



HELSINGIN YLIOPISTO
MAATALOUS-METSÄTIEEELLINEN TIEDEKUNTA

Kuusen kasvu luonnontilaisissa metsissä

Otto Saikkonen

Maisterintutkielma

Helsingin yliopisto

Metsätieteiden maisteriohjelma

Metsien ekologia ja käyttö

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos/Institution– Department Metsätieteiden osasto, metsätieteiden maisteriohjelma	
Tekijä/Författare – Author Otto Saikkonen			
Työn nimi / Arbetets titel – Title Kuusen kasvu luonnontilaisissa metsissä			
Oppiaine /Läroämne – Subject Metsien ekologia ja käyttö			
Työn laji/Arbetets art – Level Maisterintutkielma	Aika/Datum – Month and year	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages	
<p>Tiivistelmä/Referat – Abstract</p> <p>Suomessa metsien tutkimus painottuu talousmetsiin, vaikka 13 % Suomen metsistä on suojeltuja. Luonnontilaisten metsien kasvun ymmärtäminen on tärkeää metsien hiilensidonnasta ja biomassan tuotannon ymmärtämisen kannalta verrattuna talousmetsiin. Tämän tutkimuksen tavoite on tutkia kuusen (<i>Picea abies</i>) kasvun ajallista muutosta luonnontilaisissa kuusivaltaisissa metsissä ja selvittää syitä mahdolliselle kasvun muutokselle. Tutkimus pyrkii vastaamaan kysymyksiin luonnontilaisten metsien kuusen kasvuun vaikuttavista tekijöistä ja vertaamaan kasvun muutosta talousmetsien kasvun muutokseen.</p> <p>Kuusen kasvua luonnontilaisissa metsissä tarkasteltiin 25:llä koealalla vuosien 1991–2019 välillä mittaamalla koealat kolmena eri ajankohtana. Mittausten välille saatiin kaksi erillistä kasvun tarkastelujaksoa. Tutkimuksessa tarkasteltiin kuusten nettoperustuotantoa (NPP = net primary productivity) ja tilavuutta metsikkötasolla ja niiden muutosta eri tarkastelujaksojen välillä. Puiden tilavuus ja NPP:n laskemiseen käytetty puiden biomassan muutos saatiin käyttämällä kuusen tilavuusmallia sekä biomassamalleja. NPP:n ja tilavuuden muutoksen syitä tarkasteltiin koealojen maantieteellisen sijainnin ja kasvuolosuhteiden, metsän kuolleisuuden ja latvuspeittävyuden kannalta.</p> <p>Luonnontilaisten metsien kuusen NPP kasvoi keskimäärin 0,02 kg C/m²/v tämän tutkimuksen mittausten aikana, joka tarkoittaa ~11 % NPP:n kasvua 1991–2019. Kuusten tilavuus kasvoi tarkastelujaksolla 1 (1991–2007) 2,3 m³/ha/v ja tarkastelujaksolla 2 (2007–2019) 3,0 m³/ha/v. Metsän latvuspeittävyydellä tai puiden vuosittaisella kuolleisuudella ei havaittu olevan korrelaatiota kuusten NPP:n tai tilavuuden muutokseen. Kuusten tilavuus kasvoi molemmilla tarkastelujaksoilla voimakkaammin eteläisemmillä koealoilla verrattuna pohjoisempiin.</p> <p>Kuusten NPP ja tilavuus on tutkimuksen perusteella kasvanut luonnontilaisissa metsissä viimeisen kolmenkymmenen vuoden aikana. Kuusten NPP ja tilavuuden kasvun muutos on ollut suurempaa pohjoisemmissa luonnontilaisissa metsissä verrattuna eteläisempiin. Tilavuuden kasvu on keskimäärin yhtä suurta kuin vanhoissa talousmetsissä. NPP:n ja tilavuuden muutoksen voimakkuuteen vaikuttaa ainakin metsän maantieteellinen sijainti. Metsien rakenteellinen muutos ei tämän tutkimuksen perusteella vaikuta puuston kasvun muutokseen. Luonnontilaisten metsien monimuotoinen rakenne tuo haasteita puuston muutoksen tarkasteluun ja puiden kasvun muutoksen ymmärtämiseksi vaadittaisiin mahdollisesti tarkempaa tarkastelua metsän rakenteesta.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Kuusi, luonnontilainen, nettoperustuotanto, tilavuuskasvu			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Helsingin yliopiston kirjasto – Helda / E-thesis (opinnäytteet) ethesis.helsinki.fi			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Alkusanat ja Kiitokset

Tämän tutkimuksen aikaisemmat aineistot on kerätty Luonnonvarakeskuksen (Luke) hankkeissa, ja haluankin kiittää aineistosta ja koealojen tiedoista Lukea. Suuri kiitos opettavaisesta matkasta työni ohjaajille Anu Akujärvelle (Suomen ympäristökeskus) ja Annikki Mäkelälle (Helsingin yliopisto) aineiston analysoinnin ja kirjoittamisprosessin tukemisessa ja ohjaamisessa. Kiitokset tämän työn valmistumisesta kuuluu myös Kristiina Koivulle ja Timothy Greenille kesän 2019 maastomittausten avustamisesta.

Helsingissä toukokuussa 2021

Otto Saikkonen

Sisällysluettelo

1. JOHDANTO	4
1.1 LUONNONTILAISET METSÄT	4
1.2 METSIEN KASVU	6
1.3 TUTKIMUSONGELMA.....	8
1.4 TAVOITTEET, KYSYMYKSET JA HYPOTEESIT.....	8
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	10
2.1 MITTAUKSET JA AINEISTO.....	10
2.2 PUUKOHTAISTEN OSITTEIDEN MALLINTAMINEN.....	13
2.2.2 PUUN PITUUS.....	14
2.2.3 LATVUKSEN PITUUS	17
2.2.4 LATVUKSEN LEVEYS	18
2.3 LATVUSPEITTÄVYYDEN LASKEMINEN	20
2.4 KASVUN LASKEMINEN	20
2.4.1 TILAVUUSMALLI	22
2.4.2 BIOMASSAMALLI.....	22
2.5 PUIDEN KUOLLEISUUS	25
3. TULOKSET	26
3.1. KUOLLEISUUS	26
3.2. BIOMASSAN JA TILAVUUDEN MÄÄRÄ KOEALOITTAIN	27
3.3. NPP JA TILAVUUDEN KASVUN MUUTOKSET	29
3.4. METSIEN RAKENTEELLISEN MUUTOKSEN VAIKUTUS KUUSEN KASVUUN.....	33
4. TULOSTEN TARKASTELU	35
5. JOHTOPÄÄTÖKSET	38
6. LÄHTEET	39

1. Johdanto

Metsien käytöllä on suuri rooli ihmisten aiheuttaman ilmastonmuutoksen hillitsemisessä, ja metsien tieteellinen tutkimus luo pohjan metsien käyttöön liittyvälle päätöksenteolle (Anderegg ym. 2021). Metsien kasvupotentiaalin ja hiilen sidonnan arvioiminen koostuu lähinnä kaukokartoitus-, mallinnus-, metsäkoeala-, inventointi- ja simulaatioaineistoista (Anderegg ym. 2021). Maapallon metsien hiilivarastosta arviolta 44 % on maaperässä alle 1 m syvyydessä, 42 % maanpäällisessä ja maanalaisessa elävässä biomassassa, 8 % kuolleissa puissa ja 5 % karikkeessa (Pan ym. 2011). Viimeisen kolmen vuosikymmenen aikana maaekosysteemien on arvioitu olleen nettonielu noin 20 %:lle teollisuuden ja fossiilisten polttoaineiden hiilidioksidipäästöistä (Le Quéré ym. 2018). Maantieteellisesti 32 % hiilivarastoista on boreaalisisissa metsissä, joihin myös Suomen metsät luokitellaan (Pan ym. 2011). Maapallon laajuisesti boreaalisten metsien hiilestä 20 % on arvioitu varastoituneen metsien biomassaan ja 60 % maaperään (Pan ym. 2011).

Simulaatiotutkimuksissa on esitetty Suomen metsien kasvun kiihtyvän tulevaisuudessa ilmaston lämpenemisen johdosta pohjoisemmassa Suomessa, mutta etelässä kasvun on esitetty hidastuvan (Kellomäki ym. 2018). Suomessa metsien kasvun muutoksen tutkimus on painottunut pitkälti talousmetsien kasvun tarkasteluun, mutta luonnontilaisten metsien kasvusta löytyy vähemmän tietoa. Suomen metsistä suojeltuja metsiä on kuitenkin 2,9 miljoonaa hehtaaria, joka vastaa 13 % Suomen metsäpinta-alasta (Luonnonvarakeskus 2019). Tässä tutkimuksessa pyritään pitkän aikavälin metsäkoealojen inventointityyppisen tutkimuksen avulla luomaan uutta tietoa luonnontilaisten tuoreen kankaan metsien kasvusta käyttäen kuusta [*Picea abies* (L.) H.Karst.] mallilajina.

1.1 Luonnontilaiset metsät

Luonnontilaisilla metsillä tarkoitetaan metsiä, joissa ei ole suoritettu metsätaloudellisia toimenpiteitä vuosikymmeniin. Tällainen metsä luokitellaan usein myös vanhaksi metsäksi, jos se on sukcession loppuvaiheessa eikä siihen näin ollen ole kohdistunut voimakasta häiriötä, joka olisi aloittanut uuden sukcessiokierron (Peltoniemi ja Mäkipää 2011). Luonnontilainen metsä ei aina tarkoita ikärakenteeltaan vanhaa metsää. Mikäli metsään on kohdistunut jokin häiriö, esimerkiksi metsäpalo, myrskytuho tai sienitauti,

voivat myös luonnontilaisen metsän puut olla varsin nuoria (Peltoniemi ja Mäkipää 2011). Lisäksi on hyvä huomioida, etteivät vanhat metsät ole tasaikäisiä vaan sisältävät usein aukkoja pienialaisten häiriöiden takia (Qinghong ja Hytteborn 1991; Kuuluvainen 1994). Näistä syistä luonnontilainen metsä voi olla vanha, mutta ikärakenteeltaan vaihteleva, eikä myöskään vanha metsä ole välttämättä luonnontilainen. Käytänkin tässä tutkimuksessa tarkastelemistani tutkimusmetsistä käsitettä luonnontilainen metsä enkä vanha metsä.

Suomessa tuoreen kankaan vanhaksi havupuuvaltaiseksi metsäksi luokitellaan metsä, jonka puusto on etelässä yli 140 vuotta vanhaa ja kuusi- tai mäntyvaltaista (*Pinus sylvestris* L.) (Kouki ym. 2018). Vanhat havupuuvaltaiset tuoreen kankaan metsät on Suomessa luokiteltu erittäin uhanalaisiksi niiden vähenemisen takia. Tuoreiden kangasmetsien määrä on Etelä-Suomessa vakaa, mutta muualla Suomessa heikkenevä (Kouki ym. 2018). Luonnontilaisten ja vanhojen metsien tyypillisiä piirteitä ovat metsikkötasolla monimuotoinen rakenne, puiden spatiaalisesti vaihteleva järjestyneisyys sekä yksittäisten puiden rakenteellinen monimuotoisuus. Yksittäisen puun ja metsikön rakenteellinen monimuotoisuus voidaan nähdä sekä pystysuunnassa että vaakasuunnassa, jolloin niin puu- kuin metsikkötasolla rakenne on monimuotoinen (Franklin ja Van Pelt 2004). Lisäksi metsikkötasolla kyse ei ole ainoastaan puuston rakenteellisesta monimuotoisuudesta, vaan myös puiden terveydentilan vaihtelusta sekä kuolleiden puiden määrästä, ja esimerkiksi siitä ovatko yksittäiset puut kuolleet pystyyn vai kaatuneet maahan. Pystyyn kuolleet ja kaatuneet puut ovat lahopuina tärkeä elinympäristö mm. selkärangattomille eläimille ja runkoepifyytilajeille (Kouki 2018). Nämä tekijät lisäävät metsän monimuotoisuutta eli biodiversiteettiä esimerkiksi lajien monimuotoisuuden sekä ravinteiden kierron osalta (Franklin ja Van Pelt 2004).

Puuston kasvun ymmärtäminen on tärkeää ekologisesta näkökulmasta niin alueellisella, valtakunnallisella kuin globaalilla tasolla mm. hiilitaseiden määrittämisen ja ekosysteemin toiminnan ymmärtämisen kannalta. Taloudellisesta näkökulmasta puuston kasvun ymmärtäminen mahdollistaa metsän kasvun tuottavuutta lisäävien toimenpiteiden suunnittelun sekä pitkällä että lyhyemmällä aikavälillä (Binkley ym. 2002). Metsikkötasolla puuston kasvun on havaittu olevan suurinta sukkession alkuvaiheessa, kun metsikkö saavuttaa suurimman lehtipinta-alan (Assmann 1970). Kasvuhuiipun saavuttamisen jälkeen kasvun on havaittu pienenevän (Assmann 1970). Metsän kasvun

hidastumista on selitetty pienenevällä bruttoperustuotannolla (GPP = gross primary productivity) ja samalla erityisesti puiden rungon lisääntyneellä hengityksellä eli respiraatiolla, jolloin myös nettoperustuotanto (NPP = net primary productivity) pienenee (Kimmins 1997; Barnes ym. 1998). Laskennallisesti GPP saadaan laskemalla yhteen ekosysteemin nettotuotanto ja soluhengitys. NPP saadaan laskemalla yhteen fotosynteesi eli GPP vähennettynä soluhengityksellä, tai epäsuorasti laskemalla yhteen ekosysteemin nettokasvu ja vuotuinen kuollut biomassa (mm. karike ja kuolleet puut). NPP:n pieneneminen puiden rungon lisääntyneen respiraation seurauksena on kuitenkin herättänyt keskustelua ja sitä ei ole kaikissa tutkimuksissa pystytty todentamaan (Gower ym. 1996; Ryan ym. 1997; Gower ja McMurtrie 1999).

