

Ecological changes in the soil

Water management of the soil

In the chapter on precipitation and its distribution in the two parallel stands investigated it was found that the rain finally reaching the ground cover is distributed in quantitatively varying fractions, depending on the kind, density and structure of the first obstacle it meets, the crown canopy. However, after the canopy the rain encounters further obstacles in the shrub layer and ground vegetation. As the shrub layer is usually of secondary importance in the North Finnish forests, we can concentrate entirely on the latter obstacle. Ground vegetation, more or less varying in composition and density, can therefore, as the top layer of the soil cover, be considered the second impediment to rain. Interception by the living ground vegetation is in principle the same as that by the crown layer; some of the precipitation adheres to the leaves and branches, some is absorbed. On sites with a thick moss carpet direct retention by the ground vegetation may reach high proportions (cf. e.g. Stålfelt 1937 and Kramer 1949). The ground vegetation, however, is soon saturated and ceases to form an effective obstacle to ordinary rains. The rest of the rain trickles down into the humus layer which often has an enormous capacity for storing water depending mainly on its depth and structure. A minor part, especially after a drought, may be taken up immediately by the roots of trees and other plants, but the majority is stored in the form of capillary water (as to the different types of capillary water see Gradmann 1928, as quoted by Stålfelt 1944, p. 58) and of hygroscopic and other forms of bound water. As the surface tension of water film varies greatly in dry and moist humus, the momentaneous water absorption capacity also varies from case to case within fairly wide limits. A special source of variation of the water absorption capacity emerges from the air sealed in the capillaries in connection with sudden and heavy rains after drought periods (cf. Heinonen 1954, p. 10). The greatly varying uptake of imbibitional water is another factor

obscuring the topical water absorption capacity. Fortunately the ground cover was dry as dust only during four periods in the summer of 1950; on all these occasions the intervening rainfall was very small and was absorbed completely by the humus layer. As to the principles of water absorption mechanics and ability see e.g. Kramer (1949, pp. 190—204) and Heinonen (1954, pp. 12—17).

A special case of interception by ground cover is the surface water left after very heavy rain. Surface water, however, is very seldom found on ordinary moss-covered forest growing sites in North Finland. It forms primarily in connection with thawing and after veritable torrents; sometimes, especially in broad-leaved forests with a densely matted water-inhibiting leaf litter, it may in depressions in the ground amount to a not insignificant percentage of the precipitation from heavy rains.¹ In such exceptional cases direct evaporation from forest soil can be said to occur.

Torrents and prolonged heavy rains, however, result in general in a more or less complete saturation of the humus layer. The water that cannot be absorbed gradually seeps down into the mineral soil underneath and is retained there. Some of it is gradually taken up by the roots present in the mineral soil and the balance is stored in the capillaries of the root zone for future requirements. Any surplus goes further in the form of gravitational water into still deeper soil layers unless the so-called ground water table lies immediately below the root zone.

* * *

Water management of the soil has a special significance in soil science. Its elementary importance for plants and for life as a whole has also given birth to extensive literature on the plant and water relationship. Without embarking on a detailed study of the literature available it may be pointed out that in recent years in particular many valuable contributions on the subject of soil water have enriched our knowledge of soil moisture relations. An excellent general symposium, with numerous references, has been compiled by Kramer (1949). In Finland, Heinonen (1954) has recently studied the available water capacity of field under plough. A similar investigation for forest soil partly dealing with the question of soil water energetic conditions has been effected in Switzerland by Richard (1953).

¹ All rains exceeding 6 mm are called heavy rains. Kirwald (1944, p. 31) advances a formula for »Starkregen» which has not been applied here.

However, the present investigation was not planned to include a special study of field capacity and permanent wilting point in North Finnish moraine soils but rather to produce a synthesis of the factors affecting the supply of soil moisture in the parallel stands. In other words, the seasonal trend of the changes of the soil water content has been one of the principal objectives. For this reason the distribution of soil water into the various fractions of its use holds a certain interest. The water balance of the root zone corresponds in the main to the »debit and credit» of precipitation, interception, evapo-transpiration, stand transpiration and gravitational seepage into the lower soil layers. This aspect of soil water relationship too has been studied in detail by a large number of researchers. Essentially concurrent views on the distribution of ground water into various fractions are advanced by Raber (1937), Aaltonen (1940, 1948), Stålfelt (1944), Kirwald (1944) and Kramer (1949). As Stålfelt's investigation was concerned with water management by spruce in conditions similar to some extent to those of the present special study, his principles of distributing the soil water into different fractions is the most suitable object of comparison.

Stålfelt divided the precipitation falling to the ground into three fractions. Of these three, surface water, due to its unimportant role in forests with a thick moss carpet, can be omitted. The incomparably more important fractions consist of (1) precipitation intercepted by the ground cover and evaporated, and (2) precipitation passing through the ground cover and reaching the root zone. In Stålfelt's quantitative determinations of interception the ground cover comprises the living ground vegetation, mainly mosses, and adherent litter material. Thus his root zone evidently comprised both the humus layer and the topmost mineral soil layers.

It was impossible in the present study of the water management of the parallel sample plots to separate the living ground vegetation from the humus without seriously impairing the normal water uptake of the ground vegetation. For this reason the interception by the ground cover has been extended to comprise the retention both by the living ground vegetation and by the underlying raw humus layer in the present investigation. This re-grouping, mainly dictated by practical considerations, also entails certain disadvantages that cannot be overcome. The raw humus is usually exceedingly rich in roots of different kinds, in addition to which it has a widely varying water absorption capacity. It is impossible,

unfortunately, in determining the water exchange in even very large cakes of humus that include ground vegetation to avoid the error that arises e.g. from cut roots. Of special importance in this respect is the part played by tree roots in water uptake. In order to avoid major calculation errors in compiling the total water exchange in the soil the transpiration by trees has been determined separately. The water uptake of other deep roots (e.g. grass roots, cf. Kivenheimö 1947), however, has not been calculated although e.g. with *Deschampsia flexuosa* it is considerable. On the other hand it must be remembered that mosses form a considerable part of the vegetation, and their water uptake from the mineral soil is extremely small (cf. e.g. Stålfelt 1937).

The weight changes in the ground cover induced by water exchange are due to alternating precipitation and evapo-transpiration. Precipitation, usually in the form of rain (dew can be practically excluded, cf. p. 234), increases the water content of the ground cover, primarily of humus, up to a maximum governed by its kind and structure, i.e. brings about more or less complete saturation. If the flow of water continues, surface water may occur due to slow infiltration but usually the surplus quantity drains off soon from the lower humus layers into the underlying mineral soil in the form of gravitational water. Seepage downwards continues after the rains and until field capacity is reached, i.e. until the surplus of the gravitational water has drained away.

Evapo-transpiration, i.e. transpiration from plants and evaporation from free water surfaces on leaves and branches, helps to reduce the total weight of the ground cover, and with prolonged drought the water content may drop to more or less specific minima for the various kinds of vegetation and for humus. In this connection it may be pointed out once more that the amount of evapo-transpiration is a direct function of the climatic conditions for evapo-transpiration only provided the water supply is unlimited and uniform.¹ In forest communities this condition is practically never met. In addition, it should be borne in mind that seepage starts especially in dry-as-dust humus after smaller quantities of rain than in fairly moist soil.

¹ Evapo-transpiration is apparently an exponential function with the available water as its parameter and the climatic conditions for evapo-transpiration as its argument (cf. Gradmann 1928, see Stålfelt 1944). Kramer (1949) puts this as follows: »The amount of water vapor lost depends primarily on the steepness of the vapor-pressure gradient from soil to air». Leighly's view (1937) is similar to this but he pays very great attention to the wind velocity as a characteristic of significance.

In the experiments at Siulio station the moisture variation in the ground cover was studied primarily by precipitation and evapo-transpiration measurements. The direct weighing of humus cakes (including ground vegetation) detached from the mineral soil and replaced fitted with a fine-mesh metal net at the bottom reflected even slight shifts in weight during short or prolonged time intervals. The method is described on p. 170.

All the determinations were initiated immediately after the snow had melted, a time when the ground cover could very probably be considered saturated. Some smaller rains early in June, i.e. in the final phase of snow melting, made it evident that this assumption was correct. In order to check this standard for absorption capacity, five control weighings of ground cover cakes were made after saturating heavy rains. The weight at the start was verified in all cases.

Compilation of the weighing results into a continuous water exchange curve for the vegetation period of 1951 was based largely on the experience of seepage and absorption obtained from the preliminary experiments in the summer of 1950. As weighings were not made daily in the summer of 1951 indisputable objectivity could not unfortunately be achieved in each individual case and the course of the curve has been interpolated in some sections. The following description of the weighing procedure in the spruce stand, to be read in conjunction with Fig. 66, may help to illustrate the method.

Weighing started in the afternoon of June 7, some hours after the morning rain, when there was no further sign of gravitational water trickling off on lifting the humus cakes. The short interval between the rainfall and weighing was justified by the volume of the large pores of the raw humus, no less than approx. 50 per cent of the total volume. The weighing result obtained, which indicated the field capacity of the ground cover (the water content amounted to 76.0 per cent of the total weight) was taken as the basis for the investigation of the water management of the ground cover. Weight changes were now recorded every second day, broadly speaking. Evapo-transpiration was taken to equal the difference between two weighings provided there had been no intervening precipitation. The rains, almost a daily routine, were of two types with regard to the interception by ground cover: rains that were retained in total in the ground cover, and rains that in part or entirely seeped through. In the former case the increase in the weight of the ground cover in kg/sq.m equalled the amount of rain in mm/sq.dm. The latter case

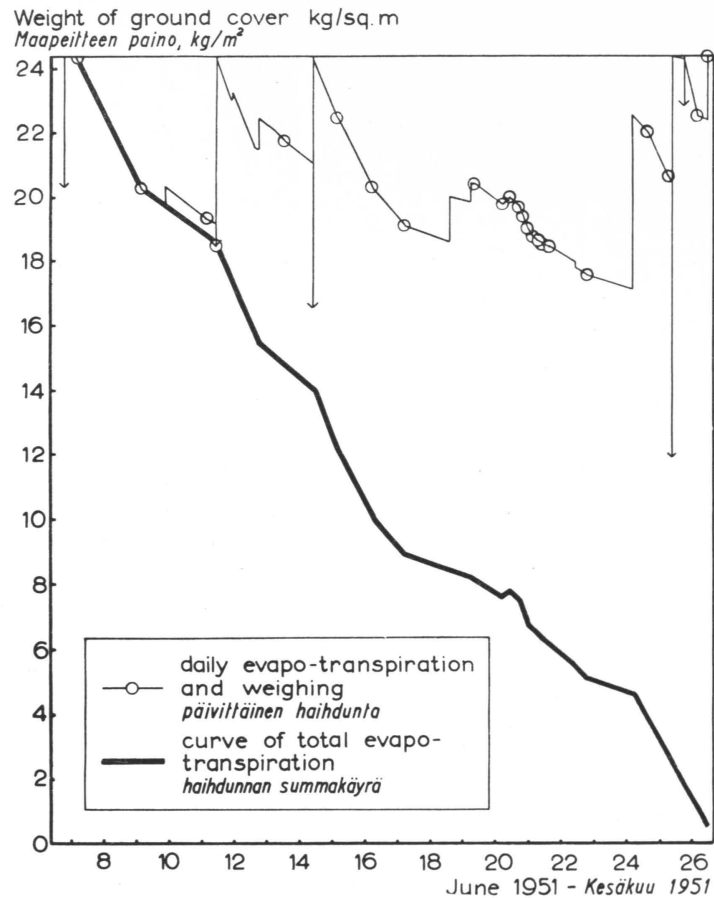


Fig. 66. An example of the method employed by measurement of evapo-transpiration from ground cover in the spruce stand. The arrows indicate rain.

Kuva 66. Esimerkki kuusikon maapeitteen (kasvipeite + humuskerros) haihdunnan määrittämisessä käytetystä menetelmästä. Nuolet ilmaisevat sademääriä.

was considerably more complicated. A definite saturation deficit, as a result of a few days of fine weather with intense evapo-transpiration, prevailed in the ground cover e.g. before the rains of June 11—12 (see Fig. 66). This rainfall saturated both the ground vegetation and the humus, and the surplus must have seeped through to deeper soil layers. The lysimeters, found rather unreliable for quantitative determinations (gave too low values, see criticism p. 170), also indicated that a certain

seepage had indeed taken place but provided no clear indication of its amount. The amount of seepage, therefore, was determined as the difference between total precipitation under the crown layer in the spruce stand and the amount of precipitation required to saturate the ground cover. Weighing immediately before the fall of rain gave important support to this calculation method. The next two showers were small enough to be completely absorbed by the ground cover, especially as considerable evapo-transpiration had occurred before they fell. The rain during the night of June 14/15 also had a relatively definite effect on water management, that is if deficit can be considered quantitatively indisputable. The humus cakes were weighed on the morning of June 14, and the course of evapo-transpiration during the rest of the day was assumed to have been the same as on the day before since the climatic conditions were largely similar, i.e. relatively unfavourable for evapo-transpiration. The method of course involves an error, though one which cannot in the present case be great; it is definitely not more than 0.5 kg/sq.m, i.e. corresponding to 0.5 mm of rain. As from June 15 the observations were numerous enough for a highly satisfactory charting of the weight changes in the ground cover. A difficult exception was the rainfall of June 24, after a fine weather period of some 10 days. In spite of a couple of minor showers the ground cover had had time to dry up considerably. Bearing in mind that the initial weight on June 6 was approx. 24.3 kg/sq.m, including some 18.3 kg of water, it was self-evident that the total weight on June 24, approx. 17.2 kg, contained only 11.2 kg of water; in other words, the water content had fallen by over a third. It would have been natural to assume that the rain had been absorbed by the ground cover almost completely. But this was not the case. In this instance the lysimeter readings definitely indicated a seepage of not less than 2.0 kg/sq.m. Considering that only insignificant evapo-transpiration can have occurred during the night June 24/25, it was obvious that there had been insufficient rain to saturate the ground cover. The rains in the night June 25/26 and on the morning of June 26 followed one another so closely that there could hardly have been any appreciable evapo-transpiration in the interval. On the morning of June 27 the ground was again wet through; the weight determination gave the same initial weight for the ground cover as on June 7, i.e. the ground cover was saturated.

However, rain was not the only form of precipitation. During the diurnal period of special measurements, June 21, the humus cakes were found to have increased in weight in the course of the night. The cause

lay in the dew formation in the spruce stand that night. In the birch stand, on the other hand, there was only local dew formation; presumably the fresh leaf canopy constituted a sufficiently effective shield against outgoing radiation. Purely quantitatively the dew was of little importance, the equivalent of an insignificant 0.1 mm of rain. In spite of dew on several nights, especially in the late summer, this factor can be more or less completely excluded at least during early and high summer owing to its slight importance compared with the numerous and heavy rains.

The method employed in the present investigation in studying the water management of ground cover has certain inherent weaknesses. These might possibly have been obviated had the lysimeter method applied by Stålfelt (1944) or the evaporimeter method recommended by Thornthwaite & al. (1951) been employed. The above examples (Fig. 66) show, however, that the errors could not be very great in practice. Where, after deliberation, interpolation was resorted to it was based on the intensity of evapo-transpiration during similar special recording days, days preceding or succeeding them or that were otherwise similar. In addition, evaporation and vapour pressure deficit supplied good parallels for checking individual cases. For complete ecological periods the error amplitude can hardly be significant. In addition, it must be pointed out that in all the 11 cases in which a check of the above kind was resorted to, there were weighty reasons for assessing the evapo-transpiration in the spruce stand ground cover somewhat higher than in the birch stand. Another theoretically possible source of error of a certain importance in studying the evapo-transpiration of mineral soil is the evaporation from the underlying mineral soil (cf. e.g. Burr 1914, and Veihmeyer 1938 cited by Kramer 1949). Owing to the different capillarity of raw humus and the mineral soil this source of error can probably be excluded in the humid conditions of Lapland, especially as it is seldom that prolonged drought seems capable of bringing about major dissimilarities in the vapour pressure gradient in the two structurally dissimilar soil layers (cf. also Craib 1929, p. 59). However in Switzerland Burger (1951 p. 20) has obtained evapo-transpiration values from the topsoil of a »Plenterwald», which show that the water-loss from mineral soil can be considerable.

As a certain wear on the humus cakes was inevitable the oldest of them were replaced from time to time, mostly once field capacity had been reached; continuity was ensured by parallel measurements.

The compilation of weighing results from all the sample plots, effected

as described above, gives an at least satisfactorily reliable idea of the water exchange of the ground cover. Tables 57 a and b give the numerical results, by the different ecological periods¹, of interception and evapo-transpiration in the ground cover and of the seepage of surplus water into the mineral soil, plus supplementary data on both total precipitation and the interception of stand canopy on the different sample plots. Almost similar water management balances have been made out e.g. by Kirwald (1944, pp. 114—115) and Stålfelt (1944, pp. 31—33).

A comparison of water exchange figures for the different periods reveals the following.

During the leafing season (June 8—22) the ground cover in the birch stand received considerably more precipitation than that in the spruce stand owing to the slight interception by the crown canopy of the former. This notwithstanding, the ground cover interception was of the same order, for which there can hardly be any other explanation than the more or less constant state of field capacity which prevailed in the humus layer of each stand immediately after the melting of the snow. The ground cover was simply unable to absorb more water; in the spruce stand, in addition, the humus was partly frozen and thus ineffective as an absorption substratum. Owing to the fine weather during the latter half of the period, evapo-transpiration from the ground cover exceeded interception. This means in practice that the ground cover was drier at the end of the period than at the beginning. In this connection it may be pointed out that a total loss of 5.2 mm (evapo-transpiration 17.7 mm less interception 12.5 mm) of water from the ground cover of the birch stand requires considerably more effective drying than a total loss of 6.0 mm from the spruce stand ground cover. This because the amount of water in the former at field capacity totalled approx. 13.0 mm, in the latter 18.3 mm. From these figures we get a drying percentage of 40.0 for the ground cover in the birch stand, about 33.0 in the spruce stand. The result is in keeping with that attained by Stålfelt (1937, 1944) and Mägdefrau & Wutz (1951) in their study of the effect of mosses on the water exchange. On the other hand, the humus layer in the birch stand stored a surprising amount of water considering its thickness was only about 4.4 cm versus 9.0 in the spruce stand. The transpiration of the tree stands and their

¹ Figures for the period of Sept. 6—21 are approximate for certain parts as it was impossible to determine evapo-transpiration in the birch stand with satisfactory accuracy because of defoliation which increased the weight of the humus cakes.

Table 57 a. Water management of the birch stand in the summer of 1951.

Taulukko 57 a. Koivikon vesitalous kesällä 1951.

Water management factors Vesitalouden osatekijät	Ecological period — Ekologinen kausi										Total Yht. 8.6— 21.9
	8—22.6		23.6—23.7		24.7—10.8		11.8—5.9		6.9—21.9		
	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	
Amount of water, mm — Veden määrä, mm											
Precipitation in open (P) — Sademäärä aukealla (P)	29.1	1.94	191.4	6.17	30.5	1.69	56.8	2.27	37.5	2.34	345.3
Total canopy interception (I _t) — Latvuston pidättämä sade (I _t) ..	6.5		39.8		6.5		13.2		7.1		73.1
Run-off along stems (R) — Runkojen valuvesi (R)	2.5		17.7		3.4		4.0		2.1		29.7
Rest of canopy interception (I) — Latvuston jäänyt sade (I)	4.0		22.1		3.1		9.2		5.0		43.4
Direct precipitation in the stand (P _s) — Sademäärä latvuston alla (P _s)	22.6		151.6		24.0		43.6		30.4		272.2
Total precipitation (P _t) — Sademäärä + valuvesi (P _t)	25.1	1.67	169.3	5.46	27.4	1.52	47.6	1.90	32.5	2.03	301.9
Interception by ground cover (I _g) — Maapeitteen pidättämä sade (I _g) ¹	12.5		54.9		8.1		27.9		20.6		124.0
Evapo-transpiration from ground cover (E) ² — Maapeitteen haihdunta (E) ²	17.7	1.18	51.6	1.66	14.9	0.83	22.6	0.90	13.2	1.0	120.0
Gravitational water to mineral soil (G) — Vajovesi mineraali maahan (G)	12.6		114.4		19.3		19.7		11.9		177.9

¹ maapeite = kasvipeite + humuskerros² excluding water uptake by tree roots — puiden juurten vedenotto poisluettuna

Table 57 b. Water management of the spruce stand and the open areas C and D in the summer of 1951.

Taulukko 57 b. Kuusikon ja aukeiden näytealojen vesitalous kesällä 1951.

Water management factors Vesitalouden osatekijät	Ecological period — Ekologinen kausi										Total Yht. 8.6— 21.9
	8—22.6		23.6—23.7		24.7—10.8		11.8—5.9		6.9—21.9		
	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	total yht.	daily vrk.	
Spruce stand — Kuusikko Amount of water, mm — Veden määrä, mm											
P	29.1	1.94	191.4	6.17	30.5	1.69	56.8	2.27	37.5	2.34	345.3
I	7.7		27.5		2.4		9.5		10.1		57.2
P _t	21.4	1.43	163.9	5.29	28.1	1.56	47.3	1.89	27.4	1.70	288.1
I _g	12.2		59.6		9.7		27.7		19.1		128.3
E ¹	18.2	1.21	56.3	1.82	17.9	0.99	25.0	1.00	9.6	(0.6)	(127.0)
G	9.2		104.3		18.4		19.6		8.3		159.8
Open area C — Aukea ala C											
P	29.1	1.94	191.4	6.17	30.5	1.69	56.8	2.27	37.5	2.34	345.3
I _g	15.6		73.7		14.2		35.8		27.8		167.1
E	23.3	1.55	61.5	1.98	27.5	1.53	31.3	1.25	17.6	1.1	161.2
G	13.5		117.7		16.3		21.0		9.7		178.1
Open area D — Aukea ala D											
P	29.1	1.94	191.4	6.17	30.5	1.69	56.8	2.27	37.5	2.34	345.3
I _g	13.4		62.9		10.7		30.7		24.8		142.5
E	17.5	1.17	55.1	1.78	21.8	1.21	25.7	1.03	16.0	1.0	136.1
G	15.7		128.4		19.8		26.1		11.7		201.7

effect on the drainage process will be discussed later (pp. 248—265). During the leafing season effective »water pumps» such as *Deschampsia flexuosa* and other herbs in the birch stand have no great importance since their dominance is small until Midsummer. As *Vaccinium Myrtillus* shrubs are roughly equally plentiful in both stands their effect on the water exchange balance is probably fairly neutral.

The table shows that interception and evapo-transpiration are of the same order throughout the vegetation period in the parallel stands. See—

¹ excluding water uptake by tree roots — puiden juurten vedenotto poisluettuna

page into the mineral soil, therefore, as a result of greater ground cover precipitation, must be greater in the birch stand than in the spruce stand.

The figures for the open areas C (with humus of thick-moss character, slightly burned) and D (ground cover as in a 50-year birch succession phase) reveal that both evapo-transpiration and ground cover interception reached higher values than in the tree stands. The total interception naturally is considerably lower since there is no water-absorbing crown canopy. As a result seepage too reaches much higher values in the openings than in the stands. Especially the amounts of evapo-transpiration from these open surfaces are remarkably high. A comparison covering the whole growing season reveals the following relationship between the open areas and the stand. (Table 58).

The table shows above all the greater evapo-transpiration-inhibiting effect of the spruce stand, especially in the early summer when the soil in the birch stand is relatively well exposed to light (cf. Kramer 1949, p. 53).

In the early high summer (June 23—July 23) rains were exceptionally frequent. This resulted in exceedingly good evapo-transpiration conditions as far as water is concerned. Other climatic factors, however, were less favourable for intense evapo-transpiration. It was evident earlier in other connections that the vapour pressure deficit was quite low as a rule, even

Table 58. Ground cover interception and evapo-transpiration in the parallel stands as a percentage of the corresponding values for the openings in 1951.

Taulukko 58. Rinnakkaismetsiköiden maapeitteen pidättämän sateen ja haihdunnan suhde aukeiden näytealojen vastaaviin lukuarvoihin v. 1951.

June 8—22 Kesäk. 8—22		June 23—July 23 Kesäk. 23—Heinäk. 23		July 24—Aug. 10 Heinäk. 24—Elok. 10		Aug. 11—Sept. 5 Elok. 11—Syysk. 5	
Interception by ground cover (I_g) and evapo-transpiration (E) Maapeitteen pidättämä sade (I_g) ja haihdunta (E)							
I_g	E	I_g	E	I_g	E	I_g	E
Birch stand: open area D (= 100) — Koivikko: aukea ala D (= 100)							
93	100	87	94	76	68	91	88
Spruce stand: open area C (= 100) — Kuusikko: aukea ala C (= 100)							
78	78	81	92	68	65	77	80

at the hottest hour of the day, in the early part of high summer. The fact that there was very intense evapo-transpiration from the ground cover in any case is therefore probably attributable to e.g. the large amounts of water adhering to the ground vegetation and able to evaporate in the short intervals between showers. At first glance it seems positively absurd that the evaporation from the ground cover during this part of the high summer should exceed that from water surface by approx. 1 mm a day (cf. p. 214). Remembering, however, that under the special conditions that prevailed during the rainy period of June 23—July 23 we can speak of almost continuous ground cover evapo-transpiration, largely from free water surface (drops on leaves, branches, etc.), this is perhaps less surprising. What is more, the total evaporating surface of the ground vegetation within an area of 250 sq. cm is many times larger than the water surface in evaporation vessels with the same exposed area. It may be pointed out that transpiration is generally attributed greater importance than direct evaporation (cf. Kramer 1949, Gaiser 1952b).

It is evident that the ground cover was repeatedly saturated over field capacity during this rainy summer. Consequently it is also comprehensible that seepage was particularly great on the openings where there was no crown layer interception to reduce the precipitation falling on the ground cover.

During the latter part of high summer (July 24—Aug. 10) there was just one heavy fall of rain (July 29), 24.2 mm, i.e. approx. 83 per cent of the total precipitation during the period. As a result of a lightly moistening small shower the day before, the absorption capacity of the ground cover was very good, resulting in increased evapo-transpiration during the following few days. Otherwise the total evapo-transpiration from the ground cover, in spite of the good climatic conditions, was relatively low during this period compared with the preceding period (cf. with the vapour pressure deficit p. 222). Seepage down to the mineral soil was entirely due to the heavy rain on July 29—30. In this special case the total interception on opening C exceeded that of the adjoining spruce stand. A factor that may have contributed to this surprising state of affairs was the slight interception in the stand because of the preceding rain.

