

Anna Lintunen

Puiden latvusarkkitehtuuri – joustava design

Seloste julkaisusta: Lintunen, A. 2013. Crown architecture and its role in species interactions in mixed boreal forests. *Dissertationes Forestales* 165. 55 s. + 5 liiteartikkelia. <http://dx.doi.org/10.14214/df.165>

Joustava latvusarkkitehtuuri ja puiden väliset vuorovaikutukset

Latvusarkkitehtuuri tarkoittaa puun rakenneosien sijaintia, kokoa, muotoa ja järjestäytymistä kolmiulotteisessa tilassa. Latvusarkkitehtuuri vaihtelee paljon kasvuympäristöstä ja puun kehitysvaiheesta toiseen täyttäkseen sille asetetut tehtävät. Latvusarkkitehtuuri määrittää lehtien sijainnin kautta puun valonsaantia ja edelleen fotosynteesituotosta, ja sanelee puun sisäiset kuljetusäisyydet ja -kustannukset. Latvusarkkitehtuuri vaikuttaa myös mikroilmastoon latvuksen eri osissa, puun alttiuteen kokea ja sietää mekaanista stressiä, kuten tuulta tai lumikuormaa, ja puun lisääntymistehokkuuteen kukkien ja hedelmien sijainnin kautta. Latvuksen mukautumiskyky ympäristön muutoksiin on tärkeä, koska puut ovat pitkäikäisiä ja paikalleen sidottuja.

Ratkaisevaa latvusarkkitehtuurin ymmärtämisessä on rakenteen ja toiminnan välinen vuorovaikutus. Puun erottaa ympäristöstään erilaiset kontaktipinnat kuten lehden kutikula ja rungon kuori. Puun elintoimintojen kannalta keskeinen kasvuresurssien hankinta tapahtuu näiden kontaktipintojen välityksellä. Puun elintoiminnot puolestaan tuottavat uutta materiaalia latvusarkkitehtuurin rakennusaineeksi.

Naapuripuuston ominaisuudet ja niissä tapahtuvat muutokset ovat olennainen osa puun kasvuympäristöä, koska naapurit kilpailevat keskenään kasvuresursseista: valosta, vedestä ja ravinteista. Tyypillinen esimerkki on valokilpailu, missä suurempi puu varjostaa pienempää, mikä johtaa varjostetussa puussa kokonaiskasvun pienenemiseen alentuneen sokerituotannon takia.

Resurssikilpailun lisäksi puut muuttavat kemiallista ja fysikaalista ympäristöään myös tavoilla, jot-

ka eivät kuluta kasvuresursseja. Tutkimukset ovat osoittaneet, että jopa ennen kilpailua fotosynteesistä aktiivisen valon määrästä, naapurit vaikuttavat taimen vastaanottaman valon aallonpituuteen lisäämällä pitkäaaltoisen punaisen valon osuutta. Tämä fotosynteesistä käyttökelpoton säteily saa aikaan muutoksia taimen rakenteessa; taimi ikään kuin valmistautuu tulevaan valokilpailuun. Naapurit vaikuttavat toisiinsa myös mekaanisesti kun tuulen vaikutuksesta puiden oksat piiskaavat naapuripuiden oksia. Tutkimukset ovat osoittaneet, että oksien sitominen paikalleen edistää naapurien kasvua. Kolmas tärkeä kommunikaatiotapa puiden välillä on kemialliset yhdisteet, pääasiassa haihtuvat orgaaniset yhdisteet. Haihtuvien orgaanisten yhdisteiden avulla naapuripuut saavat tietoa uhkaavasta hyönteistuhosta ja näin aikaansaa niissä suojausmekanismien aktivoinnin. Laboratoriokokeissa on osoitettu, että jopa silloin kun kaikki edellä mainitut kommunikointitavat on estetty, ovat puut reagoineet kasvullaan naapurien läsnäoloon äänen, magneettisen signaalin tai jonkin muun vielä tuntemattoman mekanismin avulla.

Huolimatta tästä kiehtovasta kasvien välisen kommunikaation maailmasta ja kasvaneesta mielenkiinnosta monimuotoista metsänkasvatusta kohtaan, on paljolti epäselvää miten puolaji vaikuttaa naapuripuun rakenteen muodostumiseen. Resurssikilpailua ja muita edellä mainittuja kommunikaatiosignaaleja ajatellen tuntuu selvältä, että lajityypillisellä latvusarkkiteella on vaikutusta puun naapureilleen tuottamaan kilpailuvaikutukseen.