1.2 Metsien kasvu

Aikaisemmissa puun biomassan mallinnustutkimuksissa on esitetty biomassan ja rungon läpimitan noudattavan yksinkertaista lineaarista mallia (Kira ja Shidei 1967). Puun biomassa voidaan luotettavasti mallintaa kahtena eri ajankohtana helposti mitattavissa olevien puustotietojen kuten rinnankorkeusläpimitan, puun pituuden ja latvusrajan korkeuden avulla (Kantola ja Mäkelä 2006). Kahden erillisen mittausajankohdan erotuksella voidaan määrittää puukohtaisesti aikavälin kasvu ja jakamalla kasvu mittausten välisillä vuosilla saadaan puun vuotuinen kasvu, joka voidaan johtaa esimerkiksi metsikkökohtaiseksi kasvuksi.

Valtakunnallisella tasolla Suomessa metsien keskimääräinen NPP arvioitiin olevan 0,38 kg C/m²/v vuodesta 1922 lähtien vuoteen 2004 (Liski ym. 2006). Tutkimuksen mukaan metsien NPP:n arvioitiin kasvaneen keskimäärin 0,09 kg C/m²/v tutkimusjakson aikana. Tämä kasvu on saatu laskemalla yhteen valtakunnan metsien inventoinnin (VMI) mittausten pohjalta metsien biomassan muutos, aluskasvillisuuden biomassan muutos, puiden sekä muun kasvillisuuden kariketuotos, puiden luonnollinen poistuma sekä hakkuupoistuma (Liski ym. 2006). On kuitenkin hyvä huomata näiden laskujen sisältävän paljon oletuksia, jolloin tuloksista ei voi tehdä kovin yksityiskohtaisia johtopäätöksiä. Suomessa metsien kokonaiskasvu on valtakunnan metsien inventoinnin (VMI) perusteella kasvanut mittaussjaksojen aikana. Esimerkiksi metsien keskimääräinen kasvu metsämailla Suomessa oli VMI 9 (1996–2003) mittausten mukaan 4,2 m³/ha/vuosi, kun taas VMI 12 (2014–2018) mittausten perusteella metsät kasvoivat keskimäärin 5,2

m³/ha/vuosi (Ihalainen ja Vaahtera 2019). Tasaikäisten kuusimetsien vuotuisen tilavuuskasvun on todettu heikkenevän puuston valtapituuden kasvaessa, riippumatta harvennuksen voimakkuudesta (Mäkinen ja Isomäki 2004).

Metsikön maksimaalisesta kasvupotentiaalista puhutaan puuston runkokasvun ollessa suurimmillaan (Skovsgaard ja Vanclay 2008). Talousmetsissä maksimaalinen kasvupotentiaali pyritään saavuttamaan harvennusten avulla, joilla lisätään kasvamaan jätettävien puiden elintilaa ja parannetaan kasvuolosuhteita (Skovsgaard ja Vanclay 2008). Myös luonnontilaisen metsän voidaan ajatella saavuttavan maksimaalisen kasvupotentiaalin, mutta ilman ihmisen tekemiä harvennuksia. Aikaisemmissa tutkimuksissa tasaikäisissä metsissä on havaittu puuston runkobiomassan kasvavan sukkession alkuvaiheessa ja olevan suurimmillaan latvuksen sulkeutuessa tai hieman sen jälkeen (Gower ym. 1996; Ryan ym. 1997, 2004; Caspersen ym. 2000; Smith ja Long 2001). Ilman harvennuksia tai luonnollisia häiriöitä tuoreissa kangasmetsissä puiden tilavuus hehtaaria kohden vähenee metsän vanhetessa ja samalla lehtipuiden ja mäntyjen määrä vähenee kuusen määrän lisääntyessä, jolloin metsässä tapahtuu selkeä rakenteellinen muutos (Lilja ym. 2006). Metsikkötason biomassan kasvun pienenemisen syyksi on esitetty puiden kuolleisuuden lisääntymistä (Coomes ym. 2012; Xu ym. 2012), NPP:n vähenemistä (Ryan ym. 2004) tai niiden yhteisvaikutusta (Acker ym. 2002; Wirth 2009). Nämä tutkimukset on kuitenkin useimmiten toteutettu talousmetsissä, joille on tyypillistä nopeampi kasvu, tasaikäisyys ja alhainen puulajiston monimuotoisuus.

Lajistollisella monimuotoisuudella on merkitystä myös metsän kasvun kannalta, koska puulajien kasvupaikkavaatimukset poikkeavat toisistaan. Esimerkiksi varjoa sietävien puulajien, kuten kuusen, biomassan kasvun on esitetty olevan tasaisempaa verrattuna valoa tarvitseviin lajeihin, jolloin biomassan kasvun huippua kasvun alkuvaiheessa ei olisi havaittavissa yhtä voimakkaasti tai sitä ei olisi ollenkaan (Wirth 2009). Iäkkäämpien ja alhaisemman tuotoksen metsiköiden on osoitettu saavuttavan biomassan kasvun huipun myöhäisemmässä vaiheessa ja jopa pitävän kasvua yllä metsikköön kohdistuvien häiriöiden välillä (Foster ym. 2014).

1.3 Tutkimusongelma

Metsien hiilensidonnan ja biomassantuoton kannalta on tärkeää ymmärtää luonnonmetsien dynamiikkaa. Suurin osa tähänastisista tutkimuksista on tehty talousmetsissä. Luonnontilaisten metsien kasvua on tutkittu huomattavasti vähemmän. Myös metsänhoidon vaikutusten arvioimiseksi olisi tärkeää ymmärtää paremmin luonnontilaisten metsien kasvua metsänhoitosuosituksen uudelleen arvioimiseksi. Luonnontilaisten metsiköiden kasvun tutkimuksella voidaan myös parantaa ilmastonmuutoksen vaikutusmalleja ja tuoda verrokkitietoa talousmetsien kasvun tarkasteluun sekä lisätä tietoa metsien hoidosta niin taloudellisesta kuin ekologisestakin näkökulmasta.

1.4 Tavoitteet, kysymykset ja hypoteesit

Tämän tutkimuksen tavoitteena on selvittää kuusen (*Picea abies*) kasvua luonnontilaisissa metsiköissä inventointiaineiston avulla. Tavoitteena on lisätä tietoa kuusivaltaisten metsien kasvusta sekä löytää syitä mahdolliselle kasvun muutokselle. Kasvua tarkastellaan mittausjaksojen välillä, jolloin ensimmäinen mittausjakso koostuu ensimmäisen ja toisen mittauskerran välisestä ajasta ja toinen mittausjakso toisen ja kolmannen mittauskerran välisestä ajasta. Kasvun muutoksen syitä tarkastelen metsän rakenteellisen muutoksen näkökulmasta, keskittyen metsikön latvuspeittävytyden sekä kuolleisuuden merkitykseen kuusen kasvun kannalta. Vertaamalla tuloksia aikaisempiin tutkimuksiin pyrin lisäämään tietoa luonnontilaista metsistä. Lisäksi tavoitteenani on selvittää, onko NPP:n vuotuinen muutos luonnontilaisissa metsissä samankaltainen verrattuna valtakunnalliseen NPP:n muutokseen.

Aikaisempien tutkimusten avulla voidaan esittää seuraavat aksioomat sekä postulaatit. Liskin ym. (2006) mukaan Suomen metsien NPP:n on kasvanut viime vuosikymmenen aikana. VMI mittausten mukaan puiden tilavuuskasvu on voimakkaampaa maan eteläosissa kuin Suomessa keskimäärin. NPP:n kasvun on esitetty johtuvan ilmaston lämpenemisestä sekä puuston hakkuumäärien vaihtelusta (Liski ym. 2006). Metsän harvennuksen avulla pyritään saavuttamaan puuston maksimaalinen kasvupotentiaali (Skovsgaard ja Vanclay 2008). Metsän harvennusten tavoite on antaa puille lisää

kasvutilaa sekä vähentää yksittäisten puiden kilpailua (Skovsgaard ja Vanclay 2008). Hoitamattomissa metsissä biomassan vähenemisen syyksi on esitetty kuolleisuuden lisääntymistä sekä NPP:n vähenemistä (Ryan ym. 2004; Coomes ym. 2012; Xu ym. 2012).

Aksioomien sekä postulaattien pohjalta voidaan esittää tutkimukselle seuraavat hypoteesit: 1) Luonnontilaisten metsiköiden NPP on suurempaa toisella mittausajanjaksoilla verrattuna ensimmäiseen mittausajanjaksoon. 2) Luonnontilaisten metsien tilavuuskasvu on pienempää verrattuna VMI mittauksista saatuihin tilavuuskasvuihin. 3) Puiden tilavuuskasvu on voimakkainta eteläisillä koealoilla. 4) Kuolleisuuden lisääntyessä luonnontilaisten metsien tilavuuskasvu sekä NPP vähenevät metsikkötasolla. 5) Metsikön latvuksen latvuspeittävyuden kasvaessa ja metsikön latvuksen sulkeutuessa tilavuuskasvu sekä NPP metsikkötasolla lisääntyvät. Tutkimuksen pääkysymyksiin vastataan seuraavien tarkempien tutkimuskysymysten avulla:

- 1) Kuinka suuri NPP:n muutos on ensimmäisen ja toisen mittausajanjakson välillä?
- 2) Kuinka suuri ero tilavuuskasvussa on tutkimusmetsien ja VMI mittausten välillä?
- 3) Kuinka paljon suurempaa puiden tilavuuskasvu on eteläisillä koealoilla?
- 4) Vaikuttaako puiden kuolleisuus luonnontilaisten kuusimetsiköiden tilavuuden muutokseen tai NPP:hen?
- 5) Onko latvuspeittävyuden muutoksella vaikutusta tilavuuden muutokseen tai NPP:hen?

2. Aineisto ja menetelmät

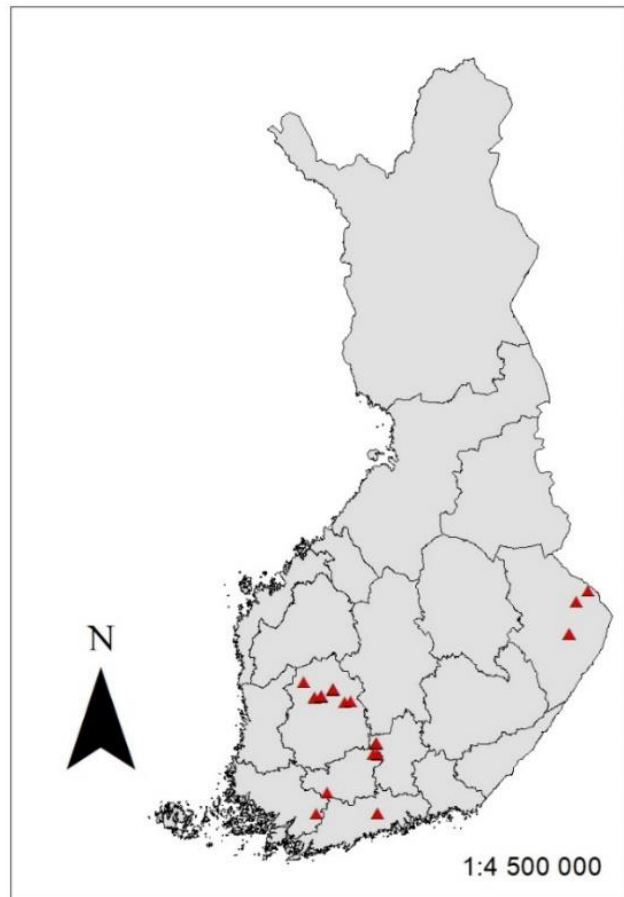
2.1 Mittaukset ja aineisto

Käytin tutkimuksessani Luonnonvarakeskuksen vuosina 1991–1999 perustamia luonnontilaisten kuusikoiden inventoinnin koealoja. Aineistoni perustuu 57 koealasta kerättyihin mittauksiin. Kaikki koealat oli mitattu kokeen perustamisvuosina (1991–1999) sekä osa koealoista toisen kerran vuosina 2006–2007. Vuonna 2019 mitattiin 27 koealaa. Tässä tutkimuksessani käytin 25:ltä koealalta kerättyjä tietoja, joilta oli mittaukset kaikilta kolmelta mittauskerralta (Taulukko 1 ja Kuva 1). Kaikki koealat sijaitsivat tuoreilla mustikkatyypin kankailla (MT) Cajanderin (1949) luokittelun mukaan. Koealat olivat seuraavilla Suomen kasvuyöhykkeillä: 1B = eteläisimmät koealat (terminen kasvukausi > 185 päivää ja termisen kasvukauden keskimääräinen sadesumma > 380 mm), 2 = Hämeenlinnan koealat (terminen kasvukausi 175 – 185 päivää ja termisen kasvukauden keskimääräinen sadesumma 360 – 380 mm), 3 = Tampereen koealat (terminen kasvukausi 165 – 175 päivää ja termisen kasvukauden keskimääräinen sadesumma 340 – 360 mm) sekä 4/5 = Joensuun koealat (terminen kasvukausi 155 – 165 päivää ja sadesumma 340 – 360 mm) (Ilmatieteen laitos 2021, Kasvuyöhykkeet ja terminen kasvukausi). Kaikkien koealojen valtapuulaji oli kuusi (*Picea abies*). Koealojen puulajit jaettiin kuusiin, mäntyihin ja lehtipuihin. Viimeisimmällä mittauskerralla vuonna 2019 kaikilla koealoilla oli yhteensä eläviä kuusia 4012, mäntyjä 286 ja lehtipuita 199 kappaletta (Taulukko 1).