The late summer (Aug. 11—Sept. 5) was characterized by scattered falls of rain, only four of them heavy enough to saturate the ground cover and start seepage into the mineral soil.

As the interception by the ground cover over an adequate observation period (June 8—Sept. 21) gave values which, broadly speaking, equalled

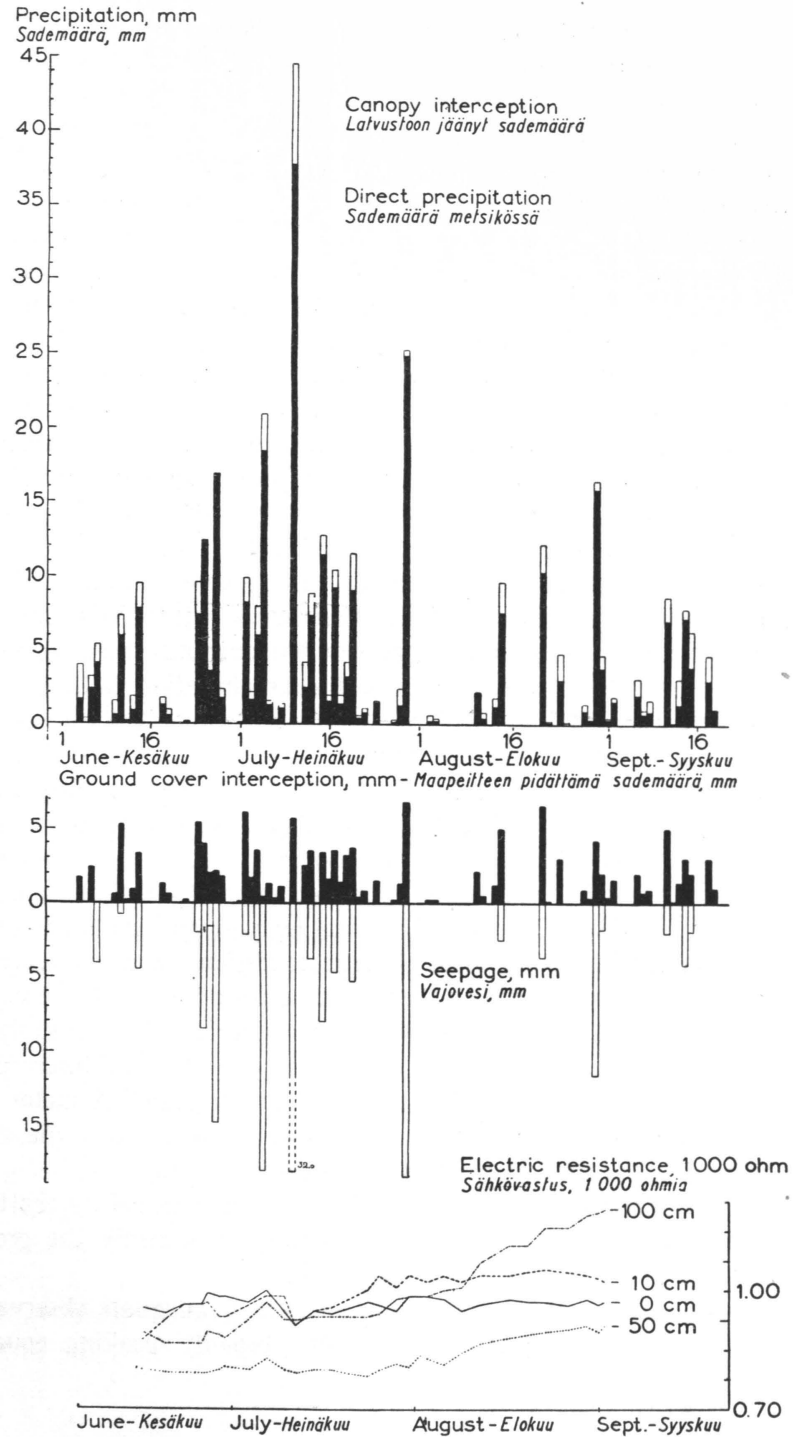


Fig. 67. Water management of the spruce stand during the growing season of 1951.

Kuva 67. Kuusikon vesitalous kasvukautena 1951.

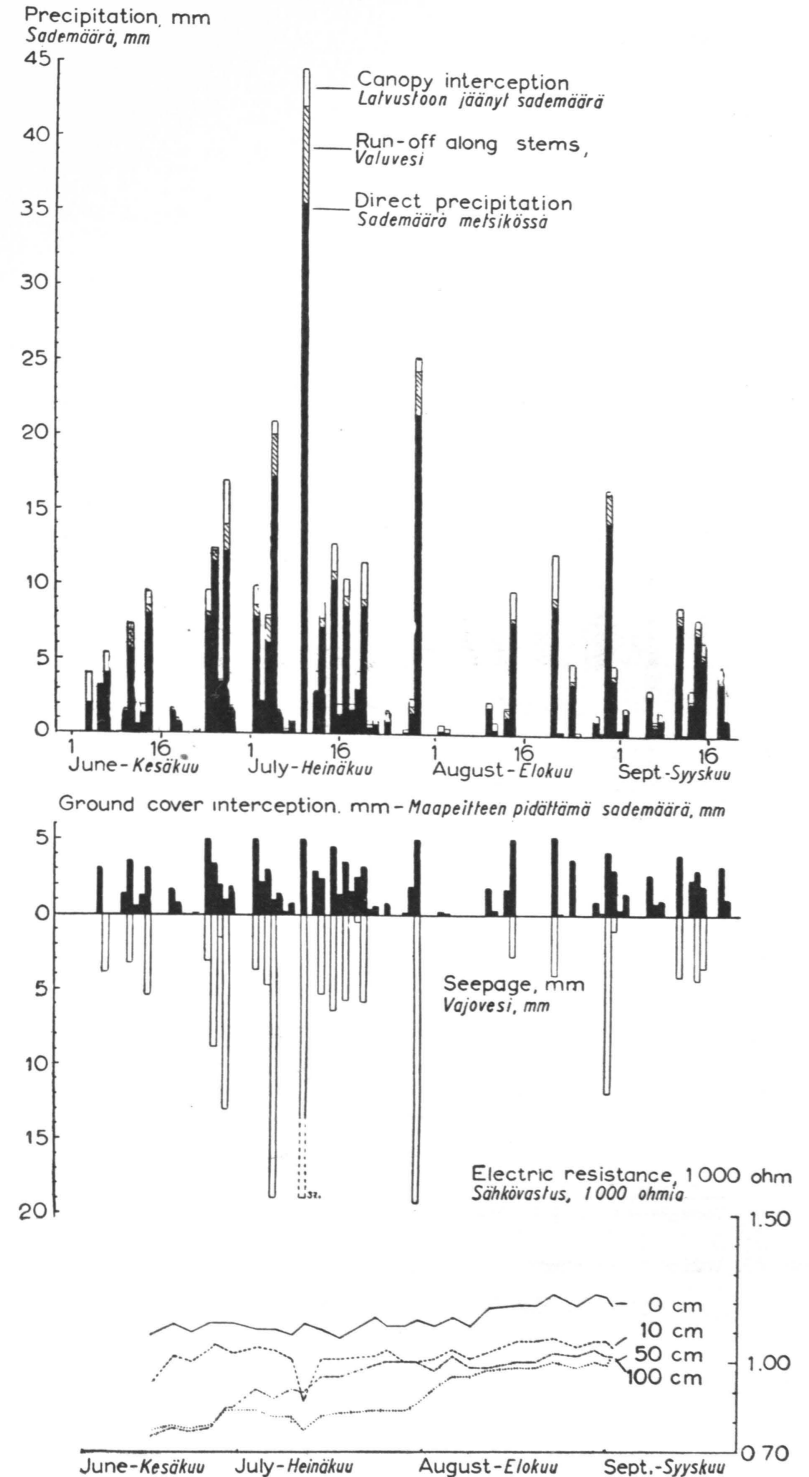


Fig. 68. Water management of the birch stand during growing season of 1951.

Kuva 68. Koivikon vesitalous kasvukautena 1951.

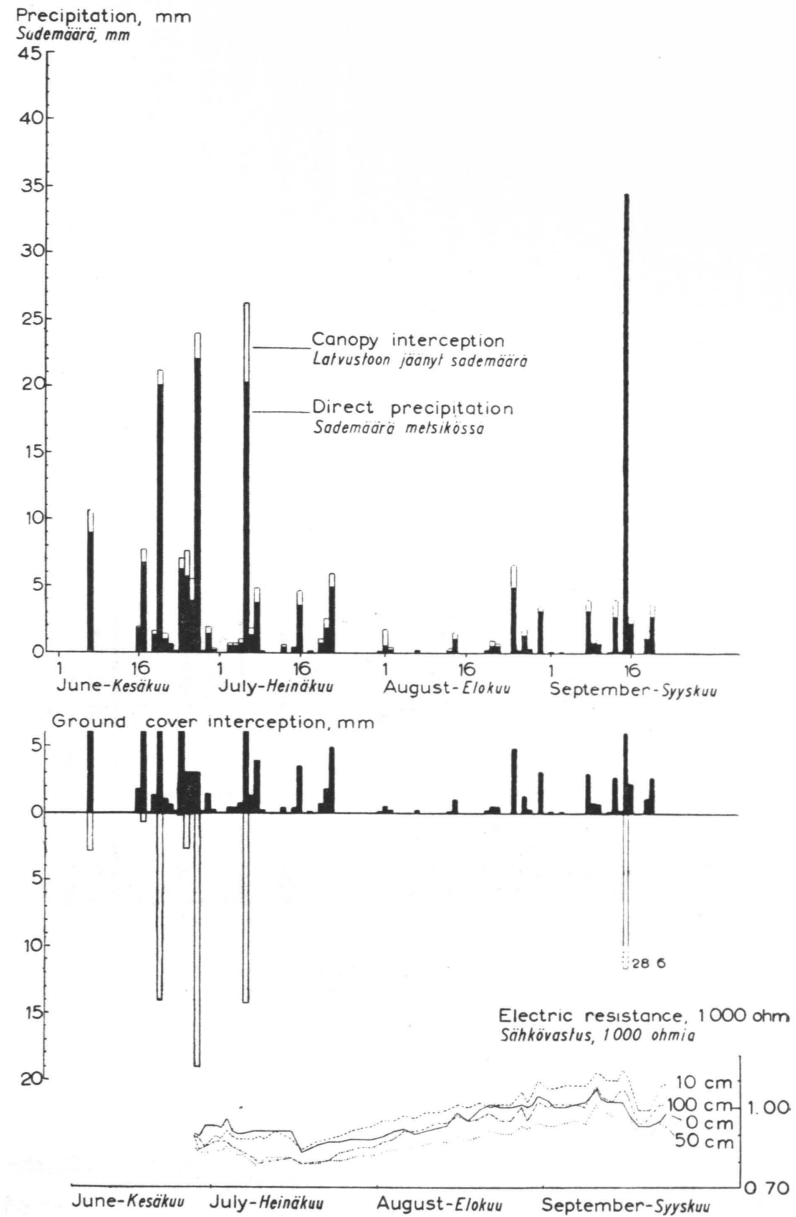


Fig. 69. Water management of the spruce stand during growing season of 1950.

Kuva 69. Kuusikon vesitalous kasvukautena 1950.

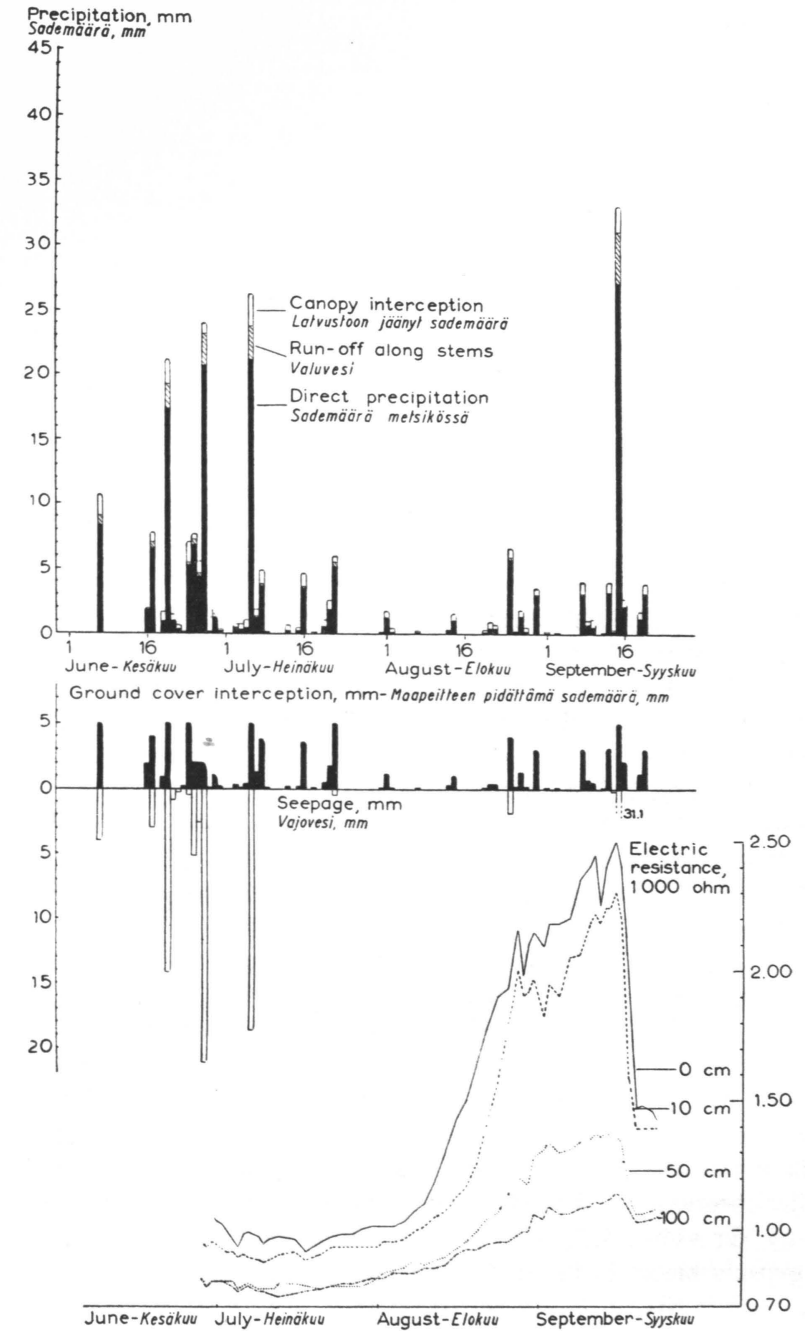


Fig. 70. Water management of the birch stand during growing season of 1950.

Kuva 70. Koivikon vesitalous kasvukautena 1950.

the sum of transpiration and evaporation from the ground vegetation plus the humus layer, this interception can be taken as a standard for the total evapo-transpiration of the ground cover (in which water consumption by the tree roots is not included due to the method employed).

In order to illustrate the effect of individual periods of rain on water management in birch and spruce stands, respectively, the total precipitation, crown canopy interception, run-off along stems, ground cover interception and seepage water into the mineral soil (all in mm) are indicated in diagrammatic form for the summer of 1951 (Figs. 67—68).

With the aid of the values obtained for maximal water uptake by the ground cover, crown canopy interception, etc., in the two stands a similar diagram was worked out for the summer of 1950 (Figs. 69—70). As the rainfall on the whole and the heavy rains in particular were relatively few, the diagram can be considered satisfactory as regards reliability. All the light showers were evidently absorbed by the crown layer and ground cover.

The curves below the diagrams represent the average moisture content of the mineral soil measured at different depths by means of the electric resistance¹ in gypsum blocks (Bouyoucos & Mick 1940). Due to the steady rain in the summer of 1951 no appreciable changes could be traced in the soil moisture content in the spruce stand on the borderline between humus and mineral soil and at a depth of 10—50 cm. On the other hand, the soil did appear to have lost some water especially at the 1 m depth mark. In the birch stand the conditions were largely the same. This seems to indicate a very weak but nevertheless observable continuous reduction in the water supply at lower depths from the end of the snow melting period although the numerous falls of rain keep the root zone of the mineral soil (0—50 cm) practically saturated with water.

The summer of 1950 showed a very different pattern. The heavy rains of high summer were followed by a prolonged period of drought of almost five weeks duration in the course of which both the ground cover and the upper layer of mineral soil had time to dry fairly thoroughly. However, it was two weeks after the commencement of the drought period before the resistance in the gypsum block began to increase in the birch stand, the stand where the surface layer seemed to dry up comparatively fast. Similar observations of delayed drying up in other stands have been made also by Crabb (1929, p. 55), though his method was different. Some of the gypsum blocks in the surface indicated a very high degree of drought

¹ Levelled to a temperature standard of + 10°C.

in the last few days before the rain of Sept. 16, with a resistance of approx. 75 000 ohm, which probably indicated that the wilting range from the physiological point of view important had been reached (cf. Bouyoucos & Mick 1947). These blocks were excluded from the mean value calculations.

Most of the numerous light showers of the late summer 1950 were absorbed by the ground cover. Only two small rains (Aug. 25 and 31) seem to have affected the water balance in the surface layer of the mineral soil. The heavy rain of Sept. 16 then almost saturated the humus and there was so much gravitational water seeping into the mineral soil that a definite reaction was discernible at a depth of 1.0 m even. However, this rain did not suffice to re-establish the soil water content existing immediately after the melting of the snow in the birch stand.

The soil in the spruce stand showed a similar though less marked increase in electric resistance during the drought period. The heavy rain of Sept. 16 had a distinct effect on the water management of the stand which, however, did not seem to fluctuate in the five-week drought as markedly as that of the birch stand. Due to the method of recording soil moisture changes, no remarkable difference in the infiltration speed could be observed, although there was reason for assuming the infiltration rate to be much slower from the humus downwards in the spruce stand (cf. e.g. Maran & Lhota 1952).

A comparison of the curves illustrating the electric resistance of the plaster blocks in 1950 and 1951 reveals that blocks at different depths seem to indicate field capacity at different resistances. Irritating from the point of view of interpreting the curves, this is due in the first place to the crumbling of some plaster blocks in winter 1950/51 and it naturally resulted in having to compute the means from different numbers of observations. As the individual blocks had been calibrated (see Bouyoucos & Mick 1940, p. 9 and 1947, p. 458) the electric resistance values obtained in the different years could, however, be transposed from ohm to weight or volume per cent, respectively, of water. This revealed another drawback in the reliability of the results: in spite of repeated careful calibrations according to the directives given the individual variation was remarkably great. As, in addition, the mechanical composition and density of the soil varied at the depths studied (the weight per volume unit of soil, as is known, increases from the surface downward in moraine soils) it was necessary to plot separate curves for the blocks at the depths of 0, 10 and 50 and 100 cm, respectively (Fig. 71).

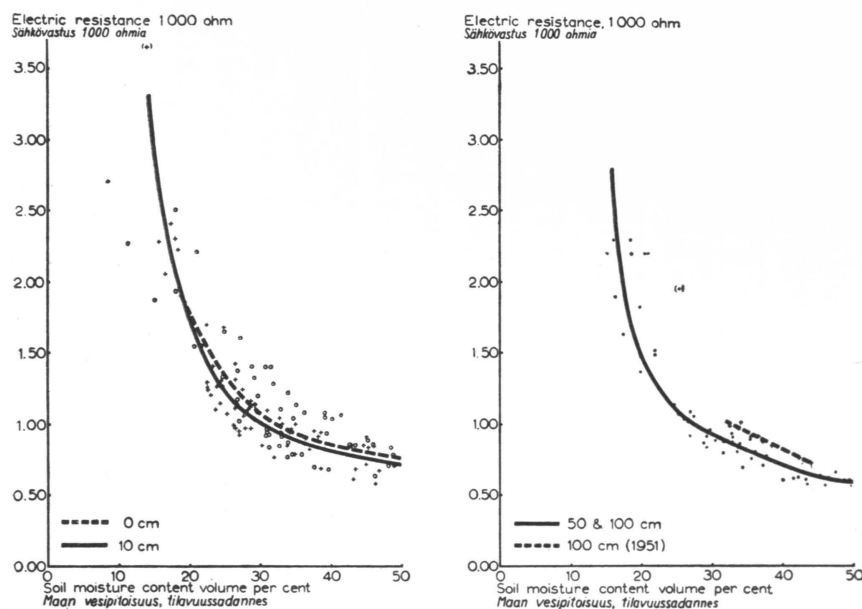


Fig. 71. Ratio between electric resistance of the plaster blocks and soil moisture content.

Kuva 71. Kipsikappaleiden sähkövastuksen ja maan vesipitoisuuden välinen suhde.

With the aid of these and similar curves the changes in the water management of the soil in the different vegetation periods could be mapped tolerably well. A certain check was provided in the determinations of ground cover interception and transpiration and in direct determinations of soil water content by weighing soil samples. Unfortunately, it was impossible to reach complete agreement between the results of the different determinations; the uncheckable elements were too many and too difficult to master. The following examples illustrate to some extent the serviceability of the plaster block method even in such unhomogeneous soils as moraine (Table 59). Positive experiences has been gained by other researchers too (cf. e.g. Knapp & al. 1952).

The real value of the figures given in Table 59 is evident from the fact that a difference of 1.0 volume per cent of water corresponds to 10 mm of gravitational water or transpiration. Bearing this in mind, all the checks, apart from the determination of Sept. 19, 1950 in the birch stand, can be considered to concur satisfactorily. The volume per cent of water indicated by the plaster blocks for this date is inevitably too high if it

Table 59. Examples of changes in the moisture of mineral soil (in volume per cent of water) determined by electrical resistance of plaster blocks, with some control figures.

Taulukko 59. Esimerkkejä mineraalimaan kosteuden (veden tilavuussadanneksen) muutoksista vastuskosteusmittarilla määritettynä eräine tarkistusnumeroineen.

Stand Metsikkö	Date of measurement — Mittausajankohta				
	1950			1951	
	July 9 Heinäk. 9	Sept. 15 Syysk. 15	Sept. 19 Syysk. 19	July 24 Heinäk. 24	Sept. 2 Syysk. 2
	Soil water content, volume per cent Maan kosteussadannes				
Birch stand Koivikko	37.2	21.2	25.2	33.3	28.5
Spruce stand Kuusikko	38.6	28.1	31.6	32.8 ¹	31.8 ¹
	Control by seepage and transpiration Vajoveden ja haihdunnan perusteella saadut tulokset				
Birch stand Koivikko			24.3—24.8		28.6
Spruce stand Kuusikko			31.0—31.5		31.6 ¹

can be assumed that the value of Sept. 15, 21.2 per cent, is correct. On the other hand, it is very likely that the transpiration of the birch stand during the 48-day drought can have risen to 160 mm (= 37.2 less 21.2 per cent). Taking into account the less transpiration of the spruce stand (cf. p. 262), its transpiration of 105 mm during the same period also seems to be within the bounds of possibility. Figs. 67—70 show also that the mineral soil has dried more rapidly in the birch stand than in the spruce stand. A clear picture of the different influence of the two parallel stands on the water content of mineral soil is also provided by the following numerical data, in part checked by weighing soil samples (Table 60).

The table shows that the drying effect of the birch stand has been considerably stronger than that of the spruce stand, especially in the root zone (0—50 cm). Knowing the occurrence of roots in the two stands, the above results seem natural, but besides this the specific transpiration

¹ refer only to soil layer 0—50 cm, all the other figures to 0—100 cm — koskevat vain maakerrosta 0—50 cm, kaikki muut 0—100 cm.

Table 60. An example of the changes in mineral soil moisture in the parallel sample plots at different depths in summer 1950.

Taulukko 60. Esimerkki rinnakkaisnäytealojen mineraalimaan kosteuden muutoksista eri syvyydellä kesällä 1950.

Depth of recording Mittaussyvyys, cm	Measured by plaster blocks Vastuskosteusmittarilla määritetty			Check by weighing, Sept. 19 Tarkistus-punnitus, 19. 9.
	July 9 Heinäk. 9	Sept. 15 Syysk. 15	Sept. 19 Syysk. 19	
Soil water content, volume per cent — <i>Maan kosteussadannes</i> Birch stand — <i>Koivikko</i>				
0	36	17	23	23
10	35	18	23	24
50	37	21	26	25
100	40	24	27	.
0—100	37.2	21.2	25.2	24.3—24.8
Spruce stand — <i>Kuusikko</i>				
0	45	33	37	39
10	38	27	31	32
50	38	28	31	31
100	37	26	30	.
0—100	38.6	28.1	31.6	31.0—31.5

qualities of the tree species must have a great importance for the water management of mineral soil. Of certain interest is the high moisture content immediately beneath the humus layer in the spruce stand; similar observations has been made also by Halden (1926, p. 222).

Transpiration of the stands

To supplement as far as possible the picture of the water management of the two sample stands a study of the transpiration of trees was also included in the programme.

In this special study use was made of the same weighing method as e.g. Leick (1939), Eidmann (1943), Stålfelt (1944), Polster (1950), Ivanov & al. (1951), Pisek & Tranquillini (1951), Dmitrijev (1954) and others have applied, with one difference of principle: whole crowns up to 30 kg were weighed instead of a few

grams of small twigs. This method overcame the problem of a source of error that is otherwise difficult to avoid, one that arises partly from the calculation of the size of the transpiring surface (or mass, respectively) and partly from the approximate computation of the ratio sunlight-exposed: shaded leaves in whole trees (cf. Konis 1950). The variation arising from the physiological heterogeneity of the weighing objects continued of course to exert a somewhat disturbing effect on the compilation of primary results into uniform series. But by calculating the mean of e.g. three consecutive transpiration determinations at short intervals from trees comparable in location, tree class, size and crown volume, it was possible to plot curves showing the diurnal variations in transpiration. Eidmann (1943) and Nakayama & Kadota (1949), among others, have also weighed complete tree individuals, but their investigations only dealt with seedlings in pots. Different methods of determining transpiration have been discussed by Huber (1953).

