreissa ei ole yleensä ollut puun laatua ennustavaa mallia (vrt. Kärkkäinen 1986, Hynynen ja Ojansuu 1996). Vastaavasti puun laadusta ja kasvatusolosuhteiden vaikutuksesta siihen on tehty lukuisia erillisiä tutkimuksia (Heiskanen 1954, Kärkkäinen 1980, Uusvaara 1991).

Kellomäki ym. (1992) ovat ensimmäisinä Suomessa pyrkinet kytkemään laadun kehityksen kuvauksen metsikön tuotosmalliin. Heidän tutkimuksessaan kehitettiin simulointimalli, jolla kasvatustiheyden vaikutusta puun laatuun ja määrään voitiin simuloida, ja tuloksia tarkastella markkamääräisesti sahaussimulaattorin avulla. Varmola (1996) on tutkinut viljeltyjen mäntytaimikoiden kasvun ja laadun vuorovai- kutusta. Molemmissa tutkimuksissa käytetty aineisto oli kuitenkin nuoria männiköitä, eikä ennusteiden luotettavuutta vanhemmissa metsiköissä ole arvioitu.

Tämän tutkimushankkeen lähtökohtana on myös ollut kytkeä laadun kehittyminen dynaamisesti puiden kasvuun. Hankkeessa on kehitetty malleja, joilla voidaan simuloita erilaisten hoitotoimenpiteiden vaikutusta metsikön kasvuun, ja samalla seurata

puiden laadun kehittymistä. Hankkeen aineisto on kerätty eri ikävaiheita ja käsittelytapoja edustavista metsiköistä. Täten mallien avulla voidaan kuvata metsikön läpimittajakauman kehitystä eri ikävaiheissa ja myös verrata eri latvuskerroksissa kasvien puiden kehitystä. Mallien avulla voidaan sitten verrata erilaisten käsittelyjen vaikutusta saatavan puutavaran arvoon erilaisia laatukriteerejä soveltaen.

2 Hankkeen kasvumallit ja laatutekijöiden liittäminen niihin

2.1 Tilastolliset kasvu- ja laatumallit

Metsien kasvua ja tuotosta ennustetaan dynaamisilla malleilla, joissa kasvuun vaikuttavat metsikön nykyinen tila sekä suoritettavat hoitotoimenpiteet. Suurin osa nykyisin metsätalouden käytössä olevista kasvumalleista on inventointi- ja seuranta-mittauksiin perustuvia tilastollisia malleja, esimerkiksi Metsäntutkimuslaitoksen (Metla) MELA-malli (Siitonen 1995, Hynynen ym. 2000) ja eräät muut metsikkösimulaattorit (Hynynen ja Ojansuu 1996). Tilastollisen lähestymistavan etuna on luotettavuus ja tarkkuus, kun tarkasteltava tapaus vastaa aineistoa jonka pohjalta malli on laadittu. Ongelmia syntyy, kun halutaan tehdä ennusteita mallien laadinta-aineiston ulkopuolelle jäävistä tapauksista. Näiden todennäköisyys kasvaa kun metsänhoitotoimet ja kasvuympäristö muuttuvat, esimerkiksi ilmastonmuutoksen takia.

Metsäntutkimuslaitoksessa kehitetyissä tilastollisissa kasvumalleissa yksittäisten puiden kasvu on mallitettu puuta itseään ja metsikön muita puita kuvaavien tunnusten avulla. Mallin lähtötietoina tarvitaan lisäksi kasvupaikkaa kuvaavia muuttujia, kuten metsätyyppi, maantieteellinen sijainti, kivisyys, jne. Mallit on tarkoitettu kaikkien suomalaisten metsiköiden kasvun ennustamiseen.

Puun laadun kehitystä kuvaava osamalli puuttuu toistaiseksi em. kasvumallien yhteydestä. Tämän hankkeen yhtenä tavoitteena oli kerätä sellaista tietoa, jonka perusteella voitaisiin tehdä laatumalleja yhdistettäväksi tilastollisiin kasvumalleihin. Yhdistetyssä tilastollisessa kasvu- ja laatumallissa tulee voida kuvata metsikön kasvua ja oksien kehitystä taimikosta kiertoajan loppuun, ja myös ennustaa oksien ominaisuudet tietyille metsiköille nykyhetkellä. Tämän takia laatumallin selittäjiksi tulisi ottaa vain sellaisia suureita, jotka ovat jo käytössä kasvumallissa.

2.2 Elintoimintoihin perustuvat kasvu- ja laatumallit

Eri puolilla maailmaa on 1970-luvulta lähtien, Suomessa erityisesti Helsingin yliopiston Metsäekologian laitoksella, kehitetty myös kasvumallityyppi, joka perustuu puiden elintoimintoihin ja ekofysiologiaan (Hari ym. 1982, Mäkelä ja Hari 1986, Nikinmaa 1992, Mäkelä 1997). Sitä ei kuitenkaan ole toistaiseksi käytetty

metsätalouden suunnittelussa. Ekofysiologinen lähestymistapa tuottaa kausaalisen perustansa takia helpommin yleistettäviä ennusteita. Toisaalta ne antavat – ainakin toistaiseksi – yksittäistapauksissa epäluotettavampia ennusteita kuin tilastolliset mallit.

Puun elintoimintoihin perustuvat mallit laskevat puun kasvun sen hiilitaseen perusteella (Mäkelä 1997). Malleissa ennustetaan hiilen tuotantoa fotosynteesissä ja sen kulutusta hengityksessä. Kasvu syntyy tuotetun hiilen jakautumisesta puun osiin. Hiilen jakautuminen näihin osiin riippuu mm. puun koosta ja asemasta metsikössä. Puiden asema metsikössä – esim. valon ja tilan määrä – puolestaan riippuu olennaisesti metsänhoitotoimista.

Elintoimintoihin perustuvassa mallissa myös puun laadun kehitys voidaan esittää kasvun ja sen jakautumisen perusteella. Laatu muodostuu rungon rakenteesta, ja sen kehitys riippuu fotosynteesissä yhteytetyn hiilen jakautumisesta puun eri osiin. Laatutunnusten ennustamiseksi mallin on kuitenkin kuvattava rungon rakenne yksityiskohtaisemmin kuin pelkän kasvun ennustamiseen olisi välttämätöntä.

2.3 Yhteenveto: tutkimuksen menetelmät ja aineistot

Tässä tutkimuksessa on puiden laadun ja kasvun vuorovaikutusta lähestytty käyttäen molempia edellä kuvattuja menetelmiä, tavoitteena tuottaa tietoa, jonka perusteella voitaisiin hyödyntää sekä empiirisen että ekofysiologisen lähestymistavan etuja ja mahdollisesti yhdistää molemmat menetelmät. Seuraavassa tarkastellaan lähemmin, mitä tämä tavoite on edellyttänyt kummankin mallityypin kohdalla.

Tutkimuksen menetelmät voidaan tarkentaa seuraavasti: *Tilastollisessa lähestymistavassa* valittiin mallin selittäjiksi tunnuksia, jotka voidaan ennustaa kasvumalleilla ja tehtiin mittauksia, joiden perusteella oli mahdollista kehittää laatu-tunnuksia ennustavia malleja. Laadittuja malleja testattiin riippumattomassa aineistossa, ja lopuksi kytkettiin laatumallit kasvumalleihin.

Elintoimintoihin perustuvassa lähestymistavassa oli ensinnäkin kehitettävä kasvumallia siten, että se kuvaisi kausaalisesti rungon muodon ja oksikkuuden kehitystä. Toiseksi oli tehtävä mittauksia, joiden avulla mallin parametrit voitiin estimoida. Kolmanneksi oli tehtävä mittauksia, joiden perusteella mallin tuottamia ennusteita sekä kasvusta että laatutunnuksista voitiin testata ja tarvittaessa kalibroida mallia.

Tutkimuksen pohjaksi valitut mallit sanelivat sen, minkälaisia aineistoja oli kerättävä. Tutkimuksessa kerättiin kahdenlaisia aineistoja:

1. *harvennuskoeaineisto*, josta mitattiin oksikkuustunnuksia sekä tilastollisia että elintoimintoihin perustuvia malleja varten, ja
2. *biomassa-aineisto* elintoimintoihin perustuvia malleja varten.

Harvennuskoeaineiston perusteella laadittiin oksien ominaisuuksia kuvaavia tilastollisia malleja, jotka voidaan liittää tilastollisiin metsikkösimulaattoreihin.

Harvennuskoeaineistoa ja oksikkuusmalleja hyödynnettiin myös elintoimintoihin perustuvissa malleissa. Biomassa-aineiston perusteella määritettiin elintoimintoihin perustuvien mallien parametrejä, ja aineistoa käytettiin mallien kalibrointiin.

3 Aineisto

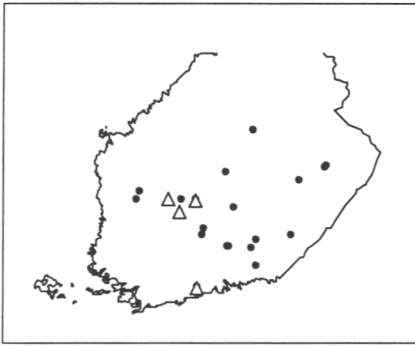
3.1 Koealat ja koepuut

Tutkimusaineisto kerättiin Etelä- ja Keski-Suomesta vuosina 1996–1997 ja se koostui kahdesta osa-aineistosta: (i) harvennuskoeaineistosta ja (ii) biomassa-aineistosta (taulukko 1). Aineistot erosivat metsiköiden ominaisuuksien, koepuiden otannan ja tehtyjen mittausten osalta toisistaan. Biomassaositteiden määrien ja kehityksen tarkasteluun käytettiin myös aiemmin kerättyjä aineistoja.

3.1.1 Harvennuskoeaineisto

Harvennuskoeaineisto kerättiin Metsäntutkimuslaitoksen 1960-luvun lopussa ja 1970-luvun alussa perustamilta männiköiden harvennus- ja taimikonkäsittelykokeilta (kuva 1). Kokeet olivat mustikka- (MT) tai puolukkatyyppiä (VT). Ne olivat puhtaita tai lähes puhtaita männiköitä ja niiden puusto oli kylvetty tai luontaisesti syntynyt. Kylvössä käytettyjen siementen alkuperää ei tunneta. Kokeilla oli vähintään yksi harventamaton koeala ja useita eri tiheyksiin harvennettuja koealoja. Kokeet valittiin siten, että ne edustivat mahdollisimman suurta tiheysvaihtelua sekä tasaisesti ikävaiheita 20–80 vuotta kummallakin metsätypillä (taulukko 1). Kokeiden perustamisen yhteydessä tai sen jälkeen niillä oli tehty 1–4 alaharvennusta ja kokeiden puusto oli mitattu keskimäärin 5 vuoden välein. Tämän tutkimuksen mittausten aikaan viimeisestä harvennuksesta oli kulunut vähintään 8 vuotta.

Kultakin kokeelta pyrittiin valitsemaan kolme koealaa: (i) harventamaton koeala, (ii) tiheydeltään nykyisiä metsänhoitosuosituksia vastaava koeala ja (iii) suosituksia harvempi koeala. Neljällä kokeella (VH019, VH052, VH054, VILP1) harvimman koealan tiheys ei alittanut nykyisiä suosituksia, joten koepuita valittiin näillä kokeilla vain kahdelta koealalta. Kultakin koealalta valittiin kolme valtapuuta koepuiksi jakamalla valtapuiden kumulatiivinen pohjapinta-ala kolmeen yhtä suureen osaan ja valitsemalla jokaisesta osasta satunnaisesti yksi puu koepuiksi. Lisäksi kunkin kokeen tiheimmältä koealalta koepuiksi valittiin kolme vallittujen latvuskerrosten puuta vastaavalla tavalla. Harvemmilta ruuduilta ei valittu vallittuihin latvuskerroksiin kuuluvia koepuita, koska kyseiset puut oli niiltä harvennuksissa pääosin poistettu. Näin kultakin kokeelta mitattiin 12 koepuuta. Aineistoa täydennettiin valitsemalla kahdella kokeella tiheimmältä koealalta lisäkoepuita: kokeelta VH045 3 valtapuuta ja 7 vallittujen latvuskerrosten puuta ja kokeelta VH047 3 vallittujen latvuskerrosten puuta. Kaikkiaan mitattiin 229 koepuuta.



Kuva 1. Koealojen sijainti: pisteet kuvaavat harvennuskoeaineistoa ja kolmiot biomassa-aineistoa.

Taulukko 1. Kokeiden yleistietoja.

Koe	Metsä- tyyppi	Perustamis- tapa**	Ikä	Koepuiden määrä	Harvennukset
Harvennuskoeaineisto					
VH007	VT	K	72	12	1964, 1980
VH018	MT	L	76	12	1971, 1979, 1988
VH019	VT	K	67	9	1969
VH024	MT	K	64	12	1972, 1980, 1988
VH026	MT	K	68	12	1970, 1978, 1987
VH027	MT	K	62	12	1970, 1977, 1984, 1988
VH035	VT	L	69	12	1971, 1975, 1982, 1988
VH041	VT	K	71	12	1986
VH042	MT	K	45	12	1971, 1985
VH045	MT	L	74	22	1971, 1978, 1986
VH047	MT	K	44	15	1968, 1974, 1986
VH052	VT	K	45	9	1972.*1987
VH054	MT	K	56	9	1973
VH209	MT	K	41	12	1985
PAR001	VT	K	67	12	1968, 1987
VILP1	VT	L	27	9	1971*, 1979*, 1984*
TK08	VT	L	22	12	1984*
TK15	VT	L	29	12	1979*, 1986*
TK24	MT	L	31	12	1978*, 1984*
Biomassa-aineisto					
23	CT	L	23	2	Yli 5 vuotta
218	CT	L	48	2	Yli 5 vuotta
224	CT	L	38	2	Yli 5 vuotta
153	CT	L	78	2	Yli 5 vuotta
223	CT	L	178	-	Yli 5 vuotta
157	MT	L	15	2	Yli 5 vuotta
167	MT	L	43	2	Yli 5 vuotta
188	MT	L	83	2	Yli 5 vuotta
HY01/1	MT	K	21	15	Yli 5 vuotta
HY01/2	MT	K	28	15	Yli 5 vuotta
HY05/1	MT	K	16	15	Ei harvennettu
HY05/2	MT	L	15	9	Ei harvennettu

* taimikonhoito

** L, luontainen uudistaminen; K, kylvä

3.1.2 Biomassa-aineisto

Tutkimushankkeessa kerättiin myös laaja biomassaositteiden määriä ja kehitystä kuvaava aineisto. Tämän lisäksi hyödynnettiin aiemmin kerättyjä aineistoja. Biomassa-aineistot ja niistä tehdyt mittaukset on esitetty taulukossa 2.

Koemetsiköt, joista mitattiin puiden maanpäällinen biomassa, olivat luontaisesti tai kylvämällä perustettuja kanerva- (CT) tai mustikkatyypin (MT) männiköitä. Metsiköiden valinnassa pyrittiin mahdollisimman suureen ikä- ja tiheysvaihteluun (taulukot 1 ja 3). Otantaa painotettiin tiheimpiin koeloihin ja vallitussa asemassa kasvaviin puihin, koska puiden rakenteen vaihtelu on näissä olosuhteissa suurempaa. Kokeilta 23–188 oli aiemmin mitattu valtapuiden maanpäälliset ja maanalaiset biomassat (Vanninen ym. 1996). Nyt kussakin metsikössä mitattiin kahden vallitun puun biomassat (yhteensä 14 puuta).

Hienojuurten ja neulasten hehtaariohtaisia biomassoja kuvaava osa-aineisto kerättiin samoilta kokeilta kuin puiden maanpäälliset ja maanalaiset biomassat (taulukko 2). Kokeilla oli aiemmin mitattu (1992) hienojuuria valtapuiden biomassamääritysten yhteydessä, joten otantaa voitiin painottaa havaitun hajonnan perusteella: hienojuurinäytteiden määrää lisättiin metsikön iän ja viljavuuden kasvaessa.

Taulukko 2. Biomassa-aineiston jakaantuminen osa-aineistoihin teytyjen mittausten perusteella (* = mitattu, – = ei mitattu).

Koe	Aineistosta mitatut biomassatiedot				Mittausvuosi
	Maanpäällinen osite/ puiden määrä	Maanalainen osite/ puiden määrä	Hienojuuret metsikkötaso	Neulasto metsikkötaso	
HY01	* / 30	–	–	–	1994
HY05	* / 24	–	–	–	1997
23	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
218	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
224	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
153	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
223	–	–	*	*	1995, 1997
157	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
167	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
188	* / 2	* / 2	*	*	1995, 1997
VH045	* / 19	–	–	–	1996
VH047	* / 12	–	–	–	1996

3.2 Aineiston mittaus ja esikäsittely

3.2.1 Harvennuskoeaineisto

Koepuista mitattiin läpimitta rinnankorkeudelta (mm), pituus (dm), latvusrajan korkeus (dm) ja latvuksen leveys (dm). Seitsemän metrin säteellä koepuista mitattiin em. tunnusten lisäksi kaikkien puiden etäisyys koepuuhun (cm) ja suunta koepuusta katsoen (taulukko 3). Koepuut kaadettiin ja niistä mitattiin kokonaispituus, oksakiehkuroiden etäisyydet latvasta (cm), kaikkien elävien ja kuolleiden oksien lukumäärä ja läpimitta (mm) sekä oksakulma. Kaikkiaan mitattiin 43 526 oksaa.

Koepuista sahattiin kiekot rinnankorkeudelta, latvusrajalta ja latvuksen puolivälistä. Lisäksi kokeiden VH045 ja VH047 harvimmalla ja tiheimmällä koealalla runkokiekot otettiin: (i) kannonkorkeudelta, (ii) 0,5 metrin korkeudelta, (iii) rinnankorkeuden ja latvusrajan puolivälistä, (iv) 1/4 latvuksen pituudesta, (v) 3/4 latvuksen pituudesta sekä (vi) 90 % rungon pituudesta. Jos em. korkeuksien väli oli yli 3 m, ko. korkeuksien puolivälistä otettiin ylimääräinen kiekko. Kiekoista mitattiin sädekasvut neljään pääilmansuuntaan (kokeilla VH045 ja VH047 myös väliilmansuunnat). Runkokiekkujen lisäksi kaikista koepuista otettiin joka viidennen elävän oksakiehkuran paksuimman oksan tyveltä kiekko, josta mitattiin oksan vuotuiset sädekasvut.

Koepuiden toisesta ja neljännessä kiehkurasta sekä latvusrajan alapuolelta että alimman kuivan oksan alapuolelta sahattiin rungosta näytesektori, joka sisälsi kiehkuran paksuimman oksan rungon ytimeen asti. Em. näytteenottokorkeuksien lisäksi kokeiden VH045 ja VH047 harvimmalla ja tiheimmällä koealalla näytesektori otettiin joka viidennestä kiehkurasta alkaen neljännessä kiehkurasta latvusrajan alapuolelta. Koska nuorimmilla kokeilla oksien karsiutuminen ei ollut vielä kunnolla alkanut, kaikilla koepuilla ei ollut neljää karsiutunutta kiehkuraa ja siksi alinta tai jopa molempia alimman kuivan oksan alapuolisia sektoreita ei voitu ottaa. Kaikkiaan otettiin 784 näytesektoria. Näytesektorit sahattiin vannesahalla 3 cm levyisiin paloihin rungon sädettä vastaan kohtisuoraan ja paloista mitattiin oksan läpimitta rungon sisällä. Sen jälkeen oksa sahattiin halki pituussuuntaan ja määritettiin oksan sädekasvun päättymiskohta, oksan kuolemiskohta ja kylestymiskohta, sekä vuosina että etäisyytenä rungon pinnalta.

Taulukko 3. Koepuiden keskimääräisiä puustotunnuksia ja koalojen tiheys.

Koe	Koerala	Pituus m	Läpimitta ($d_{1,3}$) cm	Latvuksen pituus m	Runkoluku kpl/ha
Harvennuskoeaineisto					
VH007	1	19,4	23,8	6,7	1278
	2	18,5	23,6	8,1	360
	3	18,7	20,9	8,1	732
VH018	3	24,0	23,4	8,2	1000
	4	24,4	25,6	10,1	520
	6	23,0	26,7	11,5	400
VH019	1	16,5	20,5	8,3	1100
	2	19,0	17,7	6,3	2130
VH024	2	23,3	24,9	10,7	450
	3	22,2	23,9	9,8	670
	4	22,1	23,9	9,0	1470
VH026	5	22,2	22,0	8,3	680
	6	20,1	19,5	6,5	1448
	8	20,0	22,4	8,6	480
VH027	1	19,6	18,1	6,8	2690
	2	21,7	19,8	8,9	720
	4	21,7	20,6	8,9	1050
VH035	1	20,5	20,0	6,5	2350
	2	19,1	19,4	7,8	940
	4	21,0	21,9	8,9	600
VH041	1	20,6	23,4	8,2	2000
	2	20,4	23,4	8,5	900
	4	21,1	25,9	11,4	400
VH042	1	17,9	21,3	9,2	472
	2	17,7	19,3	7,9	752
	4	18,9	19,8	8,2	1392
VH045	2	23,5	23,4	8,9	1040
	3	24,2	24,7	8,5	600
	5	23,1	24,0	9,1	410
VH047	2	18,6	19,1	8,2	1220
	3	15,3	16,4	6,8	2605
	5	17,1	21,7	9,3	660
VH052	3	15,2	16,6	6,5	1528
	4	15,9	17,9	8,7	552
VH054	2	18,7	18,6	6,2	1610
	4	20,7	22,2	9,6	700
VH209	21	15,8	15,6	6,7	3224
	33	17,3	16,6	8,5	800
	51	17,4	14,9	7,3	1568
PAR001	1	19,1	21,8	7,3	960
	3	20,5	25,2	7,5	450
	5	20,3	21,4	7,2	1370
VILP1	4	7,8	12,5	5,5	2000
	7	8,0	9,7	5,4	4000
TK08	4	8,1	11,0	5,0	6044
	8	7,3	8,7	4,6	9022
	10	8,3	12,9	6,0	2622
TK15	8	8,2	8,2	5,4	5782
	9	8,3	11,9	6,0	1191
	10	7,7	9,4	5,4	2250
TK24	9	12,0	14,8	6,9	1797
	13	13,1	14,7	6,9	2858
	14	11,8	18,3	7,8	600



Biomassa-aineisto					
23	-	10,1	11,2	6,5	2079
218	-	14,3	16,3	7,9	1234
224	-	11,8	12,6	7,0	1657
153	-	21,9	25,0	9,0	849
223	-	24,0	36,7	11,0	199
157	-	6,9	9,7	5,4	2176
167	-	18,4	20,6	8,7	812
188	-	23,8	29,1	9,2	390
HY01	1	11,7	12,0	5,8	2675
	2	13,7	15,9	6,8	1033
HY05	1	5,8	6,1	3,8	18727
	2	6,6	7,7	4,8	2584

3.2.2 Biomassa-aineisto

Harvennuskoeaineiston neljällä koealalla (VH047/3, VH047/5, VH045/2, VH045/5) mitattiin myös puiden maanpäällinen biomassa. Biomassa-aineiston muilla kokeilla tehtiin mittaukset kuten kappaleessa 3.2.1 on kuvattu, mutta niiltä ei mitattu oksakulmia, oksien paksuuskasvua tai oksien kylestymistä. Edellä kuvattujen tunnusten lisäksi kustakin koeapuusta otettiin 10 koeoksaa puiden neulas- ja oksamassan määrittämiseksi (Vanninen ym. 1996). Koealoilla VH047/3, VH047/5, VH045/2 ja VH045/5 neulaset eroteltiin koeoksista vuosikerroittain. Neulaset ja oksien puuaines kuivattiin 48 tuntia 105 °C lämmössä, jonka jälkeen ne punnittiin.

Koepuiden neulas- ja oksamassat laskettiin koeoksien perusteella tehtyjen regressiomallien avulla. Viimeisen kasvukauden aikana syntyneiden neulasten massa määritettiin samoin koeoksien viimeisen neulasvuosikerran perusteella (koealat VH047/3, VH047/5, VH045/2 ja VH045/5). Ennustemallien muuttujiksi valittiin koko aineiston parhaat selittäjät ja kukin malli (oksamassa, neulasmassa ja uusimman neulasvuosikerran massa) sovitettiin puukohtaisesti.

Oksien puuaineen biomassan kasvu määritettiin viimeisen kasvukauden ajalta käyttämällä oksien kuivapainon ennustavia malleja (selittäjinä oksien etäisyys latvasta ja poikkileikkauspinta-ala) sekä tässä hankkeessa kehitettyjä oksien sädekasvumalleja (malli 7). Oksien kasvu laskettiin puun syksyn ja kevään kokonaisoksamassojen erotuksena. Tilanne kasvukauden päättyessä vastasi tilannetta mittaushetkellä. Puiden oksamassa kasvukauden alkaessa saatiin päivittämällä oksien läpimittatiedot oksien sädekasvumallilla ja sijaintitiedot tehtyjen mittausten perusteella kasvukauden alkua vastaavaksi.

Koepuista sahattiin runkokiekkokoja kuten kappaleessa 3.2.1 on kuvattu. Runkokiekoista mitattiin kuoreton läpimitta, sydänpuun läpimitta, tuoretilavuus (veteen upottamalla) ja kuivapaino (48 tuntia, 105 °C). Tämän lisäksi kiekoista mitattiin sädekasvut, jotka muunnettiin vuosittaisiksi tilavuuskasvuiksi ja runkomuodon kehitykseksi XIStem ohjelmistolla (WinDendro™ V6.3a. Regent Instruments Inc., 4040 rue Blain, Quebec, Qc. G2B 5C3, Canada). Koko rungon sydän- ja manto- puun kuivapaino määritettiin pätkittäin runkokiekkokojen perusteella lasketun tilavuuden ja kuivatuoretiheyksien avulla.

Puun kokonaiskasvun jakaantuminen laskettiin osassa aineistoa oksien, rungon ja neulasten sekä osassa aineistoa vain oksien ja rungon välille koska neulasten kasvua ei ollut määritetty kaikilla kokeilla (taulukko 2).

Maanalaisessa biomassaa-aineistossa määritettiin kunkin koepuun yli 5 mm pak-sujen juurten biomassa. Kannon ympäryys jaettiin neljään sektoriin pääilmansuuntien mukaan ja satunnaisesti valitun sektorin sisältä lähtevät juuret kaivettiin ylös. Jos puulla oli paalujuuri, se kaivettiin kokonaan ylös. Juurten kuivapaino (48 tuntia, 105 °C) punnittiin ja juurten kokonaisuudessa laskettiin olettamalla juurten massa muissa sektoreissa yhtä suureksi kuin näytteenottosektorissa.

Hienojuurten biomassaa-aineistossa maanäytteiden ottokohdat arvottiin koelan keskipisteen ympäriltä valitsemalla suunta ja etäisyys satunnaisesti. Näytteet (yhteensä 327 kpl) otettiin teräksisellä maakairalla (\varnothing 4,6 cm ja H 50 cm). Näytteenotto on kuvattu yksityiskohtaisesti artikkelissa Vanninen ja Mäkelä (1999). Metsikön neulasmassaestimaatin laskemiseksi kaikista koealojen puista mitattiin pituus, latvusrajan korkeus, $d_{1,3}$ ja d_6 .

Maanäytteistä eroteltiin männyn hienojuuret. Maa-aines ja karike poistettiin esikäsittelemällä näyte seulan (0,59 mm) ja veden avulla. Tämän jälkeen elävät ja kuolleet männyn hienojuuret eroteltiin ja jaettiin 0–2 mm ja 2–5 mm läpimitta-luokkiin mikroskoopin avulla. Näytteet kuivattiin (72 tuntia, 70 °C) ja punnittiin. Metsiköiden neulasmassa laskettiin puittain Marklundin (1988) esittämällä mal-lilla, jonka oli todettu ennustavan hyvin kyseisistä metsiköistä mitattujen koepuiden neulasmassaa (Vanninen ym. 1996).

Maanäytteiden hienojuurten massat muutettiin hehtaarikohtaisiksi keskiarvoiksi näytteenottokairan pohjapinta-alan perusteella. Koemetsiköiden neulasmassat muutettiin hehtaarikohtaisiksi koelan pinta-alan ja koealalle lasketun neulasmassan avulla. Metsämaan hienojuuritiheys laskettiin näytteistä määritettyjen männyn elä-vien hienojuurten massan ($\varnothing < 2$ mm) ja näytteiden kokonaistilavuuden osamääränä.

3.3 Tilastolliset analyysit

3.3.1 Harvennuskoeaineisto

Runkojen ulkoista laatua tarkasteltiin elävien ja kuolleiden oksien ominaisuuksien avulla. Oksien ominaisuuksien vaihtelun selittämiseen käytettiin (i) metsikkötason tunnuksia, kuten puuston tiheys ja kasvupaikan viljavuus, (ii) puutason tunnuksia, kuten puun ikä, rungon läpimitta, pituus, piteuden ja läpimitan suhde, latvuksen suhteellinen pituus ja (iii) oksatason tunnuksia, kuten oksan läpimitta ja ikä. Analyysissä aineiston muodostivat kaikki yksittäiset oksat. Näin pystyttiin parhaiten hyödyntämään aineiston sisältämä tieto ominaisuuksien keskimääräisestä kehityksestä puiden välillä, latvuksen eri korkeuksilla ja ominaisuuksien satunnai-sesta vaihtelusta oksakiehkurassa.

Oksien syntyä, kasvamista, kuolemista ja karsiutumista sekä niihin vaikutta-via tekijöitä tarkasteltiin varianssikomponenttimallien avulla (Searle ym. 1992).

Varianssikomponenttimallissa on kiinteitä parametrejä kuten normaaleissa regressiomalleissa. Niiden lisäksi mallissa on satunnaisia parametrejä, jotka vaihtelevat luokasta tai yksilöstä toiseen. Satunnaisilla parametreillä voidaan ottaa huomioon aineiston hierarkkisesta rakenteesta (koe, koeala, puu, kiehkura, oksa) johtuva yksittäisten havaintojen välinen riippuvuus. Koska koetta ja koealaa kuvaavat satunnaiset parametrit eivät olleet tilastollisesti merkitseviä päädyttiin malleihin, joissa kiinteiden tekijöiden lisäksi oli vain puutasoa kuvaava satunnainen tekijä. Kaikissa malleissa puutasoon parametritkaan eivät olleet merkitseviä.

Koska osa selitettävistä muuttujista oli epäjatkuvia, binäärisiä (0/1) tai ne kuvasivat suhteellista osuutta, muuttujat eivät täyttäneet lineaaristen mallien oletuksia. Tällöin käytettiin yleistettyjä lineaarisia malleja (GLM) (McCullagh ja Nelder 1989), jotka koostuvat lineaarisesta osasta kuten tavalliset lineaariset mallit ja epälineaarisesta linkkifunktiosta. Linkkifunktion avulla esitetään selitettävän muuttujan odotusarvon ja parametrien suhteen lineaarisen mallin välinen suhde.

3.3.2 Biomassa-aineisto

Puiden kokonaiskasvua ja kasvun jakaantumiseen vaikuttavia tekijöitä tutkittiin hankkeessa kerätyn biomassa-aineiston avulla. Käytännössä laadittiin männylle puun koosta, kasvuasemasta ja kasvupaikkatyyppistä riippuva hiilitase, jossa kullekin biomassaositteelle määritettiin kasvu- ja uudistumisnopeudet koepuista tehtyjen mittausten ja aiemman teorian avulla. Mallin laadinta on vielä kesken, mutta kasvun jakaantumiseen ja neulasten tuottavuuteen vaikuttavia tekijöitä voidaan jo tarkastella tehtyjen analyysien perusteella. Neulasmassan tuottavuuteen vaikuttavia tekijöitä testattiin puutasolla regressio- ja korrelaatioanalyysillä ja vastaavasti metsikkötason eroja (ikä ja kasvatustiheys) t-testillä. Kasvun jakaantumiseen (rungon, oksien ja neulasten välillä) vaikuttavia tekijöitä etsittiin korrelaatio- ja regressioanalyysillä. Hienojuurten massan oletettiin olevan verrannollinen kasvupaikan viljavuuteen ja puuston neulasmassaan. Toiminnallisen tasapainon teorian mukaan hienojuurten massa on verrannollinen neulasmassaan, mutta suhde riippuu metsikön ravinneoloista (Davidson 1969, Santantonio 1989). Hienojuurten massaa ja hienojuurten ja neulasmassan välistä suhdetta testattiin karujen (CT) ja tuoreiden (MT) kankaiden metsiköiden välillä t-testin avulla. Hienojuuriaineistossa oli myös laaja metsiköiden välinen ikävaihtelu. Iän merkitystä hienojuuri-neulasuhteen kehittymiselle tarkasteltiin regressioanalyysillä.

Biomassa-aineistoja käytettiin lisäksi projektissa kehitettävän elintoimintoihin perustuvan mallin laadintaan ja testaukseen.