Tutkimuksessa käytetyt koealat olivat ympyräkoealoja, joiden läpimitta oli 16,9–28,2 m ja pinta-alat vaihtelivat 900 m²–2500 m² välillä. Koealat sijaitsivat ympäröivien metsien sisällä. Lähin metsikköraja oli 10 m päässä koealasta (Peltoniemi ja Mäkipää 2011). Koeasetelmassa koealojen luonnontilaisuudella tarkoitetaan, ettei koealalla tai sitä ympäröivässä metsikössä ole harjoitettu vuosikymmeniin ennen kokeen aloitushetkeä nykyvuotoista metsätaloutta (Peltoniemi ja Mäkipää 2011). Päävaltapuuston ikä eri koealoilla oli 60–300 vuotta kokeen aloitushetkellä (Peltoniemi ja Mäkipää 2011).

Ensimmäisellä mittauskerralla oli määritetty jokaisen puun kompassisuunta sekä etäisyys koealan keskipisteestä, jotta jokainen puu pystyttiin seuraavilla mittauskerroilla paikallistamaan. Kaikkina kolmena mittausajankohtana koealoilla mitattiin yli 5 cm läpimitaltaan olevien puiden rinnankorkeusläpimitta (1,3 m korkeudelta). Samalla määritettiin puu eläväksi tai kuolleeksi. Kuolleista puista havainnoitiin, mihin asentoon puu oli kuollut (pystyyn vai kaatunut) sekä puun mahdollinen kuolinsyy ja puun lahoaste.

Lisäksi kaatuneista puista määritettiin mihin ilmansuuntaan puu oli katunut. Ensimmäisellä mittauskerralla jokaiselta koealalta oli valittu edustava otos eri läpimittaluokkaisia koepuita, joiden pituus sekä latvusrajan korkeus oli mitattu. Latvusrajan korkeudella tarkoitetaan puun latvuksen alarajan korkeutta maanpinnan tasosta katsottuna. Vuonna 2019 tämän tutkimuksen yhteydessä tehdyt mittaukset suoritettiin samalla tavalla kuin edellisillä kerroilla ja lisäksi koepuista mitattiin puun pituuden sekä latvusrajan korkeuden lisäksi latvuksen leveys neljästä suunnasta.



Kuva 1. Kartalle on merkitty punaisilla kolmioilla tutkimuksessa käytetyt koealat.

Taulukko 1. Koealojen tunnuksot, sijainti kuntatasolla, koealan koko neliömetreinä, eri puulajien lukumäärä viimeisimmällä mittauksella vuonna 2019 sekä koealojen kasvuyöhykkeet.

Koeala	Kunta	Koealan koko (m ²)	Kuusten määrä (kpl)	Mäntyjen määrä (kpl)	Lehtipuiden määrä (kpl)	Kasvuyöhyke
VA211	Sipoo	1600	173	1	1	1B
VA222	Tammela	2500	105	15	7	1B
VA228	Salo	900	192	11	4	1B
VA209	Hämeenlinna	1600	144	6	20	2
VA207	Hämeenlinna	2500	117	3	8	2
VA112	Padasjoki	900	96	2	16	2
VA109	Padasjoki	1600	230	22	6	2
VA401	Ruovesi	1600	134	17	14	3
VA403	Ruovesi	1600	113	8	5	3
PA63	Ruovesi	900	133	22	0	3
PA62	Ruovesi	900	126	17	1	3
PA61	Ruovesi	900	140	19	3	3
PA67	Ruovesi	1600	204	5	2	3
PA06B	Ruovesi	1600	189	5	0	3
PA8	Ikaalinen	1600	194	1	12	3
PA7	Ikaalinen	1600	180	3	20	3
PA6	Ikaalinen	1600	180	5	19	3
PA132	Ylöjärvi	2500	276	18	6	3
PA131	Ylöjärvi	2500	200	25	1	3
PA121	Ylöjärvi	2500	140	16	1	3
PA123	Ylöjärvi	2500	158	6	4	3
JO135	Joensuu	900	84	8	5	4/5
JO144	Joensuu	900	152	7	21	4/5
JO101	Lieksa	1600	194	22	15	4/5
JO124	Lieksa	1600	158	22	8	4/5
Yhteensä:			4012	286	199	

2.2 Puukohtaisten ositteiden mallintaminen

Koska kaikista puista ei ollut tiedossa pituutta, latvuksen pituutta ja latvuksen leveyttä, luotiin mitattujen koepuiden avulla lineaariset regressiomallit ennustamaan puuttuvat ositteet kaikille puille. Puun pituuden ja latvusrajan korkeuden erotuksella saatiin laskettua latvuksen pituus. Mallit luotiin kuvaamaan mahdollisimman tarkasti tutkimuksessa käytettyjen koealojen puita. Puun pituus ja latvuksen leveys estimoitiin käyttämällä yksinkertaisia lineaarisia malleja. Erilaisia mallimuotoja testattiin erikseen, jotta paras mahdollinen malli saatiin sovitettua riippuville muuttujille. Myös latvuksen pituudelle testattiin yksinkertaista lineaarista mallia, mutta mallien luotettavuutta ei koettu riittävän hyväksi. Latvuksen pituuden laskemiseen päädyttiin käyttämään lineaarista sekamallia, joka tuotti riittävän tarkkuuden sen arvioimiseen.

Mallien sopivuutta arvioitiin mm. tarkastelemalla mallien selitysasteita (R^2) mallinnettujen ja mitattujen ositteiden välillä, mallien keskineliövirheen neliöjuurta (RMSE) sekä visuaalisesti tarkastelemalla mallien hyvyyttä koealoittain sekä koko aineiston osalta. R^2 kertoo, kuinka suuren osan selittävän muuttujan vaihtelusta malli onnistuu kuvaamaan. R^2 lasketaan jakamalla mallin selitetty vaihtelu SSR mallin kokonaisvaihtelulla SST (Yhtälö 1). Kokonaisvaihtelu SST on selitetyn SSR:n ja selittämättömän SSE:n vaihtelun summa.

$$R^2 = \frac{SSR}{SSR+SSE} = \frac{SSR}{SST} \quad (1),$$

$$SSR = \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2$$

$$SSE = \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2$$

$$\hat{y}_i = \textit{Ennustettu arvo}$$

$$y_i = \textit{Havaittu arvo}$$

$$\bar{y} = \textit{Havaintojen keskiarvo}$$

RMSE kertoo ennusteen tarkkuudesta korostaen erityisesti suuria poikkeamia toiseen potenssin korotuksen takia (Yhtälö 2).

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - y)^2} \quad (2),$$

$\hat{y}_i =$ Ennustettu arvo

$y_i =$ Havaittu arvo

Lisäksi jokaiselle puulle laskettiin kilpailuindeksi käyttäen Hegyin (1974) laatimaa lähimmän naapurin menetelmään perustuvaa kilpailuindeksiä (Yhtälö 3). Kilpailuindeksi ottaa huomioon kohdepuun lähimpien puiden etäisyyden kilpaileviin puihin sekä kilpailevien ja kohdepuun rinnankorkeusläpimitat. Kilpailuindeksiä käytettiin joissakin puukohtaisten ositteiden malleissa (puun pituus, latvuksen pituus ja latvuksen leveys).

$$H_i = \sum_{j=1}^n \frac{D_j}{D_j d_{ij}} \quad (3),$$

$H_i =$ Kohdepuun Hegyin kilpailuindeksi

$D_j =$ Kilpailevan puun rinnankorkeusläpimitta

$D_i =$ Kohdepuun rinnankorkeusläpimitta

$d_{ij} =$ Kohdepuun ja kilpailevan puun etäisyys

2.2.2 Puun pituus

Tehtäessä puun pituuden mallia huomattiin mallin tarkkuuden parantuvan, kun pituusmalli tehtiin erikseen pienille puille. Puun pituuden malli tehtiin ensin koko aineistolle. Sen jälkeen erotettiin pienet puut koko aineistosta. Puu määritettiin pieneksi, mikäli sen läpimitta oli alle 10 cm. Puun pituuden mallissa käytettiin selittävänä muuttujana rinnankorkeusläpimittaa (dbh), ja sekä selittäväälle että selitettävälle muuttujalle tehtiin logaritimuunnos (Yhtälö 4). Mallin parametrit määritettiin jokaiselle koealalle erikseen, jolloin voitiin ennustaa mahdollisimman tarkasti puiden pituudet eri koealoille. Mallin sopivuutta tarkasteltiin kuvaamalla mallinnetut ja mitatut pituudet 1:1 viivan kanssa (Kuva 2). Tutkimuksessa käytetty malli selitti pituuden vaihtelusta 63–95 % (eli selitysaste vaihteli 0,63–0,93) mallinnettujen ja mitattujen pituuksien välillä, riippuen koealasta. Pituuden mallin RMSE oli kaikilla koealoilla ~1 m.

Puun pituusmalli suurille kuusille:

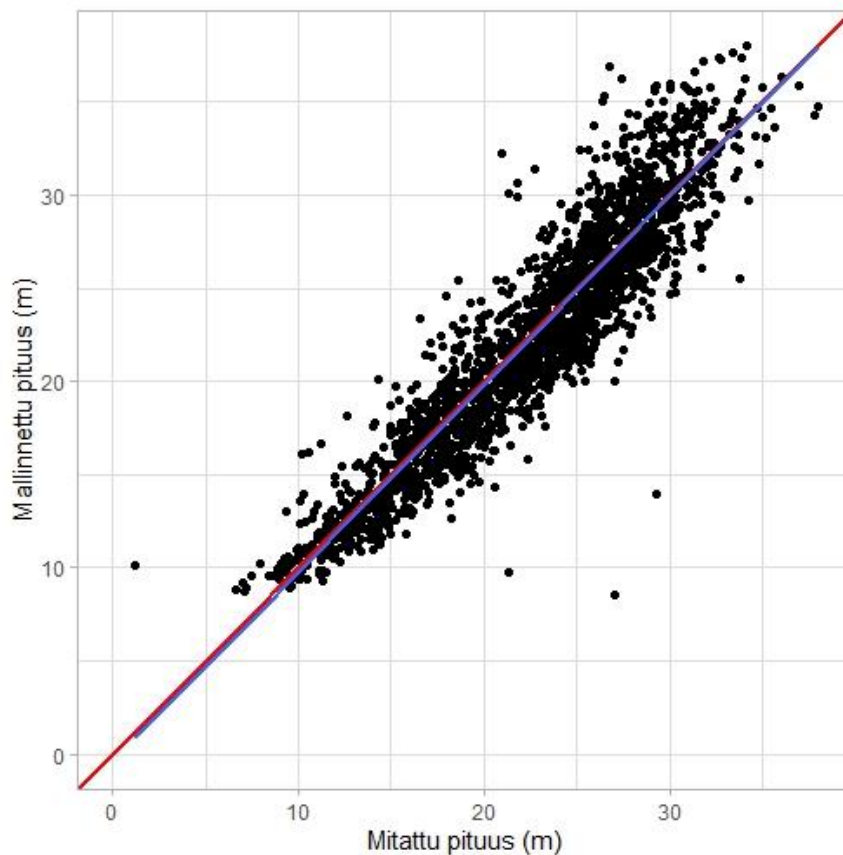
$$\log(h) = b_0 + b_1 \log(dbh) \quad (4),$$

h = Pituus (metreinä)

b_0 = Mallin vakioparametri

b_1 = Rinnankorkeusläpimitan kerroin

dbh = Rinnankorkeusläpimitta



Kuva 2. Mallinnettujen pituuksien suhde mitattuihin pituuksiin. 1:1 viiva punaisella ja regressiosuora sinisellä.

Pienten puiden pituusmallissa selittävinä muuttujina käytettiin rinnankorkeusläpimittaa ja Hegyin kilpailuindeksiä, ja sekä selittävälle että selitettävälle muuttujalle tehtiin logaritmi muunnos (Yhtälö 5). Mikäli puun Hegyin kilpailuindeksi oli 0 käytettiin samasta mallista muotoa, jossa ei ollut selittävinä muuttujana Hegyin kilpailuindeksiä, sillä 0:lle ei voida tehdä logaritmi muunnosta. Mallin hyvyttä tarkasteltiin kuvaamalla mallinnetut ja mitatut pituudet 1:1 viivan kanssa (Kuva 3). Malli selitti pituuden

vaihtelusta 58 % (eli selitysaste oli 0,58) mallinnettujen ja mitattujen pituuksien välillä ja RMSE oli ~1 m.