It must be admitted that the maximum capacity of the Berchel weighing machine employed was 30 kg and so only a representative part ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{7}$; about crown weight, cf. Burger 1952) of the biggest spruces could be weighed in a number of determinations. The size of the complete crown, including twigs and the top section of stem, was determined afterwards in these exceptional cases by weighing. Most of the spruces, however, were small and medium-sized trees (DBH 7—26 cm); they were selected to comply in appearance as far as possible with the spruces on Sample Plot A. All the birch crowns were weighed complete. As diameter classes 5—8 cm constituted approximately half the growing stock of the birch sample plot, weighing was concentrated mainly on these classes. The number of weighings per tree species is shown in Table 61. All the weighings were done 30—70 m from the sample plot stands. As felling, bucking and transporting tree crown to the weighing-machine usually took 1—2 min, the time available for the transpiration determination usually did not exceed approx. 100—200 seconds because the weighing had to be done within 5 minutes of the first stroke of the axe (cf. Stålfelt 1944). Weight loss could be read directly with an accuracy of 1 g. The crown was weighed in the horizontal position. The natural position, recommended by Konis (1950) especially, could not be applied for practical reasons. To attain acceptable results the weather had to be calm (weak, steady 0—1 Beaufort breeze could be tolerated) and fair. Due to the method applied here transpiration determinations could unfortunately not be effected under ordinary wind conditions (1—2 Beaufort) in which Nakayama

Table 61. Date and exterior conditions for transpiration determinations in the summers of 1951 and 1952.

Taulukko 61. Päivämäärä ja ulkonaiset olosuhteet puiden haihduntamäärittysten aikaan kesällä 1951 ja 1952.

Date of weighing Päivämäärä	Number of sample trees Koepuiden lukumäärä, kpl		Hour — Vuorokauden aika									
	birch hoivu	spruce kuusi	08 00	10 00	13 00	16 00	19 00	08 00	10 00	13 00	16 00	19 00
			Temperature, C° Lämpötila, C°					Air humidity, per cent Ilman suht. kosteus, %				
22. 6. 51	4				17.0					50		
17. 7. 51	3					18.5					40	
24. 7. 51	10											
25. 8. 51	16			14.2	17.7				90	80		
26. 8. 51	11	10		20.5	21.7		18.1		70	70		80
27. 8. 51	32	10	15.8	20.5	21.5	23.5	17.2	90	80	70	70	90
28. 8. 51	13			20.6					60			
31. 8. 51	10					14.0					80	
4. 9. 51	17				17.6		12.2			80		95
30. 6. 52	4			19.5	20.2				50	50		
1. 7. 52	10				16.5	16.2				50	50	
2. 7. 52	6		15.8	17.7				40	40			
5. 7. 52	19		11.5	14.5	14.8	10.0	12.0	50	50	40	80	70
6. 7. 52	3			12.3					50			
7. 7. 52	20			18.8	19.5	21.5	20.4		50	40	40	50
8. 7. 52	22		20.0	22.8	25.0		23.4	50	40	50	50	50
9. 7. 52	23	3	20.8	23.5	25.0	26.0		60	50	40	50	
10. 7. 52	18	5	18.5	22.1	26.0	26.5		80	60	50	50	
11. 7. 52	7						17.6					60
13. 7. 52		12	20.3	23.0				60	50			
14. 7. 52		16			18.4	19.0				50	40	
Total — Yht.	183	121										

& K a d o t a (1949) had found the effect of wind on the course of transpiration to be remarkably great. In addition to light intensity and wind force, the air temperature and relative humidity during the weighing process were measured. The preliminary operations required a labour force of three men who soon acquired an appropriate technique.

In assessing the results achieved in Siulio the following general view-

points should be taken into account in addition to the points of principle advanced by Stålfelt (1944):

(1) The supply of water was exceedingly good in the summer of 1951, as it was in 1952. The profuse rains kept even the humus layer, where approx. 25—50 per cent of tree roots are situated, close to field capacity throughout the summer. From this point of view the conditions for transpiration were relatively constant.

(2) The general climatic conditions for transpiration were relatively unfavourable at the time (late summer) of the 1951 transpiration determinations but fairly good (high summer) in 1952. Compared with conditions e.g. in South Sweden, Central Europe and Central Russia, where spruce transpiration determinations have also been effected, the climatic conditions for transpiration in Lapland, in spite of the longer summer day, can be considered definitely poorer.

(3) The numerous showers of rain disturbed weighings to an extent that made the collected primary material rather heterogeneous, especially in the summer of 1951 (see Table 61).

The wind velocity at measurement varied only between 0.0—0.3 m/sec in the summer of 1951 and between 0.0—1.0 m/sec in 1952. The light intensity remained at over 6 000 lux throughout the weighing in 1952 in spite of light cloud, but varied in the summer of 1951 between 2 000—6 000 lux. The lowest values derive from weighings about and after 19 00 hours at the end of the summer of 1951 when the light intensity varied between 200—850 lux.

Transpiration of the birch stand

It seems appropriate to start the report on the birch sample plot transpiration determinations with a study of diurnal variation. Of the days during which continuous observations on pre-selected mutually comparable sample trees could be made, July 5, 9 and 10, 1952, show the most numerous determinations. From the mean value of three consecutive weighings at short intervals it was possible to plot the diurnal variation curves for trees with a diameter at breast height of 6—8 cm (Fig. 72).

As the interval between weighings of the tree groups mentioned above was no less than two hours and as it was impossible, in spite of good intentions, to select the weighing objects carefully enough to eliminate individual variation, the curves must be taken with reserve. In spite of

the deficiencies, the curves reveal a striking similarity with some results advanced by other researchers on the diurnal variation in transpiration (cf. e.g. Stålfelt 1944, Polster 1950). The depression they observed at noon is, it is true, only weakly discernible in two of the curves of Fig. 72, though naturally it does not follow that this drop in transpiration intensity, apparently presupposed by special physiological factors, will fail to emerge more clearly also in the conditions prevailing in Lapland. Shorter weighing intervals and a broiling hot day would probably have provided the answer to this question.

Although an analysis of the climatic factors affecting the transpiration of trees must inevitably take on the character of a feat of mental agility, it is hardly possible to avoid noticing the existence of certain relationships within the limits of the scarce material.

The most striking point — apart from the clear and natural difference between trees of different dimensions — is the secondary importance of air temperature in the cases reported. A day temperature of approx. 13—14°C in the stand air, which incidentally is unusual neither at the beginning nor at the end of the vegetation period, has produced transpiration equal to that at a typical high summer temperature of 24—25°C. The result is unexpected and in clear contrast with e.g. Russian investigations (cf. Ivanov & al. 1951 and Dmitrijev 1954). This

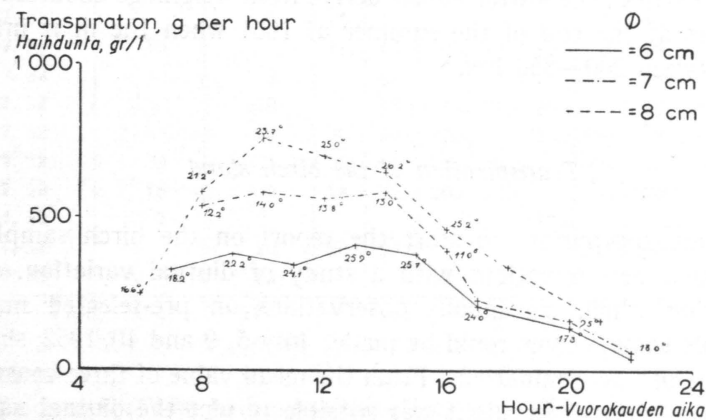


Fig. 72. Diurnal variation in the transpiration of birches of different diameter classes. The crosses indicate the mean transpiration of three trees. The thermometer readings indicate air temperature. \varnothing = diameter — läpimitta.

Kuva 72. Eri kokoisten koivujen haihdunnan vuorokautinen kulku. Pisteet ovat kolmen puun haihdunnan keskiarvoja ja aseet osoittavat ilman lämpötilaa.

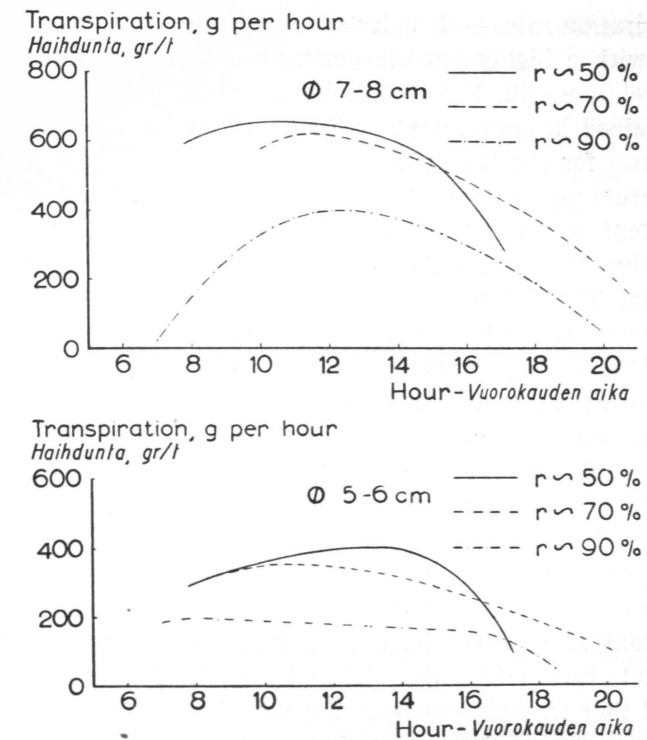


Fig. 73. Diurnal variation in the transpiration of birches at approximately constant relative humidity of air.

Kuva 73. Koivun haihdunnan vuorokautinen vaihtelu ilman kosteuden ollessa likimain vakio.

does not mean, however, that the temperature of the leaves, more highly influenced by the true insolation, is of equally little importance under the above external conditions. On the contrary, experiments carried out by Konis (1950) support the Russian results and indicate that insolation influences transpiration very strongly due to the fact that the temperature gradient between the leaves and the surrounding air is decisive in normal weather. As to the influence of light, no certain conclusions can be drawn other than that the most intense transpiration occurred between 07⁰⁰—17⁰⁰, the hours when insolation also was at its greatest (over 6 000 lux throughout).

A marked correlation seems to exist also between relative air humidity

and transpiration rate — though vapour pressure deficit or wind velocity measured with a highly sensitive instrument would probably provide a better correlation still. From a combination, by groups, of transpiration values obtained in approximately similar air humidity conditions curves can be drawn for the transpiration rate of comparable sample trees that show a mutual variation which seems to be essentially dependent on the water content of the air (see Fig. 73). Were the relative air humidity alone decisive, however, the curve should run more or less parallel with the abscissa. The distance of the curves from the abscissa would then indicate the relationship between transpiration and the water absorption capacity of the air. Fig. 73 reveals, however, that the lines — even assuming theoretically equal values for (r) — cannot be expected to assume such a course during a normal day in Lapland. Whether it is the varying insolation conditions, the daily maximum of wind velocity at noon, the temperature or the trees' own specific physiological diurnal rhythm that expresses itself in a clear increase or decrease in transpiration during the morning and evening hours, even in fairly similar air humidity conditions, is a question which must be shelved pending further and more detailed studies. Problems falling under this category have, however, been treated by e.g. Polster (1950) and Pisek & Tranquillini (1951) who found that transpiration was also very low during the morning and evening hours in other trees than the spruce.

A comparison between the transpiration of the earlier determinations (1951) and the diurnal curves discussed above is somewhat weak. This not only because of the different dimensions of the trees studied but also due to the fact that the weather during the special days was very different in character from that of the late summer of 1951, with its definitely poorer light conditions, greater air humidity, lower wind velocity and lower temperature. Numerically, this comparison between days with an average air humidity of approximately 50 per cent assumes the following appearance (Table 62). The difference is remarkably great in favour of the selected days of the summer of 1952.

The investigation into the water management of the stands in the summer of 1951, as mentioned above, could not be carried out according to the programme outlined. Hence the compilation of the transpiration values obtained, due to the limited size of the material, had to be confined to diameter classes 6—8 cm (the other sample trees naturally had some value from the control point of view in extrapolation). The total crown weight of these classes, including branches, amounted to approx. 43.0 per cent of the »mass» of the total crown layer in the birch stand.

Table 62. The average daily transpiration of birches of different sizes at an average relative air humidity of approx. 50 per cent, in the summer of 1951 and 1952.

Taulukko 62. Eri kokoisten koivujen keskimääräinen haihdunta ilman suhteellisen kosteuden ollessa keskimäärin noin 50 % kesällä 1951 ja 1952.

Year — Vuosi				
1951		1952		
Diameter classes of the trees, cm <i>Puiden läpimittaluokat, cm</i>				
5—6	7—8	6	7	8
Amount of transpiration, kg/day <i>Haihduntamäärä, kg/pv</i>				
3.4	6.0	5.0	6.5	8.0

Table 63. The average transpiration of birches of different sizes at different values of relative air humidity.

Taulukko 63. Eri kokoisten koivujen keskimääräinen haihdunta ilman suhteellisen kosteuden funktiona.

Relative humidity of air, per cent <i>Ilman suhteellinen kosteus, %</i>	a			b			c		
	Primary material <i>Alkuperäisaineisto</i>			Adjusted means <i>Tasotetut arvot</i>			Adjusted means weighted by the size of crowns <i>Latvusten koolla punnitut tasotetut arvot</i>		
	Diameter classes of the trees, cm — <i>Puiden läpimittaluokat, cm</i>								
	6	7	8	6	7	8	6	7	8
	Average transpiration, kg/day — <i>Keskim. haihdunta, kg/pv</i>								
40	—	6.2	6.5	4.0	6.1	6.6	4.1	5.4	6.6
50	3.8	5.6	6.1	3.9	5.9	6.5	4.0	5.3	6.5
60	3.7	7.0 ¹	6.3	3.7	5.6	6.2	3.8	5.1	6.2
70	3.7	5.0	4.4	3.3	5.0	5.8	3.6	4.8	5.8
80	2.3	4.7	4.2	2.7	4.1	4.7	2.9	3.9	4.7
90	2.1	2.6	2.7	1.8	2.6	3.1	1.9	2.5	3.1

¹ Only a single primary value — *Vain yksi havainto.*

From the primary results of all the weighings at different relative air humidity values a table was worked out of the mean day transpiration of birches measuring 6, 7 and 8 cm in diameter at breast height. The mean values, unadjusted in relation to each other, are shown in the tables below (Table column 63, a).

Hence the adjustment within the diameter classes (column b) does not seem to have been completely successful for the crown weights of the classes concerned (column c). But it is obvious that the more numerous the adjustments the less compatible the values recorded in reality will be. In the calculations to determine the transpiration of the entire birch stand the mean values adjusted once (b) were employed.

The total daily transpiration for the most thoroughly studied dimensions (6—8 cm) was determined first and the total transpiration obtained multiplied by a factor determined by the crown weight ratio between all the 6—8 cm trees and the whole stand. The average relative air humidity was naturally taken into account in calculating the total transpiration of the different ecological periods. The transpiration is expressed in tons/ha. The result is shown in Table 64.

It was emphasized previously that the relative air humidity does not cover all the requirements that must be made of an argument of unequivocal influence on the function involved here. Another consideration to be mentioned is that foliage develops fairly slowly; not until Midsummer can the leaf surface be considered full. The transpiration values computed above, based on the part played in transpiration by relative air humidity alone, are, in other words, too high for this ecological period.

It must be assumed, however, that the correct value for the total transpiration, e.g. for the period of June 8—23, 1951, is higher than the mean for the period before leafing (= approx. 0) and the maximum transpiration, i.e. higher than $(0.0 + 2.8) : 2$. The transpiration, before the start of the leafing season even, is definitely greater than 0; both sap formation and budding presuppose an intense upward flow of fluid; here the transpiration is estimated to be about half the maximum. The total transpiration of the birch stand during this period thus apparently amounts to 1.40—2.80 mm/day; this total has here been conservatively estimated at only 1.94 mm/day¹ (see Table 64). It may be pointed out that Eidmann's investigation into the transpiration of e.g. birch

¹ Control studies performed later indicate that the estimated value 1.94 mm is probably too low.

Table 64. Transpiration of the birch stand in the summer of 1951.

Taulukko 64. Koivikon haihdunta kesällä 1951.

Weather phases and ecological period <i>Sääjaksot ja ekologiset haudet</i>	Number of days <i>Päivien lukumäärä</i>	Relative air humidity <i>Ilman suhteellinen kosteus</i>	Transpiration, tons/ha/day <i>Haihdunta, tonnia/ha/pv</i>	Transpiration during weather phases and ecological periods, tons/ha <i>Sääjaksojen ja ekologisten kausien haihdunta, tonnia/ha</i>	Corresponding rain, mm/day <i>Vastaava sademäärä, mm/pv</i>
8—13.6	6	50	(27.88 : 2.0)	(83.64)	(2.8 : 2.0)
14—15.6	2	60	(26.52 : 1.8)	(29.45)	(2.7 : 1.8)
16—17.6	2	40	(28.61 : 1.5)	(38.14)	(2.9 : 1.5)
18—22.6	5	50	(27.88 : 1.0)	(139.40)	(2.8 : 1.0)
June 8—22 <i>Kesäk. 8—22</i>	15			~ 290.65	~ 1.94
23—24.6	2	40	28.61	57.22	2.9
25—26.6	2	85	16.15	32.30	1.6
27—28.6	2	95	5.18	10.36	0.5
29.6—10.7	12	70	23.99	287.88	2.4
11.7	1	90	12.77	12.77	1.3
12—20.7	9	65	25.25	227.25	2.5
21—23.7	3	85	16.15	48.45	1.6
June 23—July 23 <i>Kesäk. 23—Heinäk. 23</i>	31			676.23	2.18
24—28.7	5	50	27.88	139.40	2.8
29—30.7	2	95	5.18	10.36	0.5
31.7—3.8	4	60	26.52	106.08	2.7
4.8—5.8	2	80	19.62	39.24	2.0
6—10.8	5	55	27.35	136.75	2.7
July 24—Aug. 10 <i>Heinäk. 24—Elok. 10</i>	18			431.83	2.39
11—19.8	9	80	19.62	176.58	2.0
20—25.8	6	70	23.99	143.94	2.4
26—28.8	3	95	5.18	15.54	0.4
29.8—5.9	8	90	12.77	102.16	1.3
Aug. 11—Sept. 5 <i>Elok. 11—Syysk. 5</i>	26			438.22	1.68

indicates a seasonal variation of the type referred to above (cf. Eidmann 1943, p. 85). Autumn's defoliation also has a disturbing effect on the result, to such an extent even that no reliable limit values can be given. According to Russian experiments the decrease in the transpiration rate toward autumn is extremely sharp with birch (cf. Dmitrijev 1954, Table 2, p. 32).

It seems evident that the increasingly short days towards the autumn have a decreasing effect on total transpiration. This is taken into account indirectly in that the air humidity increases simultaneously, justifying the assumption that the transpiration values for the periods between June 23 and Sept. 5 are fairly well correlated.

In studying Table 64 it should be remembered that the showers were fairly numerous and the uppermost soil layers almost constantly so rich in water that no prolonged deficit to prevent transpiration could develop.

The birch transpiration per hectare during 1951, shown in Table 64, is small compared with the values reported by Pisek & Cartellieri (1939), Schubert (1939), Eidmann (1943), Polster (1950) and the Russian researchers Ivanov & al. (1951).

The dissimilarity is of course explicable from the different method employed in the present case. Another fact to be emphasized is the poorer conditions for transpiration in Lapland. The importance of the latitude appears with clear evidence from e.g. the transpiration experiments performed by Dmitrijev (1954, Table 2 p. 32).

In spite of the values, low for Central European and Central Russian conditions, obtained here for birch transpiration it sufficed to keep the »debit and credit» of the water exchange balanced in the sample plot stand. In spite of the profuse precipitation — in the vegetation period of 1951 approx. 100 mm above normal — the birch stand has been able to reduce even the reserve in the soil from snow melting during the spring and early summer (see further on Table 67).

Transpiration of the spruce stand

The transpiration of the spruce stand has been computed in the same way as that of the birch stand. The adjusted mean values for the different dimensions at various air humidity values are shown in Table 65. The water supply in the soil in this case too was sufficient and there was no question of an obstacle to transpiration.

Table 65. Transpiration of spruce of different sizes at different values of relative air humidity.

Taulukko 65. Eri kokoisten kuusten haihdunta ilman suhteellisen kosteuden funktiona.

Diameter classes of trees, cm <i>Puiden läpimittaluokat, cm</i>	Relative air humidity per cent <i>Ilman suhteellinen kosteus, %</i>					
	40	50	60	70	80	90
	Transpiration, kg/day — <i>Haihdunta, kg/pv</i>					
5	3.5	3.0	2.5	2.0	1.5	1.5
10	8.0	7.0	6.0	5.0	4.0	3.0
15	15.0	13.0	11.0	9.0	7.0	6.0
20	25.0	20.0	18.0	15.0	12.0	10.0
25	40.0	32.0	27.0	22.0	18.0	15.0

The 5 cm values are somewhat too high for the crown weight; but the primary material was quite comprehensive and there was no justification for adjustment. It is not impossible that the young age of these small trees accounts for the greater intensity of their transpiration (cf. Pisek & Cartellieri 1939, Stålfelt 1944, Ivanov & al. 1951).

As an example of the dispersion of the primary material in the coordinate system, the original values obtained and the smoothed transpiration curves for relative air humidity, (r) = approx. 50 per cent, during the summer of 1952 are given (Fig. 74).

The total transpiration for the different periods has been computed from the adjusted values in the same way as for the birch stand. The result is seen in Table 66, which includes for the sake of comparison the average insolation, relative air humidity and day temperature values for the ecological periods.

This table shows the great importance of the season of the year more reliably than the table for birch. The transpiration was incomparably at its highest, in spite of unfavourable temperature conditions during the sprouting season, the low relative air humidity (r) naturally being a contributory factor. During the short and humid autumn days, again, (r) was high and the transpiration dropped to less than half the mean of the early summer. Naturally the weak insolation and the reduced life functions of the tree due to the season must be taken into account (cf. e.g. Pisek 1953). The ratio between transpiration, insolation and air humidity are shown in Fig. 75.

* * *

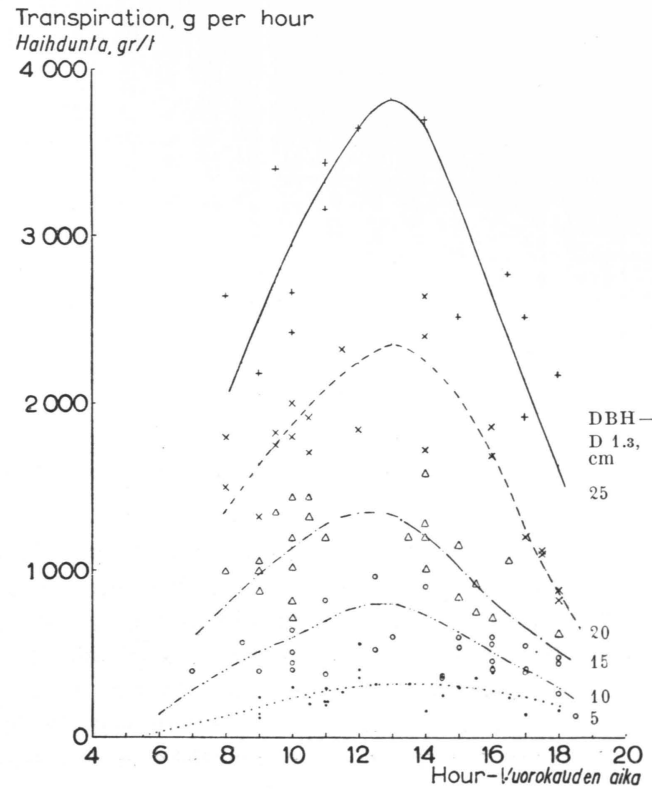


Fig. 74. Daily variation in transpiration of spruces of different dimensions at a relative air humidity of approximately 50 per cent.

Kuva 74. Eri kokoisten kuusien haihdunnan vuorokautinen kulku ilman kosteuden ollessa noin 50 %.

The quantitative determination of stand transpiration gives us a passing view of the water balance of the mineral soil. Seepage from the humus layer usually (cf. Stålfelt 1944) stops at the root zone; only very heavy and prolonged rain results in gravitational water draining off into the still lower soil layers. In studying the values in Table 67, however, the following viewpoints must be borne in mind.

Immediately after the melting of the snow the soil is usually water-saturated. At Siulionpalo, for instance, the water level in the wells dug for the purpose remained very close to the soil surface for a couple of weeks after all the snow had gone. The water supply in North Finnish

Table 66. Calculated transpiration of the spruce stand and some ecological data during the ecological periods in summer 1951.

Taulukko 66. Kuusikon haihdunta sekä eräitä ekologisia piirteitä eri ekologisina kausina kesällä 1951.

Ecological period — Ekologinen kausi				
June 8—22 Kesäk. 8—22	June 23—July 23 Kesäk. 23— Heinäk. 23	July 24—Aug. 10 Heinäk. 24— Elok. 10	Aug. 11—Sept. 5 Elok. 11—Syysk. 5	Sept. 6—23 Syysk. 6—23
Transpiration, mm/day — Haihdunta, mm/pv				
1.60	1.13	1.31	0.80	0.73
Mean day temperature, °C — Päivän keskim.lämpötila, °C				
9.86	11.95	18.23	16.23	7.73
Insolation, cal/sq. cm/min — Säteily, cal/cm ² /min				
0.565	0.415	0.335	0.200	0.160
Relative air humidity, per cent — Ilman suhteellinen kosteus, %				
50.20	70.95	62.78	80.92	83.22

moraine soils, as a result of the normally short and sudden spring, is usually relatively good at the beginning of summer. Both in 1950 and 1951 the soil of the two parallel stands was saturated to field capacity at least in the 0.5 m thick top layer of the soil during the early weeks of June.

Water uptake from the mineral soil is not the only way in which evapotranspiration from the stands occurs. Approximately 50 per cent of the

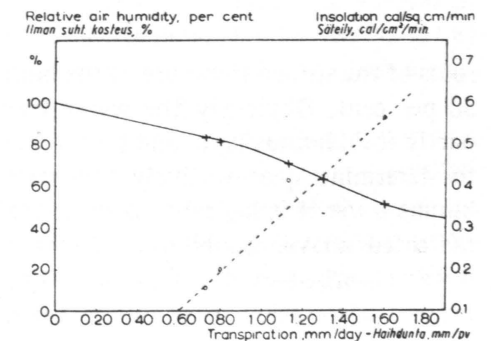


Fig. 75. Ratio between transpiration: relative air humidity and transpiration: insolation.