4 Tulokset

4.1 Oksien ja rungon ominaisuudet: Empiirisiä tuloksia harvennuskokeista

4.1.1 Oksien syntyminen, kuoleminen ja karsiutuminen

Elävien oksien määrän muutos latvuksessa voidaan esittää syntyvien ja kuolevien oksien määrän erotuksena. Tarkastelemalla oksien syntymistä ja kuolemista vuodesta toiseen voidaan tarkastella oksien määrän iänmukaista kehitystä. Vastaavasti kuolleiden oksien määrän kehitys voidaan esittää kuolevien ja karsiutuvien oksien määrän erotuksena. Kun tunnetaan nämä osaprosessit ja niihin vaikuttavat tekijät, puiden oksikkuutta voidaan kuvata oksien syntymis-, kuolemis- ja karsiutumismalleilla. Tässä kappaleessa esitetään runkojen ulkoisiin mittauksiin perustuvat oksien määrän kehitystä kuvaavat mallit ja seuraavassa kappaleessa puuaineen sisäiseen tarkasteluun perustuvat empiiriset tulokset.

Männyllä oksien määrä kiehkurassa kuvaa latvukseen vuosittain syntyvien oksien määrää. Aineiston alustavassa tarkastelussa havaittiin, että oksien määrä kiehkurassa vaihteli elävän latvuksen alueella satunnaisesti kiehkurasta toiseen luultavasti vuotuisten säävaihteluiden takia. Koska oksien karsiutuminen alkoi vasta elävän latvuksen alapuolella, käytettiin oksien vuotuisena syntymisnopeutena kiehkurakohtaista elävien ja kuolleiden oksien yhteenlaskettua määrää elävän latvuksen alueella.

Puun ylimpään kiehkuraan muodostui oksia vuosittain keskimäärin neljästä viiteen määrän vaihdella nollasta kuuteentoista. Oksien syntymistä kuvattiin mallilla

$$\ln(\text{omaara}) = f(ih, (h - 130), d; \beta) + u_i + \varepsilon, \quad (1)$$

jossa merkintä $z = f(x, y)$ tarkoittaa, että z riippuu tekijöistä x ja y .

Syntyvien oksien määrää selitti parhaiten rungon pituuskasvu oksien syntymisvuonna (taulukko 4). Myös edellisen vuoden pituuskasvu oli lähes yhtä hyvä selittäjä oksien määrälle, mutta koska se ei parantanut mallia kuluvan vuoden pituuskasvun ollessa mallissa mukana, edellisen vuoden pituuskasvua ei käytetty lopullisessa mallissa. Muut tekijät paransivat oksien määrää kuvaavaa mallia vain vähän rungon pituuskasvun ollessa mallissa mukana. Täten rungon pituuskasvu ilmaisee puun kasvun vuotuista vaihtelua, joka vaikuttaa vuosittain muodostuvien oksien määrään vaihtelun syystä riippumatta. Pituuskasvun lisäksi vain puun solakkuus (puun pituuden ja läpimitan suhde) oli tilastollisesti merkitsevä kiinteä selittäjä mallissa.

Oksien kuolemista rungon eri korkeuksilla tarkasteltiin niiden elossaolotodennäköisyytenä (*pra*). Ylimmistä kiehkuroista kuoli oksia vain satunnaisesti. Oksien kuoleminen alkoi kiehkuroista 10–15 latvasta lukien ja kiehkuran kaikki

Taulukko 4. Syntyvien oksien määrää kuvaava malli; kiinteät parametrit ja varianssikomponentit.

Muuttuja*	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	0,77669	0,06148	12,63	0,0001
ln(ih)	0,26524	0,01059	25,05	0,0001
(h-130)/d	-0,01779	0,00357	-4,99	0,0001
Varianssikomponentti*				
σ_u^2	0,01936			

* ih = rungon pituuskasvu; h = rungon pituus; d = rungon läpimitta;

σ_u^2 = puuta kuvaava varianssikomponentti

oksat olivat kuolleet viimeistään kiehkurassa 40. Oksien elossaolotodennäköisyyttä kuvattiin mallilla

$$\ln\left(\frac{pra}{1-pra}\right) = f(od, \max od, ikä, (h-130), d, kiehkura; \beta) + \varepsilon. \quad (2)$$

Vanhemmissa puissa oli enemmän eläviä kiehkuroita kuin nuorissa puissa (taulukko 5). Lisäksi oksien kuoleminen oli nopeaa solakoilla puilla. Samoin kiehkuran paksuimpien oksien todennäköisyys olla elossa oli suurempi kuin ohuempien oksien, etenkin latvuksen yläosassa. Aineisto kuvasi vain oksien elossaoloa tietyllä hetkellä. Aineiston perusteella ei täten voi päätellä kuolevatko ohuet oksat aikaisemmin kuin paksut, vai ovatko ne ohuita koska ne ovat kuolleet aiemmin.

Koska oksien karsiutumisen oli vähäistä elävän latvuksen alueella, karsiutumista tarkasteltiin ainoastaan latvusrajan alapuolella. Kiehkuraan syntyneiden oksien määrä ennustettiin oksien syntymismallilla (malli 1, taulukko 4). Selitettävänä muuttujana karsiutumista kuvaavassa mallissa käytettiin kiehkuran oksien mitatun lukumäärän suhdetta mallilla ennustettuun alkuperäiseen oksamäärään (*prdb*) ja malli oli muotoa

$$\ln\left(\frac{prdb}{1-prdb}\right) = f(kiehkura_la^2, clrel, d; \beta) + u_i + \varepsilon. \quad (3)$$

Taulukko 5. Oksien elossaolotodennäköisyyttä kuvaava malli.

Muuttuja*	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	-4,58412	0,19359	-23,68	0,0001
od/maxod	6,98430	0,25039	27,89	0,0001
ikä	0,12441	0,00313	39,74	0,0001
(h-130)/d* kiehkura	-0,02716	0,00090	-30,05	0,0001
od/maxod* kiehkura	-0,15966	0,01074	-14,86	0,0001

* h = rungon pituus; d = rungon läpimitta; od = oksan läpimitta; maxod = kiehkuran paksuimman oksan läpimitta; ikä = puun ikä; kiehkura = kiehkuran järjestysnumero latvasta lukien

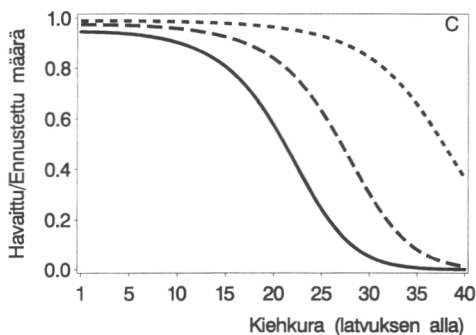
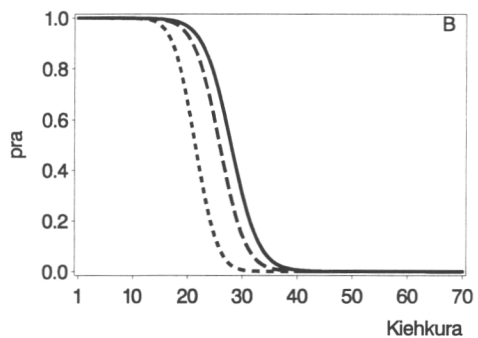
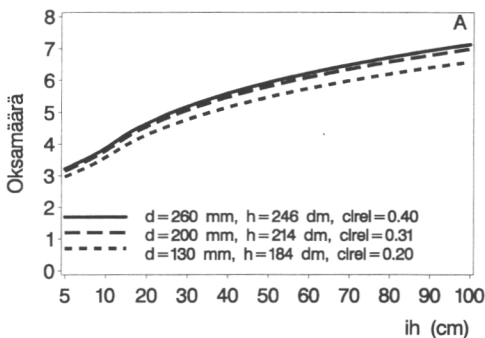
Kuolleiden oksien karsiutuminen alkoi noin kymmenennestä kiehkurasta latvusrajan alapuolella. Kuolleet oksat karsiutuivat nopeimmin suurilla ja pitkälatvuksisilla puilla (taulukko 6). Aineiston nuorimpien puiden karsiutuminen oli vasta alussa, ja alin kuiva oksa sijaitsi alle metrin korkeudella. Alimpien kiehkuroiden oksat olivat kuolleet ja karsiutuneet varhain ilmeisesti pintakasvillisuuden kilpailun takia. Vaikka oksien karsiutuminen alimmista kiehkuroista oli suhteellisen nopeaa myös nuorimmilla puilla, oksattoman rungonosan pituus lisääntyi merkittävästi vasta yli 60-vuotiailla puilla. Vanhimmissa puilla alin kuiva oksa sijaitsi kahdesta neljään metrin korkeudella.

Kuvassa 2 mallien toimintaa on havainnollistettu ennustamalla kolmelle eri latvuskerroksen puulle kiehkuraan syntyvien oksien määrä, oksien elossaolotodennäköisyys rungon eri korkeuksilla sekä kiehkuran oksamäärän suhde syntyneiden oksien määrään.

Taulukko 6. Oksien karsiutumista kuvaava malli; kiinteät parametrit ja varianssi-komponentit.

Muuttuja*	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	4,75635	0,21104	22,54	0,0001
d	-0,00932	0,00109	-8,51	0,0001
clrel* kiehkura_la ²	-0,01364	0,00024	-56,74	0,0001
Varianssikomponentti*				
σ_u^2	0,58623			

* d = rungon läpimitta; clrel = latvuksen suhteellinen pituus; kiehkura_la = kiehkuran järjestysnumero latvusrajalta alaspäin lukien; σ_u^2 = puuta kuvaava varianssikomponentti



Kuva 2. Mallilla ennustettu kiehkuraan syntyneiden oksien määrä (A), oksien elossaolotodennäköisyys (B) ja kiehkuran nykyisen oksamäärän ja siihen syntyneiden oksien määrän suhde (C) kolmen eri latvuskerroksen puille; *ih* = rungon pituuskasvu; *d* = rungon läpimitta, *h* = pituus, *clrel* = latvuksen suhteellinen pituus.

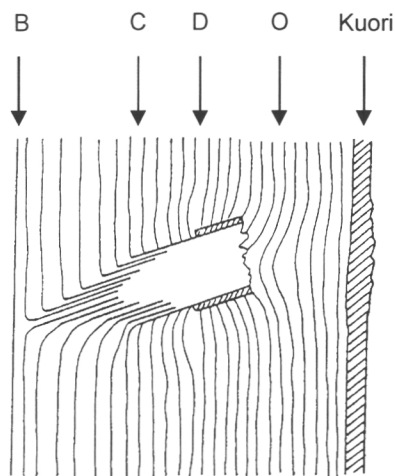
4.1.2 Rungon sisäinen oksikkuus

Oksien kehitystä puuaineen sisällä tarkasteltiin määrittämällä latvusrajan ja kuiva-oksarajan alapuolisista kiehkuroista otetuista näytteistä oksan kasvun päättymiskohta, oksan kuolemiskohta ja mahdollinen kylestymiskohta (kuva 3). Näiden perusteella määritettiin vuosien määrä, joka oli kulunut (i) oksan syntymästä sen kasvun päättymiseen (B–C), (ii) kasvun päättymisestä oksan kuolemaan (C–D), (iii) kuolemasta kylestymiseen (D–O) ja (iv) kokonaisaika oksan syntymästä sen kylestymiseen (B–O). Lisäksi määritettiin vastaavien vyöhykkeiden leveys runkopuussa.

Oksan sädekasvu päättyi keskimäärin 22 vuoden kuluttua oksan syntymästä (taulukko 7). Vanhemmilla puilla oksien sädekasvu jatkui useampia vuosia kuin nuoremmilla puilla (taulukko 8). Nopeakasvuisten ja tyvekkäiden puiden oksat kasvoivat kauemmin kuin hidaskasvuisten ja solakoiden puiden oksat. Täten vastaavan vyöhykkeen (B–C) leveys rungolla luonnollisesti lisääntyi (taulukko 9). Oksan kasvun päättymisestä sen kuolemaan kulunut aika (C–D) vaihteli kahdesta seitsemääntoista vuoteen ilman selvää yhteyttä puuta tai metsikköä kuvaaviin tunnuksiin (taulukot 7 ja 8). Keskimäärin oksat elivät seitsemän vuotta oksan sädekasvun päättymisen jälkeen, mikä on noin 25 % niiden elinajasta. Vastaava vyöhyke runkopuussa oli leveä nopeakasvuissa puissa ja oksilla, joiden läpimitta oli suuri (taulukko 9).

Oksan kuolemasta sen kylestymiseen kulunut aika (D–O) oli keskimäärin 42 vuotta, mikä on 77 % oksan syntymästä sen kylestymiseen kuluneesta ajasta (taulukko 7). Paksut oksat kylestyivät hitaasti, mutta toisaalta paksujen puiden oksat kylestyivät nopeasti (taulukko 8). Vastaava vyöhyke runkopuussa oli leveä, kun oksan paksuus ja rungon sädekasvu olivat suuria (taulukko 9).

Sekä kokonaisaika oksan syntymästä sen kylestymiseen (B–O) että vastaavan vyöhykkeen leveys runkopuussa lisääntyivät, kun oksan läpimitta ja rungon kasvu-nopeus olivat suuria (taulukot 8 ja 9). Toisaalta vastaavan runkopuuvyöhykkeen leveys pieneni, kun puu kasvoi hitaasti.



Kuva 3. Oksan syntymis- (B), kasvun päättymis- (C), kuolemis- (D) ja kylestymiskohta (O). Kuva on laadittu Fujimorin (1993) mukaan.

Taulukko 7. Aika (vuosia) oksan syntymästä sen kasvun päättymiseen (r_{bc}), kasvun päättymisestä oksan kuolemaan (r_{cd}), kuolemasta kylestymiseen (r_{do}) ja kokonaisaika oksan syntymästä sen kylestymiseen (r_{bo}) sekä vastaavien vyöhykkeiden leveys runkokuuissa (w).

Muuttuja	Keskiarvo	Keskihajonta	Min.	Max.
r_{bc}	21,99	5,57	7,00	39,00
w_{bc}	61,23	15,47	23,00	92,00
r_{cd}	7,33	3,29	2,00	17,00
w_{cd}	10,44	6,26	2,00	35,00
r_{do}	41,99	10,30	23,00	61,00
w_{do}	52,32	16,57	24,00	90,00
r_{bo}	54,78	9,30	26,00	71,00
w_{bo}	86,92	21,05	37,00	137,00

Taulukko 8. Oksan eri kehitysvaiheiden pituuden (vuosia) riippuvuus puun ja oksan ominaisuuksista.

Muuttuja	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Syntymästä kasvun päättymiseen, $\ln(r_{bc})$, $R^2 = 0,52$, RMSE = 0,38226				
Vakio	1,31820	0,12350	10,67	0,0001
$ik\ddot{a}_b$	0,03916	0,00232	16,91	0,0001
h_b/d_b	-0,00152	0,00034	-4,41	0,0001
ir_b	0,17057	0,02835	6,01	0,0001
Kasvun päättymisestä kuolemaan, $\ln(r_{cd})$, $R^2 = 0,05$, RMSE = 0,47196				
Vakio	1,65659	0,08781	18,87	0,0001
ir_c	-0,09846	0,03496	-2,82	0,0052
od	0,01086	0,00382	2,84	0,0048
Kuolemasta kylestymiseen, $\ln(r_{do})$, $R^2 = 0,15$, RMSE = 0,24141				
Vakio	3,81259	0,08901	42,83	0,0001
d_d	-0,00516	0,00162	-3,18	0,0022
od	0,02283	0,01329	1,72	0,0902
Syntymästä kylestymiseen, $\ln(r_{bo})$, $R^2 = 0,25$, RMSE = 0,16188				
Vakio	3,04391	0,21771	13,98	0,0001
h/d	0,00368	0,00127	2,87	0,0052
ir_c	0,17157	0,03651	4,70	0,0001
od	0,01995	0,00608	3,28	0,0016

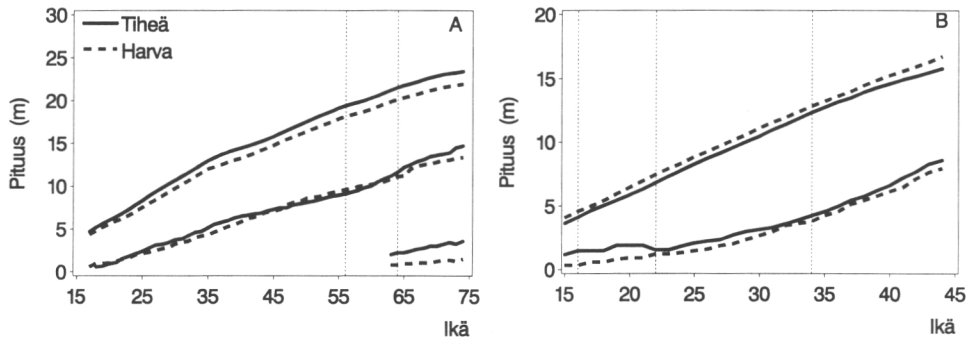
$ik\ddot{a}_x$ = puun ikä hetkellä x; h_x = puun pituus hetkellä x; d_x = rungon läpimitta hetkellä x; ir_x = rungon vuotuisen sädekasvun keskiarvo 10 vuotta hetken x jälkeen; od = oksan läpimitta; h_{100} = pituusboniteetti; alaindeksit b, c, d, o = oksan syntyminen, kasvun päättyminen, kuolema ja kylestyminen.

Taulukko 9. Oksan eri kehitysvaiheiden aikana muodostuneen runkopuuvyöhykkeen leveyden riippuvuus puun ja oksan ominaisuuksista. Merkkien selitykset taulukossa 8.

Muuttuja	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Syntymästä kasvun päättymiseen, $\ln(w_{bc})$, $R^2 = 0,55$, RMSE = 0,32578				
Vakio	2,57825	0,10526	24,50	0,0001
ikä _b	0,02904	0,00197	14,72	0,0001
h _b /d _b	-0,01034	0,00093	-11,60	0,0001
ir _b	0,35840	0,02416	14,84	0,0001
Kasvun päättymisestä kuolemaan, $\ln(w_{cd})$, $R^2 = 0,28$, RMSE = 0,52246				
Vakio	1,45084	0,09720	14,93	0,0001
ir _c	0,38963	0,03870	10,07	0,0001
od	0,01629	0,00423	3,85	0,0001
Kuolemasta kylestymiseen, $\ln(w_{do})$, $R^2 = 0,42$, RMSE = 0,24788				
Vakio	3,46837	0,24516	14,15	0,0001
h _d /d _d	-0,00367	0,00176	-2,09	0,0406
ir _d	0,33759	0,06244	5,41	0,0001
od	0,01733	0,00811	2,14	0,0362
Syntymästä kylestymiseen, $\ln(w_{bo})$, $R^2 = 0,72$, RMSE = 0,14408				
Vakio	3,43983	0,39037	8,81	0,0001
h ₁₀₀	0,04513	0,01369	3,30	0,0016
h/d	-0,00840	0,00115	-7,30	0,0001
ir _c	0,16925	0,03254	5,20	0,0001
od	0,02942	0,00545	5,40	0,0001

Kokeilla VH045 ja VH047 latvusraja ja kuivaoksaraja selvitettiin eri korkeuksilta otetuista kiehkuranäytteistä. Ennen harvennuksia kokeen VH045 voimakkaimmin harvennetun koealan valtapuiden latvusraja oli hieman korkeammalla kuin harventamattomalla koealalla (kuva 4A). Harvennukset hidastivat latvusrajan kohoamista. Harventamattomalla koealalla latvuksen kokonaispituus oli kuitenkin suurempi puiden nopeamman pituuskasvun takia. Karsiutunut rungonosa oli myös pidempi harventamattomalla kuin harvennetulla koealalla.

Kokeen VH047 voimakkaimmin harvennetulla koealalla latvusraja oli alempana kuin harventamattomalla koealalla jo ennen harvennuksia (kuva 4B). Kuitenkin toiseen harvennukseen mennessä harvennetun koealan latvusraja oli noussut lähes samalle korkeudelle kuin harventamattomalla koealalla. Toisen harvennuksen jälkeen latvusrajan nousu oli harvennetulla koealalla jälleen hieman hitaampaa kuin harventamattomalla. Kolmanteen harvennukseen mennessä latvusrajan korkeuksien ero koealojen välillä oli jälleen lähes kadonnut. Toisen harvennuksen tavoin kolmas harvennus hidasti hieman latvusrajan nousua. Kokeen nuoresta iästä johtuen kuivaoksaraja oli hyvin alhaalla, eikä sitä esitetä kuvassa 4B.



Kuva 4. Valtapuiden pituuden (ylimmät viivat), latvusrajan (keskimmäiset) ja kuiva-oksarajan (alimmat) kehitys kokeiden VH045 (A) ja VH047 (B) tiheimmällä ja harvimmalla koealalla. Pystyviivat osoittavat harvimmilla koealoilla tehtyjen harvennusten ajankohdan.

4.1.3 Oksakulma ja oksien läpimitta

Ylimmissä kiehkuroissa oksakulma oli keskimäärin 40° – 50° riippumatta puiden tai metsikön ominaisuuksista, mutta kulma suureni nopeasti siirryttäessä tyveä kohti. Oksakulman suureneminen hidastui elävän latvuksen alaosissa ja latvuksen alapuolella siten, että alimmissa kiehkuroissa oksakulma oli 80° – 90° . Oksakulmaa kuvattiin mallilla

$$\ln(okulma) = f(d, kiehkura; \beta) + u_i + \varepsilon. \quad (4)$$

Suurten puiden oksakulmat olivat terävämpiä kuin pienten (taulukko 10). Muiden tekijöiden yhteys oksakulmaan oli vähäinen ja oksakulman satunnainen vaihtelu suurta.

Oksien läpimitta lisääntyi nopeasti latvan yläosissa siirryttäessä puun tyveä kohti. Puun paksuimmat oksat sijaitsivat elävän latvuksen alaosissa, jonka jälkeen oksien läpimitta jälleen pieneni tyveä kohti. Oksien läpimittaa kuvattiin mallilla

$$\ln(od) = f(d, c_{rel}, kiehkura, okulma; \beta) + u_i + \varepsilon. \quad (5)$$

Oksan iän lisäksi oksien läpimitta oli selvimmin yhteydessä rungon läpimittaan (taulukko 11). Oksien läpimitta lisääntyi myös latvuksen suhteellisen pituuden kasvaessa ja oksakulman pienetessä. Kuvassa 5 mallien toimintaa on havainnollistettu ennustamalla kolmelle eri latvuserroksen puulle oksakulma ja oksien läpimitta rungon eri korkeuksilla.

Kaikkia edellä esitettyjä malleja (1–5) laadittaessa kokeiltiin selittäjinä kasvu- paikan viljavuutta kuvaavaa pituusboniteettia ja metsikön tiheyttä kuvaavia muut-

tujia, kuten runkolukua, pohjapinta-alaa sekä erilaisia kilpailuindeksejä. Metsikön tiheys selitti huomattavan osan oksien ominaisuuksien vaihtelusta. Metsikön tiheys vaikuttaa myös rungon läpimitan kasvuun ja latvuksen pituuteen. Kun rungon läpimitta, pituuden ja läpimitan suhde tai latvuksen suhteellinen pituus oli mallissa selittäjänä, metsikön tiheys paransi enää vain vähän mallin selitysasastetta. Täten tiheys näyttäisi vaikuttavan oksien ominaisuuksiin lähinnä puun kokonaiskasvun kautta. Metsikön tiheys ei näin muuttanut rungon ja oksien ominaisuuksien välistä suhdetta.

Taulukko 10. Oksakulmaa kuvaava malli; kiinteät parametrit ja varianssikomponentit.

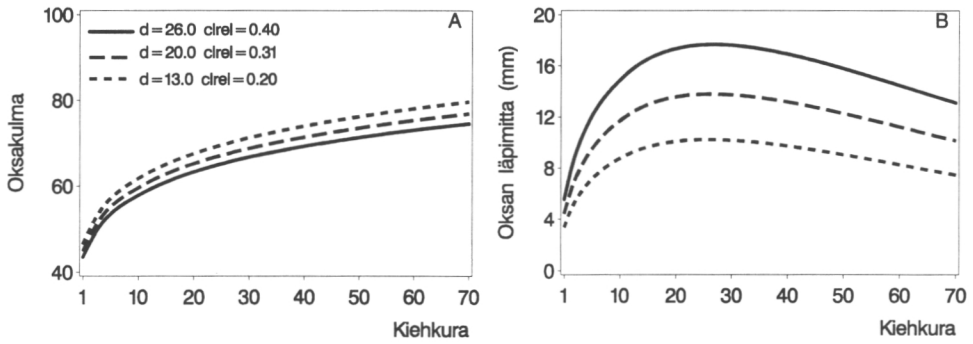
Muuttuja*	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	3,86899	0,02017	191,84	0,0001
d	-0,00050	0,00011	-4,63	0,0001
ln (kiehkura)	0,17719	0,00397	44,57	0,0001
d* kiehkura	-0,00018	0,00002	-8,72	0,0001
Varianssikomponentti*				
σ_u^2	0,00702			
σ_ε^2	0,03798			

* Merkkien selitykset taulukossa 5

Taulukko 11. Oksien läpimittaa kuvaava malli; kiinteät parametrit ja varianssikomponentit.

Muuttuja*	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	2,01461	0,06343	31,76	0,0001
d	0,00130	0,00020	6,49	0,0001
clrel	1,25580	0,10183	12,33	0,0001
kiehkura	-0,01622	0,00032	-50,87	0,0001
ln (kiehkura)	0,67658	0,00518	130,65	0,0001
okulma	-0,02822	0,00015	-182,10	0,0001
Varianssikomponentti*				
σ_u^2	0,02963			
σ_ε^2	0,16626			

* Merkkien selitykset taulukossa 6.

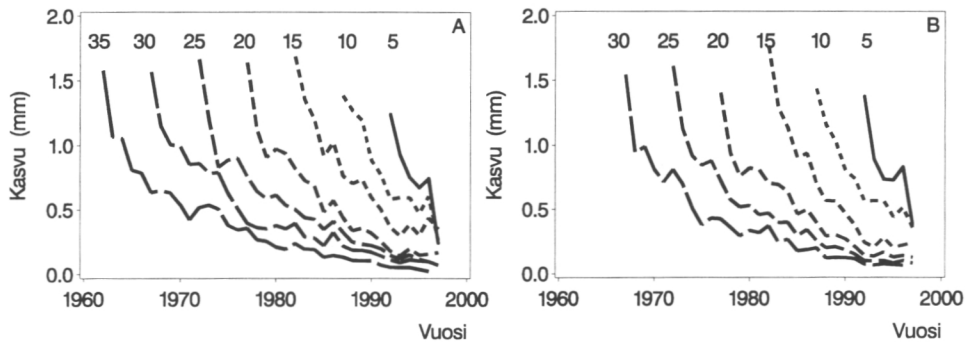


Kuva 5. Mallilla ennustettu oksakulma (A) ja oksien läpimitta (B) kolmelle eri latvuskerrosten puulle; d = rungon läpimitta, c_{rel} = latvuksen suhteellinen pituus.

4.1.4 Oksien sädekasvu

Heti oksan syntymän jälkeen sen vuotuinen sädekasvu väheni nopeasti (kuva 6). Sädekasvun väheneminen hidastui ensimmäisten vuosien jälkeen, ja oksan kasvu jatkui vielä useita vuosia päättyen muutama vuosi ennen oksan kuolemaa (taulukko 12). Vain aluspuiden ylimmistä oksista puuttui lustoja. Kaikissa latvuskerroksissa puuttuvien lustojen määrä lisääntyi latvusrajaa kohti. Metsikön tihentyessä puuttuvien lustojen määrä lisääntyi.

Ensimmäisinä vuosinaan oksat kasvoivat harvoissa metsiköissä vain hieman nopeammin kuin tiheissä (kuva 6). Sädekasvu väheni kuitenkin hitaammin harvoissa kuin tiheissä metsiköissä. Harvennukset eivät kuitenkaan aiheuttaneet selvää oksan läpimitan kasvun kiihtymistä. Eri puiden oksien vuotuisen sädekasvujen korrelaatio oli suurin ylimmissä kiehkuroissa, josta se väheni latvuksen alaosaan kohti (taulukko 12).



Kuva 6. Valtapuiden oksien keskimääräinen sädekasvu eri kiehkuroissa kokeiden harvimmilla (A) ja tiheimmillä (B) koealoilla.

Taulukko 12. Keskimääräinen puuttuvien lustojen määrä eri kiehkuroissa; puuttuvien lustojen määrän ja kilpailuindeksin (Pukkala 1989) välinen korrelaatio (r_1) ja sen p -arvo; sekä oksan sädekasvujen keskinäinen korrelaatio kiehkuroittain (r_2).

Kiehkura	Puuttuvia lustoja	r_1	p	r_2
5	0,02	0,11	0,11	0,27
10	0,21	0,28	0,01	0,18
15	0,25	0,26	0,01	0,20
20	0,61	0,53	0,01	0,17
25	0,92	0,45	0,01	0,15
30	1,24	0,32	0,06	0,01

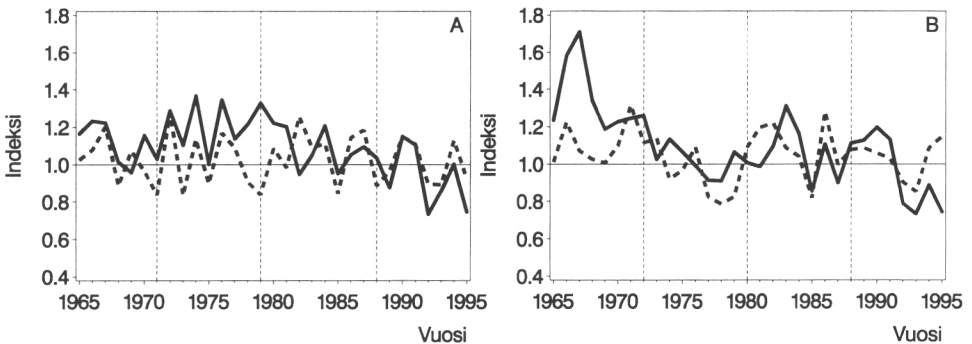
Oksien ja rungon sädekasvuista (ir) poistettiin iänmukainen hidastuva trendi eksponenttifunktiolla

$$\hat{ir} = \exp(a_1 * ikä) + \varepsilon \quad (6)$$

ja laskemalla vuotuinen kasvuindeksi havaitun ja ennustetun kasvun suhteena ($i = ir / \hat{ir}$). Oksien ja rungon sädekasvuindeksien vuotuinen vaihtelu oli samantyyppistä (kuva 7). Vain yksittäisinä vuosina oksien sädekasvuindeksin muutos edellisestä vuodesta oli erisuuntainen kuin rungon sädekasvuindeksin muutos. Näillä eroilla ei ollut selvää yhteyttä harvennuksiin.

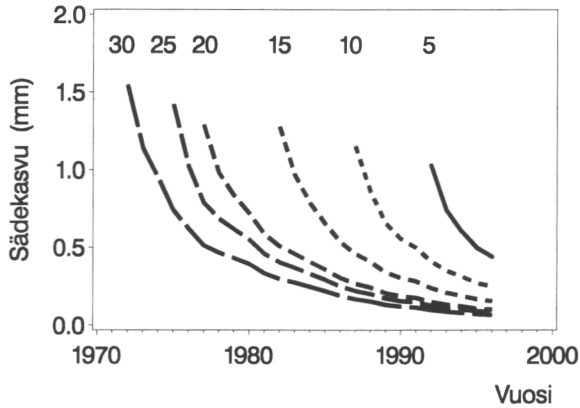
Oksan vuotuisen sädekasvun ennustamiseksi laadittiin varianssikomponenttimalli. Edellä esitettyjen tulosten (taulukko 11, kuva 6) perusteella oletettiin oksan sädekasvun riippuvan ensisijaisesti puun kokonaiskasvusta ja oksan iästä. Kokonaiskasvua ilmaisevana muuttujana käytettiin rungon sädekasvua. Oksan sädekasvua kuvattiin mallilla

$$\ln(irb) = f(ir, h, d, kiehkura; \beta) + u_s + u_p + u_i + \varepsilon. \quad (7)$$



Kuva 7. Rungon (—) ja oksien (---) sädekasvuindeksi kokeiden VH018 (A) ja VH024 (B) harvimmilla koealoilla. Pystyviivat osoittavat harvennusten ajankohdan.

Ainoat merkitsevät selittäjät olivat rungon sädekasvu, oksan ikä ja rungon solakkuus (taulukko 13). Kuvassa 8 on esitetty mallilla ennustetut oksien vuotuiset sädekasvut yhdelle satunnaisesti valitulle valtapuulle kokeella VH045.



Kuva 8. Mallilla ennustettu oksien sädekasvu eri kiehkuroissa (5–30) yhdelle satunnaisesti valitulle valtapuulle kokeella VH045.

Taulukko 13. Oksien sädekasvua kuvaava malli; kiinteät parametrit ja varianssi-komponentit.