Pituusmalli pienille kuusille:

$$\log(h) = b_0 + b_1 \log(dbh) + b_2 \log(H_i) \quad (5),$$

h = Pituus (metreinä)

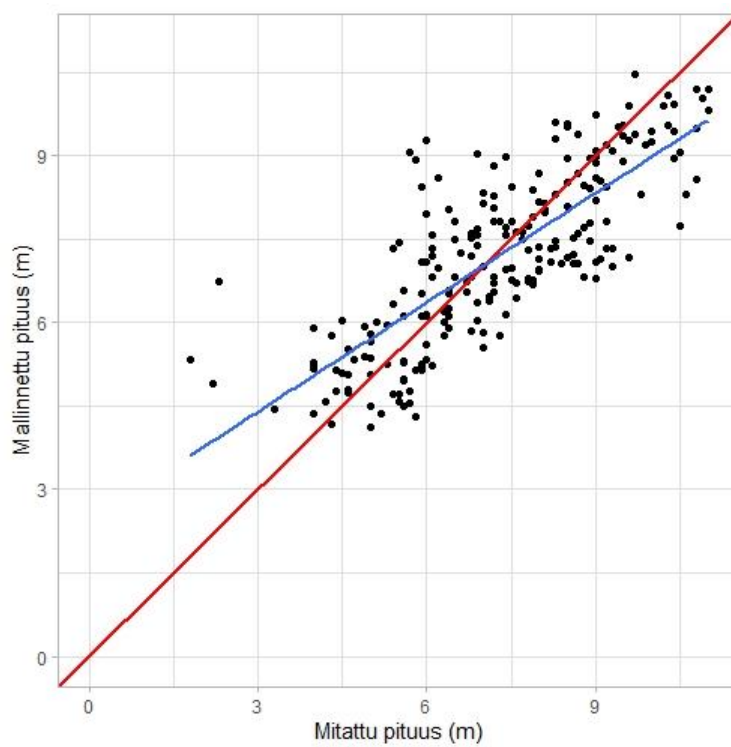
b_0 = Mallin vakioparametri

b_1 = Rinnakorkeusläpimitan kerroin

b_2 = Kilpailuindeksin kerroin

dbh = Rinnankorkeusläpimitta

H_i = Kilpailuindeksi



Kuva 3. Mallinnettujen pituuksien suhde mitattuihin pituuksiin pienten eli alle 10 cm läpimittaisten puiden osalta. 1:1 viivan punaisella ja regressiosuora sinisellä.

2.2.3 Latvuksen pituus

Latvuksen pituuden mallintamiseen käytettiin lineaarista sekamallia. Sekamallin satunnaismuuttujana käytettiin koealaa, ja sekä selittävälle että selitettäville muuttujille tehtiin logaritimuunnos (Yhtälö 6). Mallin selittävinä muuttujina käytettiin pituusmallista saatuja pituuksia, puun rinnankorkeusläpimittaa sekä Hegyin kilpailuindeksiä. Mikäli puun Hegyin kilpailuindeksi oli 0 käytettiin samasta mallista muotoa, jossa ei ollut selittävinä muuttujana Hegyin kilpailuindeksiä. Mallin parametrit määritettiin jokaiselle koealalle erikseen. Mallin sopivuutta tarkasteltiin kuvaamalla mallinnetut ja mitatut latvuspituudet 1:1 viivan kanssa (Kuva 4). Malli selitti latvuspituuden vaihtelusta 79 % (eli selitysaste oli 0,79) mallinnettujen ja mitattujen latvuspituuksien välillä ja RMSE oli 1,3 m.

Latvuksen pituuden malli:

$$\log(cl) = b_0 + b_1 \log(h) + b_2 \log(dbh) + b_3 \log(H_i) + a_k \quad (6),$$

cl = Latvuksen pituus (metreinä)

b_0 = Mallin vakioparametri

b_1 = Pituuden kerroin

b_2 = Läpimitan kerroin

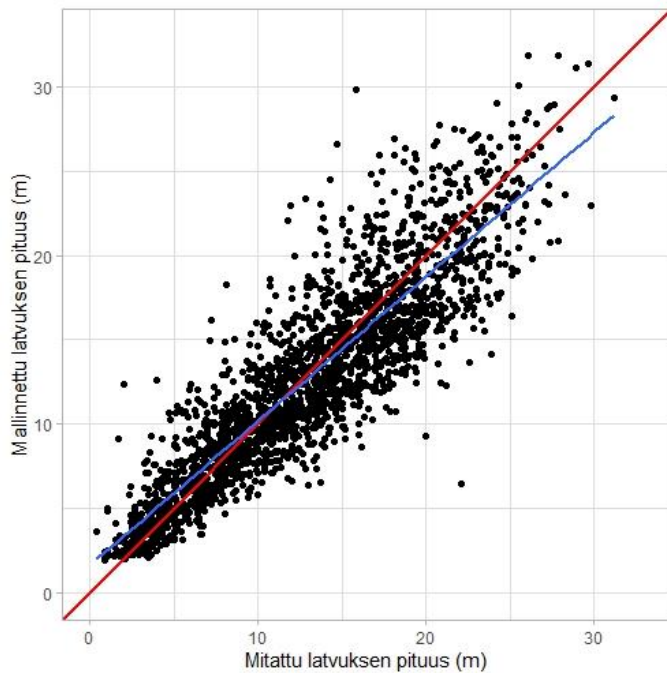
b_3 = Kilpailuindeksin kerroin

h = Pituus

dbh = Rinnankorkeusläpimitta

H_i = Kilpailuindeksi

a_k = Satunnaismuutuja



Kuva 4. Mallinnettujen latvuspituuksien suhde mitattuihin latvuspituuksiin. 1:1 suora punaisella ja regressiosuora sinisellä.

2.2.4 Latvuksen leveys

Latvuksen leveyden mallinnuksessa käytettiin selittävinä muuttujina rinnankorkeusläpimitan lisäksi Hegyin kilpailuindeksiä (Yhtälö 7). Parametriarvot määritettiin koko aineistolle, sillä dataa ei ollut riittävästi jokaiselta koealalta erikseen. Latvuksenleveys on mitattu koepuista ainoastaan viimeisellä mittauskerralla vuonna 2019. Latvuksen leveys mallinnettiin myös muille puulajeille lajikohtaisilla malleilla, jotta koeala kohtaiset latvuspeittävyudet saatiin laskettua. Koska latvuksen leveys oli mitattu neljästä suunnasta, laskettiin koepuille keskimääräinen latvuksen leveys. Mallin sopivuutta tarkasteltiin kuvaamalla mallinnetut ja mitatut latvusleveydet 1:1 viivan kanssa (Kuva 5). Malli selitti latvuksen leveyden vaihtelusta 57 % (eli selitysaste oli 0,57) mallinnettujen ja mitattujen latvuksien leveyksien välillä ja RMSE oli koealasta riippuen 29–60 cm välillä.

Latvuksen leveyden malli:

$$cw = b_0 + b_1 dbh + b_2 H_i \quad (7),$$

cw = Latvuksen leveys

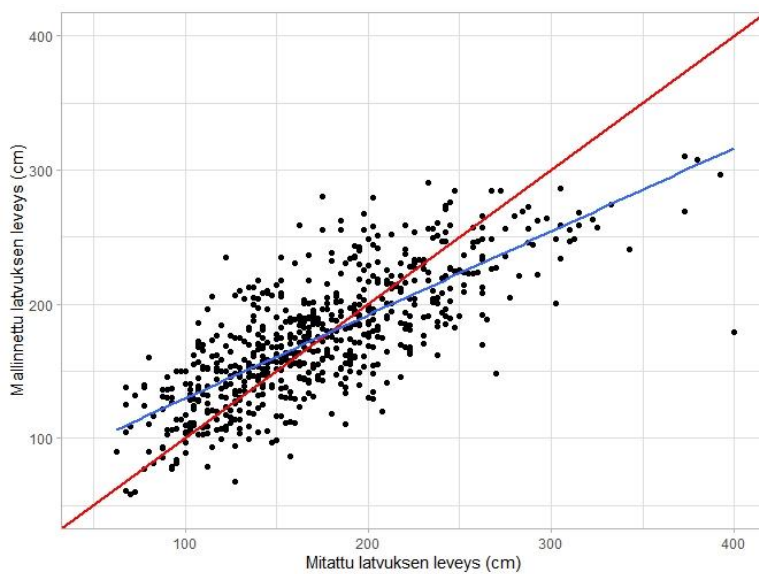
b_0 = Mallin vakioparametri

b_1 = Lämpimitan kerroin

b_2 = Kilpailuindeksin kerroin

dbh = Lämpimita

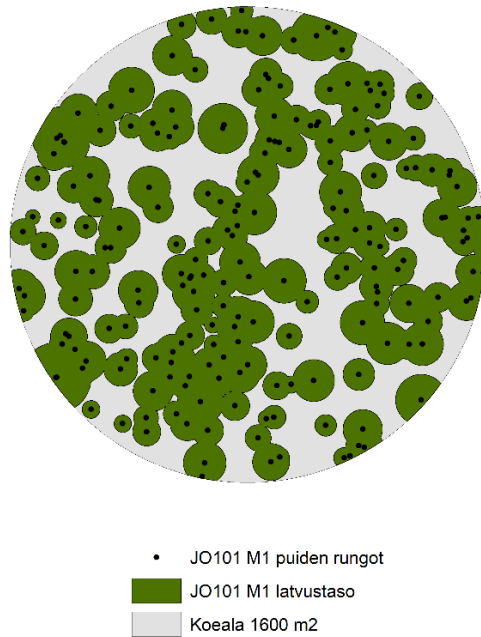
H_i = Kilpailuindeksi



Kuva 5. Mallinnettujen latvusleveyksien suhde mitattuihin latvusleveyksiin. 1:1 suora punaisella ja regressiosuora sinisellä.

2.3 Latvuspeittävyden laskeminen

Jokaiselle koealalle määritettiin latvuspeittävyys yhdistämällä kaikkien puiden projektiot yhdeksi tasoksi. Koealakohtainen latvuspeittävyys laskettiin käyttämällä mallinnettuja latvuksen leveyksiä, siten että latvuksen leveys määritti latvuksen säteen, jolla pystyttiin piirtämään paikkatieto-ohjelmassa (ArcGis) jokaiselle puulle ympyränmuotoinen latvus. Latvuksista laskettiin jokaiselle koealalle latvusprojektiio, josta voitiin laskea koealan latvustason peittämä pinta-ala (Kuva 6). Lopuksi laskettiin koealakohtainen latvusprosentti, osoittamaan kuinka paljon latvukset peittivät koko koealan pinta-alasta.



Kuva 6. Esimerkki latvuspeittävyysanalyysistä koealalla JO101.

2.4 Kasvun laskeminen

Kasvua tarkasteltiin puukohtaisesti biomassan ja tilavuuden muutoksen avulla. Biomassa ja tilavuus määritettiin mitattujen ja mallinnettujen puukohtaisten tietojen (läpimitta, pituus ja latvuksen pituus) avulla. Tilavuudet laskettiin käyttäen Laasasenahon tilavuusmalleja (Laasasenaho 1982), biomassat laskettiin Valentinen ja Mäkelän (2005) laatimilla biomassamalleilla ja mallien kertoimina käytettiin Kantolan ja Mäkelän (2006) määrittämiä kertoimia. Näiden tunnusten avulla voitiin laskea vuosittainen tilavuuden ja biomassan muutos kahden eri mittauksen välillä.

NPP laskettiin koealakohtaisesti laskemalla yhteen vuosittainen puuston biomassan muutos (ΔGS) ja puuston kariketuotanto (L) (Yhtälö 8). Puuston biomassan muutokseen (ΔGS) sisältyy elävien puiden kasvun lisäksi mittausten välillä kuolleiden puiden kasvu.

Karikkeen määrä laskettiin erikseen neulasille, hienojuurille ja oksille. Hiilen osuuden oletettiin olevan 50 % biomassasta.

$$NPP = \Delta GS + L \quad (8),$$

NPP = Nettoprimäärituotos

ΔGS = Puuston vuosittainen kasvu

L = Puuston tuottama karike

Neulasten tuottaman karikkeen määrä estimoitiin puukohtaisesti kertomalla neulasten biomassa 0,14:llä (Tupek ym. 2015), hienojuurten karikkeentuotanto kertomalla hienojuurten biomassa 0,6:llä (Leppälampi-Kujansuu ym. 2014), ja oksien karikkeentuotanto kertomalla oksien biomassa 0,0125:llä (Muukkonen ja Lehtonen 2004).

Koska osa puista oli kuollut mittausten välillä, oletettiin kuolleiden puiden biomassan kasvun olevan 50 % samankokoisten elävien puiden biomassan kasvusta. Kuolleiden puiden biomassa ennustettiin käyttäen lineaarista mallia. Mallin selittävänä muuttujana käytettiin puiden pohjapinta-alaa, jolla saatiin ennustettua kuolleille puille puiden biomassan muutos (Yhtälö 9). Parametrin arvot määritettiin erikseen eri kasvujaksoille käyttäen koko kasvujakson aineistoa. Ensimmäisen tarkastelujakson kasvusta malli selitti 54 % (selitysaste oli 0,542) ja mallin RMSE oli 2,3 g. Toisen tarkastelujakson kasvumallista malli selitti 43 % (selitysaste oli 0,433) ja mallin RMSE oli 5,9 g.

$$g = b_0 + b_1 ba \quad (9),$$

g = Puun kasvu kiloina

b₀ = Mallin vakio parametri

b₁ = Pohjapinta-alan kerroin

ba = Puun pohjapinta-ala

2.4.1 Tilavuusmalli

Tilavuuskasvun laskemiseen käytettiin kuusen läpimittaan ja pituuteen pohjautuvaa tilavuusmallia (Laasasenaho 1982) (Yhtälö 10). Tilavuusmallit on tehty erikseen männylle, kuuselle ja koivulle VMI:n koepuuaineiston pohjalta. Laasasenahon (1982) kuusien tilavuusmalli pohjautui 1864 puun aineistoon. Tämän mallin avulla laskettiin jokaiselle puulle tilavuus, jonka jälkeen voitiin laskea vuosittaiset tilavuuskasvut jokaiselle puulle sekä vuosittaiset hehtaarikohtaiset tilavuuskasvut jokaiselle koealalle.

Kuusen tilavuusmalli:

$$V = 0,022927 * d^{1,91505} * (0,99146)^d * h^{2,82541} * (h - 1,3)^{-1,53547} \quad (10),$$

$V =$ Puun tilavuus

$d =$ Läpimitta 1,3m korkeudella

$h =$ Puun pituus

2.4.2 Biomassamalli

Biomassan kasvun tarkastelussa käytettiin putkimalliteoriaan (Pipe model) (Shinozaki ym. 1964) pohjautuvaa kuusen maanpäällisen osan biomassamalliperhettä, joka erittelee puun eri biomassaositteisiin (Kantola ja Mäkelä 2006) (Yhtälöt 11–16) (Taulukko 2). Biomassa voidaan laskea erikseen latvukselle sekä latvuksen eri ositteille (oksille, lehdille ja latvuksen rungolle) ja latvuksen alapuoliselle rungolle. Paksujuurten biomassan oletettiin olevan verrannollinen rungon biomassaan (Repola 2009). Hienojuurten biomassan oletettiin olevan verrannollinen neulasten biomassaan (Helmisaari ym. 2007).