Kuva 75. Haihdunnan ja ilman suhteellisen kosteuden sekä säteilyn väliset suhteet.

Table 67. The amount of water seepage in mineral soil and stand transpiration of the parallels sample plots in summer 1951.

Taulukko 67. Rinnakkaisnäytealojen vajoveden määrä mineraalimaassa ja metsiköiden haihdunta kesällä 1951.

Sample plot and water management factors Näytealat ja vesitalouden osatekijät	Ecological period — Ekologinen kausi					
	June 8 — 22 Kesäk. 8—22	June 23 — July 23 Kesäk. 23— Heinäk. 23	July 24 — Aug. 10 Heinäk. 24— Elok. 10	Aug. 11 — Sept. 5 Elok. 11— Syysk. 5	Sept. 6 — Sept. 21 Syysk. 6— Syysk. 21	June 8 — Sept. 21 Kesäk. 8— Syysk. 21
Birch stand — Koivikko	Amount of water, mm — Veden määrä, mm					
Seepage to mineral soil Vajovettä mineraalimaahan	12.6	114.4	19.3	19.7	11.9	177.9
Stand transpiration — Metsikön haihdunta	29.0	67.6	43.2	43.9	6.0	189.0
Balance — Erotus	-16.0	+47.0	-24.0	-24.0	~ +6.0	~ -11.0
Spruce stand — Kuusikko						
Seepage to mineral soil — Vajovettä mineraalimaahan	9.2	104.3	18.4	19.9	8.3	159.8
Stand transpiration — Metsikön haihdunta	24.0+1.0	35.0+5.0	24.0+3.0	21.0+3.0	12.0+0.5	116.0+12.5
Balance — Erotus	-16.0	+64.0	- 9.0	- 4.0	~ -4.0	~ +31.0
Open area C — Aukea ala C						
Seepage to mineral soil — Vajovettä mineraalimaahan	13.5	117.7	16.3	21.0	9.7	178.1
Open area D — Aukea ala D						
Seepage to mineral soil — Vajovettä mineraalimaahan	15.7	128.4	19.8	26.1	11.7	201.7

roots of the spruce stand are in the humus layer, of the birch stand approx. 30 per cent. Obviously the water transpired by the stands must derive partly from humus layer and partly from mineral soil. Had it been possible to determine quantitatively the water uptake by tree roots from the humus cover it is logical to assume that the seepage into the mineral soil, indicated above, would have decreased by the amount of transpiration water absorbed by the tree roots from the humus cover. However, the evapo-transpiration from humus was here calculated excluding the

uptake of water by the tree stand. The transpiration by the stands can therefore, purely for calculation purposes, be subtracted from the seepage into the mineral soil. This gives the water balance presented in Table 67.

In conformity with the premises given, the relatively weak transpiration of the spruce stand (note the influence of the birch element) has, with a weak tendency to drain, the effect of balancing fairly evenly the removal and supply during all the ecological periods except one, the heavy rain period of June 23 — July 23, 1951, when a very great surplus of gravitational water developed.

Conditions in the birch stand were different. Here, too, the period of rains resulted in a surplus of gravitational water it is true, but it was a considerably smaller one than in the spruce stand. But during high and late summer a definite deficit arose. In other words, the birch stand reduced the water content of the mineral soil much more effectively than the spruce stand. The difference between the parallel stands, according to the present results, seems to be somewhat greater in favour of the birch stand than is indicated e.g. by Polster's tables (1950, pp. 67—68). This holds good even if the different density of the stands compared is taken into account. The difference is perhaps explicable in the first place from the differing physiological vitality of the objects compared. At young age the birch stand is enjoying its most intense development (cf. Ivanov & al. 1951, p. 19), while the secondary spruce stand is already showing distinct signs of ageing. A comparison with the transpiration values from Pisek & Cartellieri (1939), on the other hand, points to another direction. According to them, birch stand transpiration per area unit should be 60 per cent higher than spruce stand transpiration. In tabulated form, the comparison gives the following values for the different authors (Table 68).

Considering the difference in latitudes, the agreement between the results obtained by Pisek & Cartellieri, Ivanov & al. and the present author is surprisingly good. Nevertheless, Polster's, Stålfelt's and Dmitrijev's values may very well give the true picture for young and medium-aged fully-stocked stands.

The root zone of the mineral soil down to 0.5 m contains per sq.m approximately 190 litres (approx. 38 volume per cent) of pore and capillary water at field capacity, which explains why the degree of drainage did not emerge too clearly e.g. in the resistance of the plaster blocks in the summer of 1951. Similarly, it should be noted that considerable quantities of water can be stored at depths relatively accessible to tree roots (0.0—

Table 68. Average transpiration of birch and spruce stands calculated by different authors.

Taulukko 68. Koivikon ja kuusikon keskimääräinen haihdunta eri tutkijain laskelmien mukaan.

Author Tutkija	Tree species — Puulaji	
	Birch — Koivu	Spruce — Kuusi
	Transpiration per day, mm Haihdunta, mm/pv	
Pisek & Cartellieri	2.53	1.57
Polster	4.70	4.30
Stålfelt	—	1.90—3.50
Dmitrijev, 10.000 stems/ha	5.66	4.88
Dmitrijev, 2.000 stems/ha	1.14	0.98
Ivanov & al.	2.4—2.8	—
Present author — Tekijä	1.89	1.28

1.0 m) and in the event of a deficit in the higher soil layers capillary water can be absorbed fairly easily by sufficiently deep tree roots (cf. Stålfelt 1944, p. 56). But the prolonged drought of 1950 seems to have affected the resistance of the plaster blocks very markedly, which entitles us to conclude that a big water deficit prevailed in the birch stand by the time the drought ended. A visible consequence of this was the too early yellowing of the leaves of individual birches and the succumbing of many herbs. It may further be mentioned that the soil was rather dry in both stands during the winter 1950/51, in spite of the rains before the snow fall.

In any case the heavy water consumption of the birch stand during the summer months can be considered a fact. Even in the record wet vegetation period of 1951 the »debit and credit» in the water management of the birch stand balanced in the neighbourhood of equilibrium whereas the spruce stand showed a definite surplus of gravitational water. Had there not been an element of birch in the spruce stand the surplus would obviously have been greater still. In this connection it may be of interest to compare mutually the total transpiration in the parallel stands. In the birch stand the total transpiration (evapo-transpiration of ground cover plus transpiration of the stand) equals a precipitation of about 310 mm. The corresponding figure for the spruce stand is 255 mm. The difference of 55 mm concurs accidentally as it seems with the results gained by A. Sirén (1949) in his hydrological investigations, according to which a temperature

rise of 1°C induces an increase of 57 mm in total annual transpiration. Naturally the specific dissimilarities between birch and spruce as species are valid considerations, but on the other hand there was also a slight difference in the temperature (and in air humidity, exchange etc.) of the parallel stands especially in early summer in favour of the birch stand.

Furthermore, tree roots are not the only water absorption organs in the mineral soil. Both shrubs and herbs have roots extending into mineral soil, and *Deschampsia flexuosa* deserves special mention (cf. Kiveheimo 1947, pp. 44—45). The values quoted above for »seepage to subsoil», in other words, are somewhat too high especially for the birch stand with its plentiful *Deschampsia*. The above difference of 55 mm between the total transpiration of the spruce and birch stand in the summer of 1951 can well be considered rather conservative.

Summary of the water management of the stands

This section of the investigation aimed at illustrating the water management in typical North Finnish spruce and birch stands. The quantitative analysis covered precipitation, interception by tree crowns, run-off along stems, interception by ground cover including evapo-transpiration, transpiration of stands, seepage into mineral soil, and possible gravitational water draining off into lower soil layers (subsoil).

Among the results of this versatile study, the following may be stressed:

(1) Total interception by the crown canopy was greater in the spruce stand in spite of its sparsity. In the birch stand stem run-off averaged approx. 8 per cent throughout the period of study. A great difference, however, obtained between the rainfall on a dry and on wet crown canopy; interception after dry weather was computed at approx. 1.2—2.5 mm, and after damp weather, probably adhesive entirely, at 0.7—1.1 from a precipitation of 5—15 mm. Interception by the spruce stand was particularly great in »misty» rain. Precipitation onto the soil surface, therefore, was somewhat greater in the birch stand.

(2) Interception by the ground cover was greater in the spruce stand. Primary contributory factors were the rich moss vegetation and thick humus layer. On the other hand, the specific water-holding capacity of humus was greater in the birch stand.

(3) The total evapo-transpiration of the ground cover was greater in the spruce stand. In addition to the water supply from greater interception, the large transpiration surface of the flora also affected the result. The

birch stand, on the other hand, had other »water pumps» in the form of grasses and herbs. Evapo-transpiration was particularly great from the cleared sample plots. From a comparison of similar cleared areas and stands, the spruce stand was found to have a more marked inhibitory effect on evapo-transpiration than the birch stand. Consequently, the greater evapo-transpiration in the spruce stand is caused by larger quantities of readily available water in the ground cover.

(4) Seepage down to the mineral soil was least in the spruce stand and greatest in the cleared areas, in spite of their more intense evapo-transpiration from the ground cover.

(5) The birch stand transpired more water from the soil than the spruce stand. Especially during high summer the difference in the intensity of transpiration was remarkably great. Taking into account the precipitation of the whole summer, there was less surplus draining off to the lower soil layers in the birch stand than in the spruce stand. The amount of gravitational water was particularly great in the cleared sample plots.

(6) The annual variation in soil moisture can be characterized, broadly speaking, as follows. Immediately after the snow has melted the top layer of soil is saturated, upon which a certain drying interrupted by summer rains takes place. Autumn rains as a rule re-establish full saturation. The beginning of winter, with the ground cover frozen, makes water supply to the mineral soil impossible; as a result of the water uptake by the trees, strongly reduced but nevertheless more or less continuous, the mineral soil goes on drying up to some extent until the next snow melting.

(7) The water supply to the root zone occurs mainly in the form of seepage from above. Only during prolonged periods of drought may there be any greater water uptake from the lower soil layers.

Considering that the ground cover absorbed more water in the spruce stand, in which the total transpiration was less and the amount of stored water greater than in the birch stand, the soil in the spruce stand must be considered, generally speaking, to be characterized by a higher moisture content than the birch stand soil. An indication of the correctness of this reasoning is the immigration of certain swamp-plants (*Equisetum*, *Ledum*) especially on cleared area with a thick ground cover. The thicker the raw humus layer the more problematic the water management, resulting in increased moisture content which favours the growth of the mosses (cf. Aaltonen 1948, s. 180—181).

* * *

In applying the above results pertaining to water management in stands on HMT great attention must be devoted to the different developmental stages of the successions. Primary stands, it will be remembered, are dominated by birch up to an age of 130 years, after which spruce gains predominance. Hence a comparison of young primary and secondary stands can probably be reduced to a comparison of the birch stand studied above with the cleared area cut in spruce forest that has originally typical HMT ground vegetation. An essential dissimilarity is the water content of the ground cover and mineral soil, considerably lower in the primary birch stand. Young secondary stands are sometimes characterized also by certain features indicating beginning paludification (*Equisetum*, *Ledum*). Bearing in mind that older secondary stands are usually more sparsely stocked than comparable primary stands, it may be logical to assume that there is no adjustment in the water balance in favour of the secondary stand in later phases of development. It is therefore probable that secondary stands in all stages of development have a greater soil moisture content than primary stands. In the conditions of moraine soils in North Finland, however, this is no advantage, rather the contrary.

This statement seems perhaps surprising in the light of the observations made by e.g. Homén (1917) and Lukkala (1934). They found in contrast to the results mentioned above that forest fires promote the paludification of the Finnish forest. This may prove true in certain cases, but can evidently not be considered a rule.

Finally, it may be added that a persistent paludification process is a reality also in the succession phases following the secondary forest. It should be noted that continuous water saturation in the root zone may impair the root activity considerably (cf. e.g. Kramer 1949, p. 23).

Soil aeration

In the preceding chapters it was concluded that the crown canopy and ground cover in the two parallel stands affected the water management of the mineral soil differently. As another ecological factor, soil aeration, is largely dependent on the water content of the uppermost soil layers it was natural to assume that dissimilarities in aeration should exist between the two parallel stands.

For various reasons soil aeration in spruce stands has generally been

assumed to be lower than in stands of deciduous trees. The flat and superficial root system of the spruce increases the density of the underlying soil (Wiedemann 1937, p. 241), which in its turn tends to diminish the penetrability of the roots which, according to e.g. Thomson & McComb (1950), declines with increased soil compactness and lower aeration. It is a known fact that the roots of deciduous trees, especially birch (cf. Laitakari 1935), lie at a considerably greater depth than spruce roots and hence help to keep the soil loose (cf. also Craib 1929). Spruce stands also further the accumulation of raw humus which, especially on moist habitats or in areas rich in precipitation, reduces aeration (Graebner 1909, Romell 1922, Wittich 1930). The crumb structure of the soil, which increases the number of non-capillary pores at the expense of the water-retaining capillaries, also has better chances of forming and persisting in e.g. birch stands due to the more rapid decomposition of litter and the resulting increased supply of water-soluble salts. The accumulation of raw humus in e.g. spruce stands, on the other hand, binds a considerable proportion of nutrients for long periods. An element of deciduous trees and a vegetation rich in herbs, in combination with well-developed microflora and ground fauna, also contribute considerably to maintaining good aeration (cf. Romell 1922). By contrast, with poor, raw humus promoting vegetation (Némec & Kvapil 1925) and especially *Myrtillus* shrubs, according to Penschuk (1931), the soil becomes too tightly packed and aeration reduced.

Few aeration studies have been carried out in Finland. It is in the first place Aaltonen (1932, 1940) who has dealt with problems of this type. Heinonen (1954) has studied the connection between unavailable water, available water and soil air in different soils under plough, including sandy soil. Huikari's (1954) interesting laboratory experiments were aimed at discovering the oxygen requirements of tree seedlings. His investigation showed that particularly pine seedlings but also spruce seedlings are less adaptable than birch seedlings in an oxygen-deficient root zone. It may be pointed out that Laitakari (1927, 1935) ascribes great importance from the aeration point of view to the air passages left in the soil by dead roots. As to the aeration of HMT spruce forests, Metsänheimo (1936 b) is of the opinion that lack of oxygen (= poor aeration) is one of the principal factors accounting for the poor increment growth of spruce.

The literature on this normally little discussed problem is quite extensive. From the earlier works reference is made here to Romell (1922),

and from more recent studies to Aaltonen (1940, 1948), Kramer (1949), Lundegårdh (1949), Thomson & McComb (1950), Rennie (1950) and Heinonen (1951).

Since both the earlier investigations reported and the actual mesoclimatic, phytosociological and edaphic relations in the parallel stands made it evident that aeration in the spruce stand would be poorer than in the birch stand, a relatively primitive determination only was made of aeration conditions. There was all the more reason for this limitation in the fact that Romell (1922, 1924) has established that aeration is usually sufficient in ordinary forest soil and that raw humus as such is no obstacle to air exchange except in heavily soaked conditions.

Although the method applied (see p. 173) is not the best imaginable (cf. Romell's 1922, p. 173 criticism of Graebner's method), the mutual ratio of the numerical data obtained can be considered reliable. This partly because the experiments were effected in relatively moist soil, partly because the pressure in the pressure chamber was increased according to a time-table for both stands and was the responsibility of one person throughout. The results were as follows:

	Number of readings	Maximum resistance	Minimum resistance in average
Birch stand mineral soil	144	50.9	9.3
Spruce stand mineral soil	144	59.6	9.4

It may be mentioned that the variation range was very wide, depending on the time of seepage of the gravitational water from the humus cover into the mineral soil. The higher resistance in the spruce stand apparently indicates only greater temporary soil moisture at the time of the aeration determinations. The water management »debit and credit» (p. 241) reveals also that the mineral soil in the birch stand in reality received gravitational water more often than the spruce stand mineral soil which was some times protected against minor rains by the thick raw humus carpet, but in general remained wetter than the birch stand soil. The minimum resistance indicates similar aeration conditions in the mineral soil of both stands.

It is probable that the results would have been of a different nature in the dry late summer of 1950. Then the spruce stand largely retained its soil moisture while the topmost soil layers of the birch stand dried intensely towards the end of the drought period (cf. p. 243). However, it is more than risky to assume that the increased aeration compensates the new possible minimum factor, i.e. shortage of water, in favour of the trees.

The results obtained suggest above all that the birch stand shows wider amplitudes of aeration in the mineral soil. Bearing in mind that water content is usually the decisive factor in such cases (cf. Romell 1922, Kramer 1949, Heinonen 1954), this is understandable. But aeration is also dependent on the ground cover, especially if it is moister than the normal. As to the aeration conditions of the mineral soil, it may also be mentioned that the pore percentage, determined separately (by the water saturation method), proved to be the same for both stands, i.e. 44.5 per cent of the total volume at a depth of 30 cm.¹ Evidently this pore percentage at any rate guarantees a fairly high volume percentage of air channels even at water contents around field capacity. Gravitational water, it is true, was found more often in the birch stand with its thin humus cover. On the other hand its mobility was relatively high, and according to Romell (1922, p. 201) it can be assumed in such cases that surplus water seeps through so soon that there should be no appreciable difficulties of aeration during temporary wet periods. In addition, small quantities of gravitational water at short intervals may be assumed to carry dissolved oxygen into the soil (cf. e.g. Hesselman 1926). The large amount of dead roots in the birch stand plays perhaps an important role in the aeration of the mineral soil.

It was mentioned that the sphygmomanometer readings applied only to the mineral soil. The mineral soil, however, lay under a humus cover of varying thickness and dissimilar in many respects in the two stands. The thick raw humus carpet in the spruce stand was capable of storing approx. 24–30 l/sq.m of water, while the corresponding figure for the birch stand was 15–20 l/sq.m depending on local variations in the humus cover. It was also found that the evapo-transpiration rate in the spruce stand was insignificantly higher, the natural result being that the humus dried more rapidly in the birch stand. This in its turn means that aeration in and through the humus was considerably more effective in the birch stand. After heavy rains, consequently, the humus cover and especially its H-layer were saturated for a longer time in the spruce stand than in the birch stand. It follows directly that aeration conditions in the underlying soil layer suffer more in the spruce stand. Under special pre-

¹ This concurs well with the values reported by Aaltonen (1940, p. 125) for sand and fine sand (cf. also Arnio 1931), but is not in such close agreement with Tam's results from fine-sand moraine (1940, p. 178), perhaps because the samples were taken at different depths; as is known, the pore percentage falls rapidly from the surface downward.

cipitation conditions even an upper water table can be said to exist in the H-layer of raw humus, at least locally. Of certain interest are the findings obtained by Romell; in an early study (1922) the results correspond well with the above view, but in a later paper (1928) he puts forward contrary opinions.

By way of summary of the limited study of the aeration conditions in the parallel stands, it can be said that the direct results warrant no definite conclusions whatever. Indirectly, however, certain conclusions are perhaps permissible and the special investigations of earlier authors enhances their validity. It seems evident, for instance, that variable weather increases the range of soil aeration values in the birch stand more than in the spruce stand. Similarly, it is to be assumed that the thick raw humus cover, with its great capacity for storing water, has a disturbing effect on aeration both in the raw humus cover itself and in the underlying mineral soil.

It seems self-evident that the present incomplete investigations into the aeration of the parallel stands cannot be applied to the two successions compared previously. If the thick raw humus cover actually has the inhibitory effect on aeration ascribed to it by Wittich (1930) and others, it may be assumed, bearing in mind what was reported above, that secondary spruce stands, because of their thicker raw humus cover and smaller crown canopy interception, are more likely to have a high water content in the ground cover than in the mineral soil. In addition, they have a smaller and more superficial root mass primarily of spruce roots, besides a number of qualities discriminating with a view to soil aeration, as reported in earlier literature (cf. p. 268).

Consequently, it is probable that as regards this ecological factor also secondary stands occupy an inferior position to primary stands which, purely theoretically at least, should possess excellent aeration conditions.

Soil temperature

It has long been clear that soil temperature was one of the factors on which the plant's absorption of water and the nutrients dissolved in it depended (see e.g. Kosaroff 1897, according to Lundegårdh 1949). In spite of the difficulties of investigating the reaction of tree plants to variations in soil temperature in otherwise constant conditions e.g. Adams (1934) has managed to demonstrate a firm correlation between

the temperature of the substratum and the growth of pine seedlings (*Pinus strobus*). Also L a d e f o g e d (1939) studied the influence of soil temperature on the root growth of different tree species both in natural and laboratory conditions and found a very close correlation. For spruce the growth rate of roots was very slow at temperatures below + 10°C and over + 32°C; whereas a temperature of about + 24—+ 26°C gave a distinct optimum root development. The poor growth at low soil temperatures is the combined result of several factors. Absorption of water by the roots is greatly reduced (cf. R o u s c h a l 1935, cited by L u n d e g å r d h 1949), no doubt partly because of the increased viscosity of soil water. A low soil temperature also results in a more or less reduced intensity of chemical, physical and biological processes in the soil in general (cf. e.g. F e h é r & F r a n k 1938).

Although soil temperature is not devoted nowadays the same attention as e.g. the water management of soil, the literature on this ecological factor is already so extensive that only a cursory review can be offered in this connection.

W o l l n y (1880) discovered empirically that the soil temperature rises if the surface layer dries; at the same time total evapo-transpiration from the soil decreases. H o m é n (1893, 1896) explained this phenomenon by demonstrating that a high water content in the soil raises its thermal capacity. In other words, a given amount of heat will raise the temperature of wet soil less than of similar soil in dry condition. On the other hand, the thermal conductivity of wet soil is better than that of dry soil — though this advantage is offset by the heat losses from evapo-transpiration at the soil surface. In cold regions, however, according to B e n n i n g h o f f (1952), the increased conductivity due to water is apparently the factor of greater importance. On comparing soil temperatures in the forest and on open areas, H o m é n (1893), S c h u b e r t (1900) and other authors found that the annual mean was both lower and showed smaller amplitudes in forest soil. Of the different tree stands, spruce in particular seems to have a moderating influence on soil temperature fluctuations (see e.g. B ü h l e r 1918, K i æ r 1922, S c h u b e r t 1930, M o r k 1933, Å n g s t r ö m 1936—1937, R a u p 1946, S a h a r o v & S a h a r o v a 1951, and M a r a n & L h o t a 1953). The levelling effect of spruce stands tends to delay soil ice formation in the autumn and thawing in the spring to a degree that varies with the density and structure of the stand (cf. e.g. R o n g e 1928, Å n g s t r ö m op.c., and P r i e h ä u s s e r 1939). The great importance of ground cover is emphasized by K i æ r (1922). The

snow cover too is a special form of heat-insulating ground cover. Its general influence on soil temperature has been thoroughly investigated by K e r ä n e n (1920, 1929). The depth of snow cover in different spruce stands has been studied e.g. by R o n g e (op.c.) and P r i e h ä u s s e r (op.c.), who have devoted special attention to the effect of snow on soil ice formation and thawing processes. Increasing insolation through heavy thinnings of dense spruce stands may result in a considerable improvement in the soil temperature conditions (cf. e.g. R o n g e op.c., W a l l é n 1928, and Å n g s t r ö m op.c.).

It is a generally known fact that tree growth in North Finland is much slower than in the southern half of the country. B l o m q v i s t (1872) attributed it primarily to the lower temperature. K e r ä n e n (1943), H u s t i c h (1948 a and b), M i k o l a (1952), and others have subsequently shown that temperature in fact is the decisive minimum factor. It may be pointed out, further, that A a l t o n e n (1940) expressly emphasizes that the importance of soil temperature is enhanced in macro-climatically cold regions. The latitude deserves emphasis. The temperature in general and the soil temperature especially may exert a decisive influence on the growth of trees and e.g. the phytosociological composition of forest site types in North Finland (cf. S a r v a s 1952) and yet be simply a secondary factor at lower latitudes. In Minnesota, for instance, C o r s o n, A l l i s o n & C h e y n e y (1929) found no correlation between soil temperature and forest site types.

Although studies of forest soil temperature have generally been confined to individual cases only (H o m é n 1893 etc., K a r s t é n 1921) in Finland practical foresters are relatively clear about the unfavourable influence of spruce forest on the heat economy of soil (cf. e.g. M e t s ä n h e i m o 1936 b, S i p i 1937 and O k s a n e n 1938). T e r t t i stresses particularly the poor thermal conductivity of raw humus (1939, pp. 151—152). By adding mineral soil to the peat on swamp lands drained for cultivation P e s s i (1954) managed to increase its thermal conductivity. As far as thermal conductivity goes peat is probably comparable with the raw humus layer in northern spruce forests. Among other recent Finnish soil temperature studies J u u s e l a ' s (1945) investigation of the interaction between soil moisture content and soil temperature changes has to be mentioned.

Judging from earlier studies, the soil temperature in tree stands depends in the first place on insolation and the depth and structure, i.e. thermal conductivity of the soil cover. The sample plot stands at Siulio gave dif-

fering pictures for these points. In other words, the soil heat economy pattern in the parallel stands must be expected to prove different.

A considerable number of determinations were carried out on all the sample plots in both 1950 and 1951 in order to ascertain the differences in the temperature conditions of the soil. The method applied for this special study has been described before (p. 170). The material collected provided an opportunity of making a detailed study of both the diurnal and seasonal variation in the stands and the openings. As the accent in the problem is on comparison between the two stands, temperature data on the openings will only be presented in so far as they bear on the main problem. It may be pointed out that the abundant material supplied by temperature readings from the openings revealed nothing essentially new. In principle, soil temperature in the openings is related to that in the stands in the way described by Homén (1896), Schubert (1900) and others over fifty years ago. Increased insolation resulted in intensified heating of the soil, greater evapo-transpiration and a high air temperature during the day and extreme cold in the open areas on clear nights.

However, the two parallel stands revealed quite interesting data for comparative purposes. Certain significant dissimilarities could be clarified with aid of the approximate basic equation for the heat economy of the soil surface: $S_t = Q_m + Q_h + Q_i$ (cf. e.g. Franssila 1949, p. 31). A general survey in tabular form of the mutual relationships of these components illustrates the point (cf. Table 69).