Muuttuja	Kerroin	Keskivirhe	t	p > t
Vakio	1,78213	0,09949	17,91	0,0001
ir	0,24944	0,01204	20,71	0,0001
h/d	-0,07256	0,00329	-22,09	0,0001
kiehkura	-0,06326	0,00140	-45,19	0,0001
ln (kiehkura)	-0,40300	0,01093	-36,87	0,0001
Varianssikomponentti				
σ_s^2	0,06054			
σ_p^2	0,02771			
σ_i^2	0,03200			
σ_ε^2	0,22292			

σ_s^2 , σ_p^2 , σ_i^2 = koetta, koealaa ja puuta kuvaavat varianssikomponentit; σ_ε^2 = jäännösvaihtelu.

4.1.5 Runkojen epäpyöreys

Runkojen poikkileikkauksen epäpyöreys johtaa raaka-aineen tuhlaukseen puuta jalostavassa teollisuudessa ja virheisiin puuston tilavuuden arvioinnissa. Epäpyöreiden syiksi on arveltu reaktiopuun epäsymmetristä muodostumista tuulen tai lenkouden takia tai valo-olosuhteiden aiheuttamaa latvuksen toispuoleisuutta. Harvennukset voivat vaikuttaa epäpyöreyyteen auringon säteilyn ja tuulen voimistuneen vaikutuksen kautta.

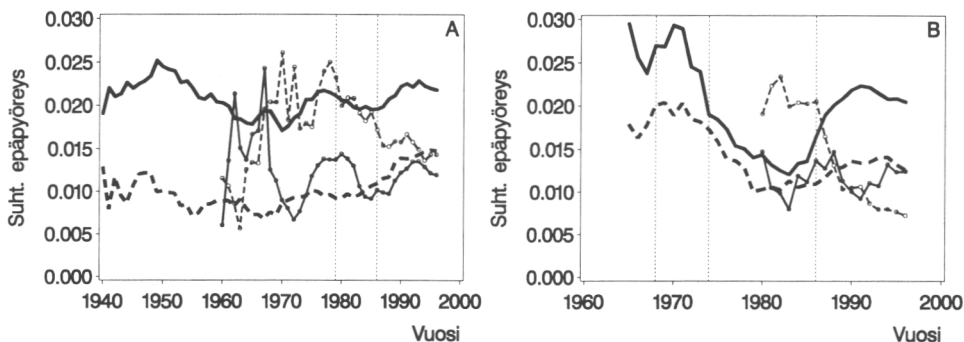
Rungon suhteellinen epäpyöreys ((pisin läpimitta – keskim. läpimitta) / keskim. läpimitta) oli rinnankorkeudella suhteellisen vakio kokeella VH045, mutta vaihteli enemmän kokeella VH047 (kuva 9). Latvusrajalla epäpyöreys vaihteli aluksi enemmän kuin rinnankorkeudella, mutta vaihtelu pieneni rungon kasvaessa. Kummallakin kokeella epäpyöreys oli suurempaa harventamattomalla koelalla kuin voimakkaimmin harvennetulla koelalla. Koalojen välinen ero ei ole kuitenkaan harvennusten aiheuttama. Ero oli selvä jo ennen harvennuksia, ja selvää epäpyöreiden muutosta ei ollut havaittavissa harvennusten jälkeen.

Rungon suhteellinen epäkeskeisyys ((pisin säde – keskim. säde) / keskim. säde) oli rinnankorkeudella hieman suurempi kuin latvusrajalla (kuva 10). Kokeen VH047 harventamattomalla koelalla epäkeskeisyys oli suurempi kuin harvennetulla koelalla etenkin rinnankorkeudella. Kokeella VH045 ero harventamattoman ja harvennetun koelan välillä oli samansuuntainen, mutta pienempi. Epäkeskeisyys oli kuitenkin selvää jo ennen harvennuksia. Säteitten perusteella laskettu epäkeskeisyys oli suurempi kuin läpimittojen perusteella laskettu rungon epäpyöreys (kuvat 9 ja 10). Rungon poikkileikkaus voi olla pyöreä vaikka rungon ydin ei sijaitsisikaan poikkileikkauksen keskellä.

Rungon säteen keskivektori laskettiin Batscheletin (1981) mukaan

$$\bar{r} = \frac{1}{n} \sqrt{(\sum r_i \sin \alpha_i)^2 + (\sum r_i \cos \alpha_i)^2}, \quad -180^\circ < \alpha_i < 180^\circ \quad (8)$$

missä α_i on i:nnen rungon säteen kulma pohjoissuunnasta, r_i on ko. säteen pituus ja n säteitten lukumäärä. Täten määritelty epäkeskeisyys oli suurinta kannonkorkeudella kaikilla koaloilla ja kaikissa latvuserroksissa (taulukko 14). Epäkeskeisyys väheni selvästi rinnankorkeudelle, jossa se vaihteli kahdesta yhdeksään prosenttiin latvuserrosten ja koalojen välillä. Epäkeskeisyys väheni edelleen hieman latvusrajalle, mutta latvuksessa ei enää selvää trendiä ollut havaittavissa. Rinnankorkeudella lisävaltapuiden ja välipuiden epäkeskeisyys oli pienempi kuin valtapuiden, mutta muilla korkeuksilla ei ollut selviä eroja eri latvuserrosten puiden välillä.

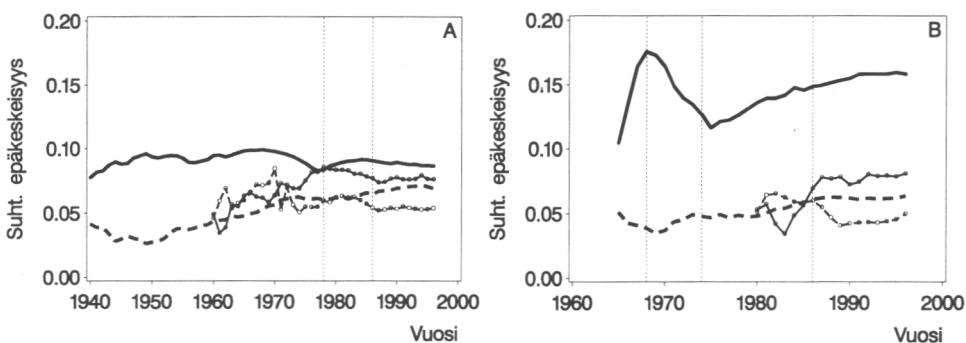


Kuva 9. Valtapuiden rungon poikkileikkauksen suhteellinen epäpyöreys ((pisin läpimitta – keskim. läpimitta) / keskim. läpimitta) rinnankorkeudella ja latvusrajalla (–o–) tiheimmällä (—) ja harvimmalla koealalla (----) kokeilla VH045 (A) ja VH047 (B).

Taulukko 14. Ytimen suhteellinen epäkeskeisyys rungon eri korkeuksilla.

Koe/ Koeala	Latvus- kerros	Korkeus*						
		Kanto	1,3 m	1/2 lr	lr	1/4 l	1/2 l	3/4 l
VH045/2	valtapuu	0,053	0,078	0,055	0,034	0,034	0,033	0,018
VH045/2	lisävaltapuu	0,100	0,030	0,018	0,029	0,026	0,026	0,024
VH045/2	välipuu	0,177	0,049	0,078	0,050	0,045	0,002	0,021
VH045/5	valtapuu	0,073	0,067	0,025	0,024	0,020	0,035	0,024
VH047/3	valtapuu	0,124	0,092	0,009	0,010	0,017	0,033	0,013
VH047/3	lisävaltapuu	0,099	0,044	0,013	0,015	0,016	0,037	0,021
VH047/5	valtapuu	0,096	0,021	0,020	0,015	0,011	0,003	0,027

* lr = latvusraja, l = latvus



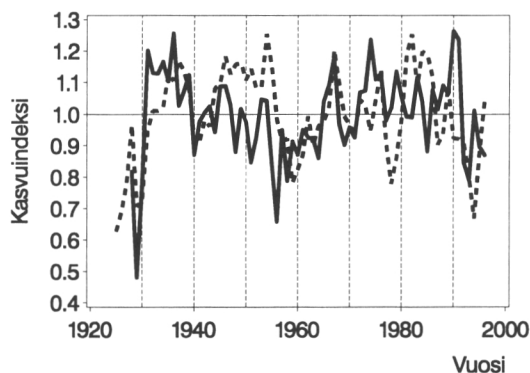
Kuva 10. Valtapuiden rungon poikkileikkauksen suhteellinen epäkeskeisyys ((pisin säde – keskim. säde) / keskim. säde) rinnankorkeudella ja latvusrajalla (–o–) tiheimmällä (—) ja harvimmalla koealalla (----) kokeilla VH045 (A) ja VH047 (B).

4.1.6 Pituuskasvun ja sädekasvun vuotuinen vaihtelu

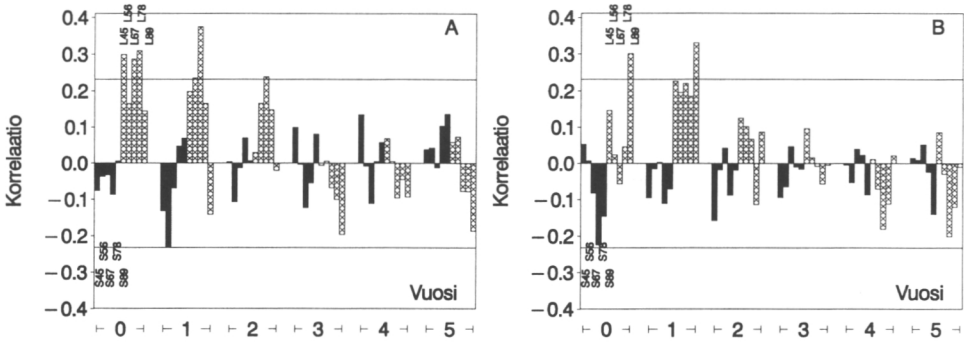
Valtapuiden pituus- ja sädekasvun vuotuista vaihtelua tarkasteltiin kahdeksan vanhimman kokeen tiheimmällä ja lievimmin harvennetulla koealalla. Rinnankorkeudelta otettujen kiekkojen vuotuiset sädekasvut ja rungon vuotuiset pituuskasvut indeksoitiin poistamalla niistä puun ikäänymisestä, metsikön tiheyden muutoksista yms. syistä johtuva trendi ja kasvun pitkäaikainen vaihtelu (splini-menetelmä, kts. Cook ja Peters 1981). Kasvuindekseistä poistettiin lisäksi peräkkäisten vuosien kasvujen välinen korrelaatio (autokorrelaatio, Box ym. 1994) ja laskettiin pituus- ja sädekasvuindeksien vuotuiset keskiarvot. Kasvuindeksejä verrattiin Ilmatieteen laitoksen sääasemien kuukausittaisiin sademääriin ja lämpötiloihin, joita korjattiin kokeiden sijainnin perusteella (Ojansuu ja Henttonen 1983, päivitetty).

Mäntyjen pituus- ja sädekasvu olivat selvästi keskitason alapuolella 1950-luvun puolivälistä 1960-luvun puoliväliin (kuva 11). Keskimääräistä selvästi heikompi pituus- ja sädekasvujakso sattui myös 1990-luvun alkuvuosiin. Pituuskasvu oli keskimääräistä nopeampaa 1940-luvun puolivälistä 1950-luvulle, kuten myös 1980-luvun alussa. Sädekasvussa ei ollut havaittavissa vastaavia suotuisia jaksoja.

Poikkeuksellisen nopean ja hitaan kasvun vuodet voidaan yleensä löytää sekä pituus- että sädekasvusta, mutta pituuskasvu näyttäisi seuraavan sädekasvun vaihtelua viiveellä (kuva 11). Kuluvan vuoden pituus- ja sädekasvun korrelaatio oli 0,32 ($p < 0,01$), kun kuluvan vuoden pituuskasvun ja edellisen vuoden sädekasvun korrelaatio oli 0,44 ($p < 0,01$). Selitys ilmiölle löytyy tarkasteltaessa kasvuindeksien korrelaatioita säätekijöitten kanssa (kuva 12). Sädekasvu oli voimakkaimmin korreloitunut kuluvan ja edellisen kesän lämpötilan kanssa, kun taas pituuskasvuun vaikutti vain edellisen kesän lämpötila.



Kuva 11. Vuotuiset sädekasvu- (—) ja pituuskasvuindeksit (----) kahdeksan vanhimman kokeen tiheimmällä ja lievemmin harvennetuilla ruuduilla.



Kuva 12. Sädekasvu- (A) ja pituuskasvuindeksien (B) korrelaatiot kuluvan vuoden (vuosi 0) ja viiden edellisen vuoden (vuodet 1–5) säätunnusten kanssa. S45 on sademäärä ja L45 keskimääräinen lämpötila huhti- ja toukokuussa jne.

4.2 Puun biomassaositteet: empiirisiä tuloksia

4.2.1 Puiden rakenne eri ikävaiheissa ja kasvuoloissa

Puun rakenteella tarkoitetaan tässä puun eri osien keskinäisiä kokosuhteita. Koko voidaan mitata biomassoina, pinta-aloina tai läpimittoina ja pituuksina. Rakenteeseen vaikuttavat sekä perimä että ympäristö, joka muuttuu puun kasvaessa. Puun rakenteen säännönmukaisuuksien ymmärtäminen on keskeisessä asemassa elintoimintoihin perustuvissa kasvumalleissa, koska niiden avulla voidaan mallittaa kasvun jakautumisen riippuvuutta metsiköiden sisällä vaihtelevista ympäristötekijöistä, erityisesti valosta.

Yksi parhaiten tunnettuja rakenteellisia säännönmukaisuuksia on ns. putkimalli (Shinozaki ym. 1964), jonka mukaan runkojen elävän mantopuun pinta-ala latvusrajalla on suoraan verrannollinen puun neulasmassaan. Riippuvuuden ajatteluaan perustuvan siihen, että rungon on toimittava sekä neulasten vedenkuljetuskanavana että latvuksen mekaanisena tukena (Shinozaki ym. 1964). Tämä riippuvuus oli aineistossa hyvin selkeä, joskin eri metsiköiden välillä oli eroja (kuva 13).

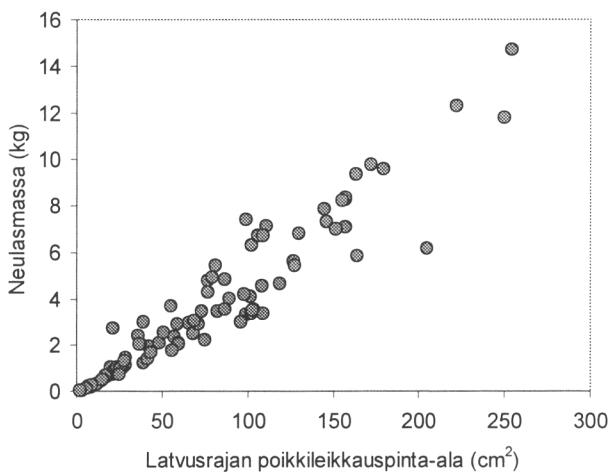
Puun eri osien biomassan kehitystä tarkasteltiin puun pituuden funktiona. Puiden kokonaisbiomassa, maanpäällinen ja maanalainen biomassa sekä runkomassa lisääntyivät eksponentiaalisesti puun pituuden lisääntyessä, mutta lisäyksen määrä riippui rungon solakkuudesta (kuva 14). Solakkuuden eli pituuden (h) ja läpimitan (d) välisen suhteen on todettu riippuvan puun asemasta metsikössä (luku 4.1). Neulasten ja oksien massa lisääntyi eksponentiaalisesti myös latvuksen pituuden lisääntyessä (kuva 15). Tyvekkäissä puissa oli kuitenkin enemmän neulasia ja oksia kuin solakoissa puissa latvuksen pituudesta riippumatta, koska vallittujen

ja solakoiden puiden latvukset ovat kapeampia ja neulastoltaan harvempia kuin valtapuiden latvukset.

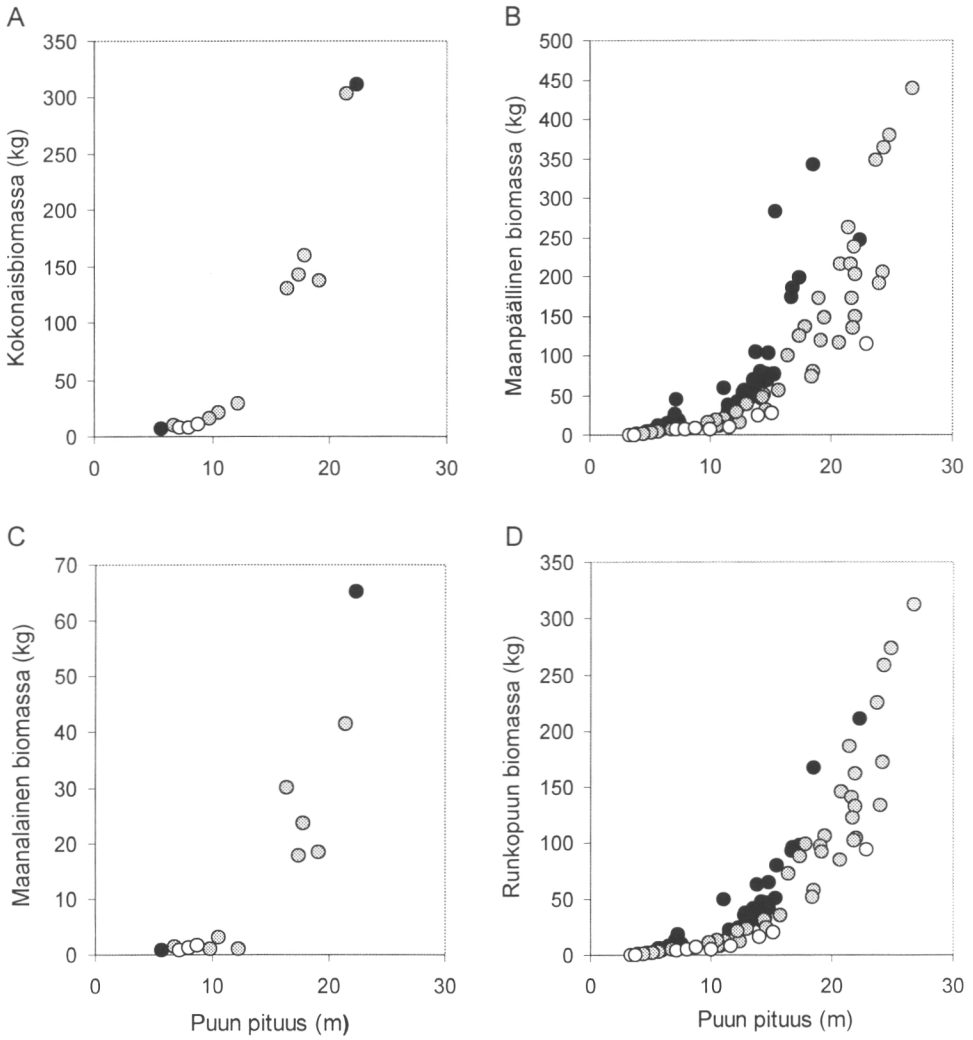
Kuljetusjuurilla tarkoitetaan tässä läpimitaltaan yli 5 mm paksuisia juuria. Niiden massa oli suoraan verrannollinen rungon massaan ollen noin 25–30 % rungon massasta kasvupaikasta ja puun metsikköasemasta riippumatta (kuva 16). Sydänpuun osuus rungon massasta oli suurempi solakammilla ja pitemmillä puilla (kuva 17).

Valtapuiden neulasten, oksien ja rungon osuudet maanpäällisestä biomassasta riippuivat selvästi puun pituudesta siten, että pitemmissä puissa neulasten ja oksien osuus oli pienempi ja rungon, erityisesti sydänpuun osuus suurempi kuin lyhyissä puissa (kuva 18). Biomassojen osuuksien ja puun pituuden välinen riippuvuus oli samanlainen sekä MT:n että CT:n kasvupaikoilla, vaikka puiden kasvunopeudet olivat hyvin erilaiset. Metsiköiden sisällä biomassaosuuksien riippuvuus puun pituudesta oli kuitenkin päinvastainen. Pitkillä valtapuilla oli suhteessa enemmän neulasia ja oksia ja vähemmän runkoa ja rungon sydänpuuta kuin lyhyillä vallituilla puilla (kuva 18).

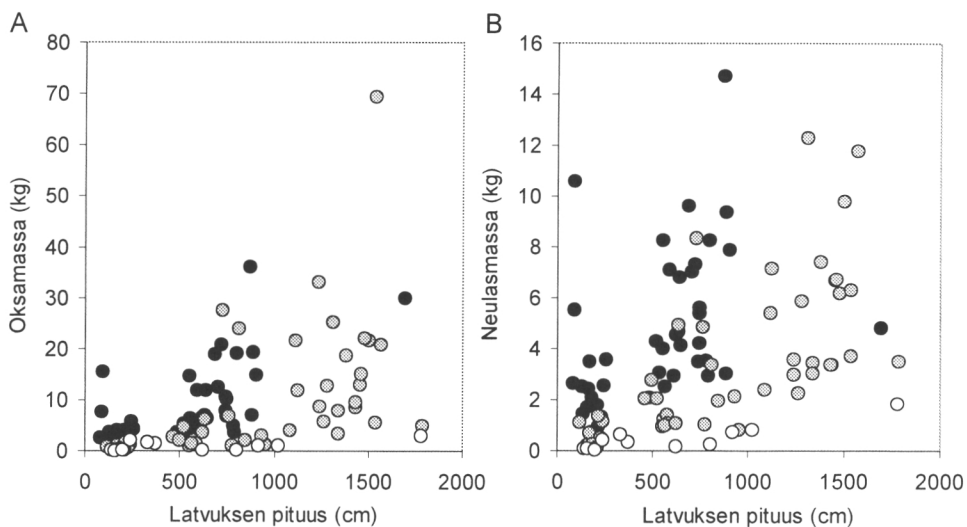
Edellä kuvatuilla rakenteellisilla säännönmukaisuuksilla on suuri merkitys puun kasvun ja tuotoksen kannalta. Neulaset ovat hiilen nettotuottajia, kun taas puun muut osat kuluttavat hiiltä ylläpito- ja kasvuhengityksessä. Koska kasvuhengitys on suoraan verrannollinen biomassaksi muunnetun hiilen massaan (Penning de Vries 1974), puun hiilitaseen kannalta keskeistä on tuotetun biomassan suhde ylläpito- ja kasvuhengitykseen. Kuvassa 19 on esitetty elävän maanpäällisen biomassan (neulaset + oksien ja rungon mantopuu) suhde neulasmassaan pituuden ja solakkuuden funktiona.



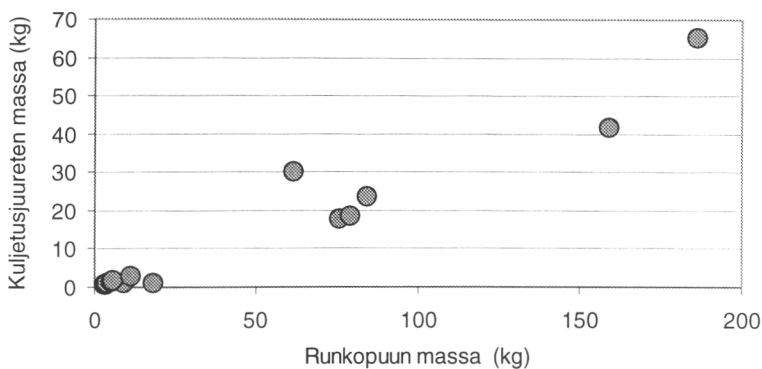
Kuva 13. Neulasmassan riippuvuus latvusrajalta mitatun mantopuun pinta-alasta.



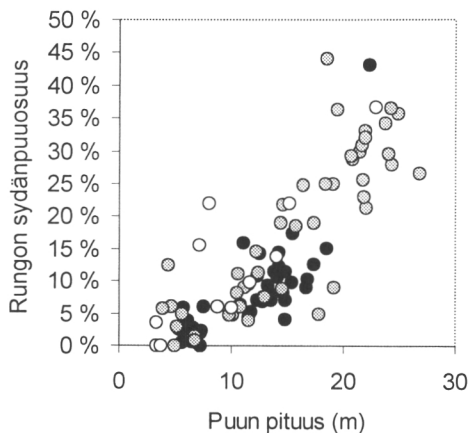
Kuva 14. Puun kokonaisbiomassan (A), sekä maanpäällisen (B), maanalaisen (C) ja runkobiomassan (D) riippuvuus puun pituudesta ja kilpailuasemasta. Kilpailuasema on kuvattu solakkuudella (○●●● solakimmasta tyvekkäimpään).



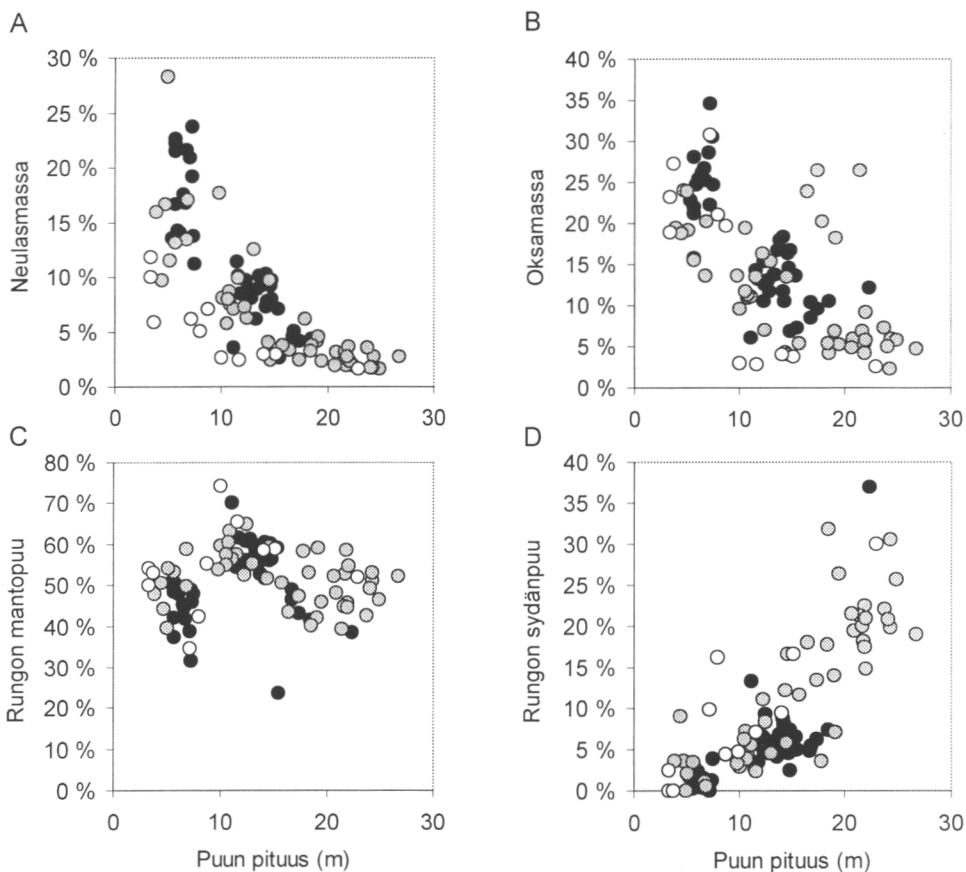
Kuva 15. Oksa- ja neulasbiomassan riippuvuus latvuksen pituudesta ja puun kilpailu-
asemasta (○●● solakimmasta tyvekkäimpään).



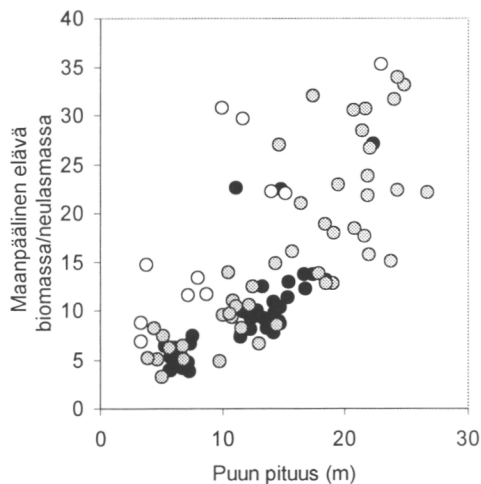
Kuva 16. Kuljetusjuurten massan riippuvuus rungon massasta.



Kuva 17. Sydänpuun osuus rungon
massasta puun pituuden ja kilpailu-
aseman funktiona (○●● solakim-
masta tyvekkäimpään).



Kuva 18. Neulasten (A), oksien (B), mantopuun (C) ja sydänpuun (D) suhteelliset osuudet maanpäällisestä biomassasta puun pituuden ja solakkuuden funktiona (○ ● solakimmasta tyvekkämpään).



Kuva 19. Maanpäällisen elävän biomassan suhde neulasmassaan puun pituuden funktiona (○ ● solakimmasta tyvekkämpään).

4.2.2 Neulasten tuottavuus ja kasvun jakaantuminen

Puun rakenne riippuu sen iästä ja suhteellisesta koosta metsikössä. Vanhoilla ja solakoilla puilla runkokuun osuus puun kokonaisbiomassasta on suuri, kun taas pitkälätkuissilla puilla runkokuun suhteellinen osuus on pieni (liitteet 2 ja 3, kuva 18). Puun mittausajankohdan ominaisuuksiin perustuva tarkastelu ei anna todellista kuvaa puun eri osien kasvusta. Puun eri osiin allokoitu hiili on arvioitavissa osien kasvun ja kuolleisuuden perusteella. Runkokuun kasvua on tutkittu runsaammin kuin puun muiden osien kasvua ja kuolleisuutta. Tässä tutkimuksessa neulasten, oksien ja rungon biomassan kasvua on selvitetty kahdelta edeltävältä kasvukaudelta.

Rungon tilavuuskasvu tallentuu runkoon puun koko eliniän ajalta. Oksien paksuus ja pituus kuvaavat niiden tähänastista kasvua. Oksien kuolleisuus ja karsiutuminen on nopeaa metsikön sulkeutuessa, minkä vuoksi pitkälle takautuvat tulkinat eivät ole mahdollisia. Neulasten kasvun tarkastelu voidaan ulottaa vain muuttaman vuoden päähän puussa olevien neulasvuosikertojen perusteella.

Puun ikä ja koko vaikuttivat kasvun jakaantumiseen puun eri osiin (taulukko 15). Oksien osuus puun kokonaiskasvusta väheni puun pituuden lisääntyessä. Vanhoissa puissa oksien kuoleminen on vähäistä ja siten oksien uusiutumiseen sijoitetaan suhteessa vähemmän hiiltä. Neulasten uusimiseen sijoitettavan kasvuosuuden lisääntyminen puiden kasvaessa selittyy neulasten suurella kiertonopeudella. Vanhoilla ja pitkillä puilla on yleensä myös suuri neulasmassa, jolloin keskimäärin 3–4 vuoden kiertonopeudella uudistuviin neulasiin on sijoitettava suurempi osuus kasvusta puun elinvoimaisuuden ylläpitämiseksi.

Rungon suhteellisen kasvun lisääntyminen puun pituuden lisääntyessä tukee ns. putkimalliteoriaa (Shinozaki ym. 1964). Teorian mukaan vettä ja ravinteita kuljettavan mantopuun pinta-ala rungon eri korkeuksilla on suoraan verrannollinen kohdan yläpuolella olevan neulaston massaan. Tästä seuraa, että puun pituuden kasvaessa mantopuun kasvuun sijoitettava osuus kokonaiskasvusta lisääntyy, koska uuden mantopuun määrä riippuu uusien neulasten korkeudesta maanpinnasta.

Neulasten yhteyttämisenopeus, jota mitataan ilmasta sidotun hiilen määränä, riippuu valosta, ilman kosteudesta ja lämpötilasta (esim. Berninger ym. 1996). Vuodessa tuotettu biomassa kuvaa neulasten nettotehokkuutta. Varsinainen yhteyttämistehokkuus on suurempi, koska osa yhteytetyistä hiilestä kuluu puun elintointojen ylläpitoon. Neulasten nettoyhteyttämistehokkuus määritellään puun biomassan kasvun ja neulasmassan suhteena. Seuraavassa tarkastellaan neulasten tehokkuutta neulasten, oksien ja rungon kasvujen suhteen.