Koska biomass- ja tilavuusmallit antoivat tulokseksi mittausajankohdan puukohtaiset biomassat sekä tilavuudet, laskettiin jokaiselle mittausajanjaksojen yli elossa selvinneelle puulle vuosittainen kasvu. Laskukaava oli jälkimmäisen mittauksen lasketun biomassan/tilavuuden erotus aikaisemman mittauksen vastaavasta biomassasta/tilavuudesta ja tämä jaettuna mittausten välisillä vuosilla. Näin saatiin yhden vuoden biomass/tilavuuskasvu. Tämän jälkeen voitiin laskea jokaiselle koealalle maanpäällisen biomassan kasvu mittausjaksojen välillä.

Biomassamallit:

Lehtibiomassa (kg), jossa A_c on pohjapinta-ala latvuksen alapuolella:

$$W_f = \eta_s A_c \quad (11),$$

Oksien biomassa (kg), jossa H_b on keskimääräinen oksan pituus:

$$W_b = \rho_b \phi_b \frac{\eta_s}{\eta_b} H_b A_c \quad (12),$$

Keskimääräinen oksan pituus (H_b), jossa H_c on latvuksen pituus:

$$H_b = \gamma + H_c^b \quad (13),$$

Latvuksen rungon biomassa (kg):

$$W_{sc} = \rho_s \phi_{sc} H_c A_c \quad (14),$$

Rungon biomassa (kg) latvuksen alapuolella, jossa H on pituus:

$$W_{sb} = \rho_s \phi_{sb} (H - H_c) A_c \quad (15),$$

Muotoluku ϕ_{sb} , jossa r_c on latvus suhde:

$$\phi_{sb} = 1/2(r_c + 1)/r_c \quad (16),$$

Paksujuurten biomassa (kg), jossa W_s on rungon massa:

$$W_{cr} = \alpha_{cr} W_s \quad (17),$$

Hienojuurten biomassa (kg):

$$W_{FR} = \alpha_R W_f \quad (18),$$

Taulukko 2, Biomassa mallien parametrit, niiden selitteet ja arvot.

Parametri	Selitys	Arvo
η_s	Latvuksen massan ja latvusrajan pohjapinta-alan suhde	548,93
η_b	Latvuksen massan suhde oksien kumulatiiviseen pohjapinta-alaan	399,29
ξ	Lehtien allometrinen kerroin	0,1655
q	Lehtien allometrinen eksponentti	1,78
ϕ_b	Oksien muotoluku	0,6306
ρ_b	Oksien puun tiheys (kg m^{-3})	
	Nuori puu	583
	Keski-ikäinen/vanha puu	595
γ	Oksien pituuden allometrinen kerroin	
	Nuori puu	0,3502
	Keski-ikäinen puu	0,4614
	Vanha puu	0,5243
b	Oksan pituuden allometrinen eksponentti	0,5198
ϕ_{sc}	Latvuksen sisäisen rungon muotoluku	0,4186
ρ_s	Runkopuun tiheys	
	Nuori puu	425
	Keski-ikäinen/vanha puu	374
α_{CR}	Juurten biomassan suhde runkoon	0,3
α_R	Hienojuurten biomassan suhde neulasiin (MT metsätyypillä)	0,3

2.5 Puiden kuolleisuus

Kuolleisuutta tarkasteltiin koealakohtaisesti mittausten 1 ja 2 väliseltä ajalta sekä mittausten 2 ja 3 väliseltä ajalta, jolloin saatiin näiden ajanjaksojen välinen vuosittainen kuolleisuussuhde koko kuusipopulaatiosta. Kuolleisuuden laskemiseen käytettiin Primackin ym. vuonna 1985 julkaisemaa mallia, jota mm. Sheil ym. vuonna 1995 julkaistussa artikkelissa suosittelevat käyttämään kasvipopulaatioiden kuolleisuuden tarkastelussa (Yhtälö 19). On huomioitava, että toisesta sekä kolmannelta mittaussaineistosta poistettiin mittauksiin toisena ja kolmantena mittaussajankohtana lisätyt puut (läpimitaltaan yli 5 cm), jotka eivät olleet mukana ensimmäisessä mittauksessa. Nämä lisätyt puut olisivat muuttaneet koealakohtaista vuosittaista kuolleisuutta pienentämällä sitä.

Kuolleisuuden malli:

$$m = 1 - \left(\frac{N_1}{N_0}\right)^{\frac{1}{t}} \quad (19),$$

Selitteet:

m = Kuolleisuus vuosittain

N_0 = Populaatio alussa

N_1 = Populaatio lopussa

t = Aika

3. Tulokset

3.1. Kuolleisuus

Kuusien vuosittainen kuolleisuus mitatuilla koealoilla oli keskimäärin alle kaksi prosenttia elävien kuusten määrästä sekä tarkastelujaksolla 1 (1991–2007) että tarkastelujaksolla 2 (2007–2019) (Taulukko 3). Vuosittainen kuolleisuus kasvoi tarkastelujaksojen välillä keskimäärin 0,2 %.

Taulukko 3. Vuosittainen kuolleisuuden keskiarvo prosentteina (%), keskihajonta (s) ja keskihajonnan keskivirhe (S) tarkastelujaksoilla 1 ja 2.

	vuosittainen kuolleisuuden ka %	s	S
Tarkastelujakso 1	1,4	0,86	0,034
Tarkastelujakso 2	1,6	1,06	0,039

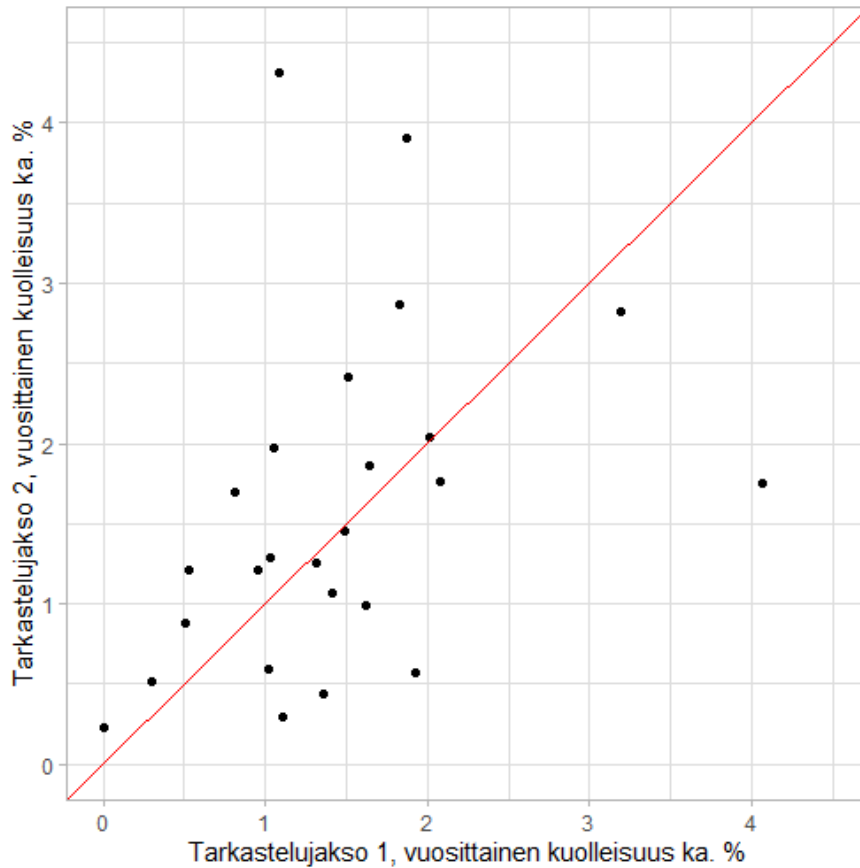
Kuolleiden puiden tilavuuden keskiarvo eri koealojen välillä kasvoi tarkastelujaksojen välillä (Taulukko 4). Tarkastelujaksolla 2 kuolleiden puiden tilavuuden keskiarvo oli 7 m³/ha suurempi verrattuna tarkastelujaksoon 1. Tarkastelujaksolla 2 keskihajonta oli huomattavasti suurempi verrattuna tarkastelujaksoon 2. Kuolleiden puiden tilavuuden osuus kokonaistilavuudesta oli lähes yhtä suuri tarkastelujaksojen välillä.

Taulukko 4. Tarkastelujaksojen välillä kuolleiden puiden tilavuuden keskiarvo (m³/ha) eri koealojen välillä, tilavuuden keskihajonta (s), keskihajonnan keskivirhe (S) ja tilavuuden osuus puuston kokonaistilavuudesta.

	Kuolleiden puiden tilavuuden ka. (m ³ /ha)	s (m ³ /ha)	S (m ³ /ha)	Osuus kokonaistilavuudesta (%)
Tarkastelujakso 1	26	24	0,96	8,6
Tarkastelujakso 2	33	46	1,83	8,9

Kuolleisuus koealoittain tarkastelujaksojen välillä oli satunnaista, eikä kummankaan tarkastelujakson osalta voitu havaita kuolleisuuden olevan suurempaa koealojen välillä ajan muuttuessa (Kuva 7). Lisäksi osassa koealoista vuosittainen kuolleisuuden keskiarvo

tarkastelujaksojen 1 ja 2 välillä vaihteli suuresti. Tarkastelujaksojen välillä kuolleisuus osassa koealoista oli jopa yli kaksi kertaa suurempaa tai puolet pienempää tarkastelujaksolla 2 verrattuna tarkastelujaksoon 1. Koealojen välillä vuosittaisen kuolleisuuden keskiarvo vaihteli 0 % ja 5 % välillä.



Kuva 7. Luonnontilaisten kuusien vuosittainen keskimääräinen kuolleisuus (%) mitatuilla koealoilla tarkastelujaksolla 1 (vuosina 1991–2007) ja tarkastelujaksolla 2 (vuosina 2007–2019).

3.2. Puuston biomassa ja tilavuus koealoittain

Runkobiomassa muodostaa suurimman osan kuusen biomassasta. Ositteittain mitatun puuston runkobiomassa oli keskimäärin $9,5 \text{ kg/m}^2$. Neulasten, oksien, juurten ja hienojuurten massa vaihteli keskimäärin $0,2\text{--}2,9 \text{ kg/m}^2$ välillä (Taulukko 5). Suurin kokonaisbiomassa ($20,7 \text{ kg/m}^2$) havaittiin koealalla VA403. Pienin kokonaisbiomassa ($5,5 \text{ kg/m}^2$) havaittiin koealalla PA131. Keskimäärin kuusten biomassa koealoilla oli $14,8 \text{ kg/m}^2$ ja keskihajonta oli $3,4 \text{ kg/m}^2$. Kuusikoiden kokonaistilavuus vaihteli $216\text{--}580$

m³/ha välillä ja kaikkien koealojen tilavuuden keskiarvo oli 331 m³/ha, keskihajonnan ollessa 83 m³/ha.

Taulukko 5. Kuusten biomassa ositteittain ja keskitilavuus koealoilla kolmannella mittauskerralla (2019) sekä kaikkien koealojen keskiarvot ja keskihajonnat. Neulasten massa, oksien massa, runkojen massa, juurten massa, hienojuurten massa ja koealojen kaikkien ositteiden yhteismassa kilogrammaa neliömetrillä. Kuusten tilavuus on esitetty kuutioina hehtaarilla.