A priori, it can be assumed that radiation (S_t) is \pm proportionate to the illumination values beneath canopy. Proceeding from this assumption, it seems obvious that the birch stand soil surface received more heat before and after the leafing period than the spruce stand (the increased insolation after defoliation need not be taken into consideration in view of the season of the year when it occurs). Furthermore, it was concluded in an earlier chapter that evapo-transpiration from the ground cover was greater in the spruce stand. Consequently, the quantity of heat involved in this process (Q_h) must be smaller in the birch stand. The sum of the heat quantities available for raising the temperature of the soil (Q_m) and of the air (Q_i) therefore must be considerably higher in the birch stand in the early summer.

It was established before (p. 195) that in the early summer the rise in the temperature of the air within the birch stand was greater than within the spruce stand. In terms of calories consumed, however, the difference was fairly insignificant (cf. e.g. Franssila 1949, pp. 33—35). Con-

Table 69. Components of the heat economy in the parallel stands at Siulionpalo during the different ecological periods in summer 1951.

Taulukko 69. Lämpöaloustekijäin suuruus eri ekologisina kausina Siulionpalon rinnakkaismetsiköissä kesällä 1951.

Ecological period <i>Ekologinen kausi</i>	Open area <i>Aukea ala</i>	Birch stand <i>Koivikko</i>			Spruce stand <i>Kuusikko</i>		
	Heat economy components — <i>Lämpöaloustekijät</i>						
	S_t	S_t	Q_h	$Q_m + Q_i$	S_t	Q_h	$Q_m + Q_i$
	cal/sq.cm/min — cal/cm ² /min						
June 4 — June 7 <i>Kesäk. 4 — Kesäk. 7 . .</i>	0.62	0.40	0.07	0.33	0.25	0.08	0.17
June 8 — June 22 <i>Kesäk. 8 — Kesäk. 22 . .</i>	0.57	0.29	0.05	0.24	0.19	0.05	0.14
June 23 — July 23 <i>Kesäk. 23 — Heinäk. 23</i>	0.42	0.10	0.07	0.03	0.14	0.08	0.06
July 24 — Aug. 10 <i>Heinäk. 24 — Elok. 10</i>	0.34	0.08	0.03	0.05	0.11	0.04	0.07
Aug. 11 — Sept. 5 <i>Elok. 11 — Syysk. 5 . .</i>	0.20	0.05	0.04	0.01	0.07	0.04	0.03

sequently the amount of heat entering the soil was relatively great in the birch stand. This is also obvious from the differences in temperature at various depths. Fig. 76 shows that heat absorption by the mineral soil was lower in the spruce stand by day, though this was compensated to some extent by less heat loss at night due to the thick raw humus cover.

The total insolation for the opening could be determined approximately by actinograph. This and the fact that light measurements in the stand provided information on insolation conditions during the different ecological periods made it possible to compute the sum of Q_m and Q_i , with the aid of the evapo-transpiration from the ground cover, for the two parallel stands during the ecological periods (Table 69).

Even though approximate values, the ratio between the ($Q_m + Q_i$) of the two stands is well in keeping with the real temperature conditions both in the soil and in the air within the stand. During the early summer the residual quantity of radiation available for the heating of the soil and air within the birch stand exceeded by 0.16—0.10 cal/sq. cm/min the corresponding quantity for the spruce stand. The result was warmer air and a higher soil temperature in the former.

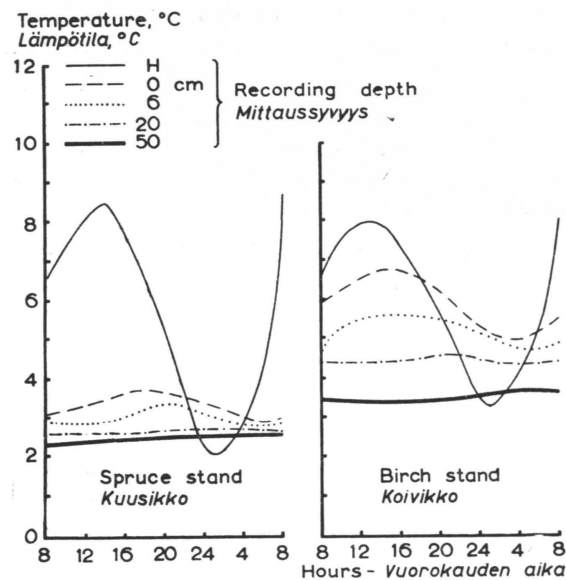


Fig. 76. Soil temperature variations in spruce stand A and birch stand B, June 21, 1951.
 Kuva 76. Maan lämpötilanvaihtelu kuusikossa A ja koivikossa B kesäkuun 21. 1951.

But during high summer conditions in the two stands were largely similar, even though the birch stand had a somewhat lower insolation than the spruce stand. This notwithstanding, the great lead in soil temperature gained by the birch stand during early summer could not be completely levelled by the changed insolation conditions.

By the end of early summer the soil temperature diurnal amplitudes in the birch stand had narrowed (Fig. 76). A study of the temperature diagrams for the full observation days revealed that this was the rule until the beginning of defoliation. Then came a short period of large temperature differences due to the influence of the loose leaf litter present. Once the leaf litter was moistened and compressed into a compact carpet with a better thermal conductivity the normal smaller temperature amplitudes again became the rule.

The thermal conductivity as such of the ground cover of both the stands was poor (cf. e.g. Tkatchenko 1929, pp. 125—126). The humus layer in the birch stand was both thinner and more compact and particularly the H-layer was mixed with mineral soil, and this naturally had a positive effect on thermal conductivity (cf. Pessi 1954,

pp. 67—70). The specific gravity of birch stand humus was approx. 0.096 as against 0.070 in the spruce stand. However, it is probable that the real thermal conductivity in summer 1951 was of the same order due to the numerous showers that kept the raw humus layer at more or less constant moisture (cf. e.g. Juusela 1945, p. 178). Of course there were also periods during which the conductivity of the birch stand ground cover was poorer because the humus had dried up (e.g. late summer 1950). But, on the other hand, then no heat was lost through evaporation.

The changes in soil temperature in the course of the summers of 1950 and 1951 are visible from Table 69 and the curves of Figs. 77—81.

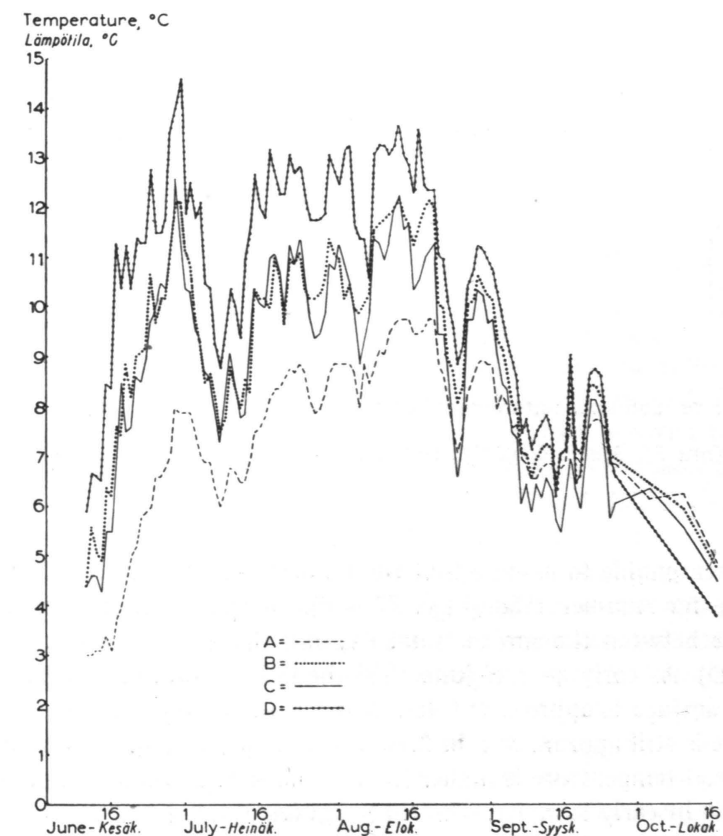


Fig. 77. Soil temperature variation at mineral soil surface in summer 1950.
 A = spruce stand, B = birch stand, C and D = open areas.

Kuva 77. Maan lämpötilan vaihtelut mineraalimaan pinnassa kesällä 1950.
 A = kuusikko, B = koivikko, C ja D = aukeita aloja.

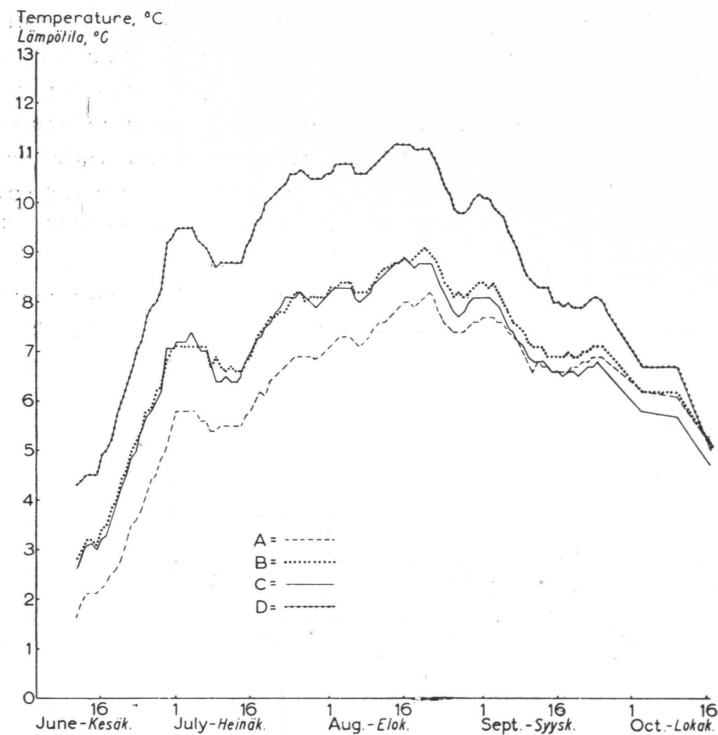


Fig. 78. Soil temperature variation at a depth of 50 cm in summer 1950.

Kuva 78. Maan lämpötilan vaihtelut 50 cm syvyydessä kesällä 1950.

It is reasonable to assume that the temperature curves are of the current type for summer 1950 (Figs. 77—78). Of special interest is the big difference between the spruce stand (A) and the opening with very thin humus (D). As early as mid-June 1950 the temperature difference at mineral soil surface is approx. 8° C (cf. M o r k 1933) and in mid-August the difference is still approx. 3° C in favour of the opening. In the birch stand also the soil temperature is higher than in the spruce stand; the difference is greatest in early summer. The thick humus covered opening C showed soil temperatures of the same order as the birch stand right up to the beginning of the autumn at all the depths studied. The final equalization between all the sample plots did not occur until the end of September/beginning of October. The spruce stand with thick ground cover probably

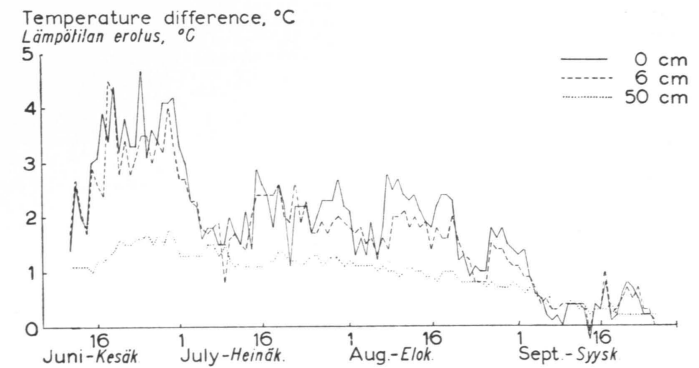


Fig. 79. Soil temperature difference between the birch and the spruce stand at various depths in summer 1950.

Kuva 79. Koivikon ja kuusikon maan lämpötilan erotus eri syvyydellä kesällä 1950.

showed higher soil temperatures during the winter (cf. e.g. S c h u b e r t 1900, L u b o s l a v s k y 1909) than the birch stand in spite of the latter's deeper snow cover. Equalisation in soil temperatures at 50 cm was naturally later than nearer the surface. The differential curve for the soil temperature of the parallel stands (Fig. 79) emphasizes further that the birch stand had a considerably warmer surface layer than the spruce stand, especially during early summer; throughout the vegetation period the difference in the surface layer of the mineral soil varied between 1—4.5° C, a fact that cannot be without ecological significance, especially considering the biological activity of the soil. L a d e f o g e d (1939) found that spruce roots develop twice as quick at a temperature of + 12° C than at + 8° C.

Summer 1951 reveals a totally different temperature pattern. The soil was colder from the beginning, due to the late start of summer. The numerous cool showers during early summer helped to delay the warming of the soil (cf. e.g. L e y s t 1890) and intense evapo-transpiration caused heavy heat losses. In spite of the rains, which had a levelling effect on thermal conductivity, the soil seems to have remained warmer throughout the summer in the birch stand than in the spruce stand. This may be in part explicable from the fact that many of the relatively warm late summer showers penetrated through the birch stand ground cover while interception in the ground cover of the spruce stand prevented the rain water from reaching the mineral soil and thus evening out temperature differences

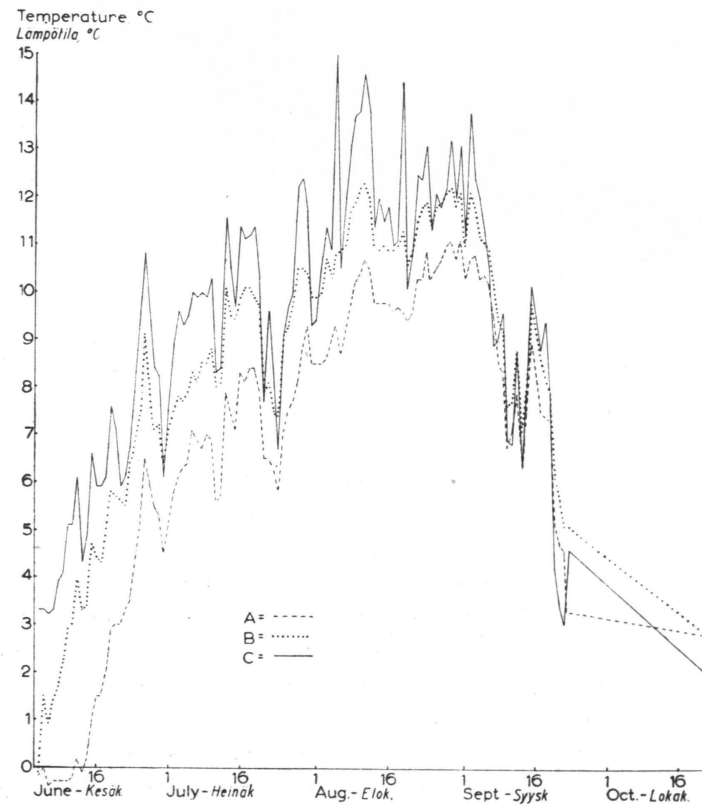


Fig. 80. Soil temperature variation at mineral soil surface in summer 1951.

Kuva 80. Maan lämpötilan vaihtelut mineraalimaan pinnassa kesällä 1951.
A = kuusikko, B = koivikko, C ja D = aukeita aloja.

(cf. e.g. Luboslavsky 1909). The temperature trends at mineral soil surface and at 50 cm can be seen from Figs. 80—81. To show up still more clearly the dissimilarity between the spruce and birch stands soil temperature means at various depths have also been computed for the different ecological periods. Some of the most interesting temperature series and differences are given in Table 70.

Generally speaking the soil temperature in June 1951 can be considered low, especially in the spruce stand. It is also seen that the difference in the temperature of the surface layers of the parallel stands (B—A) was greatest during the early summer and diminished towards the autumn. The effect of

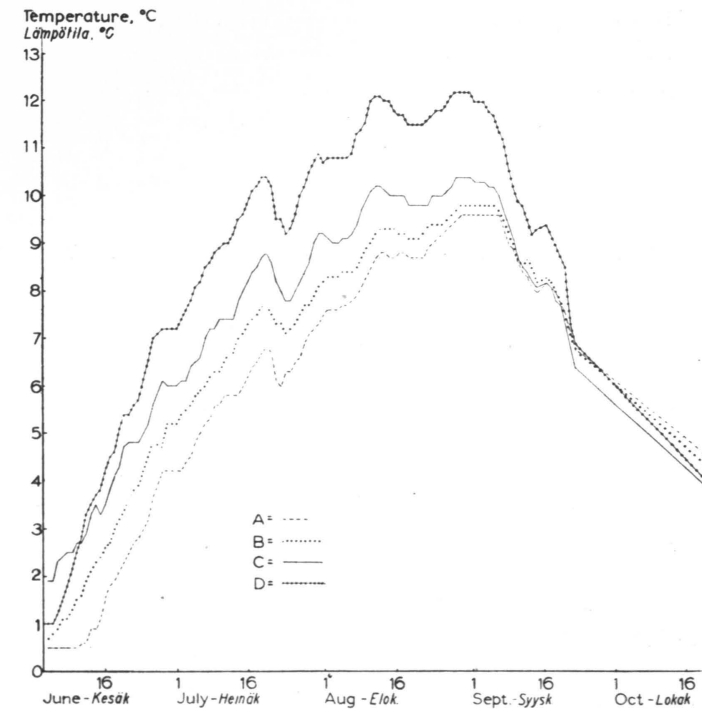


Fig. 81. Soil temperature variation at a depth of 50 cm in summer 1951.

Kuva 81. Maan lämpötilan vaihtelut 50 cm syvyydessä kesällä 1951.

defoliation at the end of August/beginning of September on soil temperature was discussed above.

Table 70 and Figs. 80—81 also reveal that the thawing of soil ice was somewhat later in the spruce stand than in the other sample plots. Observations in the field showed that the soil in the spruce stand had frozen unevenly and, besides, thawed some two weeks later than the soil of the other sample plots (cf. e.g. Schubert 1900, Ronge 1928 and Arnborg 1943). Especially the border zone between humus and mineral soil thawed extremely slowly. As late as Midsummer 2—3 cm thick soil ice was found in the upper A-horizon on the heavily shaded north side of spruces. It is worth pointing out that all indications suggest that the soil ice in the spruce stand thawed in the main from below, in contrast to the case in e.g. Germany (cf. Priehäusser 1939). The soil in the birch stand froze earlier and deeper than the spruce stand soil, and yet the soil ice thawed considerably more rapidly in the former.

Table 70. Mean temperature of soil at different depths during the different ecological periods in the birch stand (B) and the spruce stand (A), and the differential for figures of these stands (B—A) and the open area (C) and the spruce stand (C—A) at Siulionpalo 1951.

Taulukko 70. Maan keskimääräinen lämpötila eri syvyyksissä eri ekologisina kausina koivikossa (B) ja kuusikossa (A) sekä lämpötilaerotus (B—A) sekä aukean (C) ja kuusikon (A) lämpötilan erotus Siulionpalossa v. 1951.

Depth of temperature recording, cm Lämpötilan mittaussyvyys, cm	Ecological period — Ekologinen kausi					
	June 4—7 Kesäk. 4—7	June 8—22 Kesäk. 8—22	June 23—July 23 Kesäk. 23—Heinäk. 23	July 24—Aug. 10 Heinäk. 24—Elok. 10	Aug. 11—Sept. 5 Elok. 11—Syysk. 5	Sept. 6—23 Syysk. 6—23
Mean temperature, °C — Keskilämpötila °C						
Birch stand (B) — Koivikko (B)						
+ 2 (H) ¹	2.38	7.11	9.31	11.10	11.77	7.50
0 ²	0.93	4.11	8.33	10.32	11.48	7.96
— 6	0.83	3.31	7.70	8.92	10.88	7.86
— 20	0.70	2.87	7.01	8.76	10.29	8.27
— 50	0.88	2.43	6.15	8.05	9.43	8.44
Spruce stand (A) — Kuusikko (A)						
+ 4 (H)	0.38	3.64	8.15	10.08	11.44	6.40
0	—0.20	1.16	6.50	8.60	10.30	7.11
— 6	—0.05	1.53	6.16	8.42	10.14	7.72
— 20	—0.15	0.89	5.75	7.97	9.66	8.07
— 50	0.50	1.36	5.15	7.33	9.08	8.31
Difference B—A — Erotus B—A						
(H)	2.00	3.47	1.16	1.02	0.33	1.10
0	1.13	2.95	1.83	1.72	1.18	0.85
— 6	0.88	1.78	1.53	1.50	0.74	0.14
— 20	0.85	1.98	1.26	0.79	0.64	0.20
— 50	0.38	1.07	1.00	0.72	0.35	0.13
Difference C—A — Erotus C—A						
(H)	4.35	3.01	2.07	1.96	1.23	0.59
0	3.48	4.48	2.96	2.59	1.90	0.23
— 6	3.45	4.13	2.78	2.21	1.72	0.21
— 20	3.10	3.82	2.65	2.16	1.67	0.41
— 50	1.65	2.30	1.86	1.54	1.05	0.13

¹ (H) refers to the half depth of the humus layer — (H) tarkoittaa humuksen paksuuden puoliväliä.

² 0 = mineral soil surface — 0 = mineraalimaan pinta.

The other differential series in Table 70 refer to a comparison of the temperature in opening C (with thick ground cover) and in the spruce stand. The figures illustrate distinctly the much more unfavourable soil temperature conditions in the stand throughout the vegetation period. A comparison with differential figures B—A reveals that the birch stand, in contrast to the conditions of the previous summer, had a higher soil temperature than opening C only in the humus cover and that just before Midsummer. The explanation may be that opening C was burnt over immediately after Midsummer. Only the living shrub and moss cover were destroyed, but even their elimination and the resulting black surface layer produced perceptible changes in thermal conductivity conditions, though they were changes that the numerous showers offset to some extent. In any case opening C showed a higher soil temperature than the birch stand almost throughout the vegetation period to the beginning of autumn in contrast to the case in summer 1950.

In order to obtain a more correct idea of the extent to which effective burning changes the temperature conditions of the soil on thick-moss habitats, further special measurements were made on some well burnt spots. Heat absorption by the mineral soil covered in a thin layer of coal and ashes proved effective, but the outgoing radiation also was great. From observations during a total of five rainless days in July-August 1951 it was concluded that the diurnal temperature just below mineral soil surface (depth = 1 cm) averaged approx. 6—8° C and, momentarily, at noon even approx. 20° C more than in the corresponding spruce stand soil layer. In specially dry and hot summers, in other words, temperatures (50—55° C) fatal to germinating seedlings may occur (cf. e.g. Baker 1929, Vartaja 1950) at soil surface on burnt-over habitats. The extent to which such hot drought periods affect the stabilization of plant material in Lapland is still under study.

The gist of the investigations into forest soil temperature on the four sample plots at Siulionpalo ecological station is briefly as follows:

Opening (D) with thin humus cover was heated most rapidly and gave the highest soil temperature readings during the two vegetation periods; this in spite of its considerable diurnal variation.

The soil in the birch stand (B) also revealed good heat absorption before and after the leafing period. Even in the cold summer of 1951 the temperature at mineral soil surface was approx. 2—4° C higher than in the spruce stand (A) during the early (as a rule the most important) weeks of the vegetation period.

Spruce stand soil was the slowest to heat up. Not until after the ter-

mination of the vegetation period did the temperature reach roughly the level of the other habitats studied.

The soil of the clear-cut opening C with thick humus cover as the spruce stand, showed in summer 1950 approximately the same pattern of temperature rise as the soil of the birch stand — except for the large temperature amplitudes on the surface. After the living vegetation was burnt off the mineral soil temperature rose in summer 1951 to higher levels than in the birch stand. Spots with completely burnt ground cover revealed temperature recordings considerably above those even for the opening with a thin humus cover.

However, the observations from Siulio ecological station are representative only of the stages of the development cycle of spruce forests actually present there. In order to obtain a more complete picture of soil temperature differences measurements of a sample test character were made on some parallel stands of the sample plots studied for mensurational purposes in the summers of 1950 and 1951. The soil temperature at mineral soil surface was found to be 1—5° C higher in all the primary stands than in the secondary stands. The difference was greatest between young stands of different successions.

* * *

It has already been pointed out that the soil temperature in tree stands is primarily dependent on insolation and on the thermal conductivity of the ground cover. For the former, it may be assumed that young primary stands usually enjoy better insolation conditions than secondary stands of the same age, at least during that part of the vegetation period when the birch element has not reached full foliage. As to the ground cover, primary stands show a thinner humus layer. What is more, the structure and composition of the humus layer give it a better thermal conductivity than that of the comparable secondary stands. The influence of the living plant cover, different in the various stages of succession, exerts on soil temperature has not been studied in detail in the present investigation. Considering the great capacity of moss vegetation to absorb water and give off vapour, however, it seems probable that the vegetation of secondary stands retains greater quantities of heat than the ground flora, somewhat more heterogeneous but less compact, of the primary stands.

A comparison of the soil temperature of evenaged primary and secondary stands can start from the assumption that the difference is

greatest at the beginning of the succession. The burnt soil definitely reveals a mineral soil temperature that is higher than that of the unburnt soil of secondary stands, covered with a raw humus layer several centimeters thick and possibly only weakly activated. It can probably also be assumed from the results that primary stands, at least as long as birch is dominant, have a considerably higher soil temperature than the comparable secondary stands. Once spruce supersedes birch the insolation conditions gradually change against the primary stand. Hence in more advanced succession stages the soil temperature differences are probably equalised unless other factors affecting the temperature of the soil continue to keep the soil of the secondary stands colder. An essential factor of this kind is the thicker raw humus layer. The soil temperature in secondary stands is probably never higher during the final stages of succession than in the comparable primary stands. The insulation offered by the humus layer through its structure and thickness is not in itself decisive; the heat losses from the evapo-transpiration of the ground cover are also of considerable importance.

Nutrient content and acidity

Nutrient content in the mineral soil, litter and humus

One of the most fundamental conditions for plant growth is the nutrient content of the substratum. The general equality of the habitats representative of the two successions as regards the nutrient content of the subsoil has been taken in the present investigation as a basic axiom (cf. p. 53). But this can hardly exclude a potential variation in nutrient conditions in the higher soil layers, particularly the humus layer, in the course of the different phases of succession. It is highly probable that the topmost mineral soil layer of the primary stands, at least immediately after forest fire, showed nutrient concentrations of a totally different order to those existing before the fire (cf. e.g. Aaltonen 1940, p. 487). The duration of the fertilizing effect has not been ascertained, but it is usually assumed to be short provided the new composition of tree species does not indirectly maintain the soil improvement caused by the fire. It may be mentioned that opinions of the effect of forest fire on soil fertility diverge widely (see e.g. Aaltonen op. c. pp. 282—287).