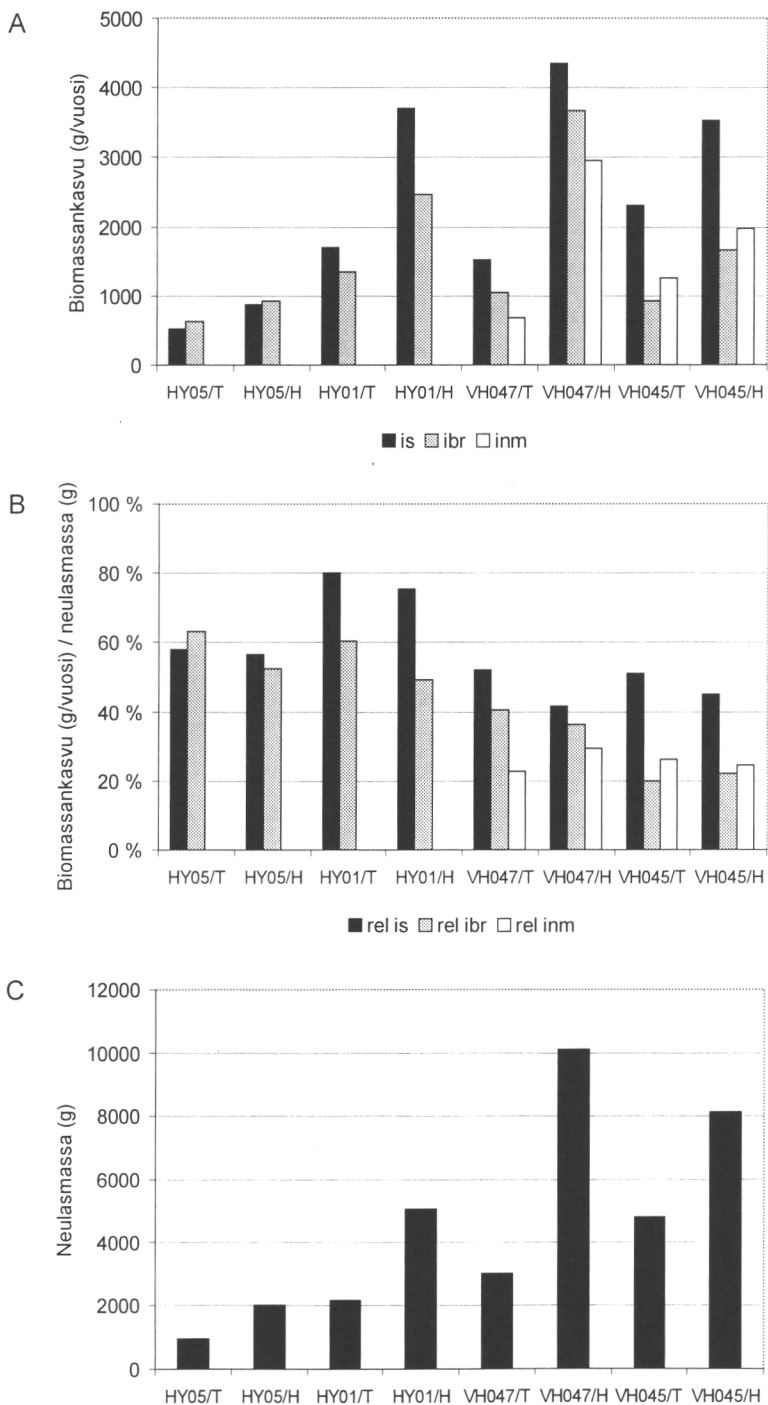
Neulasten nettoyhteyttämistehokkuus alenee puun iän ja koon lisääntyessä (Gower ym. 1996, Ryan ym. 1997), (taulukko 15). Viimeaikaisten tutkimusten mukaan ylläpitohengityksen suhteellinen lisääntyminen ei kuitenkaan riitä selittämään vanhojen puiden kasvun hidastumista (Lavigne ja Ryan 1997, Ryan ym. 1997). On arveltu, että vanhoissa puissa myös mantopuun heikentyvä vedenjohtavuus vaikeuttaa neulasten vedensaintia ja vähentää yhteyttämistä ilmarakojen sulkeutumisen takia (Hubbard ym. 1999).

Neulasten yhteyttämistehokkuutta selittivät myös valoisuutta kuvaavat tunnuksset (latvussuhde ja puiden neulastiheys). Pitkät ja harvat latvukset yhteyttävät tehokkaammin kuin lyhyet ja tiheet latvukset (taulukko 15). Tulokset viittaavat siihen, että harvassa kasvavien puiden (VH047/5) heikko yhteyttämistehokkuus johtuu tuuhean latvuksen itsevarjostuksesta. Kasvutilan lisääntymisen aiheuttama neulasten yhteyttämistehokkuuden nousu, samoin kuin yhteyttämistehokkuuden lasku metsiköiden varttuessa, ilmenee myös metsiköittäin lasketuista keskiarvoista (kuva 20).

Taulukko 15. Kasvun jakaantumista ja neulasten tuottavuutta parhaiten ($p < 0,05$) kuvaavat tunnuksset biomassaa-aineistossa.

Y	X	Korrelaatio (r)	p	n
γ_{br}	ikä	-0,77	0,000	31
	h	-0,64	0,000	31
	ih	0,62	0,000	31
γ_n	ikä	0,42	0,019	31
	ih	-0,62	0,000	31
γ_s	ikä	0,62	0,000	31
	h	0,53	0,002	31
	ih	-0,48	0,006	31
nm_{eff1}	ikä	-0,68	0,000	69
	clrel	0,33	0,005	69
	f_a	-0,66	0,000	36
	f_v	-0,47	0,016	36
	h	-0,55	0,000	69
	h_{cr}	-0,360	0,002	69
nm_{eff2}	ikä	-0,39	0,031	31
	f_a	-0,60	0,001	26
	h/d	0,39	0,032	31
	ih	0,40	0,025	31

- γ_{br} = Oksien osuus kasvusta (= $ibr / (is + ibr + inm)$)
 γ_n = Neulasten osuus kasvusta (= $inm / (is + ibr + inm)$)
 γ_s = Rungon osuus kasvusta (= $is / (is + ibr + inm)$)
clrel = Latvussuhde (= h_{cr}/h)
 f_a = Latvuksen neulastiheys (= neulasmassa / latvuskartion pinta-ala) [kg/m^2]
 f_v = Latvuksen neulastiheys (= neulasmassa / latvuskartion tilavuus) [kg/m^3]
h = Puun pituus
 h_{cr} = Latvuksen pituus
h/d = Puun solakkuus. Kuvaa puun kilpailuasemaa, indeksin kasvaessa kilpailu kasvaa.
ih = Vuotuinen pituuskasvu
 nm_{eff1} = Neulastehokkuus (= $(ibr + is) /$ neulasmassa)
 nm_{eff2} = Neulastehokkuus (= $(ibr + is + inm) /$ neulasmassa)



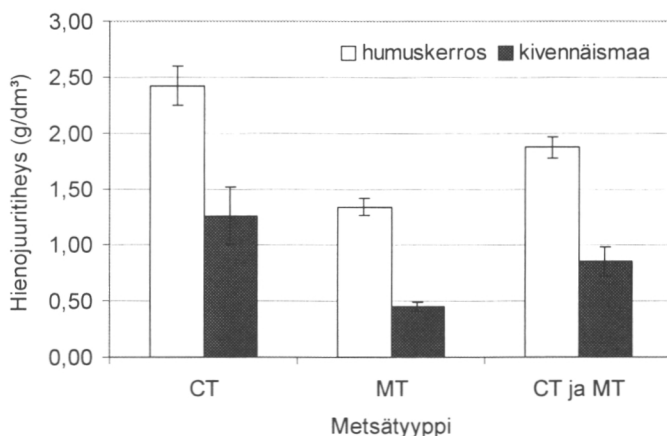
Kuva 20. Rungon (*is*), oksien (*ibr*) ja neulasten (*inm*) absoluuttinen kasvu (A), suhteellinen kasvu (B) sekä neulasmassa (C) kokeittain iän ja koalojen kasvustiheyden (H = harva, T = tiheä) mukaan järjestettynä.

4.2.3 Hienojuurten ja neulasten massa

Hienojuurilla on suuri merkitys puiden ravinteidenotossa ja puun yhteyttämistuotteiden kuluttajina. Hienojuurten biomassa on vain muutamia prosentteja puun kokonaisbiomassasta, mutta niiden ylläpitoon arvioidaan kuluvan jopa yli puolet puun yhteyttämistuotannosta (Ågren ym. 1980, Grier ym. 1981). Suuret ylläpito-kustannukset selittyvät hienojuurten nopealla uusiutumisella ja vilkkailla elintoiminnoilla.

Hienojuurten tutkimista vaikeuttavat niiden sijainti ja kasvutapa. Hienojuurten kasvu ja massa riippuvat voimakkaasti kasvukauden aikana sääoloista (Persson 1978, 1980, Singh ym. 1984). Lisäksi hienojuurten massa vaihtelee metsikön sisällä maaperäominaisuuksien mukaan (Lyr ja Hoffmann 1967, Santantonio ja Hermann 1985, Makkonen ja Helmisaari 1998). Hienojuuritiheys metsämaassa (hienojuurten biomassa/maaperän tilavuusyksikkö) on suurempi runsasravinteisissa kuin vähäravinteisissä kohdissa. Hienojuurten jakauma maassa kuvaa myös ravinteisuuden jakautumista eri maakerroksiin. Hienojuuritiheys oli humuskerroksessa suurempi kuin kivennäismaassa (kuva 21).

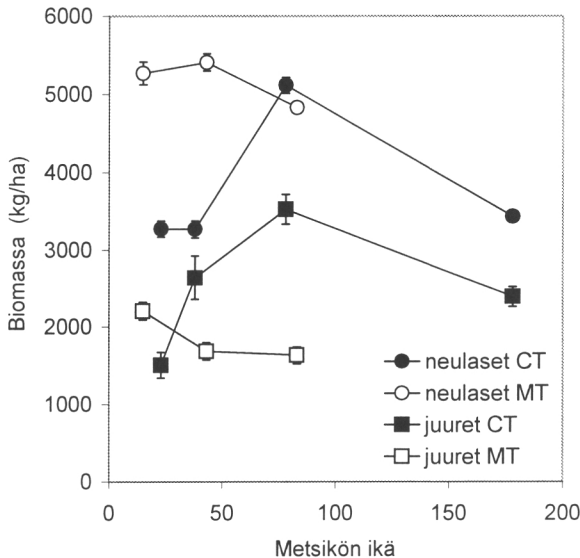
Hienojuuritiheys sekä humuksessa että kivennäismaassa oli kanervatyypillä (CT) suurempi kuin mustikkatyypillä (MT). Tulosten todettiin olevan herkkiä hienojuurten kokoluokitukselle. Mikäli hienojuuriksi tulkittiin kaikki alle 5 millimetrin paksuiset elävät männyn juuret, metsätyyppien välillä ei ollut merkitseviä eroja. Jos hienojuuriksi tulkittiin vain alle 2 millimetrin paksuiset juuret, metsätyyppien välillä oli merkitseviä eroja. Ravinteidenoton kannalta tärkeimpiä ovat ohuimmat juuret.



Kuva 21. Hienojuurten keskimääräinen tiheys humus- ja kivennäismaakerroksessa metsätyypeittäin sekä yhdistetyssä aineistossa. Luokittainen hajonta kuvattu keskivirheellä.

Kasvun ja yhteyttämistuotteiden jakautumisen kannalta keskeistä ei ole vain hienojuurten massa eri metsiköissä, vaan sen suhde muhin metsikkötunnuksiin. Toiminnallisen tasapainon teorian (Davidson 1969, Santantonio 1989) mukaan hienojuurten massa on verrannollinen neulasten massaan, ja hienojuuria on suhteessa sitä enemmän, mitä karumpi puiden kasvualusta on. Tämän aineiston perusteella toiminnallisen tasapainon teoria toimii hyvin metsikkötasolla: hienojuurten massa oli selvästi yhteydessä metsikön neulasmassaan, ja niiden osuus oli CT:llä lähes kaksinkertainen MT:hen verrattuna (kuva 22). Sen sijaan tavanomaiset metsikkötason tunnukset (metsikön ikä, valtapituus, pohjapinta-ala) eivät kuvanneet hienojuurten massan vaihtelua. Kanervatyypillä hienojuurten massa neulasten massaan verrattuna tosin hieman lisääntyi iän mukana ($r = 0,18$, $p = 0,023$), mutta tämä saattoi johtua myös yhdestä poikkeuksellisesta koelasta (kuva 22). Hienojuurten osuuden lisääntyminen voi liittyä metsikön kasvaessa vähenevään ravinteiden saatavuuteen (Grier ym. 1981, Ingestad ym. 1981, Sprugel 1984).

Hienojuurten ja neulasten nykyisen massan välillä oleva yhteys ei kerro suoraan neulasten ja juurten kasvuosuuksista, vaan sitä varten olisi tunnettava lisäksi kummankin uusiutumisenopeus. Neulasto uusiutuu 3–4 vuoden välein. Hienojuurten on arvioitu uusiutuvan ainakin kerran vuodessa (Eissenstat ja Yanai 1997, Mäkelä ja Vanninen 2000), mutta niiden kuolemisen dynamiikkaa eri kasvuoloissa ei tunneta kovin hyvin. Tulokset viittaavat kuitenkin siihen, että karulla kasvupaikalla juuriston kasvuun sijoitetaan suurempi osa yhteyttämistuotteista kuin rehevämällä kasvupaikalla.



Kuva 22. Neulasiston ja hienojuurten biomassat MT- ja CT-tyypin metsiköissä.

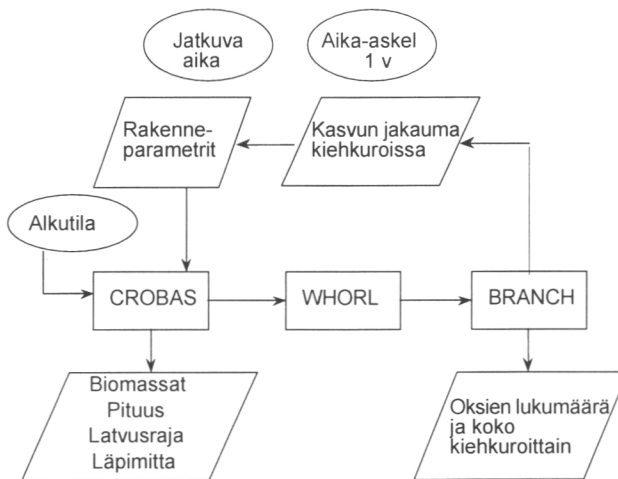
5 Kasvumallit

Hankkeessa on kehitetty ja käytetty sekä elintoimintoihin perustuvia (luku 5.1) että empiirisiä kasvumalleja (luku 5.2). Empiirinen malli on raportoitu tarkemmin toisaalla (Siitonen 1995, Hynynen ym. 2000), joten se kuvataan tässä vain lyhyesti.

5.1 Elintoimintoihin perustuva kasvumalli PipeQual

5.1.1 Mallin perusteet: hiilitase ja toiminnallinen tasapaino

Hankkeessa kehitetty ja käytetty PipeQual-malli on puun elintoimintoihin perustuva kasvumalli, jossa metsikön kehitys lasketaan puittain siten, että kukin tarkasteltava puu edustaa kokoluokkansa keskipuuta. Laskennan perustana oleva yksittäisen puun malli on rakenteeltaan hierarkkinen (kuva 23). Ylimmän tason muodostaa koko puun malli (CROBAS), jossa puun tilaa kuvataan sen biomassoilla, pituudella, läpimitalla ja muilla puutason tunnuksilla. Kasvun laskenta tapahtuu puutasolla. Puutason malli käyttää rakenteellisia vakioita, jotka lasketaan kiehkuroittain (WHORL). Kiehkurataso puolestaan saa puutasolta kokonaiskasvun, joka jaetaan kiehkuroiden kesken puun koon ja rakenteen perusteella. Kiehkuratason malli päivittää vuosittain jokaisen kiehkuran oksamäärän, neulasmassan, rungon läpimitan kiehkuran alapuolella, kiehkuranoksien yhteenlasketun läpimitan, puun pituuskasvun ja muita kiehkurakohtaisia tunnuksia. Kiehkuratasolle asti malli on deterministinen ja perustuu yksinomaan elintoimintoihin. Alimmalla hierarkiatasolla (BRANCH) kiehkuran oksien kokonaiskasvu jaetaan yksittäisten oksien kesken, ja oksille ennustetaan erilaisia ominaisuuksia kuten oksakulma ja oksan suunta. Oksatason laskenta perustuu tilastollisiin malleihin.



Kuva 23. PipeQual-mallin rakenne.

PipeQual-mallissa puiden ja metsikön kasvu johdetaan fotosynteesissä tuotetun hiilen määrästä. Vuotuiseen kasvuun käytetään se hiilimäärä, joka fotosynteesistä jää jäljelle kun kasvu- ja ylläpitohengitys ovat kuluttaneet osansa. Koska kasvua mitataan hiiliyksiköissä, myös puun tila esitetään eri osien hiilivarastoina. Hiilen osuus kuiva-aineesta on likimain vakio, n. 48 %, joten hiilivarastoista päästään suoraan puun biomassan määrään. Kun biomassoihin vuosittain lisätään niiden kasvu ja vähennetään karikesato, saadaan ennuste seuraavan vuoden biomassoille. Kasvu ja kehitys johdetaan mallissa siis puun *hiilitaseesta*.

Kasvua ennustettaessa ei riitä, että tunnetaan puun vuotuinen kokonaistuotos, vaan on tiedettävä myös, miten tämä jakautuu puun osien kasvuksi. Kasvun jakautuminen muovaa puun rakennetta ja vaikuttaa tulevaan kasvuun. Tulevan kasvun ennustamiseksi on tiedettävä, miten kasvu jakautuu tuottavien sekä tukevien ja kuluttavien rakenteiden välille. Tuottavia rakenteita ovat neulaset ja hienoitujuuret, kuluttavia runko, oksat ja paksut juuret. Syntyvä rakenne vaikuttaa myös puun asemaan muihin puihin nähden, esimerkiksi siihen pysyykö puun latvus tulevina vuosina hyvässä valoasemassa. Puun rakenteen tunteminen on välttämätöntä myös mallin sovellusten kannalta; metsätaloudessa ollaan kiinnostuneita runkopuun määrästä ja laadusta.

Kasvun jakautuminen johdetaan PipeQual-mallissa oletuksesta, että puut ovat evoluutiossa kehittyneet hyödyntämään käytettävissä olevia resursseja mahdollisimman tehokkaasti. Sen takia kasvussa ei tehdä hukkasijoituksia, vaan eri osia kasvatetaan juuri niin paljon kuin on tarpeen. Täten esimerkiksi hienoitujuuria ei kasvateta enempää kuin sen verran, että niiden sitomat ravinteet juuri riittävät kasvuun, joka on mahdollista neulaston yhteyttämän hiilen perusteella. Tästä seuraa, että tietyllä kasvupaikkatyypillä neulaston ja hienoitujuuriston suhteet pysyvät vakaina (vrt. kuva 22). Tällaisia aineenvaihdunnan tehokkuudesta johtuvia rakenteellisia säännönmukaisuuksia kutsutaan *toiminnalliseksi tasapainoksi*. Niitä käytetään mallissa hyödyksi laskettaessa kasvun jakautumista eri rakenteiden välille.

5.1.2 Hiilitaseen laskenta

Hiilitase lasketaan mallissa vuosittain. Arviot vuotuisista prosessien nopeuksista perustuvat muiden tutkimusten tuloksiin, joissa mittauksia on tehty kasvukauden kuluessa versoista ja puun osista. Tässä mallissa vuodet on oletettu keskenään samankaltaisiksi keskiarvovuosiksi, joten vuodesta toiseen vaihtelevia ympäristötekijöitä, esimerkiksi lämpötilaa ja sademäärää, ei ole määritetty joka vuodelle erikseen. Ympäristötekijöiden vaikutukset sisältyvät mallissa käytettyihin aineenvaihduntanopeuksia kuvaaviin parametreihin, esimerkiksi fotosynteesituotokseen neulasyksikköä kohti täydessä valossa (Korpilahti 1988), tai mantopuun hengitysnopeuteen massayksikköä kohti (Ryan 1990).

Fotosynteesi lasketaan mallissa puun neulasmassan, valoaseman ja latvuksen pituuden perusteella (Mäkelä 1997). Laskennassa otetaan huomioon sekä muiden puiden varjostus että puun itsevarjostus. Ensin lasketaan koko metsikön fotosynteesi, ja se jaetaan puille niiden neulasmassan ja suhteellisen valoaseman perusteella.

Itsevarjostus on sitä suurempi, mitä tiheämmässä neulaset ovat latvustossa (Oker-Blom ym. 1989, Mäkelä 1990). Suuremmilla puilla on tavallisesti tiheämpi neulasto kuin pienemmillä, samoin hyvässä valoasemassa neulasto on tiheämpi kuin varjossa (Mäkelä ja Vanninen 1998). Mittauksissa on havaittu, että latvuksen pituuden lisääntyminen vähentää jonkin verran neulaston fotosynteesitehokkuutta painoyksikköä kohti (kts. luku 4, Albrektson 1980), koska neulaston vedensaanti vaikeutuu latvuksen ja oksaston kasvaessa (Yoder ym. 1994, Hubbard ym. 1999).

Hengitys jaetaan kasvu- ja ylläpitohengitykseen. Kasvuhengitys on suoraan verrannollinen kokonaiskasvuun: yhteytetyn hiilen muuttuessa puun rakenteeksi menetetään jokaista sidottua hiiligrammaa kohti n. 0,15 grammaa hiiltä käytettynä energiana. Ylläpitohengitys taas on suhteessa hengittävän, elävän aineen massaan. Hengittävää solukkoa puissa on neulasissa, hienojuurissa ja oksien, juurten ja rungon mantopuussa (Ryan 1990, Sprugel 1990). Neulasten ja hienojuurten hengitys massa-yksikköä kohti on kertaluokkaa suurempaa kuin mantopuun (Ryan ja Waring 1992).

Karikkeen syntyminen neulasissa ja hienojuurissa oletetaan vakio-osuudeksi vastaavista biomassoista, ja oksakarikkeen määrä riippuu karsiutuvien oksien määrästä ja koosta. Tämän lisäksi mallissa lasketaan *sydänpuun muodostuminen* oksissa ja rungossa. Sitä kuvataan tarkemmin edempänä.

5.1.3 Rakenteen säännönmukaisuudet

Kaikkein keskeisin rakenteellinen säännönmukaisuus PipeQual-mallissa on ns. *putkimalli* (Shinozaki ym. 1964), jonka mukaan rungon mantopuun pohjapinta-ala on verrannollinen mittauskohdan yläpuolella olevaan neulasmassaan. Vastaavasti oksan mantopuun ala on verrannollinen oksan neulasmassaan, ja juurten yhteenlaskettu mantopuun ala on verrannollinen rungon mantopuun alaan (Kaipiainen ja Hari 1985). Tästä seuraa, että mantopuun ala latvusrajalla on verrannollinen puun neulasmassaan (kuva 13) ja samalla puun elävien oksien ja juurten mantopuun alaan. Putkimallia on perusteltu yhtäältä puun vedenkuljetusrakenteen nojalla – vettä kuljettavan mantopuun ala on verrannollinen vettä haihduttavaan neulasmassaan – mutta myös rakenteena joka tuottaa parhaan mahdollisen mekaanisen lujuuden. Mittauksissa on havaittu, että mantopuun ja neulasmassan välinen suhde on todellakin varsin vakaa, joskin jonkin verran vaihtelua havaitaan erityyppisten metsiköiden ja eri latvuserrosten puiden välillä (kuva 13). Mallituksen kannalta putkimalli on kuitenkin osoittautunut niin tehokkaaksi oletukseksi, että pieni vaihtelu havaituissa arvoissa on toissijaista.

Toisena rakenteellisena oletuksena on jo edellä mainittu ns. *toiminnallinen tasapaino*, jonka mukaan hienojuurten ja neulasten suhde on kasvupaikoittain vakio. Tämän hankkeen mittauksissa on osoitettu, että mustikkatyyppin kasvupaikoilla hienojuuria (< 2 mm) on noin 30–40 % neulaston kuivapainosta, kun taas kanervatyyppin kasvupaikoilla massa on kaksinkertainen eli n. 70 % neulasmassasta (kuva 21). Koska hienojuuristo uudistuu nopeasti, n. kerran vuodessa (Eissenstat ja Yanai 1997), tällainen ero merkitsee suurta eroa kasvun jakautumisessa maanpäällisten ja maanalaisten ositteiden välillä.

Kolmanneksi mallissa käytetään oletusta *latvuksen allometriasta*. Allometria tarkoittaa kahden suureen välistä eksponenttimuotoista riippuvuutta. Esimerkiksi rungon läpimitan ja neulasmassan välillä on allometrinen riippuvuus. Kun läpimitta kasvaa, läpimitan ja neulasmassan välinen suhde muuttuu. Mittausten perusteella neulaston massa on verrannollinen lukuun, joka saadaan korottamalla latvuksen vaipan ala potenssiin z , missä $z \approx 1,2$. Tätä havainnollistaa huomio, että jos potenssi olisi tasan 1, neulasto olisi jakautunut tasaisesti latvuksen vaipalle, ja jos taas potenssi olisi 1,5, se vastaisi likimain tilannetta jossa neulasto olisi jakautunut tasaisesti koko latvuksen tilavuuteen. Todellisuudessa neulasto on jakautunut tälle välille, koska latvuksissa on yleensä tyhjä tila lähellä runkoa. Latvuksen allometriaa voidaan perustella myös teoreettisesti. Se tuottaa neulasjakauman, joka on mahdollisimman tehokas puun pitkän ajan kasvun kannalta. Tämä jakauma on kompromissi oksien pituuden ja itsevarjostuksen välillä: lyhyet oksat vähentäisivät tuottamattomaan oksan puuaineeseen kuluva hiiltä, mutta samalla itsevarjostus lisääntyisi ja hiilen tuotos alenisi, kun neulaset pakkautuisivat lähemmäs toisiaan (Mäkelä ja Sievänen 1992). Mallissa on lisäksi otettu huomioon, että hyvässä valo- asemassa samankokoisten latvusten neulasto on yleensä suurempi kuin varjossa kasvavilla puilla (kuva 15).

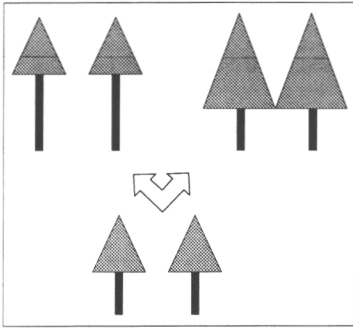
Näiden periaatteellisten rakenteellisten sääntöjen lisäksi mallissa on tehty joitakin luonteeltaan teknisempiä rakenneoletuksia. Näistä tärkeimmät ovat, että latvusten läpimitta oletetaan verrannolliseksi latvusten pituuteen (Mäkelä ja Vanninen 1998) ja kuljetusjuurten keskipituus oletetaan verrannolliseksi rungon pituuteen (Ylitalo 1996).

Edellä kuvatuista rakenteellisista oletuksista voidaan johtaa puun eri osien biomassojen välisiä suhteita. Toiminnallinen tasapaino sitoo hienojuurten massan neulasmassaan, ja putkimallista voidaan laskea rungon, oksien ja kuljetusjuurten mantopuumäärät neulasmassan perusteella, jos lisäksi tunnetaan mantopuuputkien keskipituus näissä ositteissa. Juurten ja oksien osalta oletetaan, että niiden mantopuun massa on verrannollinen oksien ja juurten keskipituuteen. Rungon osalta saadaan latvuksen pituus lasketuksi allometriasäännön perusteella, koska latvuksen läpimitta oletettiin verrannolliseksi latvuksen pituuteen. Latvuksen sisällä olevan mantopuun tilavuus on siten pituus x pohjapinta-ala x muotoluku. Näitä suhteita käytetään kasvun jakautumisen laskennassa. Edellä kuvatut säännöt eivät kerro mitään latvuksen alapuolisen rungonosan pituudesta. Sen määrittäystä tarkastellaan seuraavassa kappaleessa.

5.1.4 *Latvusrajan kehitys ja puiden kuoleminen*

Toisin kuin yllä kuvatut rakenteelliset säännönmukaisuudet, latvusrajan kehitys liittyy olennaisesti puun kilpailuun ympäröivien puiden kanssa. Tämän takia ei voida löytää yksinkertaista toiminnallista tasapainoa, joka riippuisi vain puun oman resurssienjaon tehokkuudesta, vaan on otettava huomioon myös puun kasvuympäristö.

PipeQual-mallissa latvusrajan kehitys liittyy kuitenkin olennaisesti myös puun



Kuva 24. Latvusrajan nousu PipeQual-mallissa. Jos latvusraja nousee voimakkaasti, rungon ja oksien kasvu kuluttaa paljon resursseja, ja neulaston kasvu jää vähäiseksi (kuvassa vasemmalla). Jos taas latvusraja ei nouse, resursseja jää paljon latvuksen kasvuun (kuvassa oikealla). Pituuskasvu on lähes riippumaton latvusrajan kehityksestä.

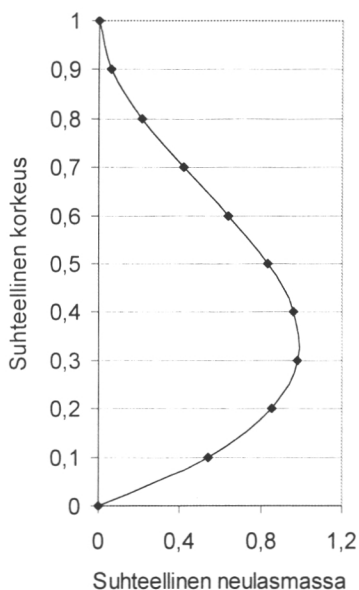
sisäiseen resurssienjakoon. Latvusrajan nousun kuvaus lähtee huomiosta, että latvusrajan nousu kuluttaa resursseja. Kun oksia kuolee latvusrajalla, niitä vastaava mantopuu poistuu vedenkuljetuskäytöstä kuolevan oksan alapuolelta. Uusia neulasia varten kasvatetaan vastaavasti uutta mantopuuta. Mitä korkeammalla latvusraja on, ja mitä ylemmäs uusi kasvu kohdistuu, sitä enemmän mantopuuta on kasvatettava neulasyksikköä kohti. – Vaikka oksia ei kuolisi, mantopuu poistuisi kuitenkin vanhemmiten käytöstä muuttuessaan sydänpuuksi (Björklund 1999).

Koska latvusrajan nousu kuluttaa resursseja, latvuston kasvu on suurimmillaan silloin kun latvusraja ei nouse. Toinen ääripää saavutetaan kun neulasmassan kasvu vain juuri ja juuri vastaa neulasten kuolemista. Tällöin latvusrajan nousu on suurimmillaan (kuva 24). PipeQual-mallissa toteutuva latvusrajan nousu määritetään puun kilpailuaseman perusteella. Kilpailuasemaa mitataan puun latvan ja latvusrajan korkeudelta mitattujen latvuspeittävyyskeskiarvoilla. Näin ollen laskettava mittaluku kuvaa puun keskimäärin kokemaa varjostusta. Jos puu kasvaa varjostuksesta vapaana, latvusraja ei nouse, ja mitä vallitummassa asemassa puu on, sitä suurempi osa resursseista kuluu latvuksen nousuun ylemmäs.

Puiden kuoleminen käynnistyy, jos metsikön latvuspeittävyys on jotain kynnysarvoa suurempi. Silloin kuolleisuus lasketaan empiirisellä yhtälöllä, jossa kussakin kokoluokassa kuolevien puiden osuus määritetään rinnankorkeusläpimitan ja läpimitan kasvun perusteella (Sievänen 1992). Puu kuolee sitä todennäköisemmin, mitä pienempiä ovat sen läpimita ja kasvu. Tämä malli soveltuu vain puille joiden pituus on yli 2 metriä, joten sitä pienemmille puille oletetaan, että kuolemis-todennäköisyys on verrannollinen puiden lukumäärään hehtaarilla.

5.1.5 Kiehkura- ja oksatason dynamiikka sekä rungon rakenne

Kiehkuratason dynamiikan kuvaus perustuu putkimalliin. Neulasten, oksien, rungon, paksujen juurten ja hienojuurten sekä puun pituuden, läpimitan ja latvuksen pituuden vuotuinen kasvu lasketaan puutason mallissa. Kasvu jaetaan kiehkuroitten välille rakenneoletusten perusteella. Oletetaan, että neulasto on jakautunut puun latvan ja latvuksen alarajan välille β -jakauman mukaisesti (Hari ym. 1982) (kuva 25). Vertaamalla edellisen vuoden neulastoa ja nykyistä neulastoa voidaan laskea, miten paljon neulasmassa on lisääntynyt tai vähentynyt kussakin kiehkurassa.



Kuva 25. Neulasten vertikaalijakauma kuvataan β -jakauman avulla.

Nykyisestä neulasmassasta saadaan putkimallin avulla kiehkuran elävän mantopuun pinta-ala. Jos neulasmassa on lisääntynyt edellisestä vuodesta, niin mantopuun oletetaan kasvaneen vastaavasti. Jos taas neulasmassa on vähentynyt edellisestä vuodesta, vastaavan määrän mantopuuta oletetaan poistuneen käytöstä. Kuten edellä jo kuvattiin, vastaavat mantopuulustot poistuvat käytöstä tyvelle asti. Syntyviä neulasia varten kasvatetaan vastaavasti uutta mantopuuta tyveltä latvuksen yläosiin. Näin kuvataan kiehkuratasolla se, että latvuksen nouseminen kuluttaa resursseja.