Maastossa naapurilajin vaikutusta puiden välisessä kilpailussa on tutkittu seurantakoealoin, jolloin tutkittava selittävä muuttuja eli naapurilaji pyritään kontrolloimaan istuttamalla eri puolajisuhteita halutulla tiheydellä ja sijoittelulla. Seurantakoealoin tuotetuissa tutkimuksissa on saatu vaihtelevia tuloksia, joiden mukaan mänty-koivu-sekametsikön tuotos on joko hieman isompi tai hieman pienempi vastaavien lajien yhden puolajin metsiköihin verrattuna. Seurantakoealojen perustaminen vaatii mittavat taloudelliset ja ajalliset resurssit puuston kehittymisen viedessä kymmeniä vuosia. Vaihtoehtona on kulkea maastossa ja valita sopivia metsiköitä erilaisilla puolajisuhteilla, ja selittävien muuttujien kontrolloinnin sijaan hallita muuttujia tilastollisesti.

Perinteisesti naapurien kilpailuvaikutusta on kuvattu metsikkötason muuttujilla eli metsikön puu-

lajisuhteella, tiheydellä ja keskiarvoisella puiden koolla. Sekametsiköissä puiden järjestäytyminen on tyypillisesti epätasaista, joten yksityiskohtaisuuden lisääminen kilpailuvaikutuksen mittaamiseen tuntuisi perustellulta. Yksityiskohtaisempi kilpailuvaikutuksen arviointi edellyttää kunkin naapuripuun koon, etäisyyden ja lajin määritystä tietyllä etäisyydellä kohdepuusta. Mänty-koivu-sekametsiköiden puutason kilpailuvaikutusta ovat tutkineet Suomessa viimeaikoina mm. Sauli Valkonen ja Juha Ruuska. He havaitsivat, että naapurilaji vaikutti useaan männyn latvusominaisuuteen. Väitöskirjatyössäni tutkin edelleen puutason kilpailuvaikutusta männyn ja koivun latvusarkkitehtuuriin sekametsiköissä, kilpailuvasteen tutkimus ulottuu oksaversojen tasolle ts. oksien vuotuisen kasvuun.

Evoluutiivisesta näkökulmasta latvuksen ulkoinen arkkitehtuuri ja sisäinen, vedenkuljetussolukon arkkitehtuuri ovat toisiinsa kytköksissä, sillä samat evoluutiiviset valintaperusteet vaikuttavat molempiin. Tällaisia valintaperiaatteita ovat mm. tilan täyttävä geometria, mikä maksimoi lehtien tehokkaan toiminnan ja veden virtauksen vedenkuljetussolukon läpi. Väitöskirjatyössäni tutkin myös minkäläinen suhde on latvuksen ulkoisella ja puuaineen sisäisellä rakenteella. Hydraulista arkkitehtuuria on harvoin tutkittu koko puun tasolla aina juurista lehtiin saakka.

Työn tavoitteet ja menetelmät

Väitöskirjatyöni tavoitteena oli analysoida ja kehittää menetelmiä kuvaamaan lajien välistä vuorovaikutusta ja sen seurauksia sekametsikössä. Tavoitteeseen päästäkseni, pyrin 1) tutkimaan männyn ja rauduskoivun latvusmuuttujien mukautumiskykyä lajien väliseen kilpailuun oksien ja oksaversojen tasolla, 2) tarkastelemaan latvusarkkitehtuurin ja puun hydraulisen arkkitehtuurin suhdetta männylle, rauduskoivulla ja kuusella, ja 3) mallintamaan männyn ja rauduskoivun kolmiulotteisen latvusarkkitehtuurin simuloidakseni valoilmastoa mäntykoivu-sekametsiköissä.