Koeala	kg/m ²					Yhteensä	m ³ /ha Tilavuus
	Neulaset	Oksat	Rungot	Juuret	Hienojuuret		
JO101	0,6	1,1	6,9	2,1	0,2	10,8	216
JO124	0,8	1,5	8,9	2,7	0,2	14,1	283
JO135	0,7	1,3	8,0	2,4	0,2	12,6	252
JO144	0,8	1,4	8,9	2,7	0,2	14,0	270
PA06B	0,5	1,3	11,6	3,5	0,1	17,0	531
PA121	0,7	2,0	10,3	3,1	0,2	16,4	357
PA123	0,6	1,7	8,0	2,4	0,2	12,9	318
PA131	0,3	0,7	3,4	1,0	0,1	5,5	278
PA132	0,5	1,2	6,3	1,9	0,2	10,1	293
PA6	0,8	1,6	11,0	3,3	0,2	16,9	330
PA61	0,7	1,5	13,0	3,9	0,2	19,4	354
PA62	0,8	1,5	10,7	3,2	0,3	16,6	308
PA63	0,9	1,3	7,6	2,3	0,3	12,3	242
PA67	0,5	1,3	10,3	3,1	0,2	15,3	427
PA7	0,5	1,2	11,8	3,5	0,2	17,2	350
PA8	0,6	1,0	7,4	2,2	0,2	11,3	302
VA109	0,9	1,4	9,5	2,9	0,3	15,0	280
VA112	0,9	2,4	11,0	3,3	0,3	18,0	310
VA207	0,6	2,0	8,3	2,5	0,2	13,6	247
VA209	0,8	1,5	10,2	3,0	0,2	15,7	332
VA211	0,6	1,7	11,9	3,6	0,2	18,0	580
VA222	0,7	2,6	12,1	3,6	0,2	19,2	320
VA228	0,7	1,2	8,0	2,4	0,2	12,5	372
VA401	0,6	1,1	10,0	3,0	0,2	14,9	351
VA403	0,9	2,0	13,5	4,0	0,3	20,7	375
ka.	0,7	1,5	9,5	2,9	0,2	14,8	331
Keskihajonta	0,2	0,4	2,3	0,7	0,0	3,4	83

3.3. NPP ja tilavuuden kasvun muutokset

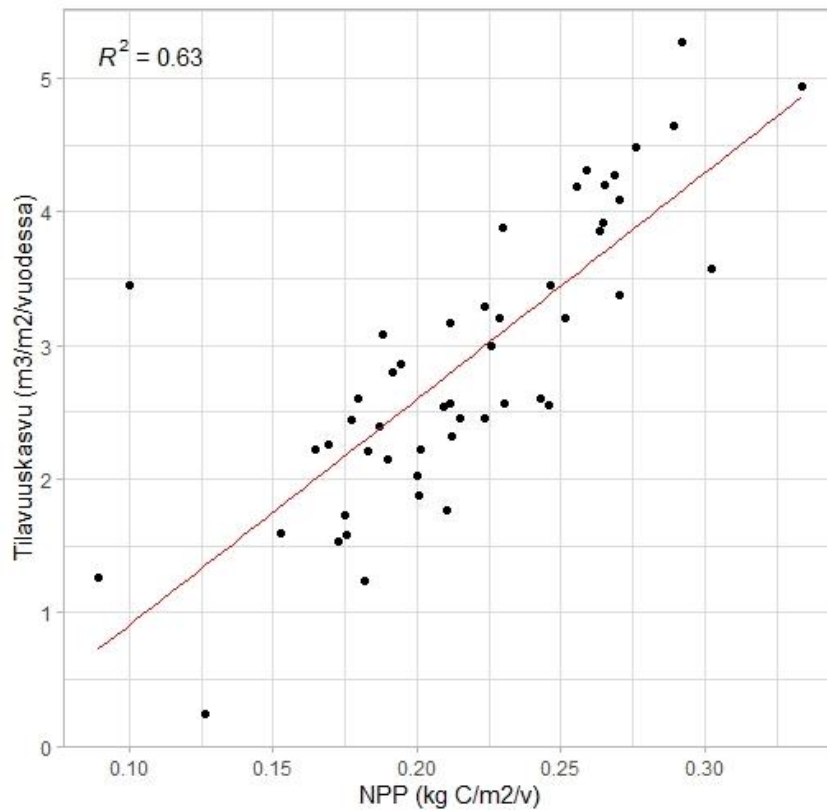
Luonnontilaisten metsien kuusen NPP ja tilavuuskasvu oli keskimäärin suurempaa eteläisemmillä koealueilla (kasvuyöhykkeet 1B ja 2) verrattuna pohjoisempiin koealueisiin (kasvuyöhykkeet 3 ja 4/5) erityisesti tarkastelujaksolla 1 (Taulukko 6). Tarkastelujaksolla 2 tilavuuskasvu ja NPP oli keskimäärin suurinta kasvuyöhykkeellä 2, ja verrattaessa kasvuyöhykkeitä 3 ja 4/5 kasvu oli suurempaa kasvuyöhykkeellä 4/5. Ajan myötä puiden kasvu kiihtyi.

Tarkastelujaksolla 2 kuusen NPP:n kasvu oli 6 % ja tilavuuden kasvu 23 % voimakkaampaa kuin ensimmäisellä tarkastelujaksolla (Taulukko 6). Tarkastelujaksojen välinen NPP:n ja tilavuuden kasvun muutos oli suurinta pohjoisimmalla kasvuyöhykkeellä 4/5 ja pienintä eteläisimmällä kasvuyöhykkeellä 1B (Taulukko 6).

Taulukko 6. Kaikkien koealojen kuusien keskimääräinen nettoperustuotannon (NPP = net primary productivity) ja tilavuuden kasvu (V kasvu) eri kasvuyöhykkeillä. 1B = eteläisimmät koealat, 2 = Hämeenlinnan koealat, 3 = Pirkanmaan koealat ja 4/5 = Joensuun koealat.

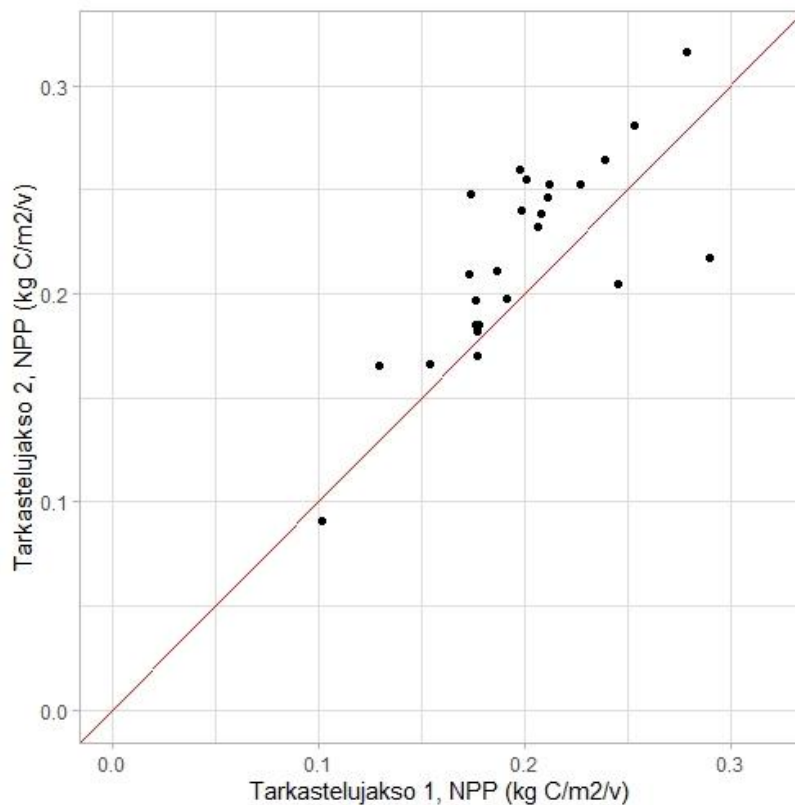
Alue	Tarkastelujakso 1 (1991 – 2007)		Tarkastelujakso 2 (2007 – 2019)		Muutos	
	NPP kg C/m ² /v	V kasvu m ³ /ha/v	NPP kg C/m ² /v	V kasvu m ³ /ha/v	NPP %	V kasvu %
Kaikki	0,200	2,4	0,213	3,1	6	23
1B	0,262	3,6	0,264	4,0	1	10
2	0,229	2,9	0,265	3,5	14	17
3	0,188	2,1	0,212	3,1	11	32
4/5	0,188	2,1	0,232	3,5	19	40

Tilavuuskasvun ja NPP:n suhdetta toisiinsa tarkasteltiin kuvaamalla molempien tarkastelujaksojen muuttujat toistensa kanssa samassa kuvaajassa (Kuva 8). Kuvaajassa on nähtävissä, että tilavuudenkasvu ja NPP suhteutuvat toistensa kanssa suhteellisen hyvin, tilavuuskasvun selittäessä 63 % NPP:n kasvusta (selityksasteen ollessa 0,63). Tilavuuden kasvu ja biomassan kasvu korreloivat keskenään, vaikka joissain ääritapauksissa kasvut olivat toisistaan poikkeavia.



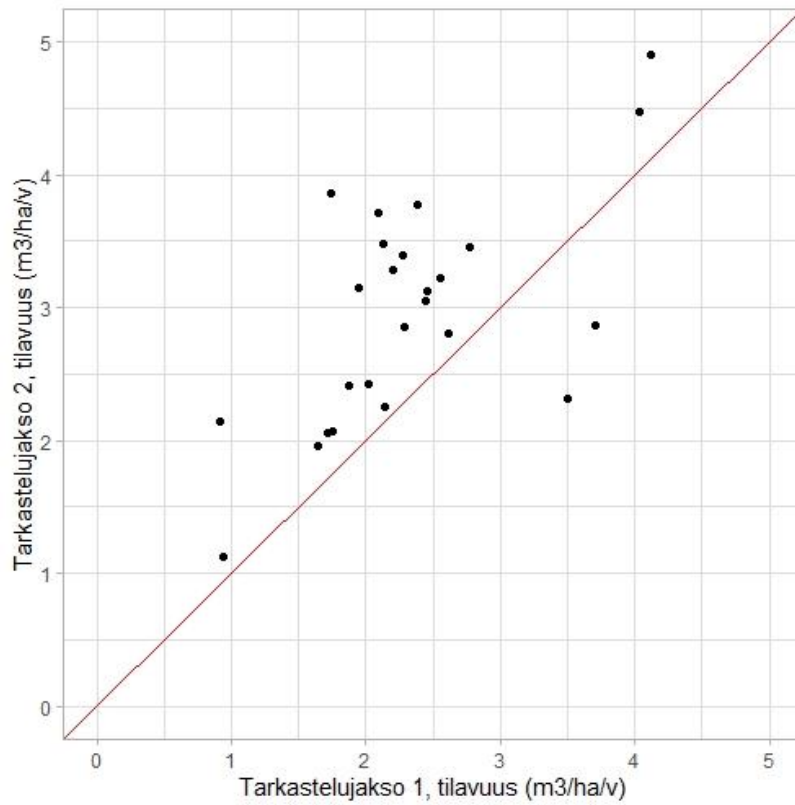
Kuva 8, Molempien tarkastelujaksojen tilavuuskasvut ja NPP samassa kuvaajassa. Regressiosuora on merkitty punaisella ja regressiosuoran selitysaste kuvattu R^2 arvona.

Tarkastelujaksojen 1 ja 2 välillä NPP kasvu on suurempaa koealoilla tarkastelujaksolla 2, lukuun ottamatta neljää koealaa (Kuva 9). NPP kasvu vaihteli koealojen välillä 0,1–0,3 kg C/m²/v. Neljällä koealalla kasvu oli suurempaa tarkastelujaksolla 1 verrattuna tarkastelujaksoon 2. Koealat, joilla kasvu oli suurempaa tarkastelujaksolla 1, olivat PA67 (muutos tarkastelujaksojen välillä -4 %), PA131 (muutos -12 %), PA06B (muutos -20 %) ja VA211 (muutos -33 %).



Kuva 9. Luonnontilaisten kuusten NPP:n muutos mitatuilla koealoilla ($n=25$) tarkastelujaksolla 1 (vuosina 1991–2007) ja tarkastelujaksolla 2 (vuosina 2007–2019).

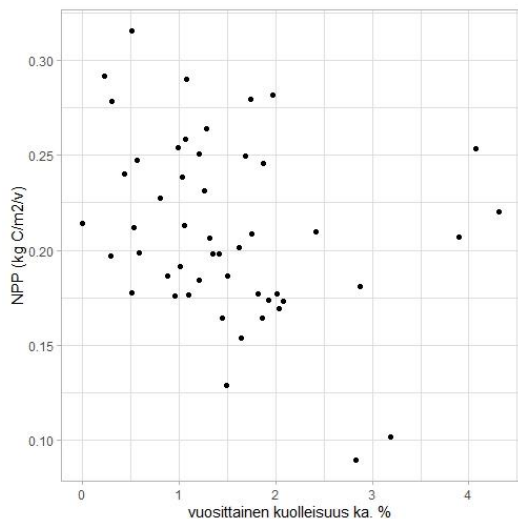
Kuusen tilavuus kasvoi kaikilla koealoilla tarkastelujakson 1 ja 2 välillä, lukuun ottamatta kahta koealaa, joissa kuusen tilavuuden muutos oli suurempaa tarkastelujaksolla 1 (Kuva 10). Joillakin koealoilla tilavuus kasvoi huomattavasti enemmän tarkastelujaksolla 2 ollen suurimmillaan yli kaksi kertaa suurempaa tarkastelujaksolla 2 verrattuna tarkastelujaksoon 1. Koealat, joissa tilavuus kasvoi tarkastelujaksolla 1 enemmän verrattuna tarkastelujaksoon 2 olivat PA06B (tarkastelujaksojen välinen muutos -29 %) ja VA211 (muutos -51 %). Koealat, joissa kasvu oli yli 40 % suurempaa tarkastelujaksolla 2 verrattuna tarkastelujaksoon 1 olivat koealat PA132 (muutos 57 %), PA61 (muutos 55 %) ja PA62 (muutos 44 %).



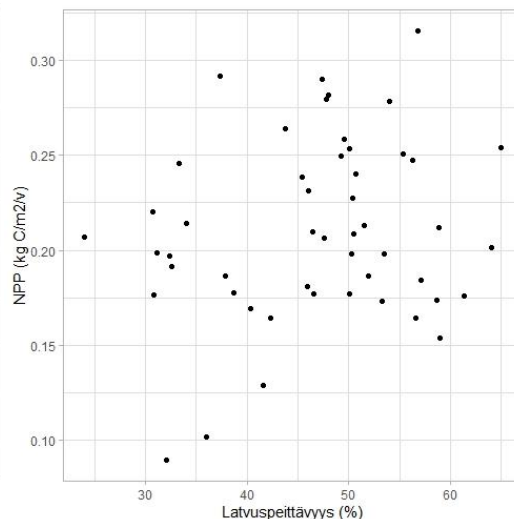
Kuva 10. Luonnontilaisten kuusten tilavuuden muutos mitatuilla koealoilla ($n=25$) tarkastelujaksolla 1 (vuosina 1991–2007) ja tarkastelujaksolla 2 (vuosina 2007–2019).