Sydänpuuta oletetaan muodostuvan puuaineen vanhenemisen seurauksena. Kun lusto on riittävän vanha, se poistuu käytöstä, vaikka oksia ei kuolisikaan.

Näin saadaan joka vuosi määritetyksi kiehkuroittain neulasten, mantopuun ja sydänpuun massa. Samalla tulee päivitettyksi runkomuoto ja rungossa olevan sydänpuun ja mantopuun muoto. Nämä ovat parametreja joita tarvitaan puutasolla uuden kasvun laskennassa.

Putkimalli tai muut rakenteelliset suhteet eivät selitä kiehkuroiden kokonaiskasvun jakautumista eri oksien välille. Jos haluttaisiin selittää oksien kasvua kausaalisesti, olisi käytettävä kolmiulotteista mallia, jossa jokaisen oksan valoilmasto ja ympäristö olisi kuvattu. Tämä olisi laskennallisesti raskasta, ja on epäselvää, olisiko saatavissa laadun kehityksen kannalta olennaista lisäinformaatiota tilastolliseen tarkasteluun verrattuna.

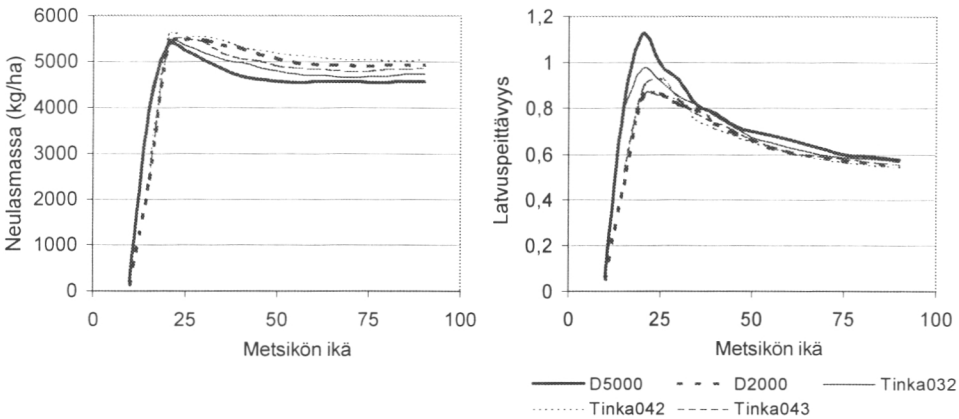
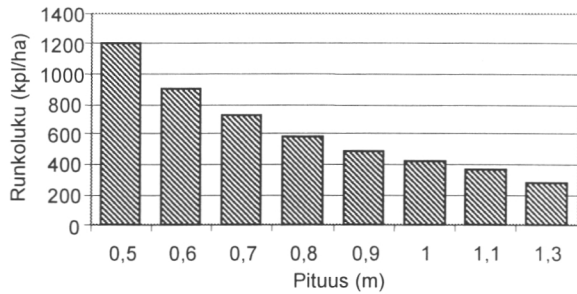
PipeQual-mallissa oksatason kuvaus perustuu tilastollisiin malleihin. Kiehkuran neulasten ja oksien yhteenlaskettu kuivapaino ja koko kiehkuran mantopuun poikki-pinta-ala saadaan kiehkuratasolta, mutta näiden jakautuminen oksien kesken sekä oksien ominaisuudet, esimerkiksi oksakulma ja suunta, ennustetaan tilastollisesti. Tilastollisia malleja käytetään ennustamaan uuteen kiehkuraan syntyvää oksamäärää, syntyvien oksien oksakulmaa ja suuntakulmaa, uusien oksien koko-

jakaumaa, oksan satunnaista kuolemista elävän latvuksen sisällä ja kuolleiden oksien karsiutumista. Malleina käytetään tässä tutkimuksessa johdettuja riippuvuuksia, joita on kuvattu luvussa 4.1. Malleja kehitettäessä kiinnitettiin huomiota siihen, että selittäjät olisivat tunnuksia, jotka voidaan ennustaa luotettavasti puutason kasvumallissa.

5.1.6 Mallin ominaisuuksia

Ennen mallin soveltamista tämän tutkimuksen laatuennusteisiin sen tuottamia tuloksia verrattiin sekä tässä hankkeessa tehtyihin että aiempiin mittauksiin. Mallin tuloksia tarkasteltiin metsikkötasolla, puutasolla ja kiehkuratasolla luontaisesti syntyneessä harventamattomassa metsikössä. Simuloinneissa alkutilana käytettiin 10-vuotiaita, juuri rinnankorkeuden saavuttaneita taimikoita, joiden alkupuuston pituusjakauma oli eksponentiaalinen (kuva 26) ja runkoluku joko 5000 tai 2000 (D5000 ja D2000), sekä kolmea Metlan Taimikon INventoinnin KoeAlat -tutkimuksessa (TINKA) mitattua 15-vuotiasta luontaisesti syntynyttä metsikköä. TINKA-metsiköt luotiin olettamalla, että mitatun koealan puusto (8–10 puuta) edusti koko metsikköä.

Kuva 26. Alkutilan (D5000) pituusjakauma simuloituissa luontaisesti syntyneissä männiköissä (ikä 10 vuotta).

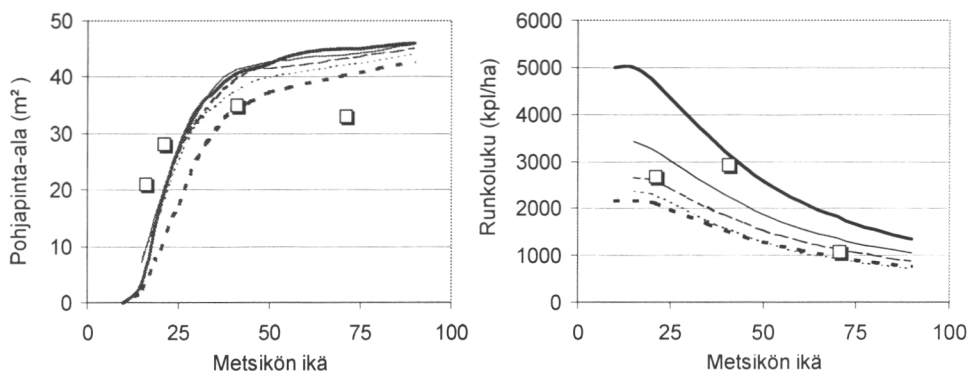


Kuva 27. Neulasmassan ja latvuspeittävyys kehitys simuloituissa käsittelemättömissä männiköissä. Alkupuustona käytettiin kolmea TINKA-koealaa sekä kahta eri tiheysistä teoreettista taimikkoa (5000, 2000 kpl/ha).

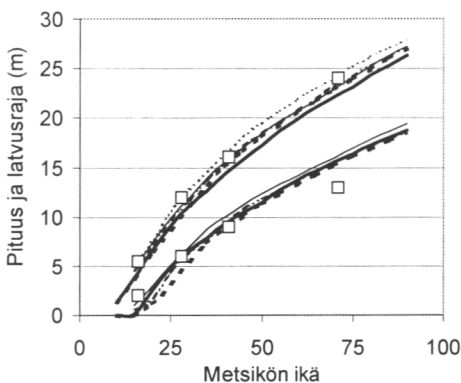
5.1.6.1 Metsikön kokonaistuotos

Nuorten metsiköiden kasvu on nopeaa latvuston sulkeutumiseen saakka, jonka jälkeen latvusraja nousee ja kuolleisuus lisääntyy. Tämän jälkeen neulasmassa pienenee hieman, mutta alkaa jälleen hitaasti kohota (kuva 27). Latvuspeittävyuden kehitys on aluksi samanlainen kuin neulasmassan kehitys, mutta metsikön myöhemmällä iällä latvuspeittävyys laskee vaikka metsikön neulasmassa kohoaa. Tämä johtuu siitä että isompien puiden latvuksissa on enemmän neulasia latvuksen horisontaaliprojektiota kohti kuin pienempien puiden latvuksissa. Mallin ennustamat neulasmassat hehtaaria kohti vastaavat suuruusluokaltaan mittauksissa saatuja tuloksia (Mäkelä ja Vanninen 1998, Mäkelä ym. 2000). Myös neulasmassan nopea lisääntyminen ennen metsikön sulkeutumista vastaa aiempia havaintoja (Albrektson 1980).

Ennustettua metsikön tiheyden, pohjapinta-alan (kuva 28), valtapituuden ja valtapuiden latvusrajan (kuva 29) kehitystä on verrattu tämän tutkimuksen harvennattomiin metsiköihin. Kun otetaan huomioon että 71-vuotiaasta metsikköä on kuitenkin harvennettu ennen kokeen perustamista, mallin ennusteet vastaavat hyvin mittauksia.



Kuva 28. Pohjapinta-alan ja runkoluvun kehitys simuloituissa käsittelemättömissä männiköissä sekä eräissä tutkimuksessa mukana olleissa mustikkatyyppin metsiköissä (neliöt). Merkinnyt kuten kuvassa 27.



Kuva 29. Valtapuiden pituuden ja latvusrajan kehitys simuloituissa käsittelemättömissä männiköissä sekä eräissä tutkimuksessa mukana olleissa mustikkatyyppin metsiköissä (neliöt). Merkinnyt kuten kuvassa 27.

5.1.6.2 *Läpimittajakauman kehitys*

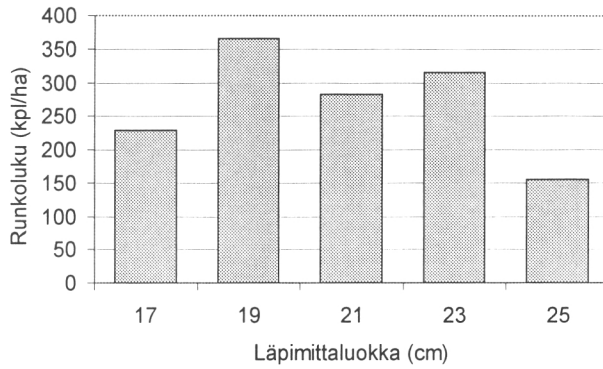
Läpimittajakauman kehitys on seurausta siitä, miten eri kokoluokkien puiden kasvut ja kuolleisuudet suhtautuvat toisiinsa. PipeQual-mallin ennustamia kokoluokkien suhteellisia kasvuja ja kuolleisuuksia ja niiden seurauksena syntyvää läpimittajakaumaa on verrattu Metlan kestokokeeseen luonnontilaisessa männikössä Evolla (Mäkelä ym. 2000). Malli toimi melko hyvin ainakin luonnontilaisen metsikön läpimittajakauman kuvauksessa. Tässä tutkimuksessa käytettyjen tiheiden metsiköiden läpimittajakauma metsikön iällä 100 vuotta on esitetty kuvassa 30.

5.1.6.3 *Runkojen ominaisuudet*

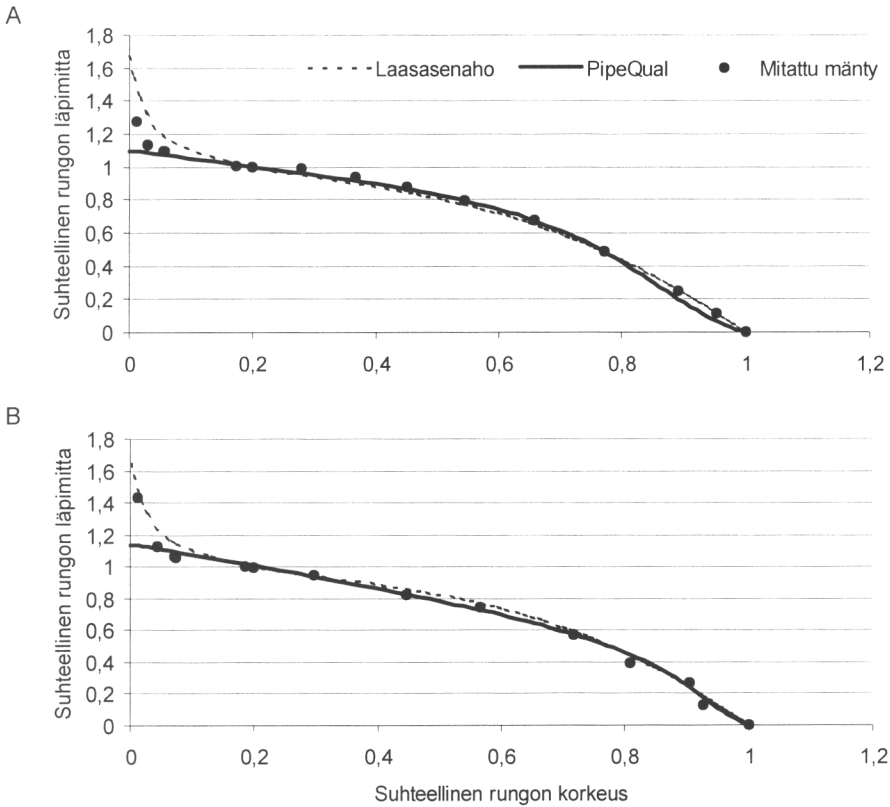
Mallin avulla voidaan tarkastella puiden runkomuotoa ja oksikkuutta. Oksikkuutta kuvataan usein kiehkuran paksuimman oksan korkeusjakauman avulla. Sekä oksikkuus että runkomuoto riippuvat kasvatustiheydestä ja puun asemasta.

Kuvassa 31 nähdään mallin tuottamia runkokäyriä (alkutiheys 5000, ei harvennuksia), joita on verrattu mitattuihin (VH045) ja tilastollisilla runkokäyrillä ennustettuihin runkokäyriin (Laasasenaho 1982). Vertailussa on käytetty 74-vuotiaita mustikkatyyppin mäntyjä. Runkokäyrät on esitetty suhteellisella asteikolla, jotta käyrien muotoa voitaisiin vertailla. Kuvista nähdään, että mallin tuottamat runkokäyrät sopivat hyvin yhteen vastaavien mitattujen runkokäyrien kanssa. Empiirinen runkokäyrä, joka on määritetty puulle, jonka pituus ja rinnankorkeusläpimitta ovat samat kuin mallin ennustaman puun, antaa sekä mallista että mittauksista hieman poikkeavia tuloksia. On huomattava, että mallin ennusteessa ei ole tyvipaksunnosta, kun taas empiirinen runkokäyrä näyttäisi yliarvioivan tätä.

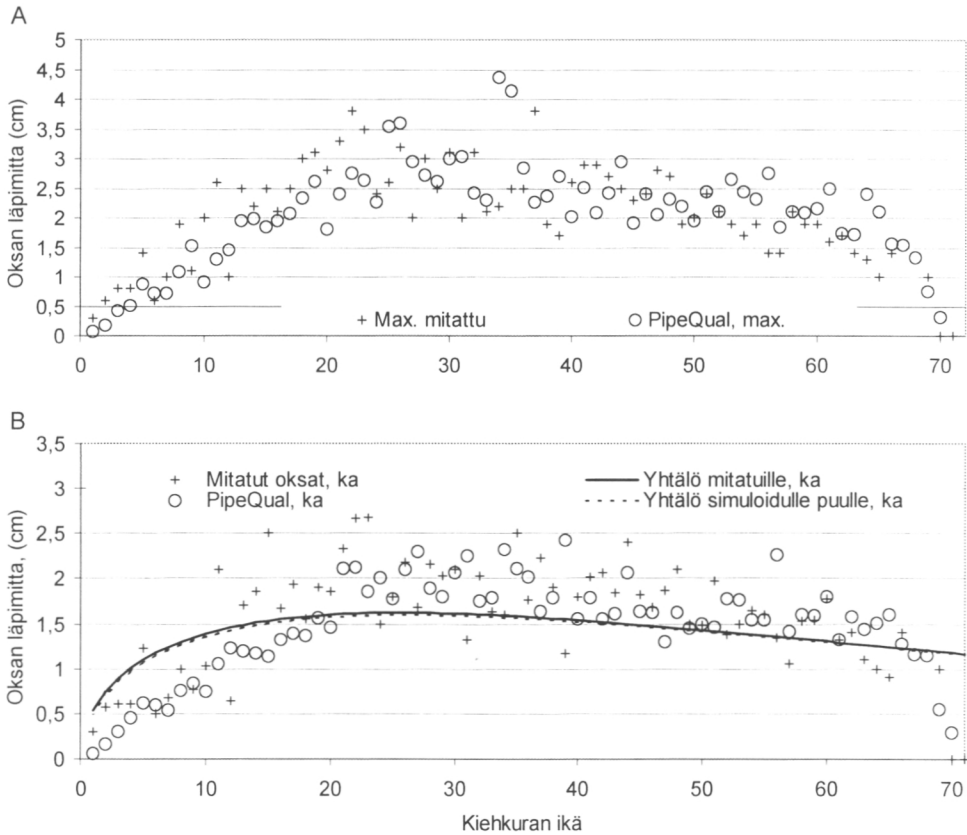
Kuvassa 32 on esitetty mallin ennuste kiehkuran keskimääräisen ja paksuimman oksan jakaumasta tuoreen kankaan vallitsevassa asemassa kasvavilla puilla 70-vuotiaassa metsikössä. Ennustetta on verrattu mitattuihin oksan paksuuksiin kokeella VH045 sekä vastaaviin empiirisen mallin tuottamiin ennusteisiin (malli 5). Malli selitti kokeen VH045 eri puiden oksien paksuuden vaihtelusta 80–90 % puusta riippuen, eikä rungon korkeuden suhteen havaittu systemaattista virhettä. Simulointimallin ennusteet sopivat aineistoon keskimäärin yhtä hyvin kuin empiirisen mallin (malli 5) ennusteet.



Kuva 30. Simuloidun käsittelemättömän metsikön läpimittajakauma metsikön ollessa 100-vuotias (alkutiheys 5000).



Kuva 31. Mallin ennustama runkokäyrä 74-vuotiaissa vallitsevissa (A) ja vallituissa (B) puissa verrattuna eräisiin kokeelta VH045 mitattuihin puihin ja niille laskettuihin empirisiin runkokäyriin (Laasasenaho 1982).



Kuva 32. Mallin ennuste kiehkuran paksuimman (A) ja kiehkuran keskimääräisen oksan (B) vaihtelusta kiehkuran järjestysluvun funktiona verrattuna kokeelta VH045 tehtyihin mittauksiin ja vastaaviin empiirisen mallin (malli 5) tuottamiin ennusteisiin.

5.2 Puiden kasvun ja oksikkuuden ennustaminen empiirisillä malleilla

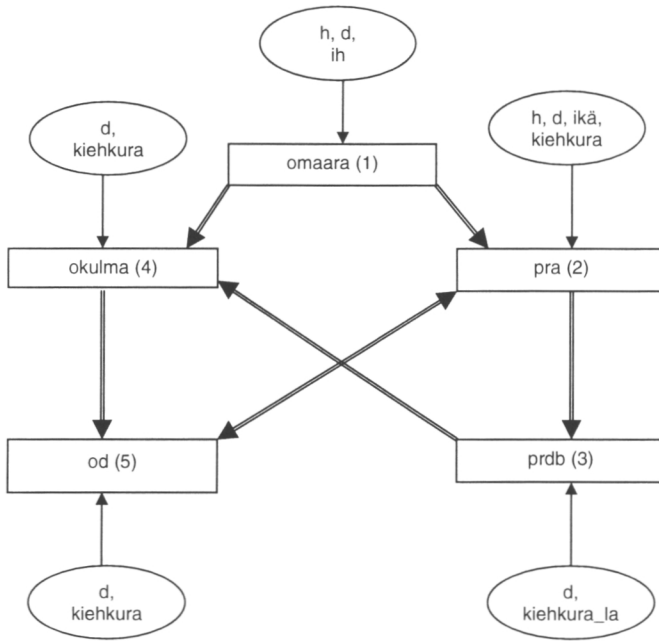
MELA-järjestelmä on Metsäntutkimuslaitoksessa kehitetty metsätalouden suunnittelutehtäviä ratkaiseva ohjelmisto (Siitonen 1995). MELA-järjestelmä jakautuu kolmeen pääosaan (i) metsävaratietojen käsittely simulointia varten, (ii) metsän tulevien käsittely- ja kehitysvaihtoehtojen tuottaminen (simulointi) yksittäisen puun kasvumalleihin perustuvalla metsikkösimulaattorilla ja (iii) tuotanto-ohjelman valinta JLP-optimointiohjelmistolla (Lappi 1992). Järjestelmä on tarkoitettu suuralueiden metsätalouden pitkänajan suunnittelujärjestelmäksi, minkä vuoksi sen käyttö yksittäisen metsikön kasvatusvaihtoehtojen tarkasteluun ei ole tarkoituksenmu-

kaista. Metsäntutkimuslaitoksessa on kehitteillä MELA:n kasvumalleihin perustuva metsikkötason tarkasteluihin soveltuva simulaattori MOTTI, jolla voidaan analysoida ja havainnollistaa metsikön kasvatusvaihtoehtoja ja niiden vaikutuksia puuston kehitykseen ja metsänkasvatuksen kannattavuuteen.

MOTTI-simulaattorissa puuston kehitys kuvataan yksittäisten puiden avulla (kuvauspuut), jotka poimitaan metsikön runkolokusarjasta niin, että kukin kuvauspuu edustaa tiettyä osaa metsikön puustosta. Metsikön kehitystä kuvataan puiden kasvua ja kuolemista ennustavilla malleilla. Puiden tilastolliset kasvumallit ovat metsikön tilajärjestyksestä riippumattomia (ei-spatiaalisia) ja ne ennustavat yksittäisen rungon pohjapinta-alan ja puun pituuden kasvun tulevan viiden vuoden aikana. Malleissa kasvun oletetaan riippuvan kasvupaikan tuotoskyvystä, puun ja sen latvuksen koosta, metsikön tiheydestä ja puun suhteellisesta koosta muihin metsikön puuihin verrattuna. Mallit on laadittu erikseen kivennäismaiden ja turvemaiden männylle, kuuselle ja koivulle. Kasvumalleilla voidaan lisäksi ennustaa harvennuksen ja lannoituksen vaikutus puun kasvuun. Rungon tilavuus ja puutavaralajien osuus lasketaan runkokäyrämallien avulla (Laasasenaho 1982). Mallit on kuvattu yksityiskohtaisesti teoksissa Hynynen ja Ojansuu (1996) ja Hynynen ym. (2000).

Edellä kuvatut oksien syntymistä, oksakulmaa, oksien läpimittaa, laatua ja karsiutumista kuvaavat tilastolliset mallit yhdistettiin simulointijärjestelmän männyn kasvumalleihin. Kasvumallien tuottamaa rungon läpimittaa ja pituutta käytettiin oksikkuusmallien riippumattomien muuttujien arvoina ja ennustettiin oksien ominaisuudet vuosittain kuten kuvassa 33 on esitetty. Latvuksen ylimpään kiehkuraan syntyvien oksien määrä ennustettiin mallilla 1. Kiehkuran keskimääräinen oksakulma ennustettiin mallilla 4 ja edelleen yksittäisten oksien kulmat satunnaisesti oksakulmien hajonnan avulla, sekä oksien läpimitat mallilla 5. Oksien elossaolo ennustettiin mallilla 2 ja oksien karsiutuminen mallilla 3 olettaen, että ohuet oksat karsiutuvat ennen paksuja oksia. Nykyisessä versiossa satunnaista vaihtelua lisättiin vain oksakulmaan, mutta jatkossa tarkastellaan myös oksikkuusmallien virheiden yhteisvaihtelua ja satunnaiskomponentti tullaan liittämään kaikkiin oksikkuusmalleihin.

Laaditut oksikkuusmallit kuvaavat oksien ominaisuuksia tietyllä ajanhetkellä. Yhdistämällä oksikkuusmallit kasvumallien kanssa edellä kuvatulla tavalla, voidaan kuvata sekä metsikön kasvua ja oksien iänmukaista kehitystä nykyhetkestä eteenpäin kiertoajan loppuun että metsänhoitotoimenpiteiden vaikutusta kasvuun ja oksien ominaisuuksiin. Lisäksi laaditulla simulointijärjestelmällä voidaan ennustaa oksien ominaisuudet tietylle metsikölle nykyhetkellä. Nykyisten oksikkuus-tunnusten laskemiseksi puun koon kehitys sen syntyhetkestä nykyhetkeen tulee tuntea. Koska metsikön aiempaa kasvuhistoriaa ei yleensä tunneta, mennyt kehitys ennustetaan puun iän ja nykyisen pituuden avulla laskemalla puun pituuskehitys takautuvasti pituuden kasvumallilla huomioimatta mahdollisia äkillisiä muutoksia (esim. harvennukset) puiden kasvuolosuhteissa. Kehitetty simulointijärjestelmä ennusti oksien ominaisuudet kohtuullisen luotettavasti aineistossa, jota käytettiin oksikkuusmallien laadintaan (Mäkinen ym. 1999).



Kuva 33. Oksikkuusmallien (suorakulmiot) ja MELA:n kasvumallien tuottamien riippumattomien muuttujien (ellipsit) väliset yhteydet.

6 Tulosten sovelluksia

Edellisissä luvuissa on esitetty menetelmiä, joiden avulla voidaan ennustaa metsikön puuston kasvua ja samanaikaisesti puiden oksien ominaisuuksien ja runkokuodon kehitystä eri tavoin käsitellyissä metsiköissä. Tässä luvussa tarkastellaan esimerkinomaisesti em. menetelmien avulla, miten harvennusten voimakkuus ja ajoitus vaikuttavat metsikön oksikkuuslaadun kehitykseen. Tulokset on laskettu sekä empiirisellä että elintoimintoihin perustuvalla mallilla menetelmien erojen ja yhtäläisyyksien havainnollistamiseksi. Lisäksi tutkitaan elintoimintoihin perustuvalla mallilla perustamistiheyden vaikutusta puiden laatukehitykseen, ja verrataan perimältään erilaisten puiden tuotosta ja sahatavaran laatua.

6.1 Laadun kehitys harvennetuissa ja harventamattomissa metsiköissä

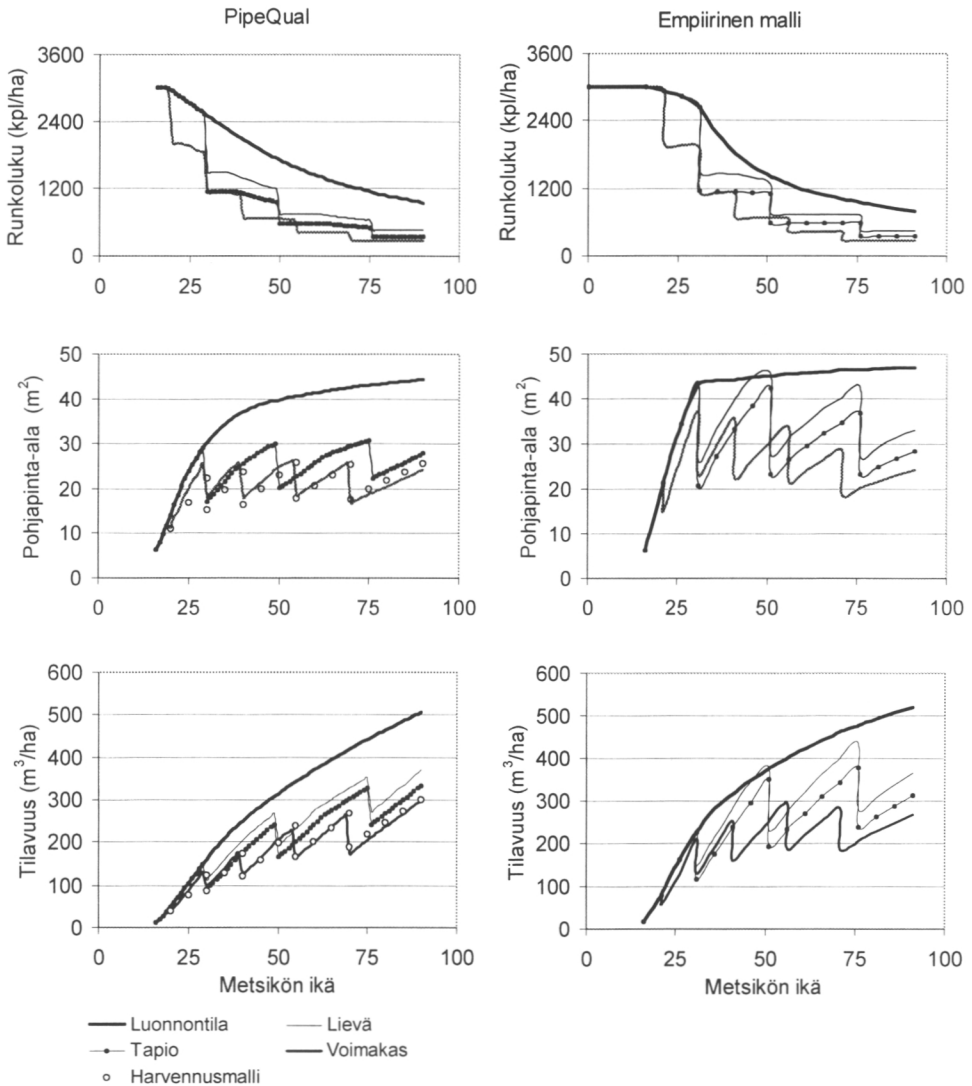
6.1.1 Kasvatettavat metsiköt ja harvennukset

Harvennuksella parannetaan metsikön jäljelle jäävien puiden kasvua. Kasvun kiihtyminen harvennuksen jälkeen perustuu puiden välisen kilpailun vähenemiseen, mikä johtaa latvuksen koon ja yhteyttävän neulasmassan lisääntymiseen. Tässä luvussa esitettävissä esimerkkilaskelmissa verrattiin mallien ennustamien runkojen kasvua ja laatua (i) harventamattomissa, (ii) Tapion ohjeiden mukaan harvennetuissa (Mielikäinen 1994) ja (iii) Vuokilan ja Väliahon (1980) esittämien harvennusmallien mukaisissa voimakkaasti harvennetuissa metsiköissä. Lisäksi sovellettiin (iv) Tapion ohjeen tapaista mutta lievempää harvennusohjelmaa (taulukko 16). PipeQual-mallissa harvennukset toteutettiin alaharvennuksina poistamalla runkoja pienimmistä alkaen. Empiirisessä simulaattorissa käytettiin myös alaharvennusta, mutta puita poistettiin satunnaisesti myös suuremmista kokoluokista jäljitellen puiden tilajärjestyksen huomioivaa harvennusta. Alkutilana käytettiin eräältä Metsäntutkimuslaitoksen ns. TINKA-koesarjaan kuuluvalta tuoreen kankaan (MT, $h_{100} = 27$ m) 16-vuotiaalta koealalta tehtyjä mittauksia (valtapituus 4,4 m, tiheys 3 006 runkoa/ha). Kiertoaika simuloinneissa oli 90 vuotta.

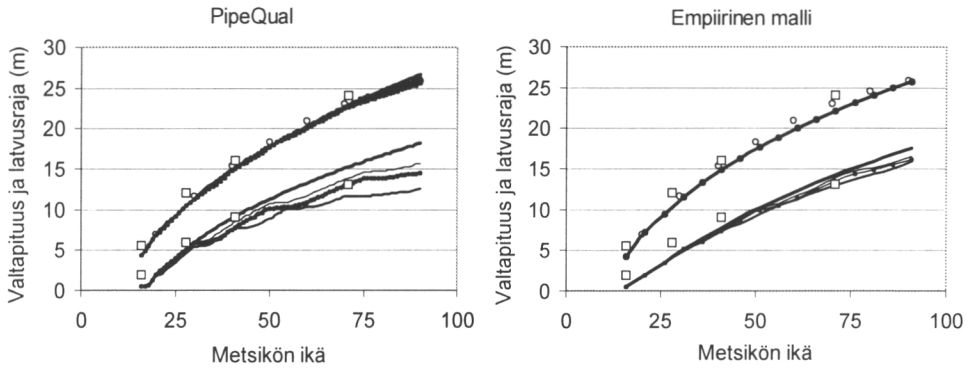
Simulaattorien ennusteet metsiköiden runkoluvusta, pohjapinta-alasta ja tilavuudesta eivät poikenneet paljon toisistaan (kuva 34). Suurin ero oli ennustetussa kuolleisuudessa, joka oli empiirisessä simulaattorissa aluksi pienempi kuin PipeQual-mallissa, mutta kiihtyi metsikön myöhemmällä iällä PipeQual-mallin ennustetta suuremmaksi. Pääosin kuolleisuuden eroista johtuu, että empiirisen mallin ennustamat pohjapinta-ala ja tilavuus olivat nuoressa metsikössä suuremmat, mutta vanhassa metsikössä pienemmät kuin PipeQual-mallin ennusteet. Yksittäisten puiden ennustettu tilavuus ja pohjapinta-ala erosivat mallien välillä vähemmän kuin koko metsikön ennusteet.

Pituuskehitys oli molempien mallien mukaan lähes riippumaton metsikön kä-

sittelystä, mutta latvuksen pituus oli sitä suurempi, mitä voimakkaammin metsiköä harvennettiin (kuva 35). Metsikön tiheyden vaikutus latvuksen pituuteen oli suurempi PipeQual-mallissa kuin empiirisessä mallissa. Ero johtuu lähinnä siitä, että PipeQual-mallin ennusteen mukaan harvennuksen jälkeen latvusrajan nousu kokonaan pysähtyi joksikin aikaa kun taas empiirisessä mallissa harvennukset vain hidastivat latvusrajan nousua (kuvat 35 ja 36).