The nutrient content of the mineral soil was determined by a rapid method worked out by Vuorinen (see p. 43). The results showed that

the sample plots in both successions were broadly speaking of the same quality class, provided the quantities of calcium, potassium and phosphorus at a depth of 55 cm can be considered suitable fertility indicators. In order to obtain a more detailed picture of the conditions in the parallel stands studied more accurate soil analyses were made at different depths (5—55 cm) in these stands. The method used was described on p. 171. The results were as follows (Table 71):

If the above figures on the substances studied can be taken as the basis of comparison of soil fertility in the parallel stands the root zone in the mineral soil of the two stands can be considered to be largely identical in character, apart from the superficial layer immediately under the humus cover. From the nitrogen, lime and phosphorus content of this superficial layer it seems to have been directly or indirectly affected by the fire of some 50 years ago, by the better microclimatic conditions and by the richer litter (see p. 289) in the birch stand. Any losses of nitrogen that may have occurred immediately after fire at the turn of the century have been fully

Table 71. Amount of total nitrogen and certain exchangeable nutrients in this mineral soil at different depths in the parallel stands.

Taulukko 71. Kokonaistypen ja eräiden vaihtuvien ravinteiden määrä rinnakkaismetsäköiden mineraalimaassa eri syvyydellä.

Sample plot Näyteala	Depth of soil sample, cm Näytteenotto- syvyys, cm	Nutrients — Ravinteet					
		N _{tot.}	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Na ₂ O
		mg/100 g dry matter — mg/100 g kuiva-ainetta					
Spruce stand Kuusikko	5	42.0	14.3	6.7	2.4	3.15	15.9
	15	119.0	19.1	10.1	3.5	3.28	34.8
	25	70.0	10.9	5.6	2.4	2.72	25.0
	35	45.0	9.7	5.6	1.5	1.96	15.2
	45	35.0	9.5	4.5	1.7	2.02	13.9
	55	35.0	8.7	5.6	1.5	2.14	17.5
Birch stand Koivikko	5	72.0	20.8	7.9	2.7	4.58	21.0
	15	105.0	20.8	7.9	2.6	2.82	22.8
	25	63.0	11.4	4.5	1.1	2.62	21.4
	35	49.0	9.5	4.5	2.3	2.06	12.0
	45	28.0	10.5	4.5	1.5	2.24	10.1
	55	35.0	12.7	6.8	1.7	2.06	24.2

compensated since (cf. Kivekäs 1939, p. 38 and Aaltonen 1940, p. 487).

* * *

The uptake of nutrients by trees, however, takes place — judging from the root density — very largely from the humus cover. This seems to call for a study in some detail of the nutrient content of the humus layers of the two parallel stands; its highly varying properties, both qualitative and quantitative, have already been discussed to some extent (pp. 149—154). The descriptive study of the origin and macroscopic structure of the humus cover in the different phases of succession gives very good cause to devote attention to the properties of the litter.

As regards the sedimentary litter, it may be assumed a priori from the findings of earlier investigations that leaf litter in the birch stand, combined with small twigs and the admittedly scarce herb vegetation, is the source of a humus of better decomposition type than the thick raw humus in the spruce stand which consists mostly of needle litter, shrubs and mosses. (For earlier studies, see e.g. Hesselman 1926, 1937, Romell 1934, Broodbent & Norman 1947, Lutz & Chandler 1949, Mikola 1954.)

The raw material that goes to build up the humus cover does not, however, all come by the sedimentary route. A considerable proportion is of sedentary origin, a fact to which great importance is attached e.g. by Romell (1934). The intense activating effect on the soil exerted by the sedentary litter also emerges from the investigations by Wiedemann (1937) and Wittich (1930). In this respect, too, the birch stand apparently has a better start. The number and quantity of root tips and fine roots removed annually in investigations by the present author over several years are much greater from closed birch stands than from comparable spruce stands. Due to this there are weighty reasons to support the assumption that the total nutrient content of the detached spruce root tips is generally lower than that of birch root tips (cf. Table 72).

The difference of lime in favour of spruce roots is considerable but on the other hand the richness in nitrogen is still more remarkable in favour of the birch roots. By evaluation of the figures it must of course be considered that the percentages do not refer to naturally decayed roots but to dried living roots. Beside this Dimbleby (1952 b) found from a comparison of analyses of the sap from surface roots of pine and birch that

Table 72. The percentage of certain nutrients in dried birch and spruce fine roots from the parallel stands, total analysis.

Taulukko 72. Kuivattujen koivun ja kuusen hentojen juurten ravinnepitoisuus, totaalianalyysi.

Root species Juurilaji	Nutrients — Ravinteet					
	N	P ₂ O ₅	CaO	Mg	K ₂ O	Na ₂ O
	per cent of dry matter — prosenttia kuiva-aineesta					
Spruce roots Kuusen juuret	0.91	0.17	0.59	0.22	0.05	0.04
Birch roots Koivun juuret	1.07	0.18	0.47	0.19	0.06	0.05

birch sap is richer in most nutrients. D i m b l e b y considers this, together with the ability of the birch to exploit the subsoil, to be a contributory factor in the soil-improving properties of birch sap.

The real sedentary litter, however, has not been studied in the present investigation. But the content of certain nutrients in the sedimentary litter that fell in the same period from the parallel stands has been analysed (Table 73).

In agreement with A a l t o n e n's (1950) and V i r o's (1950) findings of litter crop in stands of different tree species on the same soil quality class, the litter in the birch stand was richer in nutrients than that in the spruce stand. Only in lime do they seem equal (the litter in the spruce stand included some 10 per cent birch leaves), but even then, regarded in the light

Table 73. The percentage of certain nutrients in the litter of birch and spruce stand, total analysis.

Taulukko 73. Koivikon ja kuusikon karikkeiden ravinnepitoisuus, totaalianalyysi.

Sample plot Näyteala	Nutrients — Ravinteet					
	N	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Na ₂ O
	per cent of dry matter — prosenttia kuiva-aineesta					
Spruce stand Kuusikko	0.64	0.92	0.36	0.36	0.26	0.11
Birch stand Koivikko	0.78	0.92	0.54	0.69	0.49	0.07

of the total litter crops, the birch stand seems to be superior (cf. S v i n h u f v u d, see A a l t o n e n 1940, p. 264, 270). The litter crop in the parallel stands was determined quantitatively too. As the collection box system did not work faultlessly during the winter no absolutely reliable figures can be given for the whole year. Nevertheless, there is no doubt that the litter crop in the birch stand exceeded that of the spruce stand, the means for May-August notwithstanding (birch stand 96 kg/ha/month, spruce 160 kg/ha/month). During the approximately month-long defoliation period the litter crop from the birch stand was 1600 kg/ha. Added to the normal monthly litter crop, it puts the birch stand well ahead of the spruce in litter crop for the whole year. It should be borne in mind that the litter crop in spruce stands is normally greatest during the summer months (cf. e.g. M o r k 1944). On this basis, it can probably be assumed that the annual fall of litter in birch and spruce stands, respectively, is approx. 2600 and 1900 kg/ha. The absolute nutrient quantities added to the soil in the two stands by these litter quantities are thus (Table 74):

The quantitative superiority of nutrient supply to the birch stand humus seems indisputable.

Birch litter from the spruce stand was also studied separately; these leaves, too, were found to be considerably poorer in nutrients other than lime — this applies particularly to nitrogen, potassium and phosphorus — than the birch leaves from the birch stand. Bearing in mind that A a l t o n e n's study (1950, pp. 16—17), based on extensive material, showed a considerably higher lime content in the litter from birch stands than from spruce stands on soil of identical quality class, this result seems

Table 74. The total nutrient quantities per hectare in the annual litter crop of the parallel stands.

Taulukko 74. Rinnakkaismetsiköiden vuotuisen karikesadon ravinteiden kokonaismäärä hehtaaria kohden.

Sample plot Näyteala	Nutrients — Ravinteet					
	N	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Na ₂ O
	kilograms per hectare — kg/ha					
Spruce stand Kuusikko	12.1	17.5	6.3	6.3	5.0	2.1
Birch stand Koivikko	20.2	24.3	14.0	8.0	12.7	1.3

somewhat unexpected as regards lime (cf. also Wittich 1937, pp. 254—256). This exception to the rule, however, is largely compensated by the larger quantity of litter in the birch stand. On the other hand, e.g. Mork (1944, p. 338) has obtained similar results to the present author for lime content. The greater supply of easily decomposable organic substance has in any case a strongly stimulating influence on the decomposition of humus (cf. e.g. Wittich 1937, Knudsen & Mauritz-Hansson 1939, Mork 1944, Broodbent & Norman 1947).

That a litter of moss and shrubs is poor in nutrients has been shown by e.g. Aaltonen (1950) and Tamm (1953a). Mikola (1954) has recently found that moss and shrub litter on fresh moraine soils is considerably poorer in nutrients than e.g. herb litter. (For earlier literature, see e.g. Aaltonen 1940 and Mikola op.c.) In this connection attention is drawn to the fact that the thick and dominating moss cover in the spruce stand takes a large measure of its nutrients directly from the litter, which implies a perceptible delay in the availability of nutrients to the tree roots (cf. Romell 1939 and Tamm op.c.).

On the basis of the properties of litter, a humus fairly poor in nutrients might be expected in the spruce stand. Added reason for this, as Hesselman (1937, pp. 561—565) has already found, is that e.g. nitrogen and lime decline in quantity with advancing age and the thickness and acidity of the humus cover simultaneously increase¹. In other words, it was evident that considerable dissimilarities, possibly specific to succession, should be revealed in a detailed study of the nutrient content of the humus cover. The result of the humus analysis is given in Table 75.

Wittich (1952), among others, has emphasized the ability of the humus cover to store nutrients as an asset of great value. In the light of the above figures, however, this is somewhat paradoxical at first glance. The thick raw humus cover in the spruce stand seems, according to Hesselman's findings, to be surprisingly poor in the nutrients studied, except lime. Apart from an insignificant quantity of sodium, the total nutrient content is generally only some 65—90 per cent of its level in equally large samples of birch stand humus. The really important point

¹ In a special investigation, based on material from the present investigation Tuovinen (1955) verified this finding to be a rule in the case under review too. It may be added that the total nitrogen content per weight unit of dry matter was higher in the F-layer than in H-layer.

Table 75. The percentage of total and exchangeable nutrients in the humus from the parallel stands.

Taulukko 75. Rinnakkaismetsiköiden humuksen eräiden ravinteiden määrä.

Sample plot <i>Näyteala</i>	Amount of nutrients, per cent of dry matter — <i>Ravinteiden määrä, prosenttia kuiva-aineesta</i>					
	N	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Na ₂ O
	Total amount — <i>Kokonaismäärä</i>					
Spruce stand <i>Kuusikko</i>	1.20	0.461	0.149	0.113	0.214	0.094
Birch stand <i>Koivikko</i>	1.66	0.486	0.165	0.144	0.336	0.231
	Exchangeable amount — <i>Vaihtuva määrä</i>					
Spruce stand <i>Kuusikko</i>	·	0.210	0.108	0.108	0.094	0.088
Birch stand <i>Koivikko</i>	·	0.237	0.131	0.144	0.146	0.237

is however that the exchangeable amount of the nutrients studied in the spruce stand humus seems to be considerably less than in the birch stand humus — also in relation to the total amount of nutrients. But the total weight of raw humus cover per surface unit in the spruce stand exceeds the corresponding figure for the birch stand. These total weights can be obtained by means of a conversion coefficient based on the depth and specific gravity of the humus cover: 65.8 and 42.7 tons dry weight per hectare for spruce and birch stands, respectively (regarding the ratio, see Hesselman op.c. p. 561 and Saharov & Saharova 1951). The total nutrient resources in the humus cover are thus (Table 76):

The table reveals clearly enough that the spruce stand humus cover has a total quantity of nutrients superior to the birch stand humus. As a result of the different degrees of decomposition and depth of humus, the concentration of exchangeable nutrients, however, is more favourable in the birch stand, and the difference most important to the trees is probably that of different availability (cf. e.g. Broodbent & Norman 1947). This problem, difficult of solution, has perforce been postponed for clarification in a

Table 76. The total quantities of certain nutrients per hectare in the humus of the parallel stands.

Taulukko 76. Rinnakkaismetsiköiden humuksen eräiden ravinteiden kokonaismäärä hehtaaria kohden.

Sample plot <i>Näyteala</i>	Nutrients — <i>Ravinteet</i>					
	N	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	Na ₂ O
	kilograms per hectare — <i>kg/ha</i>					
Spruce stand <i>Kuusikko</i>	790	303	98	74	141	62
Birch stand <i>Koivikko</i>	709	208	70	61	143	99

possible later investigation. Another apparently decisive feature in the nutrient management of the two stands, the seasonal variation of availability, strongly emphasized by Kovrigin (1952), also needs further studies (cf. also Chirita 1931).

Due to the fact that they include both total nitrogen and total lime, the figures in Table 75 can be said to concur well with those of Hesselman (1937, p. 564) for apparently similar stands in North Sweden; the burns from 1918 and 1878 probably correspond to the birch stand, and the old spruce forest in Stortjärn Reserve shows many parallel features with the spruce stand at Siulionpalo.

As to the part played by the various humus layers in storing nitrogen, the results obtained are fairly well correlated with Hesselman's findings (op.c. p. 587) in that the F-layer in both stands contained more nitrogen than the H-layer. However, the difference was somewhat greater than that found by Hesselman; at Siulionpalo the nitrogen content of the F-layer was found to be approximately twice that of the H-layer. In estimating the significance of these figures it should be borne in mind that the raw humus cover in the spruce stand was 9.4 cm deep, in the birch stand only 4.4 cm. The depth of the H-layer was no more than approx. 1.0—1.5 cm in both stands. Hesselman found at an early date that forest fires caused favourable changes in nitrogen mobilization in thick raw humus covers in that the non-available, organically bound nitrogen is transformed into available nitric acid (Hesselman 1917, pp. 956—970, cf. also Kivekäs 1939, pp. 30—32). Viro found later (1953) that a slight burning-over of raw humus results in intense ammonia formation

without a major loss of nitrogen. Heiberg (1938, p. 276), however, takes a completely opposite stand on this point. Svinhufvud (see Kivekäs 1939, p. 28) adopts an intermediate position in estimating that the ammonia absorbed under the burnt raw humus surface is some 25 per cent of the total nitrogen.

In a small special study of the proportion of ammonia nitrogen in the various humus samples no difference could be shown in the present investigation; in both cases the ammonia nitrogen amounted to 40.5—41.0 per cent of the total nitrogen.

The incomplete study of the soil nutrient balance reported above is highly tentative. The equality between the sample plots representative of the different successions, a basic assumption of the whole investigation of the nutrients of the mineral soil, can be considered debatable to a certain extent in that the topmost soil layer in the primary stands is doubtless affected by the nutrients directly or indirectly liberated by forest fire. On the other hand, the assumed equality was limited to conditions at a depth of 55 cm for the very reason that the changes in the ecological constellation were assumed to be powerful enough to affect the nutrient balance in soil layers closer to the surface. In any case, the present investigation also showed that moderate forest fire directly or indirectly has a favourable effect in the long run on the nutrient content of the mineral soil.

In the raw humus two more or less contrary trends of development can in fact be expected. The nutrient-poor litter in pure spruce stands can be expected to give a raw humus poor in nutrients in secondary stands in general but especially in the spruce stand studied. On the other hand, the age and depth of humus cover in the secondary stand naturally suggest the existence of an accumulation of nutrients.

Although Table 76 showed partly similar figures for the amounts of nutrients in the humus cover of the two stands and thus seemingly renders superfluous explanation of the dissimilarities in nutrient balance, it seems evident that the surprisingly high nutrient content of the raw humus layer of the spruce stand can hardly be explained except as an accumulation of semi-decomposed litter which, in spite of its low nutrient per cent and continued soaking in the course of years, is able to deposit in the raw humus considerable quantities of nutrients in more or less bound form. According to the values of exchangeable nutrient amount in Table 75 it seems very probable that the amount of nutrients available to tree roots is perceptibly smaller in the spruce stand. The decomposition of humus, as is known, depends greatly on the ratio C:N (see e.g. Waksman 1952,

Duchaufour 1953). As the humus in the spruce stand, owing to its higher total weight per surface unit and its rawer character, contains more cellulose and lignin and consequently also more carbon than the more decomposed humus in the birch stand, the C:N ratio must clearly approach the ideal ratio, 10: 1, more closely in the latter stand. A simple calculation according to the example of Waksman & Starkey (1949, p. 95) does not contradict this assertion (cf. also Krolikowsky 1935, according to Aaltonen 1940, p. 289). The importance of lime for the mobilization of nitrogen has been studied and confirmed by Hesselman (1927, p. 394, 1937, p. 540), from which it follows that another important item can be entered to the credit of the humus cover in the birch stand since the amount of lime and nitrogen supply by litter there is considerably higher than in the humus of the spruce stand.

The higher percentage of other nutrients in the humus of the birch stand naturally is of great ecological importance. The more abundant herb flora, for instance, may, according to Wittich (1937, p. 257), be taken as an expression of more favourable living conditions in the birch stand and especially in its humus cover (cf. also Mraz 1950). The scantiness of herbs in the spruce stand, likewise, can hardly be due to anything but unfavourable ecological conditions. A factor that doubtless contributes to this state of affairs is the different nutrient conditions in the stands studied.

In this connection it is of especial interest to note that the exchangeable lime has a particularly marked effect on the growth of spruce (cf. e.g. Asahi 1951). This finding corresponds well with the exceedingly successful soil fertilization experiments performed in many countries, especially in Germany and Great Britain.

It was found that the amount of lime in the total litter crop and per weight unit of humus is somewhat higher in the birch stand. Bearing in mind earlier investigators' findings as to the importance of litter for the reaction of the humus cover and the underlying soil (cf. e.g. Hesselman 1926, 1937, Aaltonen 1937 a and b, Mikola 1954, and others), it may be of interest to study in detail the soil acidity in the parallel stands under review.

Soil acidity

In his investigations into the connection between the forest soil types established on a phytosociological basis and some chemical properties, important from the point of view of nutrient uptake of the forest soil on these types, Valmari (1921) found that the acidity of the soil broadly

speaking decreased with rising quality classes. Consequently, the thick-moss type should be among the most acid in North Finland. Investigations by Aaltonen (1925, 1932, 1935, 1937 b and 1939), however, point in a very different direction, and his figures agree with those arrived at by Hesselman from a copious material (1937, pp. 565—577). Aaltonen confirms Hesselman's suspicion by establishing that the acidity in itself is not enough to account for the low production of the northern forests. Aaltonen's material is clear and indisputably evidences that the forest soil is more acid in South than in North Finland (1939, p. 65, 1940, p. 163). Important support for the findings of these two authors is provided by Leyton's (1952) investigation into the influence of pH on the root development of Sitka spruce; an optimum was found to coincide with a pH of around 4.0—5.0, with distinct minima at both low and high pH values. The weak root development at pH 7.0 proves that Heikinheimo (1915) was on the right track in his studies of the causes of the poor development of spruce radicle on newly burnt substratum.

Hesselman's (op.c.) investigations reveal further, in concurrence with earlier findings (e.g. Fehér 1929, Gauger & Ziegenspeck 1930 according to Lundegårdh 1949, p. 471), that the seasonal variation of the acidity is considerable and that the humus cover as a rule shows higher pH values in younger stands than in older stands on comparable habitats. Hesselman ascribes particularly great importance to the birch element in the litter of coniferous forest as a acidity-raising factor; this latter view has been fully corroborated by more recent investigators (cf. e.g. Kivekäs 1939, Dimbleby 1952 a, Mikola 1954). Although e.g. Puri (1949) believes that birch produces acid humus in English conditions he points out that rapid decomposition of the litter counteracts acidity and promotes the maintenance of high alkalinity in the soil. In other words, this is exactly the same in principle as Hesselman found for birch litter in coniferous forests with a tendency to raw humus formation. Numerous observations can be reported of the sudden increase in pH value after burning-over for crops and after forest fire; in Finland e.g. Heikinheimo (1915), Aaltonen (1925 etc.), Kivekäs (1939), Sirén (1952); in Sweden, in addition to Hesselman, Eneroth (1931 b), Tamm (1920), Arnborg (1949); in Norway Mork (1927), Heiberg (1938); in the Soviet Union e.g. Tkatschenko (1929). Duchaufour (1954) observed three months after burning a very high pH value, which however dropped in the following six months to a level still considerably higher than in the unburnt

controls. Ovington (1953) has found from a detailed study of the variation in acidity at different depths in various stands that conifers usually increase the acidity of humus. The litter was found decisive in this connection. That humus in a coniferous forest is usually more acid than in stands of deciduous trees has been proved by several investigators (see e.g. Aaltonen 1940, p. 228).

In view of the findings of earlier investigations it seemed almost unnecessary to study this detail in the parallel stands. For safety's sake, however, a number of pH recordings were made in the two summers. The method applied in this part of the investigation was described on p. 171. (For an evaluation of pH determination, see Lundegårdh 1950, p. 471). The determinations were made at 10—16-day intervals; the results are shown in Table 77.

The table reveals nothing essentially new. That the H-layer usually is more acid than the F-layer has already been shown by Hesselman (1937), and he simultaneously found that the humus is considerably more acid than the underlying mineral soil (cf. also Aaltonen 1937 b, p. 26, 1940, p. 163). In agreement with Aaltonen's findings of the variation in pH value at different depths, the highest values were obtained at 25—55 cm (1940, pp. 163—164). The seasonal variation is also reliably illustrated; its amplitude seems somewhat wider in the old spruce stand. In this connection it may be useful to point out that the soil temperature in the spring and early summer was considerably higher in the birch stand, and so the decomposition processes of the leaf litter relatively rich in alkaline minerals (cf. p. 239) from the preceding autumn starts quickly after the winter season and can be assumed to affect the pH value (cf. Mikola 1954, pp. 17—19). As regards the openings, the pH as a rule was higher in almost all soil layers during the early summer, but lower during the late summer, than in the parallel stands. A possibility that cannot be totally excluded is that the intense root respiration in the stands, especially during the early summer (see p. 307), may be the cause of their relatively low pH value. Among other contributive factors the maximum activity by soil micro-organisms during the early summer (cf. e.g. Korigin 1952) has to be mentioned.

The findings from summer 1950 were similar in character.

* * *

Table 77. Variation of the soil acidity of the sample plots in summer 1951.

Taulukko 77. Näytealojen maan happamuuden vaihtelu kesänä 1951.

Date and sample plot Päivämäärä ja näyteala	Humus layer Humuskerros		Depth of soil sample, cm — Näytteenotto syvyys, cm					
	F	H	5	15	25	35	45	55
June 6, A Kesäk. 6. B C D	4.70	4.80	5.15	5.32	.	5.95	.	6.02
	5.03	5.38	5.28	5.65	.	5.65	.	5.92
	5.82	5.75	5.35	6.72	.	5.96	.	5.90
	5.82	5.92	5.90	6.20	.	5.90	.	6.07
June 19, A Kesäk. 19. B C D	4.89	4.92	5.13	5.22	5.52	5.98	5.80	5.89
	5.41	5.38	5.40	5.78	5.97	6.04	6.13	5.81
	5.23	5.18	5.23	5.48	.	5.73	6.00	5.89
	5.71	5.25	5.49	6.12	6.01	5.92	5.96	5.91
July 5, A Heinäk. 5. B C D	4.69	5.06	5.51	5.72	5.75	5.84	5.87	5.92
	5.47	5.06	5.24	5.93	5.86	5.95	6.08	6.04
	5.28	5.48	5.08	5.22	5.50	5.70	5.94	5.88
	5.49	5.05	5.60	5.96	6.04	6.10	6.11	6.09
July 18, A Heinäk. 18. B C D	4.95	4.94	5.30	5.65	5.71	5.77	5.80	5.82
	5.15	5.10	5.50	5.98	6.15	6.48	6.50	6.19
	5.34	4.76	5.39	5.52	5.71	5.97	5.47	6.12
	5.80	5.40	5.61	5.99	6.13	5.94	6.00	6.00
Aug. 1, A Elok. 1. B C D	5.39	5.15	5.90	6.31	6.63	6.56	6.49	6.48
	5.72	5.33	6.12	6.36	6.55	6.71	6.62	6.62
	5.32	5.11	5.18	5.25	6.13	6.00	5.84	5.92
	6.24	.	5.52	5.77	6.33	6.15	6.31	6.46
Aug. 10, A Elok. 10. B C D	5.81	5.16	5.61	5.82	6.06	5.65	5.49	5.87
	5.61	5.34	5.66	6.02	6.02	6.02	6.09	5.92
	4.90	4.68	5.57	5.42	5.49	5.68	5.72	5.96
	5.90	5.08	5.49	5.69	5.83	5.88	5.88	6.27
Aug. 20, A Elok. 20. B	4.32	4.54	5.00	5.17	5.65	5.52	5.89	6.02
	5.05	5.07	5.50	6.01	6.10	6.23	5.89	6.03

This special study of soil nutrients and soil acidity showed that the birch stand, in spite of simple equality with the spruce stand in the nutrient content of the lower layers of the root zone, is better off than the latter in nutrients in the humus layer and in the uppermost layer of the mineral soil. Bearing in mind that the pH in the humus and the upper soil layers is higher in the birch stand throughout the vegetation period it seems probable, considering the better supply of nutrients produced by the litter, that nutrient conditions in general are more favourable in the birch than in the spruce stand. In the latter, moreover, the litter crop, slow to decompose and poor in nutrients, in combination with unfavourable ecological conditions further promotes the accumulation of the thick raw humus cover typical of HMT spruce stands.

Applying these findings and viewpoints to soil nutrient balance during the different phases of the primary succession, and bearing in the mind both the dynamics of tree species and the phytosociological development, it emerges that the nutritional state of primary stands, as a result of the combined factors of qualitatively impaired litter and constantly more unfavourable climate of the stand, very probably undergoes a slow impoverishment in nutrients available to plants.¹

If the comparison is extended to cover the soil in the different phases of the primary succession and the soil in the corresponding phases of the secondary succession, there is good evidence (litter crop, soil temperature, water management, etc.) that both nutritional state and acidity are definitely better in primary stands. This applies in particular to those phases of succession in which the litter crop of the birch still influences humus formation.