3.4. Metsien rakenteellisen muutoksen vaikutus kuusen kasvuun

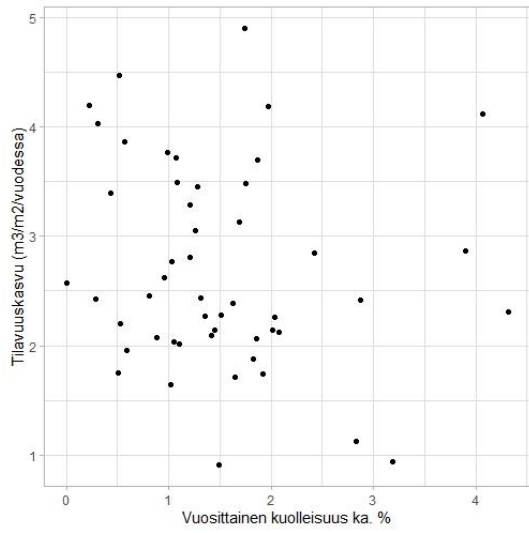
Luonnontilaisten kuusien NPP:n ja tilavuuden muutosta tarkasteltiin kuolleisuuden ja latvuspeittävyden suhteen (Kuvat 11–14). Vuosittaisia kuolleisuuden keskiarvoja tarkasteltiin esittämällä kuvaajassa molempien tarkastelujaksojen koelakohtaiset NPP:n ja tilavuuden muutokset sekä vuosittaiset kuolleisuudet samaan aikaan. Vastaavasti latvuspeittävyden osalta tarkasteluun otettiin tarkastelujakson viimeisimmän mittauksen koalan latvuspeittävyys. Mikäli metsän vuosittainen keskimääräinen kuolleisuus tai latvuspeittävyden muutos olisi vaikuttanut kuusten NPP:n tai tilavuuden muutokseen, olisi muuttujien välillä pitänyt havaita korrelaatio. Näiden muuttujien välillä ei kuitenkaan havaittu korrelaatiota, vaikka kuolleisuuksia ja metsiköiden latvuspeittävyksiä tarkasteltiin erikseen tarkastelujaksolla 1 ja 2.



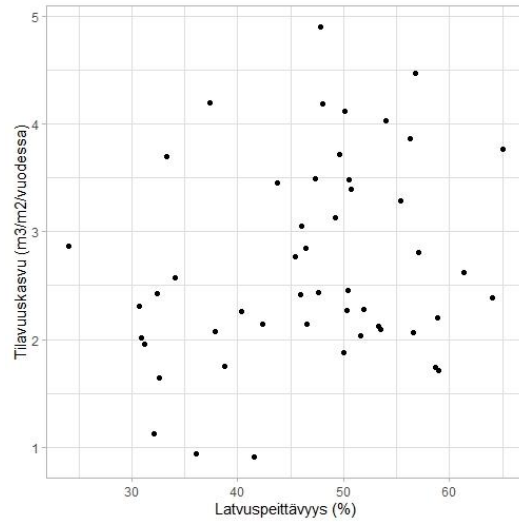
Kuva 11. Kaikkien koalojen tarkastelujakson 1 ja 2 NPP:n suhde kuolleisuuteen.



Kuva 12. Kaikkien koalojen tarkastelujakson 1 ja 2 NPP:n suhde latvuspeittävyteen.



Kuva 13. Kaikkien koealojen tarkastelujakson 1 ja 2 tilavuuskasvun suhde kuolleisuuteen.



Kuva 14. Kaikkien koealojen tarkastelujakson 1 ja 2 tilavuuskasvun suhde latvuspeittävyteen

4. Tulosten tarkastelu

Metsikkötasolla luonnontilaiset ja vanhat metsät ovat tyypillisesti rakenteeltaan monimuotoisia ja kuolleiden puiden määrältä vaihtelevia (Franklin ja Van Pelt 2004). Kuolleiden kuusten tilavuus koealoilla vaihteli tarkastelujaksojen välillä ja koealojen välillä. Tämän tutkimuksen perusteella kuusen kuolleisuus luonnontilaisissa metsissä on hieman suurempaa verrattuna Ruotsissa tehdyissä vastaavissa tutkimuksissa (Jönsson ym. 2007, Linder 1998), kuolleisuuden ollessa keskimäärin 1,6 % vuodessa tarkastelujaksolla. Kuolleisuuden keskihajonta oli suuri ($\pm 1,06$ %-yksikköä) tutkittujen koealojen välillä. Ruotsissa tehdyssä vanhojen kuusivaltaisten luonnontilaisten metsien tutkimuksissa pohjoisten metsien vuosittaiseksi kuolleisuudeksi on saatu 0,7 % (Jönsson ym. 2007) ja Keski-Ruotsissa mänty- ja kuusivaltaisten metsien vuosittaisen kuolleisuuden on arvioitu olevan 0,45 % (Linder 1998). Tämän tutkimuksen koealojen kuusen biomassa hehtaaria kohden vaihteli suuresti ja oli pienimmillään 55 tn/ha, suurimmillaan 207 tn/ha ja keskimäärin 148 tn/ha. Kuusten kuolleisuuden määrä, kuolleisuuden hajonta, biomassan hajonta ja erityisesti kuolleiden puiden tilavuuden hajonta kertoo koealojen välisestä rakenteellisesta monimuotoisuudesta, joka on tyypillistä luonnontilaisissa metsissä (Franklin ja Van Pelt 2004). Tämän tutkimuksen kuolleiden puiden tilavuuden hajonnasta saatuja tuloksia tukee Siipilehdon ym. (2020) tutkimus, jossa tarkasteltiin samoja koealoja kuin tässä tutkimuksessa. Siipilehdon ym. (2020) tutkimuksessa huomattiin myös kuolleiden puiden pohjapinta-alan vaihtelevan suuresti ja suurin selittävä tekijä kuolleisuuden todennäköisyyteen oli puiden määrä hehtaarilla ja pohjapinta-alan suuruus. Kuolleisuuden ja biomassaerojen voidaan myös olettaa johtuvan pienialaisista aukoista, jotka ovat tyypillisiä vanhoille ja luonnontilaisille metsille (Qinghong ja Hytteborn 1991; Kuuluvainen 1994).

Tässä tutkimuksessa mitattujen luonnontilaisten metsien kuusten NPP kasvoi 6 % 1990-luvulta vuoteen 2019, eli kuusten NPP:n muutos oli keskimäärin $0,013 \text{ kg C/m}^2/\text{v}$. Aikaisemmissa tutkimuksissa Suomen valtakunnallisella tasolla metsien NPP:n on todettu kasvaneen $0,09 \text{ kg C/m}^2/\text{v}$ aikavälillä 1922–2004 (Liski ym. 2006). NPP:n vuosittaista kasvamista on havaittu myös Keski-Euroopassa, jossa kuusen NPP:n kasvun on arvioitu johtuvan ilmaston lämpenemisestä (Hasenauer ym. 1999). Tässä tutkimuksessa NPP kasvoi kaikilla tarkastelluilla kasvuvyöhykkeillä paitsi eteläisimmällä

1B vyöhykkeellä, jossa NPP:n muutos oli negatiivinen. Tutkimusmetsiköiden määrä oli pieni kasvuvyöhykkeillä 1B (3 kpl), 2 (4 kpl) ja 4/5 (4 kpl) verrattuna kasvuvyöhykkeeseen 3 (14 kpl). Otannan pieni määrä kolmella kasvuvyöhykkeellä saattaa vaikuttaa NPP:n ja tilavuuden muutoksien tulosten luotettavuuteen kasvuvyöhykkeiden vertailussa. Liskin ym. (2006) tuloksissa todettiin Suomen metsäekosysteemin NPP:n kasvaneen 1922–2004 aikana ja tässä tutkimuksessa käytettyjen luonnontilaisten metsien kuusten NPP:n voidaan todeta myös kasvaneen mittausten välillä, mutta kasvun olleen pienempää. Tuloksia ei kuitenkaan voida verrata suoraan toisiinsa muun muassa ajankohdaltaan erilaisten aikasarjojen ja erilaisen koeasetelman takia.

Kuusten tilavuus kasvoi tutkimusmetsissä tarkastelujaksolla 1 (1991–2007) keskimäärin 2,4 m³/ha/v ja tarkastelujaksolla 2 (2007–2019) keskimäärin 3,1 m³/ha/v. Tilavuuden kasvu tarkastelujaksolla 1 vastaa matalan kasvun hoitamattoman kuusimetsikön tilavuuskasvua, joka on keskimäärin 2,0 m³/ha/v norjalaisen tutkimuksen mukaan (Stokland 2021). Aikaisemman tutkimuksen mukaan vanhojen kuusivaltaisten sekametsien (puiden keski-ikä 140 vuotta) kasvu vuosien 1992–1996 välillä kasvuvyöhykettä 4/5 vastaavalla alueella oli 3,2 m³/ha/v (Finér ym. 2003). Vastaavasti tarkastelujaksolla 1 kuusten kasvu tutkimusmetsissä kasvuvyöhykkeellä 4/5 oli 2,1 m³/ha/v. Tarkastelujaksolla 2 tilavuuden kasvu vastasi matalan- ja keskikasvun metsiköiden tilavuuskasvua, joka on Stoklandin (2021) mukaan 4,2 m³/ha/v. Kuusen tilavuuden kasvu tämän tutkimuksen luonnontilaisissa metsissä vastaa matalan kasvun metsiköiden tilavuuskasvua.

Suurinta kuusen tilavuuskasvu tarkastelujaksolla 1 oli eteläisimmällä vyöhykkeellä 1B (3,6 m³/ha/v) ja pienintä vyöhykkeellä 3 ja 4/5 (2,1 m³/ha/v). Tarkastelujaksolla 2 vastaavasti tilavuuskasvu oli suurinta vyöhykkeellä 1B (3,4 m³/ha/v) ja pienintä vyöhykkeellä 3 (2,8 m³/ha/v). Pohjoisimman vyöhykkeen 4/5 tilavuuskasvu tarkastelujaksolla 1 oli 2,2 m³/ha/v ja tarkastelujaksolla 2 3,0 m³/ha/v. Kuusten tilavuuskasvu on suurempaa eteläisemmillä kasvuvyöhykkeillä verrattuna pohjoisempiin koealoihin, mikä johtuu todennäköisesti kasvuvyöhykkeiden kasvukauden pituudesta ja sadesummasta (Ilmatieteen laitos 2021). Vertailua VMI tuloksiin ei voida tässä tilanteessa tehdä, sillä VMI mittauksista ei ollut saatavilla tilavuuskasvuja maakunnittain VMI 11 (2009–2013) aikaisemmilta mittausajankohdilta (Luonnonvarakeskus 2021).

Tilavuuden kasvun muutos on suurempaa pohjoisemmilla koealoilla. Tilavuuskasvun muutos oli kasvuvyöhykkeellä 4/5 jopa 40 %, kasvuvyöhykkeellä 3 33 %, kasvuvyöhykkeellä 2 25 % ja kasvuvyöhykkeellä 1B 3 %. Vaikka tilavuuden kasvu on suurempaa eteläisemmilla koealoilla on tilavuuskasvun muutos tarkastelujaksojen välillä suurempaa pohjoisemmilla koealoilla. Vastaavasti myös NPP:n muutos on suurempaa pohjoisemmilla koealoilla verrattuna eteläisempiin. Metsäekosysteemin simulaatiomallinnusten avulla on ennustettu Suomen metsien kasvavan huomattavasti enemmän pohjoisempana kuin etelässä, kasvun muutoksen voimakkuuden riippuessa käytetystä simulaatioskenaariosta (Kellomäki ym. 2018). Lisäksi Kellomäki ym. (2018) on esittänyt koivujen ja mäntyjen kasvun muutoksen olevan suurempaa verrattuna kuusiin. Tämän tutkimuksen tulokset tukevat Kellomäen ym. (2018) tuloksia, sillä kuusen tilavuuskasvun ja NPP:n ero kasvuvyöhykkeiden välillä on pienentynyt luonnontilaisissa metsissä pohjoisempien kasvuvyöhykkeiden kuusten tilavuuskasvun ja NPP:n muutoksen voimistuttua. Simulaatioissa on oletettu ilmaston lämpenemisen heikentävän eteläisten metsien kasvua, koska lämpötila nousee ja maaperän vesi vähenee (Kellomäki ym. 2018). Tämän lisäksi tulisi huomioida myös biotisten (mm. sienitaudit ja hyöteistuhot) ja abioottisten (mm. kuivuus ja metsäpalot) riskien lisääntyminen, jota ei Kellomäki ym. simulaatiossa ollut otettu huomioon (Venäläinen ym. 2020).

Verrattaessa kuusen NPP:n muutosta ja tilavuuden kasvua vuosittaiseen kuolleisuuden keskiarvoon sekä latvuspeittävyteen, niiden välillä ei havaittu korrelaatiota, joka poikkeaa aikaisempien tutkimusten tuloksista. Aikaisemmissa tutkimuksissa kuolleisuuden lisääntymisen (Coomes ym. 2012; Xu ym. 2012) ja latvuksen sulkeutumisen (Gower ym. 1996; Ryan ym. 1997, 2004; Caspersen ym. 2000; Smith ja Long 2001) on havaittu vaikuttavan puiden kasvuun talousmetsissä. Tulevissa tutkimuksissa tarkasteltaessa puiden kuolleisuuden ja latvuspeittävyuden vaikutusta luonnontilaisten metsien kasvuun olisi tärkeää ottaa huomioon myös esimerkiksi maaperän ravinteiden määrän ja maaperän vesitalouden vaikutus. Koska luonnontilaiset metsät ovat monimuotoisia, yksi muuttuja ei välttämättä pysty selittämään selkeästi kasvun muutosta, jolloin tarkastelussa tulisi ottaa huomioon useampien muuttujien yhteisvaikutukset. Tulevaisuudessa voitaisiinkin tarkastella esimerkiksi metsikön eri latvustasoja ja pyrkiä tätä kautta löytämään syytä kasvun muutokselle.