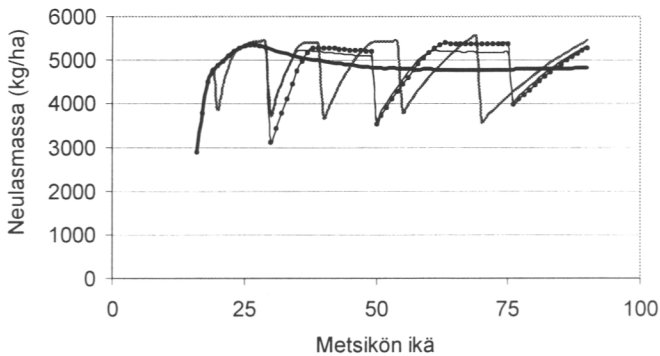
Kuva 34. Metsiköiden runkoluvun, pohjapinta-alan ja tilavuuden kehitys eri harvennusohjelmissa PipeQual-mallissa ja empiirisessä simulaattorissa verrattuna Vuokilan ja Väliahon (1980) ennusteeseen voimakkaasta harvennuksesta (ooo).



Kuva 35. Valtapuiden pituuden ja latvusrajan kehitys eri harvennusohjelmissa PipeQual-mallissa ja empiirisessä simulaattorissa sekä eräissä, tutkimuksessa mukana olleissa mustikkatyyppin metsiköissä (neliöt). Merkinnät kuten kuvassa 34.

Taulukko 16. Jäävän puuston tiheys (runkoa/ha) simuloituissa harvennusohjelmissa. Voimakas harvennus Vuokilan ja Väliahon (1980) mukaan. Harvennusajankohdat numeroitu h_1 – h_5 .

Ajankohta	Voimakas harvennus	Tapion ohje	Lievä harvennus
alkutiheys, 16 v	3006	3006	3006
20 v (taimikonhoito)	2000	–	–
30 v (h_2)	1129	1150	1500
40 v (h_3)	670	–	–
50 v (h_3)	–	580	750
55 v (h_4)	415	–	–
70 v (h_5)	263	–	–
75 v (h_5)	–	350	450

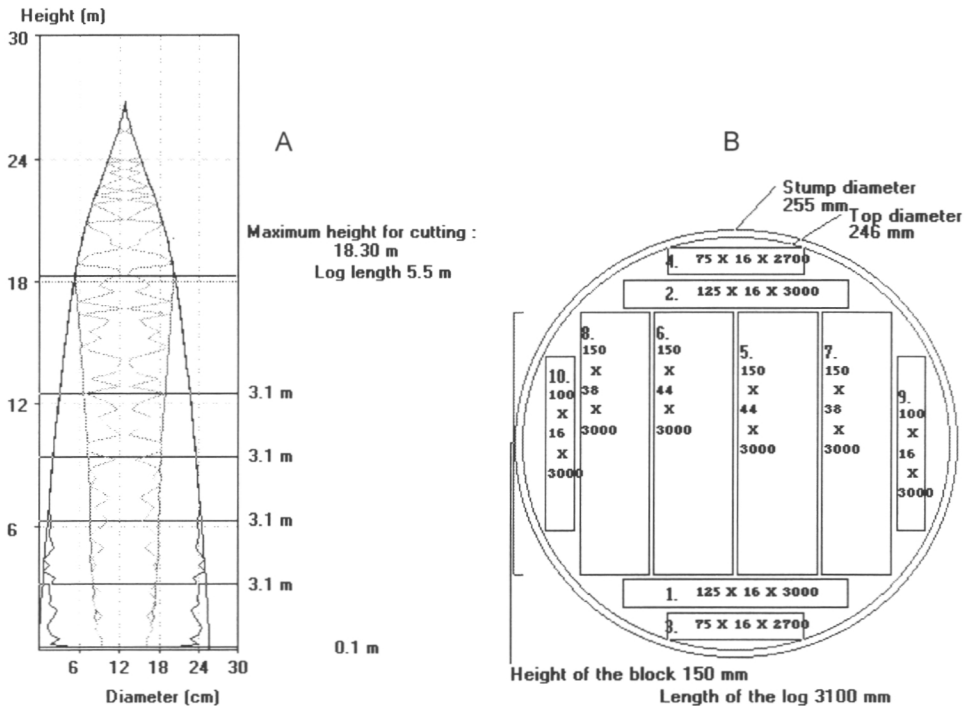


Kuva 36. Neulasmassan kehitys eri harvennusohjelmissa PipeQual-mallin mukaan. Merkinnät kuten kuvassa 34.

6.1.2 Harvennusohjelmien vertailu sahaussimulaattorilla

Harvennusten vaikutuksia runkojen laatukehitykseen vertailtiin Joensuun yliopistossa kehitetyn QualWin-sahaussimulaattorin avulla (kuva 37) (Väisänen ym. 1989, Kellomäki ym. 2000). Simulaattorin lähtötietoina käytettiin sahattavan tukin läpimittoja eri korkeuksilla ja ennusteita tukin sisäisestä oksaisuudesta kolmiulotteisessa muodossa. Eri harvennusohjelmien tuottamat tukit (harvennuksista ja päätehakuusta) "sahattiin" sahaussimulaattorissa ja määritettiin saheiden laatu ja arvo.

Simulaattorissa on mahdollista valita erilaisia tukkien apterauksia, mutta vertailun helpottamiseksi kaikki rungot katkottiin 3.1 m pitkiksi tukeiksi. Latvatukki sahattiin tarvittaessa pidemmäksi, jotta koko tukkiosuus saatiin käyttöön. Simuloinneissa tukit sahattiin pelkkasahalla siten, että ensin sahattiin sydäntavarasta tukin koosta riippuen 2–4 lankkua (suurimmillaan 175 x 50 mm²) ja sitten joka sivulta yksi tai useampi sivulauta (kuva 37). Saheet luokitettiin eri laatuihin saheen pinnalla näkyvien oksien perusteella (Pohjoismainen sahatavara 1994). Laskelmissa sahatavaran A-laaduille käytettiin hintaa 250 EUR/m³, B-laaduille 162 EUR/m³ ja C-laadulle 126 EUR/m³ (A. Usenius, suullinen tieto). A-laatulokkien hintoja ei eritelty, vaan kaikille A-laaduille käytettiin samaa hintaa. Samoin kaikki tietyt laatuiset saheet hinnoiteltiin samalla kuutiohinnalla riippumatta saheen koosta. Tulokset ovat täten vain suuntaa antavia.

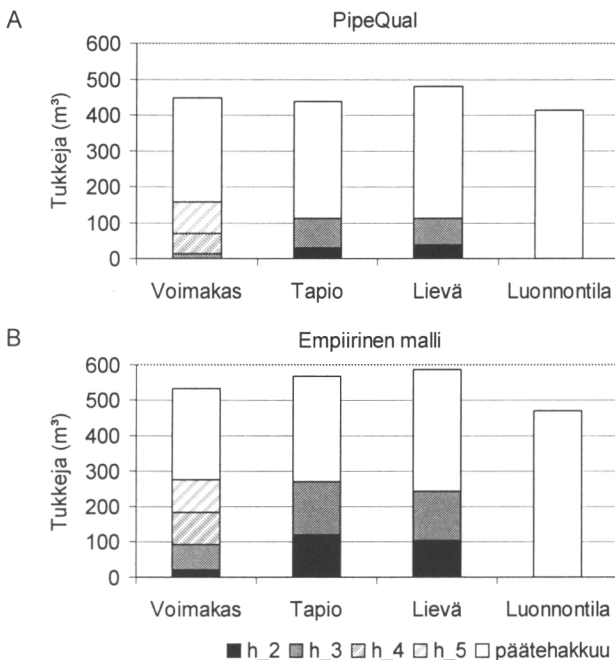


Kuva 37. QualWin-sahaussimulaattorin toiminta (Väisänen ym. 1989, Kellomäki ym. 2000). A) Sahattavan rungon rakenne kolmiulotteisena ja apteraus, B) tukkien sahausasetteet.

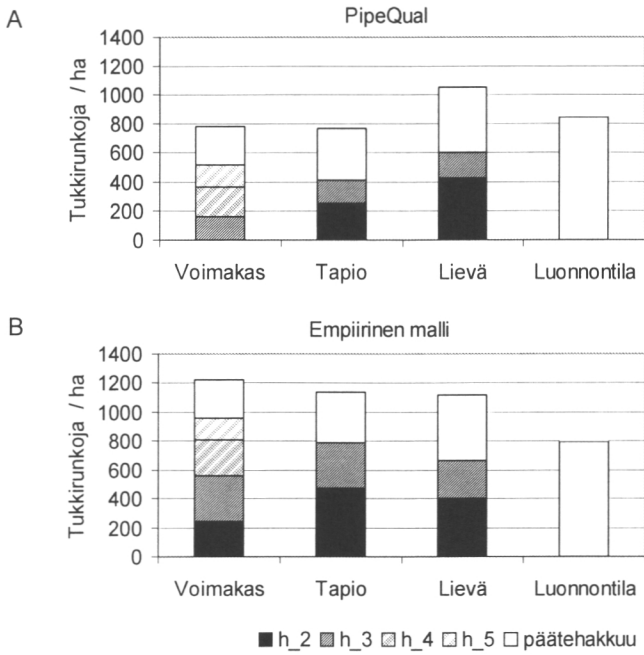
6.1.3 Harvennusohjelmien tuottamien tukkien määrä ja laatu

Empiirisen ja PipeQual-mallin tulokset olivat pääpiirtein samanlaiset, joskin empiirinen malli ennusti suuremman kokonaiskasvun ja enemmän tukkeja varhaisista harvennuksista (kuva 38). Koko kiertoajan aikana tuotettujen tukkirunkojen lukumäärä erosi enemmän kuin tukkien kokonaistilavuus (kuva 39). Empiirisen mallin ennustamat tukit olivat näin keskimäärin pienempiä kuin PipeQual-mallin ennustamat tukit. Tämä johtui todennäköisesti harvennusstrategioiden eroista. Empiirisessä mallissa saatiin enemmän tukkirunkoja jo ensimmäisissä harvennuksissa, koska puita poistettiin myös suuremmista kokoluokista.

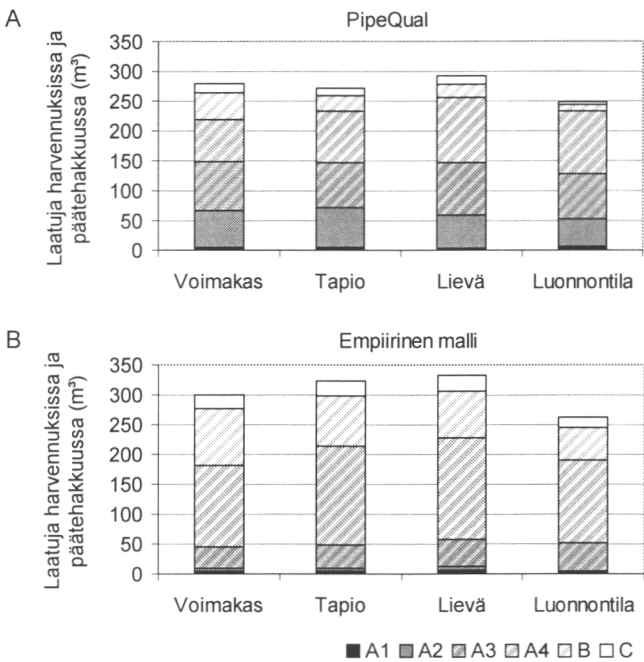
Molempien mallien ennusteissa lievä harvennusohjelma tuotti eniten ja harvennattaman metsikkö vähiten sahapuuta metsikön kiertoaikana (kuva 39). Voimakkaan harvennuksen ja Tapion suositusten mukaisen harvennuksen järjestys oli sama molemmissa malleissa. Molemmilla malleilla eniten A-laatuiluokkaan kuuluvia saheita saatiin lievästi harvennetusta metsiköstä ja eniten B- ja C-laatuiluokkiin kuuluvia saheita voimakkaasti harvennetusta metsiköstä (kuva 40). Empiirinen malli ennusti keskimäärin huonompaa sahatavaran laatua kuin PipeQual-malli. Tämä saattaa johtua siitä, että empiirisessä mallissa tukkeja saatiin jo ensimmäisissä harvennuksissa, jolloin tukkirungot olivat keskimäärin pieniä ja huonolaatuisia (kuvat 39 ja 40).



Kuva 38. Tukkien kuutiomäärä eri harvennusohjelmissa harvennuskerroittain (h_2 – h_5 , taulukko16). A) PipeQual, B) empiirinen simulaattori.

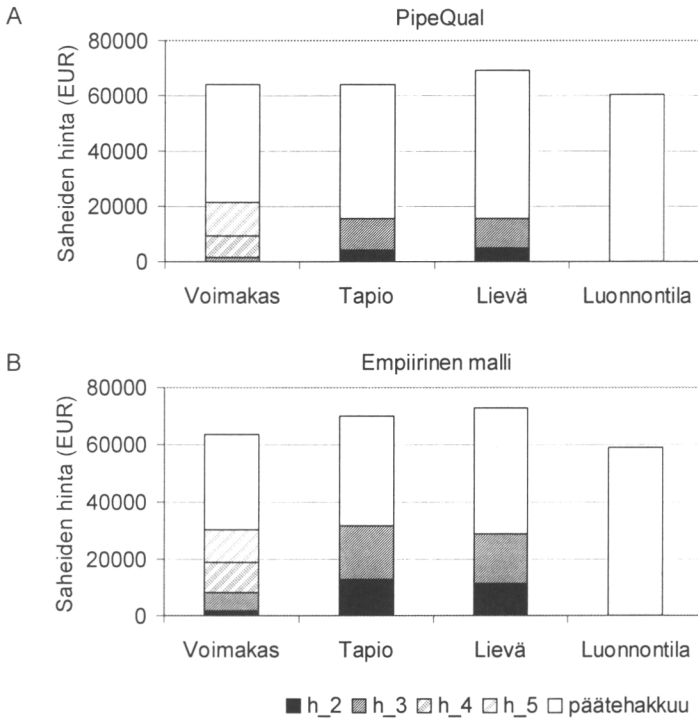


Kuva 39. Tukkirunkojen lukumäärä hehtaarella eri harvennusohjelmissä harvennuskerroittain (h₂–h₅, taulukko 16). A) PipeQual, B) empiirinen simulaattori.



Kuva 40. Tukkien laatujaakauma. Harvennukset ja päätehakkuu yhdistetty. A) PipeQual, B) empiirinen simulaattori.

Ennustettujen saheiden kokonaisarvo oli molemmissa malleissa suurin lievästi harvennetussa ja pienin harventamattomassa metsikössä, joskin erot eri vaihtoehtojen välillä olivat varsin pieniä (kuva 41). Vertailussa on muistettava, että tulokset esittävät ainoastaan saheiden kokonaishinnan, ottamatta huomioon harvennusten kustannuksia ja tulojen ajankohtaa.



Kuva 41. Saheiden kokonaishinnat eri harvennusohjelmissa harvennuskerroittain (h_2 – h_5 , taulukko 16). A) PipeQual, B) empiirinen simulaattori.

6.2 Perustamistiheyden vaikutus laadun kehitykseen

6.2.1 Kasvatettavat metsiköt ja harvennukset

Useissa aikaisemmissa tutkimuksissa (Uuusvaara 1981, Halinen 1985, Kellomäki ym. 1992, Varmola 1996) on todettu, että suuri metsikön tiheys nuoruusvaiheen aikana parantaa runkojen laatua. Tyvitukin alueella oksat kuolevat varhain, jolloin järeimmästä rungon osasta saadaan pienioksaista sahatavaraa.

Perustamistiheyden vaikutusta koko kiertoajalta saatavan puutavaran laatuun tarkasteltiin PipeQual-mallin avulla (taulukko 17). Simulointien alkutilaksi määriteltiin nuori taimikko, jossa valtapituus oli 0,6 metriä. Empiiristen havaintojen perusteella taimien kokovaihtelu oletettiin eksponentiaalijakauman mukaiseksi, eli runkoluku oli suurin pienissä kokoluokissa. Lisäksi oletettiin, että tiheimmissä metsiköissä taimien pituuden vaihteluväli oli suurempi kuin harvemmissä (taulukko 17).

Laskelmissa kaikkia metsiköitä käsiteltiin samoin periaattein. Käytännön metsänhoitosuosituksen mukaisesti (Kellomäki ym. 1992, Varmola 1996) taimikot harvennettiin 3 000 runkoon hehtaarilla valtapituuden ollessa 5–6 metriä eli noin 15 vuoden iässä. Tämän jälkeen metsiköitä harvennettiin Tapion suositusten mukaan (Mielikäinen 1994).

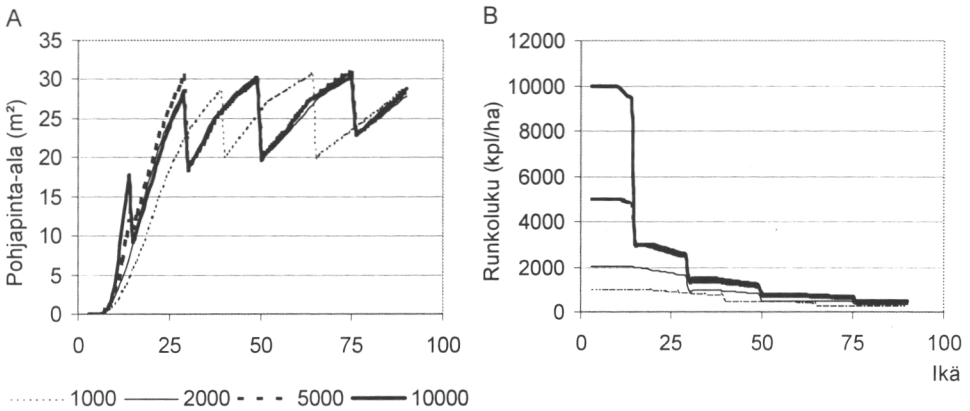
Taulukko 17. Simuloinneissa käytetyt alkutilat

Perustamistiheys kpl/ha	Pituusvaihtelu m
10000	0,1-0,6
5000	0,2-0,6
2000	0,3-0,6
1000	0,4-0,6

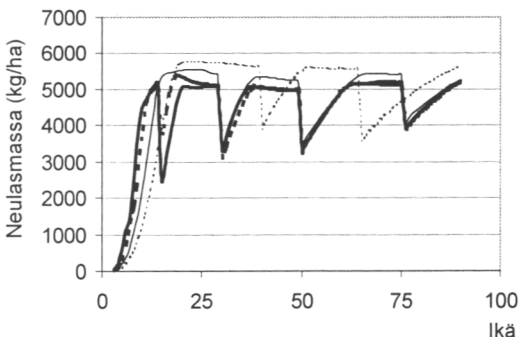
6.2.2 Perustamistiheyden vaikutus metsiköiden tuotokseen ja tukkien laatuun

Perustamistiheyksillä 10 000 ja 5 000 metsikön pohjapinta-ala lisääntyi aluksi nopeasti. Ensiharvennukssa pohjapinta-ala putosi suunnilleen samalle tasolle kuin alkutiheydellä 2 000, jolle vastaavaa harvennusta ei tehty. Tämän jälkeen näiden kolmen metsikön pohjapinta-ala kehittyi likimain samalla tavalla. Runkoluku oli koko kiertoaajan kuitenkin sitä suurempi, mitä suurempi perustamistiheys oli ollut. Kaikkein harvin metsikkö (1 000 runkoa/ha) saavutti harvennusrajan selvästi myöhemmin kuin muut metsiköt, minkä vuoksi sille tehtiin vain kaksi harvennusta ennen päätehakkuuta (kuva 42). Metsiköiden neulasmassat hehtaaria kohti olivat myös samalla tasolla (kuva 43).

Valtapuiden pituuskehitys oli samankaltaista kaikissa käsittelyissä, mutta latvusrajan korkeudessa oli eroja etenkin nuoruusvaiheessa (kuva 44). Latvus alkoi nousta sitä myöhemmin, mitä harvempi metsikkö oli. Myöhemmin perustamistiheys ei enää juurikaan vaikuttanut latvuksen pituuteen paitsi kaikkein harvimmassa metsikössä, jossa latvusraja jäi kiertoaajan loppuun asti alemmas kuin muissa metsiköissä.

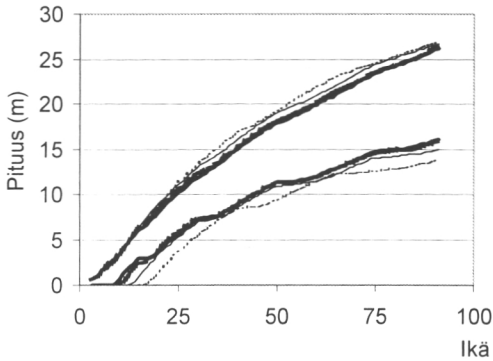


Kuva 42. Perustamistiheyden vaikutus pohjapinta-alan (A) ja runkoluvun (B) kehitykseen PipeQual-mallin mukaan.

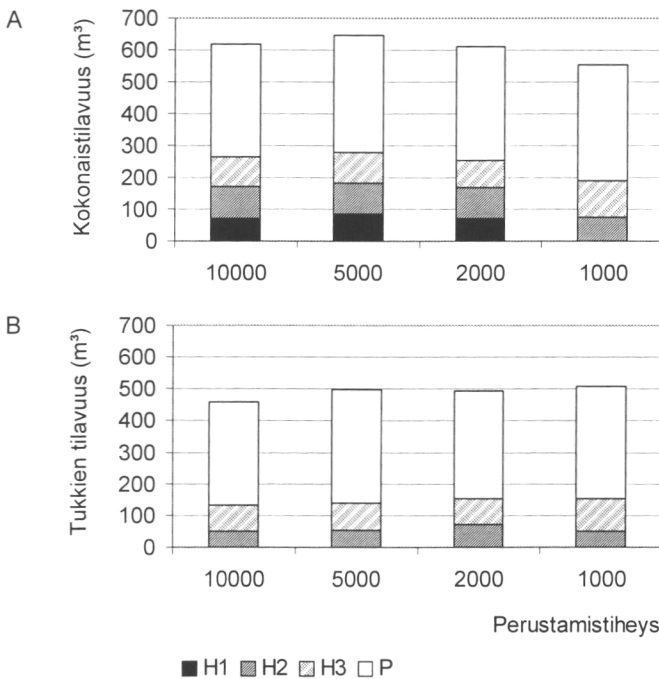


Kuva 43. Perustamistiheyden vaikutus metsikön neulasmassan kehitykseen PipeQual-mallin mukaan. Merkinnät kuten kuvassa 42.

Metsikön kokonaistuotos (poislukien taimikonhoidossa poistettu puusto) eli harvennus- ja päätehakuissa korjatun puuston tilavuus oli suurin alkutiheydellä 5 000 (kuva 45A). Tiheimmän metsikön kokonaistuotos jäi pienemmäksi runsaamman kuolleisuuden ja taimikonhoidossa poistettujen runkojen vuoksi. Molemmat metsiköt (5 000 ja 10 000) harvennettiin taimikonhoidossa runkolukuun 3 000/ha, mutta tiheimmän metsikön puut olivat pienempiä. Myös tukkipuun kokonaistuotos oli riippumaton puuston alkutiheydestä välillä 1 000–5 000 runkoa/ha (kuva 45B).

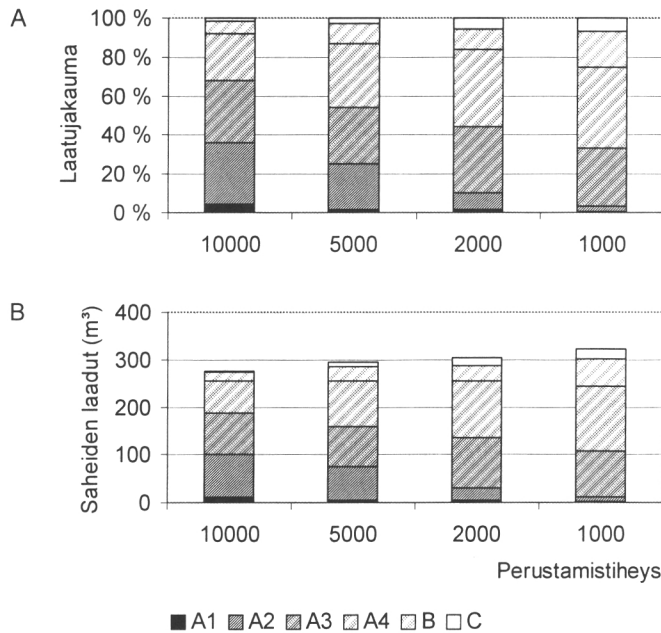


Kuva 44. Perustamistiheyden vaikutus puiden pituuteen ja latvusrajan korkeuteen Pipe-Qual-mallin mukaan. Merkinnot kuten kuvassa 42.



Kuva 45. Puuston kokonais- ja tukkien tilavuus eri perustamistiheyksillä PipeQual-mallin mukaan. A) Kokonaistilavuus, B) tukkien tilavuus. Harvennukset aikajärjestyksessä = H1–H3, päätehaku = P.

Tukit sahattiin QualWin-sahaussimulaattorilla samalla menetelmällä kuin edellä (ks. luku 6.1.2). Saheiden laatujauma oli sitä parempi, mitä suurempi perustamistiheys oli (kuva 46A). Tiheyksistä 10 000 ja 5 000 saatiin myös absoluuttisena tilavuutena enemmän laatuja A1 ja A2 kuin harvemmista metsikoistä (kuva 46B), joissa taas B- ja C-laatuja oli paljon.



Kuva 46. Eri perustamistiheyksillä tuotettujen saheiden suhteellinen (A) ja absoluuttinen (B) jakauma laatuluokkiin PipeQual-mallin mukaan (harvennukset + päätehakkuu).

6.3 Laadun parantaminen jalostuksella – erilaisten geneettisten ominaisuuksien vaikutus puun tuotokseen ja laatuun

Puutavaran laatua on pyritty parantamaan valitsemalla jalostusohjelmiin puita, joiden laatuominaisuudet ovat hyvät. Valinta on kuitenkin vaikeaa, koska puun ilmiäisy on tulosta sekä sen perimästä että ympäristötekijöistä. Lisäksi jälkeläiskokeet vaativat aikaa vuosikymmeniä, eikä nuoruusiän laatuominaisuuksia voida aina yleistää koko kiertoajalle. Kasvumalli on hyvä työkalu, jonka avulla voidaan tutkia mitattujen rakenteellisten ja fysiologisten ominaisuuksien vaikutusta puun kasvuun ja laadun kehitykseen koko kiertoaikana ja vuorovaikutuksessa muiden puiden kanssa.

Tässä tutkimuksessa tarkasteltiin PipeQual-mallin avulla erilaisten puun rakenteellisten ominaisuuksien vaikutusta niiden kasvuun ja laatuun. Empiirisestä aineistosta mitattiin perimältään erilaisten puiden rakenteellisiä ominaisuuksia, ja mittauksia käytettiin mallin parametrisointiin erikseen kullekin jälkeläistölle. Vaikka mitatut ominaisuudet eivät sinänsä kerro puun laadusta, mallin pohjalta tehdyt pitkän ajan simuloinnit antoivat viitteitä niiden vaikutuksesta puutavaran laatuun päätehakkuussa.

6.3.1 Jälkeläistöt ja niiden ominaisuudet

Materiaalina käytettiin kahta Punkaharjulla kasvavaa jälkeläiskoetta, joista valittiin viiden metsänjalostuksen peruspopulaatioon valitun kantapuun (pluspuu) ja yhden paikallisen vertailuerän (standardimetsikkö) puolisisarusperheitä (vapaa-pölytys-jälkeläistö). Kokeet ja tehdyt mittaukset on kuvattu yksityiskohtaisesti toisaalla (Mäkinen 1996a, 1997). Laajemmissa jalostuskokeissa perheiden on todettu eroavan toisistaan kasvunopeuden, erityisesti pituuskasvun, suhteen (Venäläinen ym. 1994).

Tähän tarkasteluun valittujen perheiden välillä oli eroja latvuksen rakenteessa, erityisesti latvuksen leveydessä ja neulastiheydessä (Mäkinen 1996a, 1997). Joillain puilla oli neulastoltaan tiheä latvus ja paljon neulasia rungon mantopuun pinta-alaa kohti, toisilla taas latvus oli harva. Eroja oli myös oksien paksuudessa suhteessa rungon paksuuteen (Mäkinen 1996b). Alla esitettävien PipeQual-malliin perustuvien laskelmien tavoitteena oli osoittaa, miten tällaiset erot vaikuttavat puiden kasvuun ja puutavaran laatuun. On mahdollista, että laajoissa jalostuskokeissa havaitut kasvuerot (Venäläinen ym. 1994) selittyvät juuri tässä tarkastelluilla rakenteellisilla ominaisuuksilla, mutta ne voivat liittyä myös puiden elintoimintojen eroihin tai juuriston ominaisuuksiin, joista ei ollut mittauksia käytävissä.

Mitatut rakenteelliset ominaisuudet voitiin kuvata PipeQual-mallissa neljän parametrin avulla (taulukko 18). On huomattava, että kaikkien parametrien arvot eivät olleet riippumattomia toisistaan. Kuvassa 47 nähdään parametrien η , ja ξ välinen yhteys. Perheillä, joiden latvus oli harva (pieni ξ), oli myös suhteellisen

vähän neulasia mantopuualaa kohti (pieni η_s). Tämä merkitsee, että riippumatta latvuksen neulastiheydestä rungon läpimitan ja oksien keskipituuden välinen suhde oli kaikilla perheillä hyvin samankaltainen. Näin ollen latvuksen leveys ja oksien paksuus suhteessa rungon paksuuteen eivät korreloineet muiden ominaisuuksien kanssa.

Taulukko 18. Eri jälkeläistöjen rakenteellisia parametreja PipeQual-mallissa.

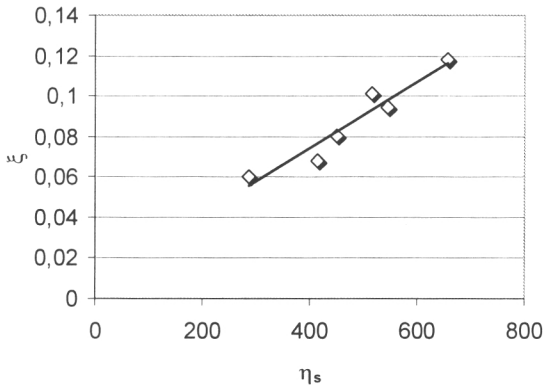
Perhe	ξ (kg m ^{-2.4})	η_s (kg m ⁻²)	η_b (kg m ⁻²)	gbl
E627	0,0802	450	355	1
E630	0,0937	515	420	1,25
E635c	0,0682	414	420	1
E641	0,0601	287	275	1
E719d	0,1179	657	473	1,125
StMA	0,0947	546	450	1,125

ξ on latvuksen neulastiheys allometrisessa mallissa (ks. luku 5.1.3),

η_s on neulasten massa latvusrajalta mitattua rungon mantopuun poikkileikkauspinta-alaa kohti,

η_b on neulasten massa oksien yhteenlaskettua mantopuualaa kohti,

gbl kuvaa latvuksen leveyttä verrattuna keskimääräiseen eteläsuomalaiseen mäntyyn (jos gbl = 1, puun latvuksen leveys on samanlainen kuin edellä luvuissa 5.1 ja 6.1 esitetyissä simuloinneissa).



Kuva 47. Eri jälkeläistöjen rakenteellisten parametrien η_s (neulasten massa rungon mantopuualaa kohti) ja ξ (neulastiheys latvuksessa) yhteys jalostusaineistossa. Korrelaatiokerroin $r = 0,96$.