The development of carbon dioxide

Comparative studies of the ecological conditions in the two parallel stands showed that the spruce stand was less conducive to the formation of good soil conditions. The litter crop is poorer in nutrients, the humus cover retains more moisture, its acidity is higher and soil temperature lower than in the birch stand. According to Lundegårdh (1924) and

¹ It may be emphasized that by a special study of the total nitrogen content of the raw humus from primary stands of different developmental stages results were obtained that indicated a distinct decrease of the nitrogen content with increasing age. A slight rise could be traced at the end of the succession, probably due to the destruction of the stand.

other authors there is no doubt, given these conditions, that the natural consequence for the spruce stand must be less intense decomposition of the humus cover. Considering the phytogeographical character of the district involved, there is in reality, according to Waksman (1952, p. 133), every chance of an accumulation of the equivalent of alpine humus in spruce stands of the type in question in North Finland. The descriptive section of the present investigation (p. 154) established in fact that the raw humus cover in the old spruce forests had undergone little humification while steadily increasing in thickness. A heavy drop in tree growth simultaneously might well be regarded as a parallel phenomenon of this accumulation of raw humus.

In these conditions a tendency to reduce the question of soil fertility simply to a problem of humus in such cases, noticeable particularly in Germany where poor tree growth has often occurred in stands afflicted with raw humus, is not unexpected. According to Wittich (1933, 1952), the danger of the negative influence of humus becomes acute once the decomposition of litter ceases to keep pace with the supply of litter. The surplus results in an accumulation of acid humus elements whose adverse effect is not confined to the unprofitable storage of valuable nutrients but manifests itself also in a progressively negative development of the ground cover. It may be mentioned that Aaltonen (1936 b, 1940), in discussing the conditions in North Finland, though assuming a somewhat more cautious attitude to the humus problem in general made an exception of forest communities of the thick-moss type; their present miserable condition he, too, attributes to the raw humus cover. In this Aaltonen is following in the main the same lines as e.g. Hesselman (1917, 1937), Romell (1934), Mork (1938), Tamm (1940) and other Scandinavian authors.

Bearing in mind the conditions produced by the litter crop, composition and depth of humus cover, climatic and edaphic conditions of the parallel stands, it is natural to assume that humus decomposition has a very different degree of intensity in the two parallel stands. According to Lundegårdh (1924), Fehér (1934), Mork (1938), Seifert (1950), Waksman (1952), Wittich (1952) and Duchaufour (1953) the decomposition of litter is promoted by good aeration, an adequate water supply, optimal soil temperature and the presence of a sufficiency of nutrients, primarily assimilative nitrogen, in addition to which there is the requirement of a pH favourable to the micro-organisms of the soil. Pörkkä's (1931 b, p. 127) conclusion, that air temperature is more

important for soil respiration than soil temperature, is probably somewhat premature, and is contradicted by his own primary material.

Waksman (1952) mentions also other conditions for the rapid decomposition of humus, such as the chemical composition and mechanical structure of the litter. The litter in the birch stand is likely to have a lower content of lignin and wax — Aaltonen (1950, p. 19) comes to the same conclusion regarding lignin — and, purely mechanically, it is less solid than spruce needle litter. But these questions have not been studied in the present investigation; the favourable character of the litter and humus in the birch stand seemed evident in these respects (cf. e.g. Hesselman 1927). It may also be pointed out that Finnish investigators in general have found birch leaves to have a relatively good influence on the condition of humus. Aaltonen, in particular, has discussed these questions, basing himself partly on his own findings and partly on extensive studies of the literature (1940, 1948, 1950). Mikola (1954) has also carried out tentative experiments on the rate of decomposition of forest litter. One of his findings was that birch litter decomposes more rapidly than e.g. spruce and especially moss litter (*Pleurozium* and *Hylocomium*). He used pure litter samples in his experiments while the litter in nature is mostly highly mixed. Theoretically at least, mixed litters should decompose more easily, as has been shown in laboratory experiments also (Johnston 1953; see also Waksman 1952). The dissimilarities in the intensity of decomposition referred to above naturally affect in their turn the nutrient conditions of the soil.

As is known, the main part of the work of decomposition is done by micro-organisms. The synthetic reconstruction work and the decomposition process result in inorganic compounds, among which the most important are probably water, carbon dioxide and ammonia. Experiments by a number of authors (for literature, see e.g. Romell 1928, Mork 1938, and Waksman 1952) reveal that the CO₂ production by soil per time and surface unit can be considered an expressive index of the decomposition rate prevailing in the soil.

In addition to the CO₂ production by micro-organisms, the respiration of the soil fauna and of the underground parts of living plants must be taken into account. According to Lundegårdh (1924), the CO₂ respiration of the roots can in certain cases amount to some 30 per cent of the total production. Similarly, the micro-organisms in the mineral soil produce considerable quantities of carbon dioxide.

The decomposition processes definitely of the greatest ecological im-

portance, however, occur in the humus cover. From what earlier researchers had published on the production of CO₂ in different tree stands (cf. e.g. Gut 1929), it was evident that dissimilarities existed between the two parallel stands.

The method applied in this special study was reported on pp. 171—174. It may be mentioned that e.g. Porkka (1931 a) has earlier investigated the development of CO₂ in Finnish forest soil. The method he used, however, was not the same, and his study was concerned primarily with the diurnal variation.

* * *

A total of 146 humus samples were examined; each of them usually comprised 10 humus cakes of 1 sq.dm each and of natural thickness, and 2 mineral soil samples. The majority of the samples derived from the parallel stands at Siulionpalo (122, including 96 samples taken in summer 1951). Sixteen of the remaining samples belonged to a special study of the rate of soil respiration on different forest site types, and the balance of 8 samples was taken from different succession phases in primary and secondary HMT stands. The respiration tests usually lasted two weeks, but as the first titration of each test could be assumed to have been affected to some extent by the carbon dioxide possibly accumulated in the samples during transport the CO₂ respiration of the first two days was excluded from mean value calculations. The mean was thus usually calculated from six determinations per respiration vessel.¹

Each habitat selected for study was represented by two respiration vessels. The mean of the average CO₂ production of the respiration vessels per hour and weight or surface unit of humus was taken as the basis for later comparisons. Each pair of vessels usually showed a remarkable degree of agreement (see Fig. 82).

These diagrams show two phenomena, both present in all respirations tests. Firstly, the respiration curve always showed a declining trend (cf. e.g. van Suchtelen, according to Waksman 1952, p. 159); secondly, CO₂ production in the birch stand reached higher values than in the spruce stand in almost every case.

The causes of the slow drop in the rate of respiration in the course of

¹ In addition, all the samples were «purified» from accumulated CO₂ for two hours before the start of the respiration test. These two hours proved inadequate, however, and that is why the above exclusion was considered necessary.

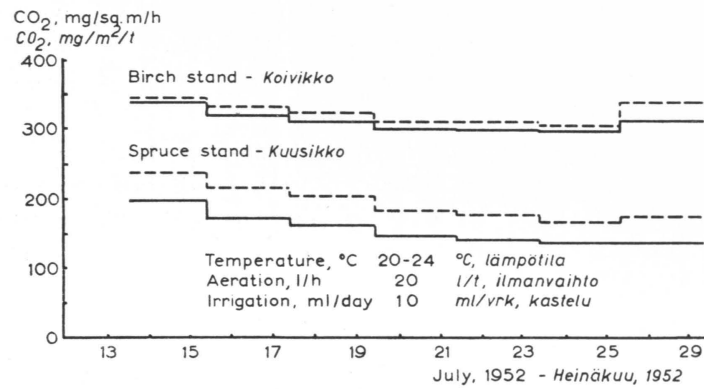


Fig. 82. An example of the respiration rate in humus samples from the parallel stands.

Kuva 82. Esimerkki rinnakkaismetsiköiden humuksen respiratiosta.

the experiments have not been ascertained. A possible explanation is a gradual decline in the respiration rate of the living roots in the humus sample and the bacteria present in their rhizosphere.

The higher rate of respiration in the birch stand humus is shown in Table 78 which gives the primary results of the experiments in 1951. Irrespective of the date at which the sample was taken, the temperature, irrigation and air supply, the humus samples of the birch stand showed a higher CO₂ production per surface unit than those of the spruce stand. The same is true also when weight unit is taken as the basis of comparison. The exception on June 11 is probably due to the fact that one of the four humus samples from the spruce stand was unusually light. The choice of basic unit does not affect the comparison of the different stands. The higher specific gravity of the humus samples from the birch stand increases the total CO₂ production per hectare to almost the same proportions as in direct comparison of respiration quantities per square meter. It may be concluded that CO₂ production by the humus cover in the spruce stand averages only 50—70 per cent of the corresponding figure for the birch stand.

A closer study of Table 78 reveals that neither irrigation (Series y) nor air flow (Series z) changes affected the respiration results to a high degree in the laboratory conditions prevailing during the experiment. It must of course be borne in mind that the moisture content of the samples was very nearly at its natural value when they were placed in the respiration

Table 78. The carbon dioxide production in humus samples from the parallel stands under different ecological conditions in summer 1951. Primary figures from the laboratory study.

Taulukko 78. Rinnakkaismetsiköiden humusnäytteen hittiäoksiidin erityy erilaisissa ekologisissa oloissa kesällä 1951. Laboratoriokokeen perusarvot.

Experiment series and sort of humus Koesarja ja humuslaji	Variable factor Muuttuva tekijä	Constant factors Muuttumattomat tekijät	Date of respiration study — Respiratiokokeen päivämäärä				CO ₂ production, mg/h per sq.m and kg of humus CO ₂ -eritys, mg/t neliometriä ja kilogrammaa kohden					
			June 11—23 Kesäkuu, 11—23	June 27—July 12 Kesäkuu, 27—Heinäkuu, 12	July 13—27 Heinäkuu, 13—27	Aug. 2—14 Elokuu, 2—14	Aug. 16—30 Elokuu, 16—30	sq. m — m ²	kg	sq. m — m ²	kg	
x	B	irrigation — kastelu 10 ml/24 h temp. — lämpötila 21.5 °C air flow — ilmavirta 5 l/h	367.0 266.0	101.2 90.9	283.2 164.6	81.6 79.3	309.1 168.0	101.0 67.9	385.4 230.0	128.0 76.5	242.3 149.6	104.7 57.1
y	B A B A	temp. — lämpötila air flow — ilmavirta	311.0 205.0	99.5 100.0	302.5 176.5	78.9 61.4	253.1 179.2	84.4 65.8	343.7 ¹ 264.7 ¹	149.4 ¹ 113.1 ¹	307.6 167.1	94.1 69.1
q	B A	irrigation kastelu	120.0 56.0	34.2 20.5	124.0 83.7	38.0 27.2	66.6 47.8	19.9 19.1	251.6 121.0	61.4 38.8	393.6 178.8	123.9 67.5
z	A B	temp. lämpötila air flow ilmavirta	382.0 272.0	109.0 88.4	378.0 188.0	104.0 61.1	321.8 172.2	91.2 82.6	406.7 139.8	130.4 79.4	253.8 145.1	95.4 73.0
Laboratory temperature — Laboratorio- tion lämpötila			21.6 °C 21—23°		20.2 °C 19—21°		21.5 °C 20—23°		15.0 °C 15.0 °C		22.7 °C 22—24°	
Mean — Keskimäärin Limits — Raja-arvot			353.3 247.7		103.2 93.1		294.7 173.1		370.6 191.0		267.9 153.9	
B A			x + y + z 3		88.2 67.3		92.2 72.1		125.0 80.5		(98.1) (66.4)	

B = birch stand humus — koivikon humus

A = spruce stand humus — kuusikon humus

¹ F-layer — F-kerros

² H-layer — H-kerros

vessels and that each test only lasted approx. 2 weeks; possible deficits in the air flow were to some extent compensated by the amount of air present in the system at the beginning of the experiment. The slight or non-existent effect of the variables in question is also revealed by the means of the three Series x, y and z, which compared with the basic Series x (to trace possible seasonal variation), show both higher and lower numerical values. It is remarkable that the variation between Series x, y and z is considerably less than the variation that might be expected in view of the date when the samples were taken. Admittedly, unstable laboratory temperatures detract from the comparability of the different experiments, but the difference between e.g. the samples of June 11 and August 16 cannot be explained from the more unfavourable temperature conditions for the latter sample. This brings up the question of the connection between temperature and date of sampling (= seasonal variation).

A study of Series q, where temperature was the variable, shows that CO_2 production increased with the rise in temperature from 2.5°C to 15°C for both types of humus. At 26.3°C the birch stand humus still has a very high CO_2 production, approx. the same as at 23.3°C in the basic Series x. The respiration of spruce stand humus, on the other hand, is much lower at 26.3°C than at 23.3°C ; yet it is equal to that at 21.5°C in the period July 13—27, but considerably lower than at nearly the same temperature in the period June 11—23. In other words, the date of sampling also plays a part in the comparison of CO_2 production in similar temperature conditions. This drawback, disturbing from the smoothing point of view, applies also to the samples for the period Aug. 16—30 which gave very low values for the prevailing experimental temperature. To be able to plot a roughly reliable curve with temperature as the argument, the figures for these two diverging experiments have been left out. Thus the curves assume the courses shown in Fig. 83.

The most striking feature of the curves that concerns us here is that soil respiration in the birch stand humus seems, within the temperature limits $+2$ — $+26^\circ\text{C}$, to reach 20—40 per cent higher values than in the spruce stand.

Bearing in mind that the upper part of these curves is somewhat unreliable, no final conclusions can be drawn regarding a possible temperature optimum for the production of CO_2 in the soil. However, it seems very probable that such an optimum in reality lies at $+23$ — $+24^\circ\text{C}$ for the spruce stand, somewhat higher for the birch stand. In practice this would mean that the micro-organisms (and pos-

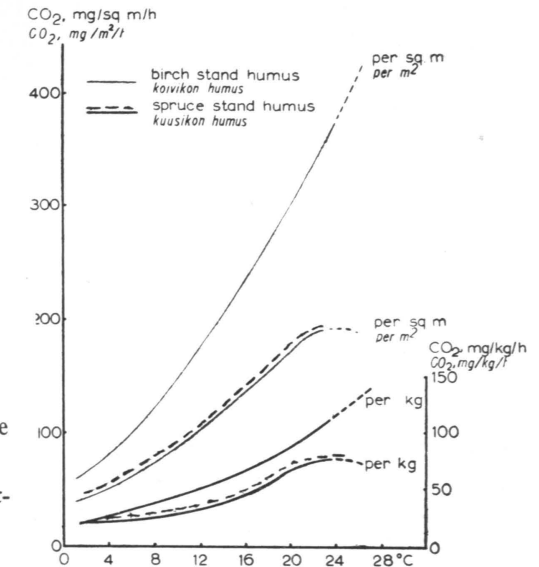


Fig. 83. Effect of temperature on the CO_2 production from humus.

Kuva 83. Lämpötilan vaikutus humuksen CO_2 -eritykseen.

sibly root respiration) in birch stand humus have evidently adapted themselves to higher temperatures than in the spruce stand. In this connection it may be mentioned that Mork (1938) found that CO_2 production increases steadily, provided the supply of nitrogen is good, from $+10^\circ\text{C}$ to $+30^\circ\text{C}$; in the event of poor nitrification the maximum is reached already at $+20^\circ\text{C}$. An extremely strong correlation between CO_2 development and temperature is also revealed by an experiment by Norman (see Waksman 1952, p. 105). According to Ladefoged's (1939) studies, the optimum temperature for spruce root development lies around $+24$ — $+26^\circ\text{C}$.

The irregularities in Table 78 caused by the varying temperature conditions in the laboratory can be smoothed out by means of these curves for CO_2 production per weight and surface unit. The result is shown in Table 79. Neither the irrigation nor the air flow series seem to provide any very clear information on the influence of these factors after the temperature correction made the individual experiments more comparable; only the heaviest irrigation had an inhibitory effect on CO_2 production. Natural moisture content of the samples was evidently somewhat too high (about 70—75 per cent) i.e. close to field capacity, for omission of irrigation caused no major changes in CO_2 production.

The factor of the greatest importance, besides temperature, seems to be

Table 79. The carbon dioxide production in humus samples from the parallel stands levelled to the same laboratory temperature.

Taulukko 79. Rinnakkaismetsiköiden humusräyhtöiden hiilidioksidin erityy lämpötilakorrektio huomioituna.

Experiment series and sort of humus Koesarjat ja humuslajit	Variable factor Muuttuva tekijä	Constant factors Muuttumattomat tekijät	Date of respiration study — Respiraatiokokeen päivämäärä			
			June 11–23 Kesäk. 11–23	June 27 — July 12 Kesäk. 27 — Heinäk. 12	July 13–27 Heinäk. 13–27	Aug. 2–14 Elok. 2–14
x B A	—	irrigation — kastelu 10 ml/24 h temp. — lämpötila 21.5°C air flow — ilmav. 5 l/h	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg
			367.0 101.2 266.0 90.9	310.0 90.6 173.3 83.3	309.1 101.0 168.0 67.9	355.0 106.0 197.0 61.0
y B A B A	irrigation kastelu	temp. — lämpötila air flow — ilmavirta	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg	sq. m — m ² kg
			311.0 99.5 205.0 100.0	328.0 87.9 185.5 67.9	253.1 85.4 179.2 65.8	313.0 ¹ 130.4 ¹ 254.0 ¹ 105.0 ¹ 202.0 ² 64.0 ² 132.8 ² 51.0 ²
z B A	air flow ilmavirta	irrigation — kastelu temp. — lämpötila	20 ml/24 h	20 ml/24 h	40 ml/24 h	0 ml/24 h
			382.0 109.0 272.0 88.4	406.0 113.0 197.0 67.7	321.8 92.2 172.2 82.6	375.0 110.0 134.0 76.0
B A	Mean Keskiarvo	x + y + z 3	5 l/h	2.5 l/h	1 1/4 l/h	2/5 l/h
			353.3 103.2 247.7 93.1	348.0 97.2 185.3 73.0	294.7 92.2 173.1 72.1	329.2 104.4 174.8 71.7

B = birch stand humus — koivikon humus 1 F-layer — F-kerros
A = spruce stand humus — kuusikon humus 2 H-layer — H-kerros

the date of sampling, as could be assumed already from the preliminary study. Fig. 84 illustrates the general trend in the production of CO₂ by the soil in summer 1951; the tendency is definitely declining from early summer to autumn. The only irregularity is caused by the humus samples of July 28, taken immediately after the beginning of a short period of intense heat with noon temperatures exceeding + 20° C. Just before the samples were taken the temperature of the humus cover had risen by 3–4° C in a few days. It is highly probable that the activity of micro-organisms was promoted by this exceptional rise in temperature. Findings pointing in a similar direction have been obtained by Wittich (1931, pp. 672–673). It is also interesting to find that the birch stand humus reacted more markedly to this environmental change; the rise in the temperature of the humus cover was also approximately 1° C greater. The results in the preliminary experiments of 1950 concurred on all essential points with the main experiment of 1951. This applies particularly to the effect of soil temperature on CO₂ development.

The general trend in CO₂ production by raw humus from Siulio is thus a declining one from early summer to autumn. Considering that the temperature of the soil cover rises almost uninterruptedly from the beginning of June to the end of August, this development seems extremely confusing. The result is just the opposite of what might be expected from the correlation between temperature and CO₂ production. The causes of this contradiction, however, are outside the framework of the present investigation. Contributory reasons are the intense respiration of both roots and micro-organisms after winter dormancy and, above all, the abundant supply of easily decomposable litter. During both autumn and winter considerable quantities of leaves, needles and twigs etc. are decomposed to an insignificant extent only (cf. e.g. Mikola 1954, p. 13), and the early stages of decomposition are known to result in high CO₂ production (cf. Waksman 1952). The result arrived at for seasonal variation differs on essential points from Fehér's (1934) findings, but they do apply to very different objects of study. This deviation in a detail rather underlines than contradicts one of the principal theses of Fehér, Wittich, Kovrigin that the soil is both the subject and the object of dynamic phenomena so far unsurveyable in detail.

As the irrigation and air flow series in the experiments of summer 1951 gave no definite solution, another experiment was carried out in July 1952 to discover the dependence of CO₂ production in the Siulionpalo samples on water and air supply. A basic series of the same type as the year before

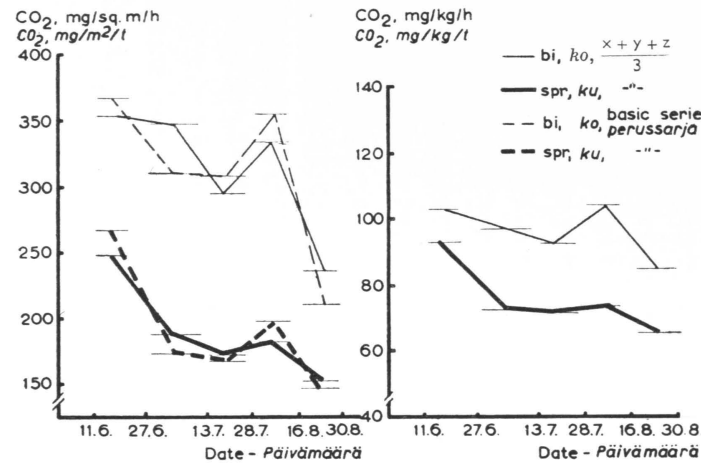


Fig. 84. Seasonal variation in the CO₂ production from humus.

Kuva 84. Humuksen CO₂-erityksen kausivaihtelu.

was taken for the comparison. The humus samples with a natural moisture content used for the irrigation series were air-dried for a few days, reweighed and returned to the respiration vessels without any irrigation whatever. The results revealed unexpected but interesting details (Figs. 85 and 86).

The basic series were found surprisingly concurrent mutually, showing a lower CO₂ production normally in the spruce stand humus. The unirrigated samples also were mutually similar, but showed a considerably lower respiration curve for the birch stand. The dryness did not seem to affect the soil respiration in the humus of the spruce stand adversely to start with; a week's drought, however, left distinct traces of a negative effect. The remarkable feature in these series of experiments is that the drying percentages both in the preliminary treatment and during the experiment were of the same order in both humus samples, but it may be pointed out that the thickness of the spruce stand humus samples was considerable compared with the birch stand humus samples.

By compiling respiration series with a comparable sampling date and temperature (approx. 21° C) from the different experiments 1950—1954 the reaction indicated above, probably caused by lack of water, can be charted at least satisfactorily. It was found that the humus of the spruce

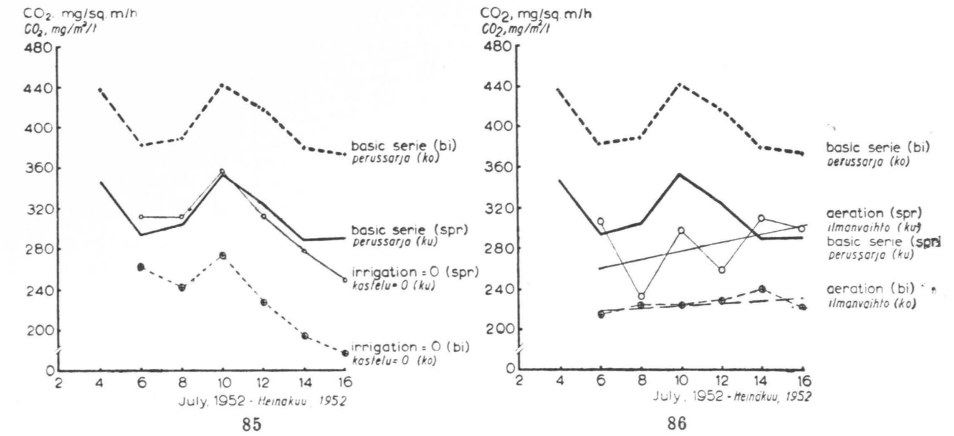


Fig. 85 and 86. Effect of drought and lack of air on the CO₂ production from humus in the birch and the spruce stand.

Kuvat 85 ja 86. Kuivuuden ja ilman vähyiden vaikutus koivikon ja kuusikon humuksen CO₂-eritykseen.

stand, on an average, decomposes better at a lower water content (optimum approx. 65 per cent of field capacity) than that of the birch stand (optimum approx. 75 per cent). In other words, given good aeration and an approximately optimal temperature, a high water content in spruce stand humus has a more inhibitory effect on the decomposition of humus than it has in birch stand humus at least in laboratory conditions. The result seems acceptable as the micro-organisms in the spruce stand humus largely consist of aerobic fungi while the humus of the birch stand probably has, besides its fungal flora, a larger bacterial population dominated by aerobic or anaerobic bacteria depending on the availability of oxygen.

The relationship between optimal CO₂ respiration and water content mentioned by Lundegårdh (1924), Romell (1928), Mork (1938), Waksman & Purvis (see Waksman 1952, p. 163) thus seems to be valid also in the cases studied here.

Cutting the air supply to 0.1 l/h per respiration vessel reduced the soil respiration of the birch stand to almost half the normal. A weak upward trend can be discerned here, as in the spruce stand too, instead of the downward trend that might be expected (F e h é r 1929). This is primarily indicative of a gradual change in the population of the micro-organisms (cf. W i t t i c h 1952, p. 18), or possibly of an adaption to the new conditions by the microbial species participating in the development of CO₂. In spite

of the lack of conformity in detail in the case of the spruce stand the experiment indicates unequivocally that soil activity in the birch stand, assuming normal moisture and temperature, is more sensitive to an exceptional insufficiency of air. This, which is quite surprising in view of the composition of the microbial populations, probably has no practical importance¹ as the aeration in the mineral soil and humus is usually probably at least as good in the birch as in the spruce stand. According to Romell (1922) the aeration is satisfactory even in old spruce forests provided they are not water-logged. The anaerobic micro-organisms have a chance of gaining dominance in practice only in very extreme moisture conditions.

Table 79 also gives some numerical data on the production of CO₂ in the F- and H-layers of the humus cover. The F-layer, more than twice as thick as the H-layer, was found to supply only approximately twice the CO₂ supplied by the latter; this comparison, however, is unfortunately somewhat misleading. The apparent equality disappears when CO₂ development per weight unit is compared; the decomposition rate of the F-layer, also per weight unit, is approximately twice that of the H-layer. The result seems natural viewed against the background of what e.g. Waksman (1952) has said of the different phases of decomposition, and of what Wittich (1952) reports on nutrients readily accessible to the micro-organisms. The higher content of nitrogen in the F-layer (cf. p. 290) is a natural sequence of this activity. Higher activity in the F-layer has been obtained also by Romell (1928, p. 14) and Melin (1928, pp. 110—112).