Mittasimme yhteensä yli kahdensadan 4–55-vuotiaan puun latvusrakenteen 17 tutkimusmetsikössä. Metsiköistä 11 sijaitsi Helsingin yliopiston Hyytiälän metsäaseman ympäristössä, ja loput kuusi

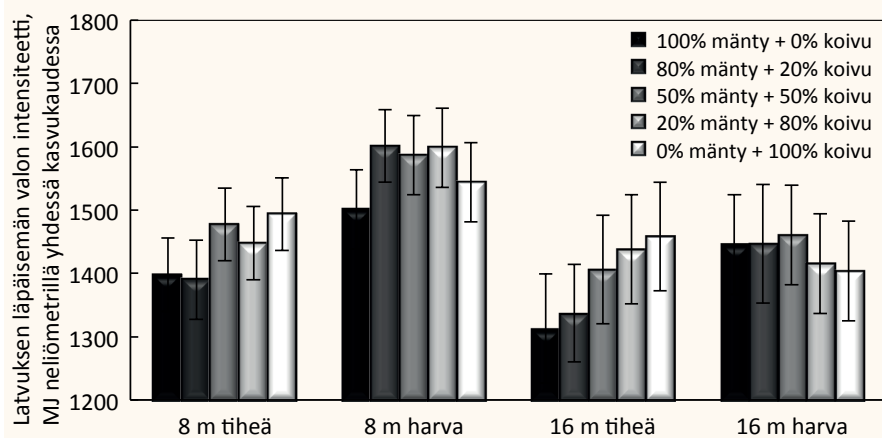
Lounais-Suomesta Pohjois-Karjalaan ulottuvalla vyöhykkeellä. Kaikki mitatut metsiköt olivat sekametsiä ja edustivat kasvupaikkatyypiltään pääasiassa MT-metsiköitä. Laaja otos oli välttämätön, jotta latvusrakennetta selittäviä muuttujia voidaan hallita tilastollisesti.

Latvus rakenne mitattiin digitoimalla. Puut pilkottiin 1.5 metriä pitkiin osiin, jotka kiinnitettiin kukin vuorollaan trukkilavalle tuulelta suojattuun paikkaan. Digitoitavaksi pystytetyn latvuksen osan ympärille luotiin sähkömagneettinen kenttä, josta tallennettiin latvuksen eri osien sijainti ja koko viemällä digitointikynä haluttuun pisteeseen latvuksessa ja tallentamalla tämän pisteen 3D-koordinaatit tietokoneelle. Digitointiaineiston perusteella puut voidaan piirtää kolmiulotteisesti. Digitoidut puut olivat pääasiassa mäntyjä ja rauduskoivuja, mutta myös muutamia kuusia digitoitiin hydraulisen arkkitehtuurin tutkimista varten.

Selvittääksemme hydraulisen arkkitehtuurin suhdetta latvusarkkitehtuuriin, mittasimme kollegani Tuomo Kalliokosken kanssa vedenkuljetussolukon anatomiaa latvuksen eri osista pienemmästä otoksesta koepuita. Näytteitä kerättiin kuudelta eri korkeudelta rungosta, minkä lisäksi näytteitä otettiin oksista ja juurista eri haarautumistasoilta.

Varsinaisten koepuiden lisäksi, tallennettiin viiden metrin säteellä olevien lähinaapureiden laji-, koko- ja sijaintitiedot kilpailuvaikutuksen määritystä varten. Jotta naapurilajin vaikutus saatiin eroteltua tilastollisesti naapurien lukumäärän, etäisyyden ja koon luomasta kilpailuintensiteetistä, kohdepuut valittiin niin, että viiden metrin säteellä olevat lähinaapurit edustivat pääasiassa yhtä puulajia: mäntyä, rauduskoivua, haapaa tai lehtikuusta.

Maastossa mitattujen latvusominaisuuksien perusteella männylle ja rauduskoivulle tehtiin latvuksen rakennemallit oksaversojen tasolla. Mallit perustuvat maastomittausten perusteella tuotettuihin yhtälöihin, jotka on esitelty julkaisussa Lintunen et al. Simulaatioiden lähtötietoina on käytetty puun pituuden lisäksi rinnankorkeusläpimittaa, latvuskorkeutta ja tietoa naapurikilpailun määrästä. Väitöskirjassani käytin näitä männyn ja koivun rakennemalleja edelleen valoilmaston simulointiin nuorissa ja varttuneissa mäntykoivu-sekametsiköissä kahdella eri puustotiheydellä. Vaihtelin 3D-metsikön puulajisuhdetta ja analysoin metsikön keskelle sijoitetun puun