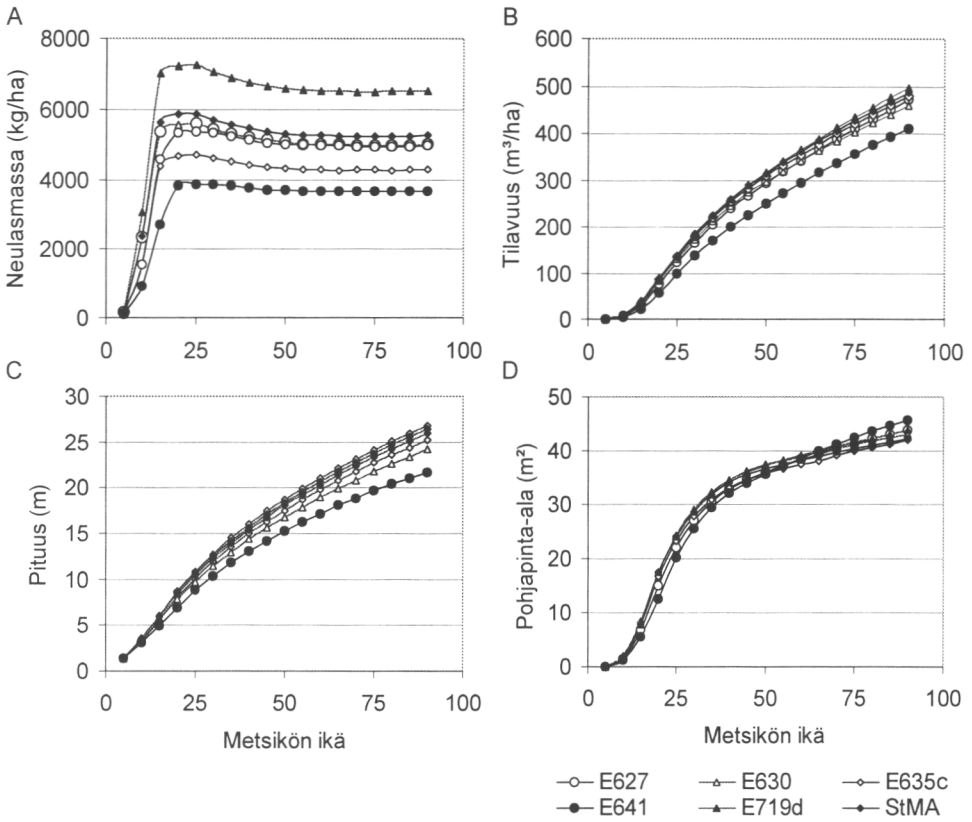
6.3.2 Jälkeläistöjen kasvu

PipeQual-mallilla simuloitiin erikseen kunkin perheen kehitystä sijoittamalla malliin mitatusta aineistosta määritetyt neljä parametriarvoa. Lisäksi oletettiin, että juurten mantopuun pinta-ala riippui oksien mantopuun pinta-alasta ja tämä riippuvuus oli kaikilla perheillä sama. Muille parametreille annettiin samat arvot kuin edellä esitetyissä simuloinneissa. Alkutilaksi otettiin 5-vuotias mustikkatyyppin taimikko, jonka suurimmat puut olivat saavuttaneet rinnankorkeuden ja jossa runkoluku oli 1 800 kpl/ha. Metsikön annettiin kasvaa harventamattomana kiertoajan loppuun (90 vuotta).

Tuloksista nähdään, että perheiden E635c ja E641, jotka olivat kapealatvaisia, ohutoksaisia ja neulastoltaan harvoja (taulukko 18), metsikön neulasmassa jäi pienemmäksi kuin muilla perheillä (kuva 48A). Perheellä E641 latvuksen harvuus vähensi rungon tilavuuskasvua. Sen muodostaman metsikön pohjapinta-ala oli kuitenkin lähes yhtä suuri kuin muilla perheillä (kuva 48D), koska E641 kasvatti enemmän mantopuuta neulasyksikköä kohti kuin muut perheet (parametrit η_r ja η_b). Erityisen selvästi perheen E641 hidaskasvuisuus näkyi sen pituudessa (kuva 48C). Täten E641:n rungot olivat tyvekkäitä. Latvuksen harvuudesta huolimatta perheen E635c hehtaariohtainen tilavuuskasvu oli yhtä suurta kuin muillakin perheillä. Vaikka sen latvus oli harva, rungon pohjapinta-alaa kohti sen neulasmassa oli melkein yhtä suuri kuin muillakin perheillä (ξ/η_s suurempi kuin muilla alkuperillä).

Perheet E627 ja E630 olivat paksuoksaisia, mutta E627 kapea- ja E630 leveälatvuksinen. Kuitenkin niiden latvuksen neulastiheys ja neulasmassa rungon pohjapinta-alaa kohti (ξ , η_s) eivät poikenneet paljon vertailuerästä StMA. Huolimatta eroista latvuksen leveydessä, niiden muodostamien metsiköiden tilavuuskasvu oli täten hyvin lähellä vertailuerää StMA ja myös edellä esitettyjä perussimulointeja (vrt. harventamaton metsikkö kuvissa 34–36). Sen sijaan tiheälatvuksinen perhe E719d ylläpiti lähes kaksinkertaista neulasmassaa hehtaaria kohti verrattuna näihin kolmeen perheeseen. Suurempi neulasmassa ei kuitenkaan lisännyt runkomassan kasvua, koska suuremman neulas- ja oksamassan ylläpito kulutti runsaasti yhteyttämistuotteita. Lisäksi E719d oli paksuoksainen ja sen latvus oli leveätkö.

Ennustettu pituuskasvujen järjestys erosi jonkin verran havaitusta järjestyksestä (taulukko 19). Perhe E641 sijoittui selvästi huonommin kuin mittausaineistossa, mutta muut perheet sijoittuivat likimain samoin kuin mittauksissa (Mäkinen 1997). Tämä viittaisi siihen, että perheiden välillä on muitakin kasvutehokkuuteen vaikuttavia eroja kuin tässä käsitelty. Erityisesti olisi syytä tutkia perheiden fotosynteesiominaisuuksia ja juurten toimintaa.



Kuva 48. Neulasmassan (A), runkotilavuuden (B), pituuden (C) ja pohjapinta-alan (D) simuloitu kehitys eri jälkeläistöjen käsittelemättömissä metsiköissä.

Taulukko 19. Simulointien ennustama perheiden pituusjärjestys kiertoajan lopussa verrattuna tämän tutkimuksen aineiston mittauksissa havaittuun järjestykseen (Mäkinen 1997) sekä plusmäntyjen testaustulosrekisterissä 577 perheen joukossa (Venäläinen ym. 1994).

Perhe	Ennustettu pituus (90 v)	Pituusjärjestys mittauksissa (15-17 v)	Testaustulosrekisteri
E635c	26,79	1	229
StMA	26,42	3	–
E627	25,89	2	44
E719d	25,17	5	492
E630	24,18	6	515
E641	21,66	4	338

6.3.3 Sahapuun kasvatusta kahdella ominaisuudella erilaisella perheellä

Vaikka simuloitujen perheiden kasvunopeudet eivät vastanneet täysin mitattuja, voidaan kuitenkin tarkastella mitattujen ominaisuuksien vaihtelun vaikutusta kasvatettavan puuston tekniseen laatuun. Tarkastelun kohteeksi valittiin kaksi toisistaan ja vertailuerästä poikkeavaa perhettä, E635c ja E719d. Kuten edellä olevista tuloksista ilmeni, ne edustivat rakenteellisten ominaisuuksien ääripäitä; E635c on kapealatuksinen ja ohutoksainen sekä neulastoltaan harva, kun taas E719d on leveälatuksinen ja paksuoksainen sekä neulastoltaan tiheä.

Valittuja kahta perhettä tutkittiin simuloitussa kasvatustilanteessa, jossa istutusmetsikköä harvennettiin Tapion ohjeiden mukaisesti (Mielikäinen 1994). Alkutilaksi valittiin 5-vuotias taimikko mustikkatyyppin kasvupaikalla ($h_{100} = 27$ m). Valtapituus oli 1,3 metriä ja tiheys 1 800 runkoa/ha. Harvennuksissa runkoluku saatettiin kummassakin tapauksessa samalle tasolle poistamalla puita pienimmistä rungoista alkaen (taulukko 20).

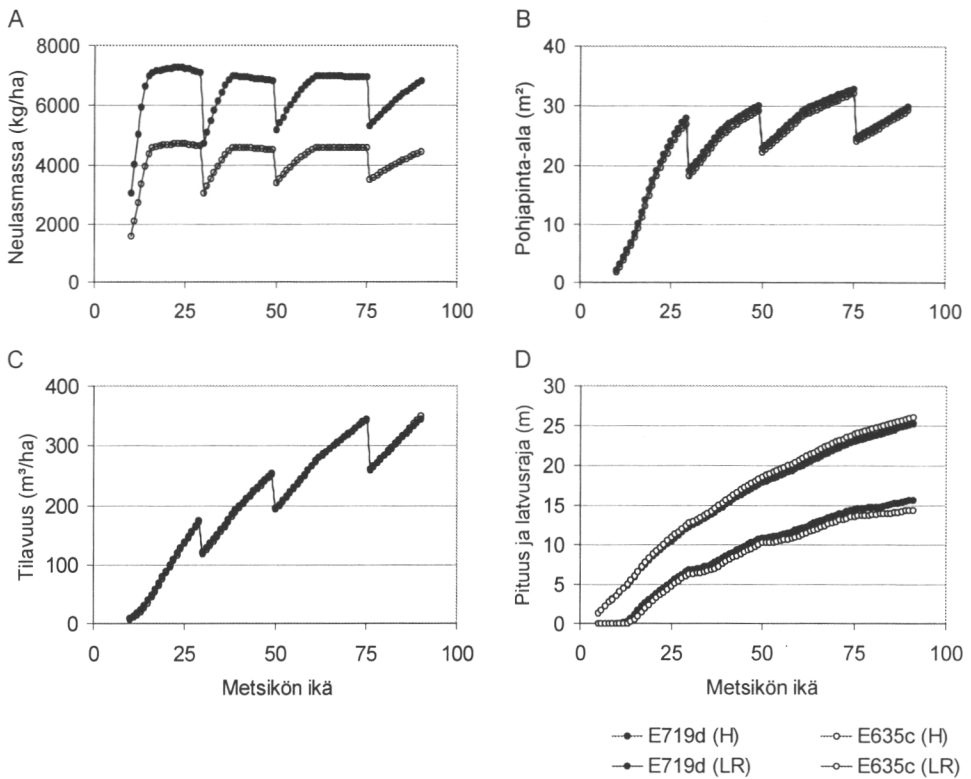
Metsiköiden neulasmassat olivat eri tasoilla kuten edellisenkin luvun simuloinneissa (kuva 49A). Käytetyllä harvennusohjelmalla metsikön pohjapinta-alan (kuva 49B) ja tilavuuden (kuva 49C) kehitys eri perheillä oli suunnilleen yhtä suuri. Perhe E635c kasvatti hiukan pitemmän rungon ja latvuksen kuin perhe E719d (kuva 49D).

Perheiden muodostamien metsiköiden tukkien oksaisuutta ja laatua vertailtiin kuten edellä QualWin-sahaussimulaattorin avulla. Simuloituista metsiköistä sahattiin päätehakuun puusto ja tarkasteltiin saheiden saantoa ja laatujaikaa (kuva 50). Sahausta tehtiin samalla menetelmällä kuin luvussa 6.1.

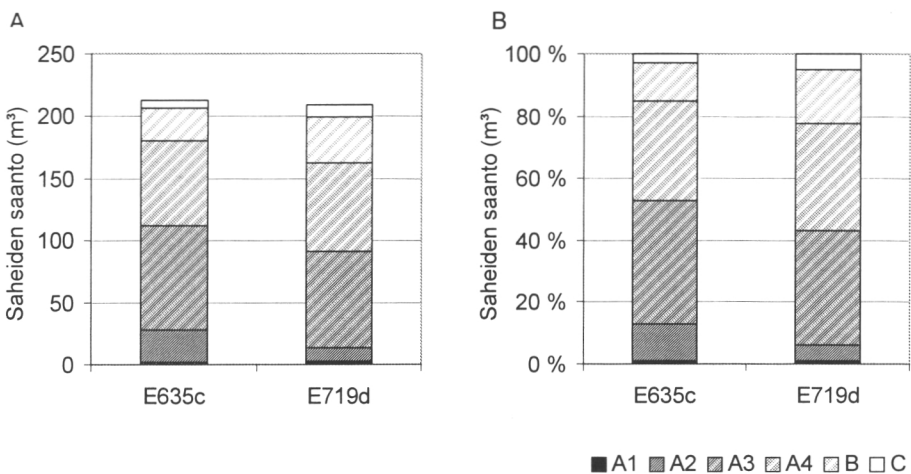
Saheiden saanto oli suunnilleen yhtä suuri molemmilla perheillä (kuva 50A). Ohutoksainen perhe E635c tuotti kuitenkin selvästi enemmän A-laatuja kuin E719d, erityisesti laatuja A1–A3, kun taas E719d tuotti enemmän laatuja B ja C. Ohuet oksat sekä harva ja kapea latvus olivat siis selvästi eduksi ainakin tässä tapauksessa. Kuten luvussa 6.1 kuitenkin havaittiin, kapea latvus ei välttämättä johda suureen hehtaarikohtaiseen tuotokseen, jos latvuksen neulasmassa rungon pohjapinta-alaa kohti jää hyvin alhaiseksi.

Taulukko 20. Perheiden E635c ja E719d kasvatusohjelma PipeQual-mallin simuloinneissa.

Ajankohta	Runkoluku harvennuksen jälkeen
Alkutiheys, 5 v	1800
30 v	900
50 v	550
75 v	350



Kuva 49. Metsikön neulasmassan (A), pohjapinta-alan (B) ja tilavuuden (C) sekä valtapuiden pituuden ja latvusrajan (D) kehitys perheiden E635c (○) ja E719d (●) kasvatuksen simuloinneissa.



Kuva 50. Saahden saanto päätehakuussa ja niiden jakautuminen laatuluokkiin perheiden E635c ja E719d simuloinneissa kuutiomäärinä (A) ja prosentteina (B).

7 Tulosten tarkastelu ja päätelmät

Tutkimuksen päätavoite oli kehittää menetelmiä, joiden avulla voidaan tutkia-männyn laadun kehitystä vaihtelevissa metsikköolosuhteissa. Lähtökohtana oli, että puutavaran laatu on rungon rakenteen ominaisuus, joka muuttuu dynaamisesti kasvuprosessissa. Tästä syystä hankkeessa kehitettiin rungon ja oksien ominai-suuksia kuvaavia malleja, jotka liitettiin puiden kasvumalleihin. Mallit laadittiin siten, että niissä käytettävät muuttujat saadaan suoraan kasvumallien ennusteista. Tutkimuksessa tarkasteltiin esimerkinomaisesti joidenkin metsänkäsittelyvaihto-ehdojen vaikutusta puutavaran laatuun. Työ on kuitenkin keskittynyt pääasiassa menetelmän kehittämiseen, ei käytännön metsänhoito-ohjeiden luomiseen. Jos kehitetyt mallit liitetään taloudellisten vaikutusten tarkasteluun, ne antavat suun-taviivoja aiempaa käyttökelpoisempien käsittelyohjeiden kehittämiseen.

7.1 Aineiston kattavuus ja tulosten yleistettävyys

Tutkimuksen aineisto kerättiin Etelä- ja Keski-Suomesta, pyrkien sijoittamaan koe-alat mahdollisimman kattavasti ko. alueelle. Aineiston keräys pääasiassa vanhoilta taimikonkäsittely- ja harvennuskokeilta asetti omat rajoitteensa aineiston sijainnille. Kokeiden maantieteellinen edustavuus on kaikesta huolimatta hyvä läntisintä Suomea ja rannikkoseutuja lukuunottamatta. Tulosten soveltuvuudesta maan poh-joisosiin ei ole takeita. Pohjois-Suomessa puiden kasvu on ankarien ilmasto-olo-suhteiden takia hitaampaa kuin Etelä-Suomessa, minkä olettaisi näkyvän myös parempana puutavaran laatuna. Toisaalta Pohjois-Suomessa metsiköiden tiheys on yleensä alhaisempi ja erilaiset latvatuhot yleisempiä kuin etelässä, mikä puoles-taan heikentää runkojen laatua.

Tutkimusaineiston keruu keskitettiin mustikka- ja puolukkatyypeille. Näillä kasvupaikoilla korkealaatuisen tukkipuun tuottaminen on mahdollista, mutta kasvu-paikan viljavuuden vuoksi se on ongelmallista. Lehtomaisilla kankailla (OMT) hyvälaatuisen mäntytukin kasvattaminen on vaikeaa, minkä vuoksi ne rajattiin ai-neiston ulkopuolelle. Tulosten perusteella voidaan kuitenkin tehdä suuntaa anta-via päätelmiä myös OMT:llä. Suometsät rajattiin myös aineiston ulkopuolelle. Soiden kasvuolosuhteet poikkeavat niin paljon kangasmetsistä, ettei tulosten pe-rusteella voida arvioida suopuustojen laatua.

Aineistona käytettyjä taimikonkäsittely- ja harvennuskokeilta ei voida pitää edustavana otoksena talousmetsistä. Kokeet on perustettu tasaisiin metsiköihin ja niitä on hoidettu huolellisemmin kuin normaaleja talousmetsiä. Näin tulokset voi-vat antaa liian optimistisen kuvan metsiköiden laadusta. Tulosten keskeisin osa kuvaa puun eri osien välisten kokosuhteiden kehitystä, johon talousmetsien epä-tasaisempi tilajärjestys yms. seikat eivät sanottavasti vaikuta.

Kaadettavat koepuut valittiin harvennuskokeiden tiheimmältä ja harvimmalta koealalta sekä näiden ääripäiden väliltä yhdeltä koealalta, joka tiheydeltään vasta-si nykyisiä metsänhoitosuosituksia. Käytetyt harvennuskokeet on enimmäkseen

perustettu yli 20 vuotta sitten, jolloin metsiköitä kasvatettiin tiheämpinä kuin nykyisin suosittelään. Silloisen käsityksen mukainen äärimmäisen vähäpuustoinen koeala ei juuri alittanut nykyisiä suosituksia. Aineisto kattaa näin ollen metsiköt tiheydeltään erittäin tiheistä (yli 20 vuotta harventamatta) hieman nykyisiä metsänhoitosuosituksia harvempiin. Kaikilla kokeilla harvennukset on tehty alaharvennuksina suurimpia puita suosien. Nykyisiä suosituksia selvästi voimakkaampien harvennusten vaikutusta runkojen laatuun ei voi tuloksista päätellä. Metsiköt olivat puhtaita tai lähes puhtaita männiköitä, minkä vuoksi sekapuuston vaikutusta puuston laatuun ei voitu arvioida.

Metsiköt olivat luontaisesti syntyneitä tai kylväen perustettuja. Kylvötapaa ei tiedetty, mutta hajakylvön yleisyyden takia metsiköiden perustamisen aikaan voitaneen päätellä, että suuri osa kylvöistä oli hajakylvöjä. Istutettujen männiköiden on aiemmissa tutkimuksissa todettu olevan heikkolaatuisempia kuin luontaisten tai kylvettyjen (Uusvaara 1981, Varmola 1996). On epätodennäköistä, että perustamistapa sinänsä vaikuttaisi puiden oksikkuuteen muuten kuin puiden perimän kautta. Luultavampaa on, että aiemmissa tutkimuksissa havaitut erot uudistamistapojen välillä johtuvat metsiköiden tiheyseroista. Istutetut taimikot ovat erityisesti alkuvaiheessa harvempia kuin kylvetyt tai luontaisesti syntyneet. Myös istutusvirheet aiheuttavat laatua alentavia vikoja (esim. tyvilenkoutta), joita ei tässä tutkimuksessa tarkasteltu.

Tämä tutkimus on ensimmäinen suomalainen yritys liittää laatutekijät kasvumalleihin kattavan, lähes koko metsikön kiertoajan sisältävän aineiston pohjalta. Nuorimmat aineiston metsiköt olivat noin 20-vuotiaita. Ne olivat kehitysvaiheessa, jossa tyvitukin alueella alimmat oksat olivat jo kuolleet, mutta oksien karsiutuminen ei ollut vielä alkanut. Aineiston perusteella voidaan näin ollen tarkastella myös taimiköiden alkukehityksen vaikutusta runkojen myöhempään laatuun.

Oksien ominaisuuksien on todettu olevan heikosti tai keskinkertaisesti periytyviä (Velling 1988, Haapanen ym. 1997). Harvennuskoe- ja biomassaa-aineistoon kuuluvien puiden perimää ei tunnettu. Metsiköt oli perustettu käyttäen paikallista siemenalkuperää. Vaikka tätä tutkimusta varten kerätyn aineiston geneettisiä ominaisuuksia ei tunnettu, hankkeessa tarkasteltiin perimän vaikutusta laatuun elin-toimintoihin perustuvan PipeQual-mallin avulla. Aiemmissä tutkimuksissa oli kerätty aineistoa kasvunopeudeltaan ja latvuksen rakenteeltaan eroavista puolisisarperheistä, joiden perusteella estimoitiiin malliin parametrejä kullekin perheelle.

7.2 Simulointien luotettavuus ja mallityyppien vertailu

Hankkeessa liitettiin yhtäältä laatuindikaattoreita olemassaoleviin tilastollisiin kasvumalleihin, ja toisaalta kehitettiin elintoimintoihin perustuvaa puun kasvun mallia siten, että sitä voidaan käyttää kasvun ja rungon rakenteen kehityksen ennustamiseen. Oksien lukumäärän, oksakulman ja karsiutumisen ennustamiseen käytettiin molemmissa mallityypeissä samoja empiirisiä yhtälöitä. Tutkimus on tiettävästi ensimmäinen, jossa empiiristen ja elintoimintoihin perustuvien mallien ennusteita on esitetty rinnakkain ja osittain samoja osamalleja käyttäen. Mallien kehittäminen rinnakkain on tuonut synergiaetua, koska empiirisen mallin laadinta-aineisto on toiminut samalla elintoimintoihin perustuvan mallin testausaineistona.

Molemmat mallityypit toimivat esitetyissä esimerkeissä pääpiirtein samalla tavalla, joten tehtävät päätelmät olivat yhdenmukaisia. Mallityyppien väliset erot tulee kuitenkin ottaa huomioon mallia valittaessa ja sovellustuloksia arvioitaessa. Empiirinen malli perustuu ensisijaisesti mittauksiin, joita tehdään ennustettavista ja selittävistä muuttujista. Sen ennusteet ovat mallien tilastollisen selitysvoinnan määräämissä rajoissa luotettavia mittaustulosten kanssa riittävän samankaltaisissa tilanteissa. Elintoimintoihin perustuva malli taas laaditaan yleisten riippuvuussuhteiden nojalla. Empiiristä aineistoa tarvitaan riippuvuussuhteiden määrittämien vakioiden määrittämiseen. Tulosten luotettavuus riippuu siitä, miten tarkasti vakioiden arvot on pystytty määrittämään ja miten hyvin mallin rakenne kuvaa tarkasteltavaa ilmiötä. Tätä arvioidaan vertaamalla mallin ennusteita mittauksiin.

Malleilla ennustettiin eri käsittelyvaihtoehtojen sekä geneettisen alkuperän vaikutuksia tuotetun puutavaran laatuajakaumaan. Tulosten tulkinnassa on otettava huomioon, että malleissa voitiin erotella vain tuoret ja kuivat oksat, mutta lahoja oksia tai rungon vikoja ei eritelty. Lisäksi rungot oletettiin pyöreiksi ja suoriksi, joten mallit yliarvioivat sahauksen saantoa ja hyvien laatuajen osuutta saeista. Päätelmien kannalta keskeisempää kuin absoluuttiset määrät on kuitenkin se, ennustettiin eri käsittelyvaihtoehtojen keskinäinen järjestys laatuajen tuotoksen kannalta luotettavasti. Tämä riippuu yhtäältä kasvumallien ja toisaalta runkojen rakenteen kuvauksen luotettavuudesta. Eri sovellusesimerkkien tulosten luotettavuutta arvioidaan seuraavassa.

Harvennussvaihtoehtojen vertailu. Molempien mallien ennusteet metsiköiden kasvusta eri harvennussvaihtoehtoisissa olivat pääpiirtein samanlaiset, mutta eroja oli erityisesti metsikön pohjapinta-alan kehityksessä (kuva 34). Empiirinen malli ennusti nuorena metsässä nopeampaa ja vanhassa hitaampaa pohjapinta-alan kasvua kuin PipeQual-malli, jonka ennusteet olivat lähellä Vuokilan ja Väliahon (1980) viljelymetsikkötutkimuksen tuloksia. Vuokilan ja Väliahon (1980) mallit on tehty metsikkötason tunnusten perusteella, kun taas tässä käytetty empiirinen kasvumalli (Hynynen ja Ojansuu 1996) perustuu yksin puun simulointiin. Yksittäisten puiden kasvut olivat melko samanlaisia empiirisessä mallissa ja PipeQual-mallissa. Pohjapinta-alan erot johtuivat lähinnä erilaisista runkoluvun ennusteista. Empiirisessä mallissa puiden kuolleisuus nuorissa metsiköissä oli hitaampaa kuin

PipeQualissa, jossa luontaista kuolleisuutta ennustettiin tapahtuvaksi harvenne-
tuissakin metsiköissä, joissa harvennuksesta oli kulunut 10–15 vuotta.

Tyydyttävää, elintoimintoihin perustuvaa selitystä puiden kuolleisuudesta ei
ole esitetty. Tässä tutkimuksessa käytetyn puiden kuolemismallin on todettu toi-
mivan hyvin luonnonpoistuman kuvauksessa harventamattomissa metsiköissä
(Mäkelä ym. 2000), mutta sitä ei ole testattu harvennetuissa metsiköissä. Malli on
osittain samanlainen kuin usein käytetty ns. itseharvenemisen $-3/2$ -sääntö (esim.
Valentine 1988). Se ennustaa hiukan suurempaa kuolleisuutta, koska myös
satunnainen tiheydestä riippumaton kuolleisuus on mallissa mukana. Kuolleisuu-
den ennustamista pidetään keskeisenä ongelmana myös empiirisissä kasvumalleissa
(Monserud ja Sterba 1999).

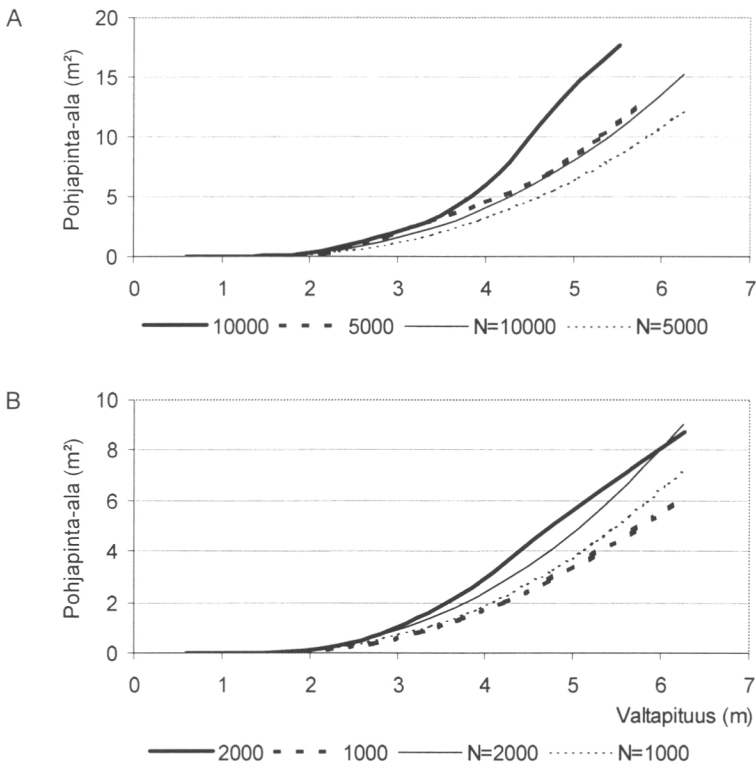
Mallien tuottamat rungot olivat melko samanlaisia, mutta empiirinen malli en-
nusti metsikkötasolla huonompaa laatua kuin PipeQual (kuva 40). Osittain ero
johtui mallien erilaisista harvennuseriaateista. Empiirisessä mallissa saatiin tukki-
runkoja jo ensimmäisissä harvennuksissa, joissa tukkien laatu oli alhainen. Simu-
loitujen runkojen testaus (kuva 32) osoitti, että samankokoisille puille mallit en-
nustavat suunnilleen samanlaisen keskimääräisen oksaisuuden. Rungon alaosassa
PipeQual ennusti selvästi pienempiä, mutta keskiosassa suurempia oksia kuin em-
piirinen malli. Tämä ilmiö näkyi myös eri harvennusohjelmien ennustetuissa
rungoissa. Tyvitukin oksilla on suurin vaikutus saheiden laatujaumaan, mikä
selittää osittain ennusteiden väliset erot. Tulosten kannalta on kuitenkin olen-
naista, että kummallakin mallilla eri harvennusohjelmat asettuivat keskenään sa-
maan järjestykseen, joten johtopäätökset eivät riippuneet käytetystä mallista.

Empiirisessä mallissa runkomuoto lasketaan erillisellä yhtälöllä (Laasasenaho
1982), kun taas PipeQual-mallissa se lasketaan dynaamisesti mallin oletusten, eri-
tyisesti putkimallin (Shinozaki ym. 1964), perusteella. Luvussa 5 esitetyssä tarkas-
telussa todettiin, että malli tuottaa realistisen runkomuodon (tyvipaksunnosta lu-
kuunottamatta), jos metsikön tiheys on suuri tai kohtalainen. Se näyttäisi kuiten-
kin johtavan harvoissa metsiköissä latvuksen alapuolelta liian sylinterimäiseen run-
koon. Harvassa metsikössä putkimalli ei selitä rungon alaosan kasvanutta mekaa-
nisen tuen tarvetta, joka ilmenee rungon suurempana kapenemisena. Täten
PipeQual-malli yliarvioi sahauksen saantoa voimakkaasti harvennetuissa metsi-
köissä.

Taimikon perustamistiheyden vaikutuksia tutkittiin vain PipeQual-mallilla, kos-
ka empiirinen kasvumalli ei toiminut rinnankorkeutta pienemmillä taimilla.
PipeQual-mallin ennusteiden luotettavuutta nuorissa taimikoissa tutkittiin vertaa-
malla niitä Varmolan (1996) esittämiin empiirisiin taimikoiden kasvumalleihin.
Varmola (1996) esitti kullekin pituusboniteetille taimikon runkoluvusta riippuvan
keskimääräisen pohjapinta-alan kehityksen valtapituuden funktiona metsikön
perustamisesta ensiharvennukseen asti. Pienillä runkoluvuilla ($N = 1\ 000, 2\ 000$)
PipeQual-mallin ennusteet olivat lähellä Varmolan (1996) esittämää keskiarvoista
kehitystä. Suurilla tiheyksillä PipeQual-mallin kasvuennuste oli korkeampi (kuva
51). Tämä johtunee simuloinneissa käytetystä taimikon alkutilan kokojakaumasta.
Hyvin tiheissä taimikoissa taimien koko- ja ikäjakauma on luontaisen taimiaineksen

ansioista selvästi laveampi kuin puhtaassa istutustaimikossa. Simuloinneissa käytetyt taimien 6 kokoluokkaa ovat ilmeisesti johtaneet tiheissä taimikoissa liian kapeaan kokojakaumaan ja liian korkeaan kasvuennusteeseen. Mittauksia hyvin nuorten taimikoiden kokojakaumista ei kuitenkaan ollut käytettävissä.

Perimän vaikutusta tutkittiin PipeQual-mallilla sijoittamalla malliin jalostuskokeista mitattuja rakenteellisia vakioita. Menetelmällä saatiin käsitys siitä, miten tällaiset rakenteelliset erot voivat vaikuttaa rungon laadun kehittymiseen kiertoaikana. On todennäköistä, että juuri rakenteessa olevat erot ovat keskeisiä perimältään erilaisissa puissa, koska fysiologisissa toiminnoissa esiintyy vähemmän vaihtelua (Maynard Smith 1968). Ei ole kuitenkaan takeita siitä, että mittauksissa olisi otettu huomioon kaikki perheiden väliset laatuun ja kasvunopeuteen vaikuttavat erot. Esimerkiksi juuria ei mitattu lainkaan. Tämän takia eri jälkeläistöistä saadut tulokset on tulkittava suuntaa antaviksi.



Kuva 51. Pohjapinta-alan kehitys valtapituuden funktiona Varmolan (1996) empiirisessä mallissa (ohuet viivat) ja PipeQual-mallin ennusteissa (paksut viivat). A) Alkutiheys 10 000 tai 5 000 tainta, B) alkutiheys 2 000 tai 1 000 tainta.

Eri perheiden rakenteessa oli mielenkiintoista, että latvuksen neulastiheys ja ns. putkimallisuus korreloivat keskenään (kuva 47). Mallin simuloinneilla on voitu todeta, että jos näin ei olisi, pituuskasvuerot perheiden välillä olisivat suuret. Tiheä latvus yhdistettynä suureen mantopuun pinta-alaan neulasmassaa kohti johtaisi hitaaseen pituus- ja nopeaan paksuuskasvuun. Syntyvä järeä mutta lyhyt puu jäisi nopeasti muiden varjostamaksi. Toisaalta taas harva latvus yhdistettynä pienen mantopuualaan neulasmassaa kohti johtaisi pitkiin ja solakoihin puihin, jotka olisivat muita alttiimpia lumi- ja tuulituhoille.

Yhteenvetona voidaan todeta, että molemmissa malleissa on edelleen epävarmuuksia, joita voidaan vähentää kehittämällä malleja edelleen ja laajentamalla mallien laadinta- ja testausaineistoa. Mallien avulla voidaan kuitenkin jo nyt saada tietoa erilaisten käsittelyjen, etenkin perustamis- ja kasvatustiheyden sekä kasvu-aseman, vaikutuksista männyn oksikkuuslaadun kehitykseen. Tuloksia tulee soveltaa suuntaa antavina, esimerkiksi eri käsittelyjen vertailuun, mutta tarkkoihin ennusteisiin eri laatujen määristä tulee suhtautua varauksellisesti.