5. Johtopäätökset

Puuositteiden mallien tarkoitus oli luoda mahdollisimman tarkka kuva puiden rakenteesta tutkimusmetsissä puiden kasvun tarkastelua varten, eivätkä mallit näin ollen välttämättä ole suoraan yleistettävissä muille luonnontilaisille metsiköille. Maastomittausten mittausrvirhe on todennäköisesti pieni, sillä käytetty aineisto on kattava, erityisesti pituuksien ja latvuksen pituuksien osalta. Aineiston kattavuus näkyy pituuden ja latvuksen pituuden mallien luotettavuudessa. Latvuksen leveyden malli ei ollut kovinkaan hyvä, joten tulevaisuudessa latvuksen leveyttä tulisi tarkastella jollain muulla tavalla. Hypoteettisesti voisi ajatella latvuksen leveyteen vaikuttavan puun koon lisäksi puun ympärillä oleva puiden tilajärjestys ja tämän aiheuttama kilpailu. Aineisto antaa hyvän kuvan luonnontilaisista metsistä mitatuilla alueilla, ja aineistosta voidaan tehdä sen laajuuden ansiosta johtopäätöksiä myös muille vastaaville metsiköille. Tutkimuksen tuloksia tarkastellessa tulee kuitenkin ottaa huomioon erityisesti kasvuvyöhykkeiden tarkastelussa koealojen määrän olleen suurempi Pirkanmaan alueella verrattuna muihin alueisiin. Koealojen epätasaisen määrän takia Pirkanmaan alueen tarkastelua voidaan pitää luotettavimpana ja muiden kasvuvyöhykkeiden tarkastelua suuntaa antavana, sillä muilla kasvuvyöhykkeillä yksittäisen koealan suuri muutos on saattanut vaikuttaa tuloksiin.

Tulosten pohjalta voidaan todeta luonnontilaisten metsien kuusten NPP:n ja tilavuuskasvun kiihtyneen viimeisen lähes 30 vuoden aikana ja mahdollisesti kasvavan vielä tulevaisuudessakin. Tulokset osoittavat myös kasvuvyöhykkeiden välisten muutosten mahdollisesti tasaantuvan. Tulevissa tutkimuksissa olisikin hyvä selvittää löytyykö kasvuvyöhykkeiden muutoksen tasaantumiselle syy esimerkiksi maapallon keskilämpötilan kasvamisesta tai jostain muusta ilmastoon vaikuttavasta tekijästä.

6. Lähteet

Acker, S., Halpern, C., Harmon, M., Dyrness, C. 2002. Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forests of contrasting age. *Tree Physiology* 22: 213-217.

<https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.213>

Anderegg, W., Trugman, A., Badgley, G., Anderson, C., Bratuska, A., Ciais, P., Cullenward, D., Field, C., Freeman, J., Goetz, S., Hicke, J., Huntzinger, D., Jackson, R., Nickerson, J., Pacala, S., Randerson, J. 2020. Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science* 368: eaaz7005.

<https://doi.org/10.1126/science.aaz7005>

Assmann, E. 1970. *The Principle of Forest Yield Study*. Oxford: Pergamon Press.

Barnes, B., Zak, D., Denton, S.R., Spurr, S. 1998. *Forest Ecology*. New York: Wiley.

Binkley, D., Stape, J., Ryan, M., Barnard, H. & Fownes J. 2002. Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5: 58–67. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0055-7>

Cajander, A. 1949. Metsätyypit ja niiden merkitys. *Acta Forestalia Fennica* 56.

<https://doi.org/10.14214/aff.7395>

Caspersen, J., Pacala, S., Jenkins, J., Hurtt, G., Moorcroft, P., Birdsey, R. 2000. Contributions of land-use history to carbon accumulation in U.S. forests. *Science* 290: 1148-1151.

Coomes, D., Holdaway, R., Kobe, R., Lines, E., Allen, R. 2012. A general integrative framework for modelling woody biomass production and carbon sequestration rates in forests. *Journal of Ecology* 100: 42-64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01920.x>

Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S., Starr, M. 2003. Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174: 51-63.

[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00019-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00019-1)

- Foster, J., D'Amato, A., Bradford, J. 2014. Looking for age-related growth decline in natural forests: unexpected biomass patterns from tree rings and simulated mortality. *Oecologia* 175: 363–374. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2881-2>
- Franklin, J., Van Pelt, R. 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. *Journal of Forestry* 102: 22-28. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0029>
- Gower, S., Mc Murtrie, R., Murty, D. 1996. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 378–82. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10042-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10042-2)
- Gower, S., McMurtrie, R. 1999. An Analysis of the Age-Related Decline in Aboveground Net Primary Production; Potential Causes and Stand-to-Global Scale Implications. Santa Barbara (CA): NCEAS, University of Santa Barbara.
- Hasenauer, H., Nemani, R., Schadauer, K., Running, S. 1999. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *Forest Ecology and Management* 122: 209-219. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00010-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00010-9)
- Hegyí, F. 1974. A simulation for managing jack-pine stands, *Julkaisussa: Growth Models for Tree and Stand Simulation*, J. Fries (toim.). Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden: 74-90.
- Helmisaari, H., Derome, J., Nöjd, P., Kukkola, M. 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scot pine stands. *Tree Physiology* 27: 1493-1504.
- Ihalainen, A., Vaahtera, E. 2019. Metsävarat. *Julkaisussa: Suomen Metsätilastot*, Peltola, A. (toim.). Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Jönsson, M., Fraver, S., Jonsson, B., Dynesius, M., Rydgård, M., Esseen, P. 2007. Eighteen years of tree mortality and structural change in an experimentally fragmented Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management* 242: 306-313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.048>
- Kantola, A., Mäkelä, A. 2006. Development of biomass proportions in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Trees* 20: 111-121. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0018-2>

Kellomäki, S., Strandman, H., Heinonen, T., Asikainen, A., Venäläinen, A., Peltola, H. 2018. Temporal and spatial change in diameter growth of boreal Scots pine, Norway spruce and birch under recent-generation (CMIP5) global climate model 4 projections for the 21st century. *Forests* 118. <https://doi.org/10.3390/f9030118>

Kimmins, J. 1997. *Forest Ecology*. New York: Prentice-Hall.

Kira, T., Shidei, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. *The Ecological Society of Japan* 17: 70–87.

Kouki, J., Junninen, K., Mäkelä, K., Hokkanen, M., Akkala, T., Hallikainen, V., Korhonen, K., Kuuluvainen, T., Loiskekoski, M., Mattila, O., Matveinen, K., Punttila, P., Ruokanen, I., Valkonen, S., Virkkala, R. 2018. *Metsät. Teoksessa; Suomen Luontotyyppien Uhanalaisuus 2018 (Toim. Kontula, T., Raunio, A.) Suomen ympäristökeskus ja Ympäristöministeriö, Helsinki.*

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: A review. *Annales Zoologi Fennici* 31: 35–52.

Laasasenaho, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Communicationes Institute Forestalis Fenniae* 108.

Leppälampi-Kujansuu, J., Salemaa, M., Kleja, D., Linder, S., Helmisaari, H. 2014. Fine root turnover and litter production of Norway spruce in a long-term temperature and nutrient manipulation experiment. *Plant Soil* 374:73-88. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1853-3>

Le Quéré, C., Andrew, R., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A., Korsbakken, J., Peters, G., Canadell, J., Jackson, R., Boden, T., Tans, P., Andrews, O., Arora, V., Bakker, D., Barbero, L., Becker, M., Betts, R., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L., Ciais, P., Cosca, C., Cross, J., Currie, K., Gasser, T., Harris, I., Hauck, J., Haverd, V., Houghton, R., Hunt, C., Hurtt, G., Ilyina, T., Jain, A., Kato, E., Kautz, M., Keeling, R., Goldewijk, K., Körtzinger, A., Landschützer, P., Lefèvre, N., Lenton, A., Lienert, S., Lima, I., Lombardozzi, D., Metzl, N., Millero, F., Monteiro, P., Munro, D., Nabel, J., Nakaoka, S., Nojiri, Y., Padin, X., Peregón, A., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter,

B., Rehder, G., Reimer, J., Rödenbeck, C., Schwinger, J., Séférian, R., Skjelvan, I., Stocker54, B., Tian, H., Tilbrook, B., Tubiello, F., van der Laan-Luijkx, I., van der Werf, G., van Heuven, S., Viovy, N., Vuichard, N., Walker, A., Watson, A., Wiltshire, A., Zaehle, S., Zhu, D. 2018. Global carbon budget 2017. *Earth System Science Data* 10: 405-448. <https://doi.org/10.5194/essd-10-405-2018>

Lilja, S., Wallenius, T., Kuuluvainen, T. 2006. Structure and developments of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Ecoscience* 13: 181-192.

<https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-181.1>

Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451-461.

Liski, J., Lehtonen, A., Palosuo, T., Peltoniemi, M., Eggers, T., Muukkonen, P., Mäkipää, R. 2006. Carbon accumulation in Finland's forests 1922–2004 – an estimate obtained by combination of forest inventory data with modelling of biomass, litter and soil. *Annals of Forest Science* 63: 687-697. <https://doi.org/10.1051/forest:2006049>

Muukkonen, P., Lehtonen, A. 2004. Needle and branch biomass turnover rates of Norway spruce (*Picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research* 34: 2517-2527. <https://doi.org/10.1139/x04-133>

Mäkinen, H., Isomäki, A. 2004. Thinning intensity and growth of Norway spruce stands in Finland. *Forestry*, 77: 349-364. <https://doi.org/10.1093/forestry/77.4.349>

Pan, Y., Birdsey, R., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P., Kurz, W., Philips, O., Shvidenko, A., Lewis, S., Canadell, J., Ciais, P., Jackson, R., Pacala, S., McGuire, A., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the World's forests. *Science* 333: 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>

Peltoniemi, M., Mäkipää, R. 2011. Quantifying distance-independent tree competition for predicting Norway spruce mortality in unmanaged forests. *Forest Ecology and Management* 261: 30-42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.019>

- Primack, R., Ashton, P., Lee, H. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577-588.
<https://doi.org/10.2307/1940406>
- Qinghong, L. & Hytteborn H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 391–402.
<https://doi.org/10.2307/3235932>
- Repola, J. 2009. Biomass equations for Scots pine and Norway spruce in Finland. *Silva Fennica* 43(4): 625-647. <https://doi.org/10.14214/sf.184>
- Ryan, M., Binkley, D., Fownes, J. 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research* 27: 2 13–62.
- Ryan, M., Binkley, D., Fownes, J., Giardina, C., Senock, R. 2004. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monograph* 74(3): 393-414. <https://doi.org/10.1890/03-4037>
- Sheil, D., Burslem, D., Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
<https://doi.org/10.2307/2261571>
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T. 1964. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory 1. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* 14: 97-105.
- Siipilehto, J., Allen, M., Nilsson, U., Brunner, A., Huuskonen, S., Haikarainen, S., Subramanian, N., Antón-Fernández, C., Holmström, E., Andreassen, K., Hynynen, J. 2020. Stand-level mortality models for Nordic boreal forests. *Silva Fennica* 54.
<https://doi.org/10.14214/sf.10414>
- Skovsgaard, J., Vanclay, J. 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81: 13-31.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpm041>
- Smith, F., Long, J. 2001. Age-related decline in forest growth: an emergent property. *Forest Ecology and Management* 144: 175-181. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00369-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00369-8)

Stokland, J. 2021. Volume increment and carbon dynamics in boreal forest when extending the rotation length towards biologically old stands. *Forest Ecology and Management* 488. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119017>

Tupek, B., Mäkipää, R., Heikkinen, J., Peltoniemi, M., Ukonmaanaho, L., Hokkanen, T., Nöjd, P., Nevalainen, S., Lindgren, M., Lehtonen, A. 2015. Foliar turnover rates in Finland — comparing estimates from needle-cohort and litterfall-biomass methods. *Boreal Environment Research* 20: 283-304.

Valentine, H., Mäkelä, A. 2005. Bringing process-based and empirical approaches to modeling tree growth. *Tree Physiology* 25: 769–779.

Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O., Viiri, H., Ikonen, V., Peltola, H. 2020. Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change* 26: 4178-4196.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15183>

Wirth, C. 2009. Old-growth forests: function, fate and value, a synthesis. *Julkaisussa: Old-growth Forests: Function, Fate and Value*, Wirth C, Gleixner G, Heimann M (toim.). *Ecological Studies*, 207: 465–491

Xu, C., Turnbull, M., Tissue, D., Lewis, J., Carson, R., Schuster, W., Whitehead, D., Walcroft, A., Li, J., Griffin, K. 2012. Age-related decline of stand biomass accumulation is primarily due to mortality and not to reduction in NPP associated with individual tree physiology, tree growth or stand structure in *Quercus*-dominated forest. *Journal of Ecology* 100: 428-440. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01933.x>

Ilmatieteen laitos 2021. Kasvuvyöhykkeet [Verkkodokumentti]. Saatavissa: <https://www.ilmatieteenlaitos.fi/kasvuvyohykkeet> [14.1.2021].

Ilmatieteen laitos 2021. Terminen kasvukausi [Verkkodokumentti]. Saatavissa: <https://www.ilmatieteenlaitos.fi/terminen-kasvukausi> [14.1.2021].

Luonnonvarakeskus 2019. Metsien suojele [Verkkodokumentti]. Saatavissa: https://stat.luke.fi/metsien-suojele-112019_fi [29.1.2021].

Luonnonvarakeskus 2021. Tilastotietokanta [Verkkodokumentti]. Saatavissa:

http://statdb.luke.fi/PXWeb/pxweb/fi/LUKE/LUKE_04%20Metsa_06%20Metsavarat/1.25_Puuston_keskikasvu_metsamaalla.px/ [26.3.2021].