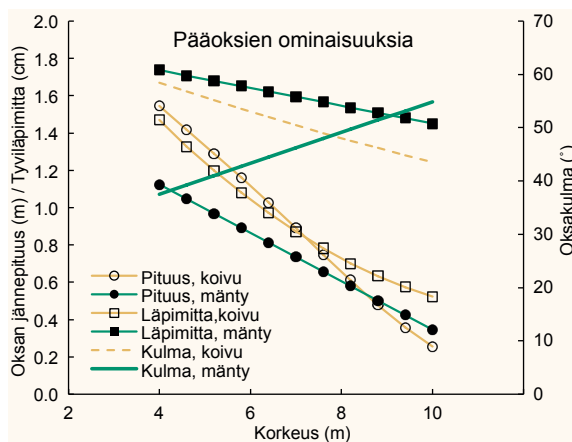
Kuva 1. Latvuston läpäisemän (fotosynteettisesti aktiivisen) valon intensiteetti esitettynä metsiköissä, joissa on erilainen puulajisuhde, ikä ja tiheys. Valon läpäisy on laskettu mallinnetun 3D-metsikön keskellä olevalle puulle, jonka itsevarjostus on jätetty huomiotta. Kukin palkki kuvastaa 10 simulaation keskiarvoa ja virhemarginaali 95% luottamusväliä.

vastaanottamaa valon määrää selvittääkseni kuinka erilaista on varjostus samankokoisten mäntyjen ja koivujen keskellä. On yleisesti tiedossa, että lajien välillä on eroja niiden latvuksen valaistusominaisuuksissa, mutta metsikkötasolla tätä lajikohtaista vaikutusta on tutkittu hyvin vähän. Muutamat olemassa olevat julkaisut osoittavat, että lajikohtaiset erot latvuksen valaistusominaisuuksissa liittyvät lajin varjonsietoon ja lehtien ryhmittymiseen latvuksessa.

Tuloksia

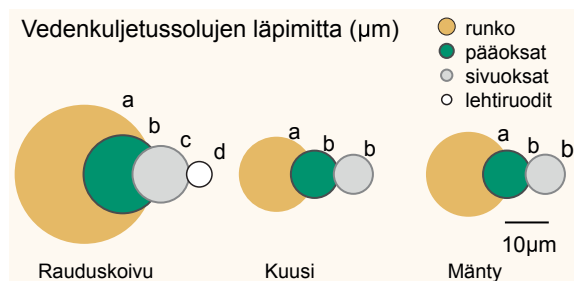
Päähypoteesini oli, että naapurien lukumäärän, koon ja sijainnin lisäksi, naapurilaji vaikuttaa puiden kasvuun ja latvusrakenteeseen. Tulosten mukaan ennustettaessa latvusrakennetta ja kasvua, naapuripuiden lajityyppillinen rakenne on otettava huomioon niiden kilpailuvaikutusta arvioitaessa.

Männyn pituuskasvu lisääntyi kilpailun vaikutuksesta silloin, kun naapurilajina oli rauduskoivu, ja rauduskoivun puolestaan kun naapurilajina oli mänty tai lehtikuusi. Läpimitan kasvuun naapurilajilla ei havaittu olevan vaikutusta. Suhteellinen kokonaiskasvu (vuotuisen oksan kasvun ja oksan kokonaispituuden suhde) oli männyllä suurin silloin, kun lähinaapurina oli lehtikuusta, ja vastaavasti



Kuva 2. Ensimmäisen haarautumistason oksien ominaisuuksia 10 m korkeassa rauduskoivussa ja männyssä. Kuva perustuu maastomittausten perusteella tuotettuihin malliyhtälöihin, jotka on esitelty julkaisussa Lintunen et al. Puiden rinnankorkeusläpimitta on 10 cm ja latvuskorkeus 4 m.

pienin silloin kun lähinaapurina oli rauduskoivua. Koivulla suhteellinen kokonaiskasvu oli suurin lajitovereiden ympäröimänä ja pienin lehtikuusten ympäröimänä. Tulosten mukaan näyttäisi siis siltä, että mänty-koivu-sekametsiköissä molempien laji-



Kuva 3. Vedenkuljetussolujen keskiläpimitta latvuksen eri osissa rauduskoivulla, kuusella ja männyllä. Havupuiden osalta tulokset koskevat vain kevätpuuta. Toisistaan poikkeavat kirjaimet osoittavat tilastollisesti merkitseviä eroja (Tukey-Kramer $p < 0.05$) kunkin lajin sisällä.

en pituuskasvu on suurempaa, mutta kokonaiskasvu pienempää kuin yhden puulajin metsikössä.