7.3 Männyn laatuun vaikuttavat tekijät

Tässä tutkimuksessa tarkastettiin erityisesti, miten kasvatustiheys ja puun kasvu-asema vaikuttavat puun rakenteen kehittymiseen metsikön elinaikana. Varhainen oksien kasvun päättymisen, kuolema ja karsiutuminen vähentävät tyvitukin oksaisuutta ja parantavat laatua. Puuston tiheys nopeutti oksien kuolemista. Kuitenkin oksien karsiutuminen ja kylestyminen oli hidasta metsikön tiheydestä riippumatta. Karsiutuminen oli hieman nopeampaa harvoissa metsiköissä ja valtapuilla (vrt. Heikinheimo 1953, Nylinder 1958). Harvennushakkuussa kaadettavien puiden oksat katkovat osan jäävien puiden oksista. Harvennetuissa metsiköissä myös luontainen karsiutuminen nopeutui, ilmeisesti tuulen ja lumen voimistuneen vaikutuksen ansiosta. Lisäksi harvennetuissa metsiköissä oksattoman puuaineen muodostuminen alkoi aiemmin, koska oksat yksinkertaisesti jäivät nopeammin puun sisään puiden suuremman kasvunopeuden ansiosta. Oksien hitaan karsiutumisen takia pystykarsinta lienee kuitenkin ainoa tehokas keino edistää merkittävästi oksattoman puuaineen muodostumista.

Tulokset osoittivat, että rungon ja oksien kasvu riippuvat läheisesti toisistaan. Tavoiteltaessa hyvää laatua, esim. metsikön suuren perustamistiheyden avulla, myös runkojen alkukehitys hidastuu. Laskelmat tukevat aiempaa käsitystä, että laatu riippuu huomattavasti nuoruusvaiheen kasvunopeudesta. Tulosten perusteella myös harvennusten voimakkuus vaikuttaa syntyvään laatujakaumaan. Täysin harventamattoman metsikön laatukehitys on hyvä, koska oksat jäävät ohuemmiksi kuin harvennetuissa metsiköissä. Toisaalta suuri osa kasvusta menetetään puiden luonnollisena kuolleisuutena jota ei korjata talteen. Puiden hitaampi järeytyminen vähentää lisäksi sauhuksen saantoa, joten kaikkea hyvää laatua ei voida realisoida. Tämän tutkimuksen simulointien perusteella paras kokonaistuotoksen ja laadun

yhdistelmä saavutettiin nykyisiä ohjeita hieman lievemällä harvennuksella, jolloin kuoleva puusto korjattiin talteen. Näin lievät harvennukset eivät alentaneet sanottavasti tuotospotentiaalia eivätkä heikentäneet laatukehitystä. Harvennusohjelmalla kannattaa tähdätä lähinnä rungon arvokkaimman osan, tyvitukin, korkeaan laatuun. Kun oksat ovat kuolleet tyvitukin alueelta, harvennuksilla tulee turvata kasvun kannalta riittävän pitkän latvuksen säilyminen. Väli- ja latvatukin oksikkuuslaadun parantaminen kannattavasti metsikön kasvatustiheyttä säätelemällä on vaikeaa, koska samalla puiden kasvu hidastuu huomattavasti. Suuresta alkutiheydestä on myös hyötyä siten, että harvennuksissa on enemmän valinnanvaraa pyrittäessä kasvattamaan mahdollisimman hyvälaatuisia tukkirunkoja.

Viljavuutta on usein pidetty jopa tärkeimpänä männyn laatuun vaikuttavana tekijänä (esim. Varmola 1996). Myös tässä tutkimuksessa oksikkuudessa oli eroja kasvupaikkojen välillä. Viljavuuden ei kuitenkaan havaittu vaikuttavan rungon ja oksien koon välisiin suhteisiin. Karulla kasvupaikalla runkojen korkea laatu saavutetaan puiden hitaamman kasvun kautta. Lannoituksen vaikutus oksikkuuteen on rinnastettavissa kasvupaikan viljavuuden vaikutukseen (Saramäki ja Silander 1982, Mäkinen ja Uusvaara 1992). Lannoitukset tehdään kuitenkin yleensä metsikön kiertoajan loppupuolella, jolloin niiden vaikutus runkojen laatuun jää vähäisemmäksi.

Tulosten mukaan puiden perimä vaikuttaa runkojen laatuun. Perimän vaikutus oli kuitenkin suhteellisen pieni metsikön tiheyden vaikutukseen verrattuna. Toisaalta jos simuloinneissa havaitut perimästä johtuvat erot puiden kasvussa ja laadussa ovat todellisia ja niiden vaikutus kertaantuu suurilla pinta-aloilla, voi pienilläkin jalostuksella saavutettavilla laadun parannuksilla olla merkitystä. Yksittäisissä metsiköissä voitaneen jalostuksella saavuttaa huomattavaa oksikkuuslaadun paranemista vain käyttämällä normaalista männystä perimältään selvästi poikkeavia genotyyppejä. Erittäin kapealatvainen ja ohutokainen ns. Kanervan mänty onkin saanut runsaasti huomiota (Kärki ja Tigerstedt 1985, Pöykkö ja Velling 1993). Kuusella on mielenkiinto puolestaan kohdistunut ns. riippakukseen (Pulkkinen 1991).

7.4 Tutkimuksen jatko

Edellä esitetyt tarkastelut ja päätelmät perustuivat puuston kokonaistuotokseen ja sen laatuajakaumaan. Jotta voitaisiin antaa käsittelyohjeita, olisi myös tutkittava vaihtoehtojen taloudellisia vaikutuksia. Tässä tutkimuksessa on tarkasteltu esimerkiksi sitä, miten rungoista saatavan sahatavaran laatuluokkien hinnat voidaan ottaa mukaan laskelmiin. Käytetyt hinnat olivat kuitenkin varsin karkeita keskiarvoja, eikä eri A-laatuluokkien hintoja eritelty. Lopputuotteen hinnan lisäksi laskelmissa pitäisi ottaa huomioon metsikön perustamis- ja korjuukustannukset sekä diskontata eri aikoina tapahtuvien toimenpiteiden tuotot ja kustannukset nykyarvoon.

Toisaalta mallien sovellusalueelta tulee laajentaa. Karsinnan, lannoituksen, kasvupaikkojen (suot), maantieteellisen vaihtelun (rannikko, Pohjois-Suomi) ja seka-

puuston vaikutusta laatuun ei tässä tutkimuksessa ole arvioitu. Nykyisillä malleilla voidaan tarkastella vain oksien ominaisuuksia ja runkomuotoa, mutta muiden vikojen esiintymistä ja vaikutusta sahatavaran laatuun ja arvoon ei voida ennustaa. Mallit on laadittu vain männylle, mutta vastaavien mallien laatiminen myös kuuselle ja koivulle on käynnissä. Jotta eri tekijöiden vaikutusta metsikön kasvatuksen kannattavuuteen voitaisiin tarkastella kokonaisvaltaisesti, tulisi myös massa- ja pape-riteollisuuden kannalta tärkeät puun kuituominaisuudet sisällyttää malliin.

Tässä tutkimuksessa empiiristen ja elintoimintoihin perustuvien mallien rinnakkaisesta kehittämisestä on saatu synergiaetua käyttämällä mallituksessa yhteisiä aineistoja. Mallien luotettavuuden arvioinnissa on ollut hyödyllistä verrata molempien mallien ennusteita toisiinsa. On myös ajateltavissa, että pitkällä tähtäyksellä rinnakkainen kehitystyö johtaa uuteen, aiempaa parempaan yhdistettyyn malliin, jossa voidaan hyödyntää biologista tietoa ja kokeellisia mittauksia entistä kattavammin.

Summary

Predicting yield and quality of Scots pine stands

Mäkelä, A., Mäkinen, H., Vanninen, P., Hynynen, J., Kantola, A. and Mielikäinen, K.

Finnish Forest Research Institute, Research Papers 794.

The objective of this study was to develop methods for projecting timber quality development in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. It was hypothesised that if quality characteristics were included in growth models, this would allow us to simulate the effects of silvicultural treatments on timber quality as well as on tree growth. Two types of growth model were used; an individual-tree-based statistical model developed at Finnish Forest Research Institute, and a process-based model developed at the University of Helsinki. In order to incorporate quality characteristics in the growth models, measurements were made on branch and stem characteristics in stands representing a range of age classes and stocking densities. The data were used to construct statistical models for stem and branch properties, and these were combined with the statistical growth model. The data and models were also utilised in the process-based model for the description of internal stem structure. In addition, a biomass data set was acquired from the same stands, in order to parametrize and test the growth part of the process-based model. The models can be used for comparing the effects of management methods on the value of timber, applying different quality criteria. However, this study has focussed on methodological development rather than practical management recommendations.

Example simulations were carried out with both models to compare the effects of different thinning strategies on yield and quality. The results were largely the same for both models. An unthinned stand produced thin branches and good quality overall, but a large part of growth was lost to natural mortality. According to the simulations, the most favourable combination of high quality and productivity was achieved using a slightly less intensive thinning regime than currently recommended in the practical forestry. Through such thinnings, the potential mortality was utilised, but stocking levels were high enough not to reduce productivity or impair timber quality. The process-based model was also applied to a comparison of a range of initial densities, and to an analysis of the effect of measured, genetically determined structural parameters on timber quality. The results indicated that timber quality, in the butt log in particular, was largely determined by the early growth rate. Dense stocking at establishment improved wood quality but reduced growth at the same time. Wood quality is also affected by genetic factors, but these were found to be of minor importance compared with stocking density. Based on the empirical results, the general pattern of branchiness varied between site types, but site fertility was not observed to affect the relationship between branch and stem size. In other

words, the high quality timber found on sites of low fertility seems to be a result of slow growth rates.

This study has been among the first ones to take on parallel development of statistical and process-based growth models, with shared individual sub-models and data. Both types of model performed similarly in the examples presented, rendering the conclusions independent of model type. However, when choosing a model or evaluating the results, it should be borne in mind that the domains of application of the two models were not quite the same. In this study, the parallel development work has been of synergistic advantage, both model types utilising the same data sets for model parameterisation and testing, and the shared applications allowing for comparisons between the models. In the long run, the parallel development may lead to a new combined model with more comprehensive use of both biological knowledge and empirical measurements.

Kirjallisuus

- Albrektson, A. 1980. Biomass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) amount – development – methods of mensuration. The Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture. Umeå. Reports 2. 189 s.
- Batschelet, E., 1981. Circular statistics in biology. Academic Press, London. 371 s.
- Berninger, F., Mäkelä, A. & Hari, P. 1996. Optimal control of gas exchange during drought: empirical evidence. *Ann. Bot.* 77: 469–476.
- Björklund, L. 1999. Identifying heartwood-rich stands or stems of *Pinus sylvestris* by using inventory data. *Silva Fenn.* 33: 119–129.
- Box, G.E.P., Jenkins, G.M. & Reinsel, G.C. 1994. Time series analysis – forecasting and control. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 592 s.
- Cook, E.R. & Peters, K. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bull.* 41: 45–53.
- Eissenstat, D.M. & Yanai, R.D. 1997. The ecology of root lifespan. *Adv. Ecol. Res.* 27: 1–60.
- Davidson, R.L. 1969. Effects of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann. Bot.* 33: 561–569.
- Fujimori, T. 1993. Dynamics of grown structure and stem growth based on knot analysis of a hinoki cypress. *For. Ecol. Manage.* 56: 57–68.
- Gower, S.T., Pongracic, S. & Landsberg, J.L. 1996. A global trend in belowground carbon allocation: can we use the relationship at smaller scales? *Ecology* 77: 1750–1755.
- Grier, C.C., Vogt, K.A., Keyes, M.R. & Edmonds, R.L. 1981. Biomass distribution and above- and below- ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.* 11: 155–167.
- Haapanen, M., Velling, P. & Annala, M.-L. 1997. Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality traits in Scots pine. *Silva Fenn.* 31: 3–12.
- Halinen, M. 1985. Männyn nuoruusvaiheen kasvunopeuden vaikutus sahatavaran laatuun. *Silva Fenn.* 19: 377–385.

- Hari, P., Kellomäki, S., Mäkelä, A., Ilonen, P., Kanninen, M., Korpilahti, E. & Nygren, M. 1982. Dynamics of early development of tree stand. *Acta For. Fen.* 177: 1–39.
- Heikinheimo, O. 1953. Puun rungon luontaisesta karsiutumista. *Commun. Inst. For. Fenn.* 41(5). 39 s.
- Heiskanen, V. 1954. Vuosiluston paksuuden ja sahatukin laadun välisestä riippuvuudesta. *Commun. Inst. For. Fenn.* 44(5). 31 s.
- 1965. Puiden paksuuden ja nuoruuden kehityksen sekä oksaisuuden ja sahapuulaadun välisistä suhteista männikössä. *Acta For. Fenn.* 80(2). 62 s.
- Hubbard, R.M., Bond, B.J. & Ryan, M.G. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiol.* 19: 165–172.
- Hynynen, J. & Ojansuu, R. (toim.) 1996. Puuston kehityksen ennustaminen – MELA ja vaihtoehtoja. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 612. 116 s.
- , Ojansuu, R., Hökkä, H., Salminen, H., Siipilehto, J. & Haapala, P. 2000. Models for predicting stand development – Description of biological processes in MELA System. (Käsikirjoitus.)
- Ingestad, T., Arnsson, A. & Ågren G.I. 1981. Nutrient flux density model of mineral nutrition in conifer ecosystems. *Stud. For. Suec.* 160: 61–71.
- Kaipiainen, L. & Hari, P. 1985. Consistencies in the structure of Scots pine. *Julkaisussa: Tigerstedt, P.M.A., Puttonen, P. & Koski, V. (toim.). Crop Physiology of Forest Trees. Helsinki University Press. s. 32–37.*
- Kellomäki, S., Lämsä, P., Oker-Blom, P. & Uusvaara, O. 1992. Männyn laatukasvatus. *Silva Carelica* 23. 133 s.
- , Ikonen, V.-P. & Peltola, H. 2000. Linking the properties of tree stem to the properties of sawn timber through simulated sawing. (Käsikirjoitus.)
- Korpilahti, E. 1988. Photosynthetic production of Scots pine in the natural environment. *Acta For. Fenn.* 202. 71 s.
- Kärki, L. & Tigerstedt, P.M.A. 1985. Definition and exploitation of forest ideotypes in Finland. *Teoksessa: Cannell, M.G.R. ja Jackson, J.E. (toim.). Attributes of Trees as Crop Plants. Inst. Terr. Ecol. Monks Wood, Abbots Ripton, Hunts, UK. s. 102–109.*
- Kärkkäinen, M. 1980. Mäntytukkirunkojen laatu-uokitus. *Commun. Inst. For. Fenn.* 96(5). 152 s.
- 1986. Malli männyn, kuusen ja koivun puuaineen oksaisuudesta. *Silva Fenn.* 20: 107–116.
- Laasasenaho, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Commun. Inst. For. Fenn.* 108. 74 s.
- Lappi, J. 1992. A linear programming package for management planning. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 414. 134 s.
- Lavigne, M.B. & Ryan, M.G. 1997. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. *Tree Physiol.* 17: 543–551.
- Lyr, H. & Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. *Int. Rev. For. Res. (N.Y.)* 2: 181–236.
- Makkonen, K. & Helmisaari, H.-S. 1998. Seasonal and yearly variations of fine-root biomass and necromass in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand. *For. Ecol. Manage.* 102: 283–290.
- Marklund, L.G. 1988. Biomassfunktioner för tall, gran och björk i Sverige. Sveriges Lantbruksuniversitet. Institutionen för Skogstaxering. Rapport 45. 73 s.
- Maynard Smith, J. 1968. *Mathematical ideas in biology.* Cambridge University Press. Cambridge. 152 s.

- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. Generalized Linear Models. 2nd edition. Chapman and Hall, London. 511 s.
- Mielikäinen, K. 1994. Metsän kasvattaminen. Julkaisussa: Häyrynen, M. (toim.). Tapion taskukirja. Gummerrus Kirjapaino Oy, Jyväskylä. s. 187–201.
- Monserud, R.A. & Sterba, H. 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *For. Ecol. Manage.* 113: 109–123.
- Mäkelä, A. 1990. Adaptation of light interception computations to stand growth models. *Silva Carelica* 15: 221–239.
- 1997. A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *For. Sci.* 43: 7–24.
- & Hari, P. 1986. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. *Ecol. Model.* 33: 205–229.
- & Sievänen, R. 1992. Height growth strategies in open-grown trees. *J. Theor. Biol.* 159: 443–467.
- & Vanninen, P. 1998. Impacts of size and competition on tree form and distribution of above-ground biomass in Scots pine. *Can. J. For. Res.* 28: 216–227.
- & Vanninen, P. 2000. Estimation of fine root mortality and growth from simple measurements: a method based on system dynamics. *Trees* 14: 316–323.
- , Sievänen, R., Lindner, R. & Lasch, P. 2000. Application of volume growth and survival graphs in the evaluation of four process-based growth models. *Tree Physiol.* 20: 347–356.
- Mäkinen, H. 1996a. Effect of intertree competition on biomass production on *Pinus sylvestris* (L.) half-sib families. *For. Ecol. Manage.* 86: 105–112.
- 1996b. Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. *Scand. J. For. Res.* 11: 129–136.
- 1997. Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families. *Silva Fenn.* 31: 43–52.
- & Uusvaara, O. 1992. Lannoituksen vaikutus männyn oksikkuuteen ja puuaineen laatuun. *Folia For.* 801. 23 s.
- , Hynynen, J., Colin, F. & Mäkelä, A. 1999. Predicting branch characteristics of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information. Julkaisussa: Nepveu, G. (toim.). Proceedings of IUFRO WP S5.01–04 Workshop ‘Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares’, La Londe-Les-Maures, France, September 5–12, 1999. s. 42–49.
- Nikinmaa, E., 1992. Analyses of the growth of Scots pine; matching structure with function. *Acta For. Fenn.* 235. 68 s.
- Nylinder, P. 1958. Synpunkter på produktionens kvalitet. Rapp. Uppsats. Instn. Virkeslära, Skogshögsk. U2. 19 s.
- Ojansuu, R. & Henttonen, H. 1983. Kuukauden keskilämpötilan, lämpösumman ja sademäärän paikallisten arvojen johtaminen Ilmatieteen laitoksen mittaustiedoista. *Silva Fenn.* 17: 143–160.
- Oker-Blom, P., Pukkala, T. & Kuuluvainen, T. 1989. The relationship between radiation interception and photosynthesis in forest canopies: effect of stand structure and latitude. *Ecol. Model.* 49: 73–87.
- Penning de Vries, F.W. 1974. Substrate utilisation and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. *Neth. J. Agric.* 22: 40–44.
- Persson, A. 1977. Kvalitetsutveckling inom yngre förbandsförsök med tall. Skogshögskolan, Institutionen för Skogsproduktion, Rapporter och Uppsatser 45. 152 s.

- Persson, H. 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. *Oikos* 30: 508–519.
- 1980. Fine-root dynamics in a Scots pine stand with and without near-optimum nutrient and water regimes. *Acta Phytogeogr. Suec.* 68: 101–110.
- Pohjoismainen sahatavara. Lajitteluohjeet. 1994. Suomen Sahateollisuusmiesten Yhdistys. Gummerrus Kirjapaino Oy, Jyväskylä. 38 s.
- Pukkala, T. 1989. Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scand. J. For. Res.* 4: 187–202.
- Pulkkinen, P. 1991. The pendulous form of Norway spruce as an option for crop tree breeding. *Rep. Found. For. Tree Breed.* 2. 30 s.
- Pöykkö, T. & Velling, P. 1993. Inheritance of the narrow-crowned Scots pine E 1101, “Kanerva pine“. *Silva Fenn.* 27: 219–226.
- Ryan, M.G. 1990. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Can. J. For. Res.* 20: 48–57.
- & Waring, R.H. 1992. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology* 73: 2100–2108.
- , Lavigne, M.B. & Gower, S.T. 1997. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *Journal of Geophysical Research* 102(D24): 28871–28883.
- Santantonio, D. 1989. Dry-matter partitioning and fine-root production in forests – new approaches to a difficult problem. *Julkaisussa: Pereira, J.S. & Landsberg, J.J. (toim.). Biomass production by fast-growing trees. NATO ASI Series, Vol. 41. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. s. 57–72.*
- & Hermann, R.K. 1985. Standing crop, production, and turnover of fine-roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Ann. Sci. For.* 42: 113–142.
- Saramäki, J. & Silander, P. 1982. Lannoituksen ja harvennuksen vaikutus männyn latvukseen. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 52. 42 s.
- Searle, S.R., Casella, G. & McGulloch, C.E. 1992. *Variance Components*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 501 s.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & T. Kira, 1964. A quantitative analysis of plant form – The pipe model theory. I. Basic analyses. *Jpn J. Ecol.* 14: 97–105.
- Sievänen, R. 1992. Construction and identification of models for tree and stand growth. *Series A: Research Reports. Nr 9. Teknillinen korkeakoulu, Automaatiotekniikan laboratorio. Helsinki. 52 s.*
- SiiTONEN, M. 1995. MELA vuonna 2000. MELA-järjestelmän kehittämisen perusteita ja tavoitteita. *Julkaisussa: Niemeläinen, P., Kangas, J. & Päivinen, R. (toim.). Integroidun metsäsuunnittelun menetelmiä ja välineitä. Integroidun metsällisen päätöksenteon tukijärjestelmä (IMPJ)-yhteistutkimushankkeen loppuseminaari. Joensuun yliopisto. Metsätieteellinen tiedekunta. Tiedonantoja* 16: 7–102.
- Singh, J.S., Lauenroth, W.K., Hunt, H.W. & Swift, D.M. 1984. Bias and random errors in estimators of net root production: a simulation approach. *Ecology* 65: 1760–1764.
- Sprugel, D.G. 1984. Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave regenerated Balsam fir stands. *Ecol. Monogr.* 54: 165–186.
- 1990. Components of woody-tissue respiration in young *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes trees. *Trees* 4: 88–99.
- Turkia, K. & Kellomäki, S. 1987. Kasvupaikan viljavuuden ja puuston tiheyden vaikutus nuorten mäntyjen oksien läpimittaan. *Folia For.* 705. 16 s.

- Uusvaara, O. 1981. Viljelymänniköistä saadun sahatavaran laatu ja arvo. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 27. 107 s.
- 1991. Havaintoja nuorten istutusmänniköiden oksikkuudesta ja puuaineen laadusta. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 377. 56 s.
- Valentine, H. 1988. A carbon-balance model of stand growth: a derivation employing pipe-model theory and the self-thinning rule. *Ann. Bot.* 62: 389–396.
- Vanninen, P. & Mäkelä A. 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiol.* 19: 823–830.
- , Ylitalo, H., Sievänen, R. & Mäkelä, A. 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees* 10: 231–238.
- Varmola, M. 1996. Nuorten viljelymänniköiden tuotos ja laatu. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 585. 43 s.
- Velling, P. 1988. The Relationships between Yield Components in the Breeding of Scots Pine. Väitöskirja. Helsingin Yliopisto, Helsinki, 59 s.
- Venäläinen, M., Annala, M.-L., Kosonen, E., Rantanen, H. & Tynkkynen H. 1994. Plusmäntytjen testaustulosrekisteri ja jalostushyöty. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 497. 89 s.
- Vuokila, Y. & Väliaho, H. 1980. Viljeltyjen havumetsiköiden kasvatusmallit. *Commun. Inst. For. Fenn.* 99(2). 271 s.
- Väisänen, H., Kellomäki, S., Oker-Blom, P. & Valtonen, E. 1989. Structural development of *Pinus sylvestris* stands with varying initial density: a preliminary model for quality of sawn timber as affected by silvicultural measures. *Scand. J. For. Res.* 4: 223–238.
- Ylitalo, H. 1996. Männyn maanalaisten osien biomassat. *Metsäekologian Pro gradu – tutkielma*. Helsingin yliopisto, Metsäekologian laitos. 53 s.
- Yoder, B.J., Ryan, M.G., Waring, R.H., Schoettle, A.W. & Kaufmann, M.R. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *For. Sci.* 40: 513–526.
- Ågren, G. I., Axelsson, B., Flower-Ellis, J.G.K., Linder, S., Persson, H., Staaf, H. & Troeng, E.. 1980. Annual carbon budget for a young Scots pine. Julkaisussa: Persson, T. (toim.). *Structure and function of northern coniferous forests – an ecosystem study*. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 32: 307–313.

89 viitettä.

Liite 1

Hankkeessa syntyneet julkaisut:

- Mäkelä, A. 1997. A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *For. Sci.* 43: 7–24.
- 1999. Acclimation in dynamic models based on structural relationships. *Functional Ecology* 13: 145–156.
- & Vanninen, P. 1998. Impact of size and competition on tree form and distribution of above-ground biomass in Scots pine. *Can. J. For. Res.* 28: 216–227.
- & Vanninen, P. 2000. Estimation of fine root mortality and growth based on general properties of a dynamic model. *Trees* 14: 316–323.
- , Vanninen, P. & Ikonen, V.-P. 1997. An application of process-based modelling to the development of branchiness in Scots pine. *Silva Fenn.* 31: 369–380.
- , Mäkinen, H. & Vanninen, P. 1999. Quality of Scots pine under different thinning treatments – an analysis based on resource capture and allocation in individual trees. *Julkaisussa: Nepveu, G. (toim.). Proceedings of IUFRO WP S5.01–04 Workshop ‘Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares’, La Londe-Les-Maures, France, September 5–12, 1999. s. 571–578.*
- , Landsberg, J., Ek, A.R., Burk, T.E., Ter-Mikaelian, M., Ågren, G.I., Oliver, C.D. & Puttonen, P. 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state-of-art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 20: 289–298.
- , Sievänen, R., Lindner, M. & Lasch, P. 2000. Application of volume growth and survival graphs in the evaluation of four process-based growth models. *Tree Physiol.* 20: 347–356.
- Mäkinen, H. 1997. Reducing the effects of disturbance on tree ring data using intervention detection. *Scand. J. For. Res.* 12: 351–355.
- 1998. Effect of thinning and natural variation in bole roundness in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *For. Ecol. Manage.* 107: 231–239.
- 1998. The suitability of height and radial increment variation in *Pinus sylvestris* (L.) for expressing environmental signals. *For. Ecol. Manage.* 122: 191–197.
- 1999. Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland. *Can. J. For. Res.* 29: 1216–1224.
- 1999. Growth, suppression, death, and self-pruning of branches of Scots pine in southern and central Finland. *Can. J. For. Res.* 29: 585–594.
- & Colin, F. 1998. Predicting branch angle and branch diameter of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information. *Can. J. For. Res.* 28: 1686–1696.
- & Colin, F. 1999. Predicting the number, death, and self-pruning of branches in Scots pine. *Can. J. For. Res.* 29: 1225–1236.
- & Vanninen, P. 1999. Effect of sample selection on the environmental signal derived from tree ring series. *For. Ecol. Manage.* 113: 83–89.
- & Song, T. 2000. Evaluation of models for branch characteristics of Scots pine in Finland. *For. Ecol. Manage.* (Submitted.)
- , Hynynen, J., Colin, F. & Mäkelä, A. 1999. Predicting branch characteristics of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information. *Julkaisussa: Nepveu,*

- G. (toim.). Proceedings of IUFRO WP S5.01–04 Workshop 'Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares', La Londe-Les-Maures, France, September 5–12, 1999. s. 42–49.
- Sievänen, R., Lindner, M., Mäkelä, A. & Lasch, P. 2000. Volume growth and survival graphs: a method for evaluating process-based forest growth models. *Tree Physiol.* 20: 357–366.
- Vanninen, P. & Mäkelä A. 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiol.* 19: 823–830.
- & Mäkelä A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size, and competitive status. *Tree Physiol.* 21: 527–533.

Liite 2.

Biomassan jakautuminen eri ositteisiin (kg) metsätyypin, puiden koon ja solakkuuden (h/d) mukaan luokiteltuina keskiarvoina.

Metsä- tyyppi	h m	d cm	h/d	Oksat	Neu- lasat	Runko				Yht.	Maan- päälli- nen	n	Maan- alainen	n
						Manto- puu	Sydän- puu	Kuori						
CT	5-10	0-10	100-150	1,9	1,2	4,6	0,8	1,4	6,7		9,8	3	1,0	3
CT	5-10	0-10	150-200	1,8	0,6	5,0	0,4	1,2	6,6		9,0	1	1,7	1
CT	10-15	0-10	100-150	4,1	1,6	12,4	2,1	3,0	17,6		23,2	2	2,0	2
CT	15-20	10-20	100-150	27,4	4,2	64,8	12,6	12,9	90,4		122,0	2	18,2	2
MT	0-5	0-10	100-150	0,5	0,4	1,1	0,1	0,3	1,5		2,3	3	-	-
MT	0-5	0-10	150-200	0,2	0,1	0,3	0,0	0,1	0,4		0,6	3	-	-
MT	5-10	0-10	50-100	3,3	2,3	5,9	0,2	1,4	7,4		13,1	14	0,8	1
MT	5-10	0-10	100-150	1,0	0,9	2,8	0,1	0,7	3,5		5,3	5	1,5	1
MT	5-10	0-10	150-200	0,2	0,2	4,9	0,3	1,0	5,2		6,6	1	-	-
MT	5-10	10-20	50-100	15,5	10,6	14,1	0,4	4,2	18,6		44,7	1	-	-
MT	10-15	0-10	100-150	1,4	1,0	8,4	0,8	2,0	9,2		13,7	5	-	-
MT	10-15	0-10	150-200	0,7	0,5	10,6	1,5	1,8	12,1		17,5	2	-	-
MT	10-15	10-20	50-100	7,3	4,4	32,2	3,4	6,9	35,6		55,4	19	-	-
MT	10-15	10-20	100-150	3,5	2,7	19,8	2,9	4,3	22,7		35,2	6	-	-
MT	10-15	20-30	50-100	18,8	9,6	55,4	7,2	13,6	62,6		104,7	1	-	-
MT	15-20	0-10	150-200	1,0	0,8	15,7	4,5	2,9	20,2		26,8	1	-	-
MT	15-20	10-20	50-100	16,9	7,7	73,7	10,0	11,1	83,7		183,3	5	-	-
MT	15-20	10-20	100-150	11,7	4,3	51,9	18,8	9,7	74,6		109,6	7	26,9	2
MT	15-20	20-30	50-100	36,1	14,7	142,0	25,3	18,8	167,3		342,6	1	-	-
MT	20-25	10-20	100-150	9,7	4,3	84,1	33,8	12,8	118,0		168,2	9	-	-
MT	20-25	20-30	50-100	29,9	4,8	94,9	91,1	25,4	211,4		246,2	1	65,3	1
MT	20-25	20-30	100-150	26,0	7,3	138,7	69,8	23,2	213,2		299,8	6	41,6	1
MT	25-	20-30	100-150	20,7	11,8	228,9	83,3	31,4	312,2		438,5	1	-	-

Liite 3.

Puiden rakennetta kuvaavia tunnuslukuja metsätyyppin ja puiden koon mukaan luokiteltuna keskiarvoina.

Keskiarvo koko biomassa-aineistossa						Maanpäällisen ositteen biomassa-aineisto ¹						Kokonaisbiomassa-aineisto ²		
Metsä- tyyppi	ikä v	h m	d cm	h/d	h _{cr} cm	Oksat %	Neu- lasat %	Runko			n	Juuret %	Kanto %	n
								Manto- puu %	Sydän- puu %	Kuori %				
CT	10-30	5-10	5,4	0,58	481	21	9	47	8	15	4	14	7	4
CT	50-100	10-15	8,3	0,49	562	18	7	54	9	13	2	10	8	2
CT	50-100	15-20	14,7	0,35	648	22	3	53	10	11	2	15	8	2
MT	10-30	10-15	13,7	0,50	624	13	9	59	6	14	26	-	-	-
MT	10-30	15-20	17,7	0,52	789	14	7	59	6	14	1	-	-	-
MT	10-30	3-5	2,7	0,56	219	22	12	50	3	13	6	-	-	-
MT	10-30	5-10	7,2	0,70	448	23	17	48	2	11	21	15	7	2
MT	30-50	10-15	13,0	0,41	580	8	5	57	9	10	7	-	-	-
MT	30-50	15-20	16,5	0,48	811	11	4	46	9	8	9	24	8	2
MT	50-100	15-20	15,2	0,35	661	5	3	45	22	7	4	-	-	-
MT	50-100	20-25	19,5	0,35	778	7	2	48	23	8	16	21	8	2
MT	50-100	25-33	26,6	0,41	1106	5	3	52	19	7	1	-	-	-

¹⁾ Osuus puun maanpäällisen osan kuivapainosta

²⁾ Osuus puun maanpäällisen ja maanalaisen osan kuivapainosta

ISBN 951-40-1760-9
ISSN 0358-4283
Hakapaino 2000