Simulaatioiden tulos osoitti, että koivikko päästää valoa läpi enemmän kuin männikkö, mutta ero on olemassa vain tiheimmissä metsiköissä (kuva 1). Todennäköisimmät rakennetekijät, jotka eroa selittävät ovat männyn suurempi neulaspinna-ala ja tiheä latvuseros latvuksen yläosassa.

Naapurilajin lisäksi, männyn ja rauduskoivun kasvuun ja latvuksen rakenteeseen vaikutti latvuskilpailun intensiteetti. Kokonaiskasvu laski molemmilla lajeilla kilpailuintensiteetin kasvaessa lukuun ottamatta nuorimpia koivuja, jotka eivät todennäköisesti kärsineet varsinaisesta resurssikilpailusta. Yksityiskohtaisemmassa tarkastelussa havaittiin lajikohtaisia eroja, nimittäin huolimatta siitä, että koivun runko kasvoi hoikemmaksi, oksia oli vähemmän ja ne olivat lyhyempiä vastena kasvaneelle kilpailulle, runkoon kohdistuva osuus biomassasta pieneni, toisin kuin männyllä.

Oksaversojen ominaisuuksien tarkastelu latvuksen eri osissa osoitti, että latvuksen yläosissa missä valoa on saatavilla enemmän, on enemmän ja pidempiä versoja kuin sen alaosissa. Männyllä myös neulaspinna-ala kasvoi latvuksen tyveltä ylöspäin. Myös oksien esiintymistiheys kasvoi ja koko pieneni latvan tyveltä ylöspäin (kuva 2). Männyllä tyveltä ylöspäin kasvava oksatiheys johtui suuremmasta määrästä oksia per oksakiehkura, kiekkuroiden välimatka samalla kasvoi.

Jotta latvus voidaan kuvata realistisesti, on huomioitava oksahaaran korkeussijainnin lisäksi ns. emo-oksan koko ja haarautumistaso. Oksaversojen lukumäärä oli koivulla sidoksissa emo-oksan kokoon, kun taas männyllä sivuhaarojen lukumäärä ei selittänyt emo-oksan koolla. Oksan pituuskasvusta vastuussa olevien versojen lukumäärä ja pituus kasvoivat molemmilla lajeilla siirryttäessä oksan päähaarasta sivuhaaroihin.

Tulokseni osoittavat, että hydraulinen arkkitehtuuri on yhteydessä ulkoiseen latvusrakenteeseen. Vedenkuljetussolujen läpimitta leveni odotetusti ylhäältä alaspäin kuljetusetäisyyden suhteen (kuva 3). Tämän lisäksi vedenkuljetussolujen koko ja tiheys muuttuivat myös muiden latvusrakennemuuttujien, kuten lehtien pinta-alan ja oksan haarautumistason seurauksena. Näyttääkin siltä, että myös vedenkuljetussolukon rakenne heijastaa joustavan latvusrakenteen välityksellä kasvuympäristön tilaa, jopa latvuskilpailua.

Kirjallisuutta

- Lintunen, A., Sievänen, R., Kaitaniemi, P. & Perttunen, J. 2011. Models of 3D crown structure for Scots pine (*Pinus sylvestris*) and silver birch (*Betula pendula*) grown in mixed forest. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 1779–1794.
- Sievänen, R., Perttunen, J., Nikinmaa, E. & Kaitaniemi, P. 2008. Toward extension of a single tree functional-structural model of Scots pine to stand level: effect of the canopy of randomly distributed, identical trees on development of tree structure. *Functional Plant Biology* 35: 964–975.
- Rouvinen, S. & Kuuluvainen, T. 1997. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 890–902. <http://dx.doi.org/10.1139/x97-012>
- Valkonen, S. & Ruuska, J. 2003. Effect of *Betula pendula* admixture on tree growth and branch diameter in young *Pinus sylvestris* stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18: 416–426.

■ FT Anna Lintunen, Helsingin yliopisto, Metsätieteiden laitos
Sähköposti anna.lintunen@helsinki.fi