The humus, however, is not the only soil layer to respire. Romell (1928) established that the micro-organisms in the mineral soil also participate very effectively in the total CO₂ production of the soil and assumed that they account for nearly half the total soil respiration products. A comparative experiment was made to study this question. The result is shown in Table 80; the roots are not included in the samples.

The values obtained are probably too high as there is e.g. doubtless considerably less air available in natural soil than in the shaken soil samples used in the laboratory study. The peak of CO₂ production from these mineral soil samples can of course be caused by other factors too, but the changed physical structure seems at a first glance a fairly acceptable reason.

Taking into account that 1 kg of A-horizon or B-horizon, respectively, of natural thickness, covers approx. 1.0 sq.dm, the above values, consider-

¹ The undecomposed thick layers of leaf litter sometimes encountered in ground depressions in birch stands may be partially caused by inadequate aeration.

Table 80. Development of CO₂ in the mineral soil of the parallel stands at + 21° C in laboratory experiments, July 1952.

Taulukko 80. Rinnakkaismetsiköiden mineraalimaan hiilidioksidin erityis laboratorio-koessa (lämpötila + 21° C) heinäk. 1952.

Sample plot and soil layer <i>Näyteala ja maakerros</i>	Date — Päivämäärä							Mean <i>Keskimäärin</i>
	4	6	8	10	12	14	16	
	CO ₂ /mg/sample/h — CO ₂ /mg/näyte/t							mg/kg/h mg/kg/t
Spruce stand <i>Kuusikko</i>								
A-hor.	3.9	5.4	5.9	7.0	6.3	5.6	5.3	1.97
B-hor.	1.7	3.2	3.4	4.3	3.8	3.4	3.1	1.29
Birch stand <i>Koivikko</i>								
A-hor.	5.4	5.9	6.2	7.2	6.3	5.4	5.0	2.06
B-hor.	2.0	3.4	3.6	4.4	4.0	3.4	3.2	1.44

ing the real soil temperature, broadly speaking agree with Romell's results. What was unexpected perhaps was the higher rate of soil respiration in the A-horizon than in the B-horizon. Computed per square metre, the micro-organisms in the uppermost mineral soil layer of the birch stand (A + B-horizons), at a soil temperature of approximately + 21° C, produce approx. 350 mg/sq.m/h + respiration from still deeper soil layers + root respiration; the corresponding figure for the spruce stand would amount to about 325 mg/h/sq.m, to which of course the production of other respiration sources must be added. While the result concurs well with earlier statements concerning the dependence of soil respiration on temperature, root respiration (cf. Eidman 1943) and general nutrient conditions, it bears no relationship to the true circumstances. Bearing in mind the true temperature conditions of the soil it is probable that the soil respiration of the mineral soil for the whole summer averages hardly half the above respiration values. Against this background, the more numerous and deeper birch roots found in a warmer milieu must assume a very special importance.

In order to corroborate further the interpretation of the soil respiration results arrived at in the experiments reported above, a comparison was made of humus cakes from different forest soil types taken during the late

Table 81. The carbon dioxide production of humus from different forest site types and stands in North Finland.

Taulukko 81. Humuksen hiilidioksiidin erityys eri metsätyypeillä ja erilaisissa metsiköissä Pohjois-Suomessa.

Forest site type, stand age and tree species — <i>Metsätyyppi, metsikön ikä ja puulaji</i>									
FT	GDT	GDT	(H)MT	(H)MT	(H)MT	HMT	HMT	HMT	(H)MT
35	35	35	35	35	35	200	300	170	50
alder <i>leppä</i>	birch <i>hoivu</i>	spruce <i>kuusi</i>	birch <i>hoivu</i>	pine <i>mänty</i>	spruce <i>kuusi</i>	spruce <i>kuusi</i>	(spruce) ¹ <i>(kuusi)</i> ¹	spruce <i>kuusi</i>	birch <i>hoivu</i>
CO ₂ mg/sq.m/h — CO ₂ /mg/m ² /t									
400	370	360	240	250	210	190	120	230	280

summer of 1953. In addition to the Siulionpalo sample plots, only humus samples from Kaihuanvaara, of Rovaniemi parish, 66°20' northern latitude, were included in the experiment. The results were as follows.

The importance of forest site type for the soil respiration rate emerges particularly clearly (cf. Svinhufvud 1937). The difference between the 35-year old birch stand on burnt HMT, nowadays (H)MT and the neighbouring over 200-year old spruce stand on the same HMT at Kaihuanvaara, in addition, seems to be of the same order as that established between the parallel stands of Siulionpalo (the two last columns). The tree species, on the other hand, seems to play a more secondary role, even though the spruce stands studied seem to show a lower CO₂ production than comparable birch and pine stands (cf. e.g. Melin 1928, Gut 1929).

* * *

These studies of the development of CO₂ by the soil will permit conclusions of decisive importance for the synthesis once the last of the planned comparisons of important details in the two parallel stands has been carried out. Soil respiration is in itself a biological phenomenon, but from the point of view of the growing tree stand it is at the same time an ecological factor of extraordinary nature, associated with the habitat.

The dynamic nature of soil life has again been indisputably documented

¹ The area was clear cut about 30 years ago. — *Alue hakattiin paljaaksi n. 30 v. sitten.*

in that a considerable seasonal variation seems to occur in the carbon dioxide production of the humus cover. In the early summer, when the respiration rate of the roots is at its highest as a result of their intense activity and growth, and when the nutrient supply in the accumulated litter of the autumn and winter is most readily available, it seems that — temperature excepted — the conditions for intense CO₂ production are optimal. Assuming the soil temperature to be constant and practically optimal, soil activity in otherwise normal climatic conditions will reach its maximum in the early summer, according to the findings made in the present investigation. In the field, on the habitats involved, the influence of the above favourable biogeo-ecological factors is moderated by the fact that soil temperature in the early summer is usually very low. In spite of this, a considerable seasonal variation seems to exist, and in approximately equal form in both spruce and birch stands. In the spring, however, i.e. in the period immediately after the snow has melted, it seems the influence of the important factor temperature must result in a fairly low soil respiration rate; this is indicated by findings in America (de Selm 1952). Also Féher (1929) emphasizes the negative influence of low soil temperature (about older investigations, see Lundegårdh 1924).

Soil temperature proved to be the apparently most important ecological factor affecting the rate of soil respiration in otherwise normal conditions. Laboratory experiments showed that weak respiration occurs at + 2° C, and probably still at 0° C. Provided water and air supply is good, optimal CO₂ production, however, does not occur until the temperature in the raw humus of the spruce stand reaches approximately + 23 — + 24° C, and in the birch stand, judging from the experiments, a somewhat higher level still. At + 23° C the respiration rate of the humus cover in the birch stand increases about 6-fold but in the spruce stand only about 4-fold on the rate at + 2° C. This is another indication of the fact that the micro-organisms in the ground cover of the latter stand have adapted themselves to a lower temperature than those in the birch stand; in the latter it is warmer in the early summer especially, and the soil ice of the surface layer of the mineral soil disappears much earlier than in the cool spruce stand.

The influence on soil respiration of soil moisture seems to vary with the type of humus. Drought has more fateful consequences for soil activity in the mild humus of the birch stand than in the thick raw humus cover of the spruce stand; the latter, in turn, suffers more from an extremely high water content — as the case was e.g. in summer 1951.

Aeration was also studied in the present investigation. It was seen that

an acute oxygen deficiency, in spite of its marked initial effect in the laboratory experiment, does not at least in a short period have the same inhibitory effect on the soil-biological occurrences as a shortage of water. Aerobic activity presumably gives way to anaerobic activity. On the whole, aeration does evidently not in practice seem to be a significantly restrictive factor in the CO₂ production of the humus cover.

Two minor special experiments showed, furthermore, that soil respiration per weight unit was approximately twice as intense in the fermentation layer as in the humification layer of the humus cover, and that the total soil respiration of the mineral soil can only be assumed to reach approximately the same level as in the humus cover of the stand concerned provided the temperature is practically optimal. As a biological parallel to the mensurational paradox that stands of one and the same tree species on habitats of potentially identical site quality can indicate a different actual site quality depending on certain forest-dynamic premises, it may be pointed out in conclusion that the study of soil respiration on different forest site types also suggests that the birch stand at Siulionpalo must be referred to a higher actual site quality than its parallel stand, the old spruce forest, of which the preceding generation showed giant trees up to 27—30 metres high.

As the spruce stand shows litter poorer in nutrients, a higher soil acidity, lower soil temperature, greater tendency to an unfavourably high water content in the humus cover, its soil activity is naturally considerably weaker than that of the birch stand humus favoured by propitious ecological conditions.

The better decomposition rate in stands dominated by deciduous trees to which many soil researchers testify (cf. Hesselman 1926, etc. Melin 1928, Wittich 1933, 1952, Romell 1934, 1939, Aaltonen 1940, 1950, Gavrilov 1950) was markedly indicated at Siulionpalo too by a richer soil fauna; there were e.g. fairly large numbers of lumbricides, millepedes and slugs in the mild humus of the birch stand, while the sparse humus fauna in the spruce stand was confined to species of more oligotrophic character, like mites, centipedes and ants (cf. Eaton & Chandler 1942, Gavrilov 1950 and Dimbleby 1952 a). The importance of the soil fauna for the mechanical and biological decomposition of the organic substances and their intermingling both mutually and with the mineral soil is emphasized e.g. by Wittich (1952, pp. 5—6) who makes a reference to new findings by Central European soil biologists.

The low rate of soil respiration in the spruce stand, combined with

plentiful raw humus, can thus be considered the result of a far-gone inactivation process of micro-organic life in the soil. Many consequential phenomena, presupposed by this accumulation of humus and extremely important ecologically, have been discussed in the previous chapters. In most of the cases the comparison between the parallel stands has been unfavourable to the spruce stand.

The significance of intense soil respiration, however, is not restricted to what was said above. The CO₂ production of the soil is the biggest source of carbon dioxide in nature. A high soil respiration rate results in an increase in the CO₂ content of the air layers nearest the soil (up to 5 m, according to Lundegårdh 1924). A CO₂ concentration raised to a certain maximum limit above its normal level in the air must, therefore, purely theoretically, result in growth increase. The undergrowth in a birch stand, in other words, should be able to intensify its assimilation activity earlier and more markedly due to the warmer environment and a substratum richer in nutrients than in a comparable spruce stand, and, also, because the surrounding air space has a higher carbon dioxide content (cf. de Selm 1952) at least in the morning (cf. Huber 1952 a, b).

* * *

In the application of the above results for the CO₂ production of soil to the successions compared in the present investigation, the ecological conditions of soil respiration call for special attention to general climatic conditions in North Finland. Since periods of drought are more rare there it can be assumed that the CO₂ production of the soil is generally higher in stands dominated by birch; this is true, in normal cases at least, in the early summer when the nutrient supply from the litter is good, the water reserve from the melted snow maintains moderate moisture in the humus cover, and the apparently decisive factor, soil temperature, is simultaneously higher through good insolation than in comparable spruce stands. The actual condition of humus in old spruce forests of primary origin also indicates, in contrast to the conditions in younger stands with a considerable birch element — to say nothing of the birch-dominated stands — a greatly reduced decomposition rate in the litter, similar to that in the spruce stand under special review above. This implies, in other words, that soil activity undergoes a continuous deterioration more or less synchronized with the disappearance of the birch element and herb vegetation from the stands of primary origin.

With reference to the general ecological conditions in the stands and the humus cover during the development of the successions, we can extend the comparison to the two successions. It will be seen then that the decomposition process at least in the first 150 years in primary stands, due to the composition of the stand and ground vegetation (and thus also of the litter) and to the general ecological conditions of the habitat, bearing in mind the facts reported above on the development of CO₂, must take place at a more rapid rate and result in more abundant liberation of nutrients of importance to trees than in corresponding secondary stands. This provides an acceptable explanation of the heavy accumulation of raw humus in the secondary stands established in the descriptive section of the present investigation.

Summary of the ecological influence

The section dealing with the causes of the low production of secondary HMT spruce forest was carried out in the main at the ecological field station in the wilderness of Siulionpalo. Two parallel stands, representing the primary and secondary successions, were selected as the starting point of the study. Both stands included a spruce undergrowth component. Taking the age of the trees into account, the spruce individuals of the primary stand were found to be superior in increment, and this in spite of the fact that plant competition, at least by ocular estimate, was considerably keener in the primary stand. As the regeneration conditions in the above stand did not quite meet the requirements that very probably — according to our conception of forest dynamics — existed during the regeneration stage of each succession, two openings were cut for comparison purposes in the immediate vicinity of the sample plots demarcated for this study. With the successive changes in tree storey, ground vegetation and humus cover of the stand as a known factor, the sample plots selected were considered an adequate indicator for assessment of the ecological factors to be studied in detail.

The material collected in the main during two summers was made the basis for these detailed studies. Special questions such as the determination of temperature gradients and gravitational water gradients were not included on the grounds that they were of peripheral importance in this connection, though actually the material would permit a number of separate studies of fundamental character. As the main problem has been given a relatively tangible form in order to obtain results applicable to practical silviculture, peripheral questions have been avoided as far as practicable. The details have been discussed with reference to the requirements of the study as a whole.

Of the results presented, those data on the different ecological properties in the parallel stands which are based on direct measurements can probably be considered reliable. Where the conclusions drawn from the comparison of the birch and spruce stand have been applied to the succes-

sions there may, on the other hand, in certain cases, be an associated risk of false inferences. Primarily for this reason the synthesis has been left incomplete as regards a few contributory factors. Hence it seems most appropriate to start by summarizing in brief the dissimilarities between the stands actually studied and then apply the results to the successions in question.

The stand climate of the birch stand was characterized by relatively favourable insolation until full foliage developed. The good insolation resulted in the snow melting about 10 days earlier and in an air temperature approx. 0.5—2.0° C higher (at 2 m height) during the early summer and early high summer (1950—1951). Temperature recordings at different levels showed that the greatest differences between the stands in the ecological periods concerned in 1951 were close to soil surface. Although the soil surface in the spruce stand received more direct insolation after completion of leafing in the birch stand, the change in air temperature conditions in favour of the birch stand did not take place until the latter part of the high summer. Evapo-transpiration from the ground cover and the heating of the mineral soil required large quantities of heat in the spruce stand during the early ecological periods, periods when the soil and consequently the air too in the birch stand were already being effectively heated.

Natural wind conditions were approximately similar in the two parallel stands. The only appreciable dissimilarities found were in the air space under the crown layer of the birch stand where air currents were weaker than at the corresponding level in the spruce stand. The insignificant differences can hardly be of major ecological importance.

Neither was there any marked difference in precipitation conditions between the two stands. In spite of the more open crown canopy in the spruce stand, its interception was greater. The difference between the stands in the amount of rain reaching the soil surface is, however, almost negligible. But there is a definite and important difference in favour of the birch stand in the conditions for evapo-transpiration during the early summer. If the evaporation from free water surface can be considered to illustrate the capacity of air to absorb water, the better conditions for evapo-transpiration in the birch stand are more marked still.

The biggest ecological differences between the parallel stands were in the soil. The greater precipitation reaching the soil surface produces greater seepage to the mineral soil in the birch stand. However, it does not follow from this that the mineral soil of the birch stand was moister and more exposed to soaking than the spruce stand. On the contrary, birch transpiration

kept the relationship between supply and removal in considerably better equilibrium than obtained in the spruce stand where the ground cover (vegetation plus humus) acts as a veritable water tank up to a certain saturation point. Once absorption capacity is exceeded the surplus of water continues to flow to the mineral soil as gravitational water, and there once again it can be stored up to a certain maximum limit (field capacity of the mineral soil). This reached, the water continues to flow still deeper. The actual water storage capacity of the mineral soil depends on the magnitude of the deficit. As the transpiration of the birch stand normally exceeds that of the spruce stand — the latter, judging by the root density in the raw humus cover, takes up relatively more water than the birch stand from the humus layer — it is evident that a greater deficit usually exists in the mineral soil of the birch stand. The result is that the soil of the spruce stand is exposed to more thorough soaking from heavy rains. The saturated thick moss and humus cover in the spruce stand also has many other unfavourable consequential phenomena such as reduced decomposition of humus, reduced soil temperature, increased acidity and probably also reduced aeration between the mineral soil and the free atmosphere.

The thermal conductivity of the humus of the different sample plots was not determined. Judging by the specific weight and general structure, however, the thermal conductivity is probably much better in the birch stand's crumbly but nevertheless relatively compact humus layer thanks to the soil fauna mixed with the mineral soil. In addition, the distance of conduction is considerably shorter than in the spruce stand. On the other hand, the plentiful precipitation and resulting saturation of the humus cover has a markedly levelling effect on conduction conditions. Nevertheless the birch stand, in all the years observations were made, showed a soil temperature in the surface layer of the mineral soil 1—4° C higher than the spruce stand. The difference was greatest during spring and early summer. The temperature differences did not disappear until the autumn.

Considering that the mineral soil was similar and the total insolation during the growing season of approximately the same order in both stands, the difference in soil temperature can hardly be attributed to any other factor than the stronger insolation during the critical period between the melting of the snow and full foliage and, above all, the thinness of the humus cover in the birch stand. The thick raw humus cover of the spruce stand seems to have surprisingly effective insulating properties.

The birch stand is in a definitely better position also as regards the quantity and the qualitative properties of the litter. As the nutrient con-

centration and acidity of the ground cover are in turn dependent on the type and decomposition rate of litter, this results in a chain reaction which ensures the birch stand further important ecological advantages over the spruce stand. The biological fertilization provided by the litter in the birch stand counters high acidification in the humus cover and simultaneously creates good conditions for an effective circulation of the alkaline substances. Their mineralization is a fairly fast process, and thanks to a dense root system ramifying in the mineral soil too the uptake of these bases is evidently fairly thorough and they are soon returned via litter to the humus cover and the upper mineral soil layers. In the spruce stand the litter is poorer, the humus more acid, the decomposition slow and results in long-term accumulations of inactive raw humus; the result is an unfavourable nutrient balance.

An extremely important difference between the two parallel stands is, finally, the so-called soil activity. Extensive laboratory experiments showed that the CO₂ production of the soil, in the ecological conditions prevailing at Siulionpalo, was much livelier in the birch stand. Had the soil temperature been identical in the two stands the total CO₂ developed during the vegetation period as a whole would have been approx. 40 per cent higher in the birch stand. It should be noted that the soil temperature was actually higher in this stand and hence the percentage quoted is very probably on the low side. This superiority in soil activity involves, directly or indirectly, a number of the ecological and biological factors mentioned.

Considering the dissimilarities between the two parallel stands, it is no longer surprising that the seedlings of over 60 years of age in the gaps of the secondary forest were only 1—4 m high while the more than 10 years younger trees in the primary stands had grown to 5—12 m. The living conditions, quite simply, were on all essential points superior in the stand that originated after forest fire.

* * *

The application of the above main conclusions regarding ecological conditions in the parallel stands of the two successions involved in the present study must naturally be made with a certain caution. The stands do not represent succession phases that are mutually directly comparable. The sample stands of the mensurational section of the present investigation, of primary origin, also differ from the birch stand at Siulionpalo in their

spruce element. The spruce stand, however, is typical of the developmental phase of the secondary succession.

In spite of these objections to the representativeness of the birch stand it is possible, using the principal ecological features in the parallel stands concerned, to chart a number of dissimilarities in the living conditions of the trees in the different phases of the primary and secondary successions. The different constitution of the stand, ground vegetation and humus during most of the development from origo to climax should in any case guarantee the distinctive ecological characteristics presupposed primarily by these factors. Developing plant communities, as is known, mould their own environment.

A recapitulation of the most important characteristics of the development of stand, vegetation and humus may serve to facilitate the survey of the possible ecological differences between the successions. It is permissible to assume that both quantitative and qualitative changes in any, one or more, of these layers induce more or less powerful chain reactions in the ecological constellation. To keep the retrospective view as concise as possible only a few of the most important dissimilarities between comparable phases of development will be included.

As regards the tree species of the two successions, the primary succession phases were found to be birch-dominated up to an age of approx. 120 years. The absolute number of birch, in addition, was higher throughout than in corresponding secondary phases of development. The greater volume of the primary stands means that their crown volume also must be greater throughout than in the secondary succession phases, in earlier phases due to the rapid development of birch, in the later owing to the intense increment growth of spruce. The ground vegetation during the first century is richer in herbs in the primary phases, in the first 50—150 years in shrubs and mosses in the secondary phases. As no sudden destruction of the humus cover precedes the secondary succession its raw humus in the first 50 years is 3—10 cm thicker than the humus, milder in addition, in the primary succession. Later the difference drops to approx. 2 cm (between 80 and 300 years). The qualitative difference is greatest in the first 150 years and is gradually levelled in the later phases.

The dynamics of the shrub and tree roots, important in humus formation, are naturally governed by the dynamics of the vegetation and the stand, but an additional factor is the superficiality of the root systems which presumably applies to all phases of the secondary succession. The proportion of dwarfshrub roots (rhizomes) in the raw humus cover is strik-

ingly great in old stands in general and specifically in the secondary phases.

Against this summary background of dissimilarities specific to succession it should be possible to sketch the most essential ecological differences between comparable phases of development. As many of the physiological phenomena most important for the tree growth occur in the early summer the main emphasis will be focused on ecological conditions during this season. This gives us the following picture of the ecological dissimilarities between the primary and secondary successions.

(1) The stand climate, especially temperature, is more favourable in stands of primary succession until the spruce displaces the birch and assumes a dominating position.

(2) The soil temperature in the whole root zone, including the humus cover, is considerably higher in primary stands than in the corresponding secondary stands. The difference is probably levelled out by the removal of birch, with resulting reduced insolation. The thicker raw humus cover in the old secondary stands, however, probably prevents a shift to the detriment of the old primary stands.

(3) Water management is primarily characterized by a greater water storage capacity throughout the raw humus cover in stands of secondary succession. The thickness of the cover is probably decisive here. At the same time the conditions for evapo-transpiration are poorer — at least in the earlier secondary phases. As the transpiration of the primary stands, especially in the earliest, birch-dominated phases, is much greater than that of the secondary stands the water balance in the mineral soil remains more favourable in stands of primary succession. A beginning paludification can be discerned in the destruction phase of the secondary succession.

(4) Soil aeration, purely theoretically at least, is more effective in the primary stands, partly due to denser and deeper root systems and partly to more frequent changes in the water content of the mineral soil.

(5) Both the sedimentary and to main extent the sedentary litter are qualitatively and quantitatively better throughout the primary succession. The difference is naturally greatest during the period of birch dominance when the supply of readily soluble nutrients, e.g. nitrogen, lime, magnesium, potassium and phosphorus, is remarkably good. But even after the birch has been forced out the fertilizing effect of the litter is probably better than in the corresponding secondary phase, in the first place due to better circulation of nutrients in the preceding phases of development.

(6) The decomposition rate of the litter is highest in the earliest phases of the primary succession. A higher soil temperature combined with a richer supply of nutrients in the litter induce strong microbiological activity. The result is partly a rapid mineralization of the nutrients and partly the development of a thin, well-humified, amorphous and dark humus layer (with genuine humus substances) with a weakly acid reaction. In the climax phase the differences between the two successions probably begin to narrow. In the secondary successions the decomposition is slow throughout — except in the transition stage from primary to secondary succession — the humus has a lower content of available nutrients and a higher acidity throughout than in the corresponding primary phases.

(7) The concentration of readily soluble nutrients in the surface layer of the mineral soil is highest during the earliest phases of the primary succession. The favourable effect of forest fire, however, continues indirectly at least up to the primary climax through the circulation of bases resulting from the nutrient uptake and defoliation of deciduous trees in particular.

The above review of the varying ecological conditions during the two successions involved is perforce summary and has no pretention to completeness — either in the number of factors studied or in the evaluation of the ecological importance of the individual factors. Nevertheless, the author feels he can refer with confidence to the causes reported above of the superiority of primary stands over secondary stands. The cardinal environmental factors affecting the thriving of the trees have in any case been subjected to comparative analyses which in the majority of cases permitted an unequivocal and conclusive interpretation of the observations made.

Discussion

The object of the present investigation was to study the natural development of spruce forests on fresh site types in North Finland and to illuminate, as far as possible, the associated ecological changes. The first part of the task was solved by descriptive, mainly mensurational methods. For practical reasons the study was confined to the succession which begins after a forest fire as a more or less pure birch stand and ends up as a pure secondary spruce climax stand. The second part of the task, that dealing with the ecological changes, was solved by relatively versatile separate studies of the stand climate and soil of certain parallel stands.

The principal conclusions reached were:

— The *Hylocomium-Myrtillus* type (HMT) represents the secondary developmental stages of the northern *Myrtillus* type, characterized by tree stand of poor quality. In the so-called type stage HMT, phytosociologically, is practically identical with the northern *Myrtillus* type. For this reason the assessment of site quality has so far been based mainly on the thick raw humus layer and the poor tree stand, thus providing a picture consonant with the actual situation today. By returning the habitats that have reached their secondary stages to their primary state, e.g. by means of fire, the potential site quality i.e. northern *Myrtillus* type is restored.

— The climax theory with its cardinal idea of more or less static plant communities, at least if applied strictly to the tree stand, is a theory inapplicable to the North Finnish spruce stands on fresh site types. The primary spruce stand gradually developing after fire via the various stages of birch-spruce mixed stands into a pure stand, passes after its medium age through but a fairly short phase of development of some 100 years, reminiscent of the climax stage, which is followed by a complete destruction of the tree stand. The next tree generation developing during this post-climax stage, i.e. the stand of the secondary succession, is born and grows in ecologically much poorer conditions than the primary stand that developed immediately after forest fire. Due to the

strong influence of the spruce forest on the stand climate, the climax stage of the secondary succession assumes phytosociological features reminiscent in their essentials of the climax stage of the primary succession. As the tree stand, especially in the secondary succession, is progressively destroyed, plant species indicative of paludification make their appearance in the plant community. Thus the natural development of HMT is not that presupposed by the climax theory and the forest site type theory, i.e. a return in each succession to the same type stage expressing the same site quality. On the contrary, the natural development, unless the original site quality is restored by fire, is one of continuous decline succession by succession.

— The most important cause of the slow development of secondary stands is assumed to be their unfavourable ecological state. The cold substratum arising mainly from the thick raw humus layer that so readily retains moisture must be considered very important. It is in turn one of the principal causes of the incomplete decomposition of litter. The result is a progressive accumulation of raw humus and its many negative consequential phenomena, among which must be mentioned above all the binding of important nutrients for lengthy periods in a form which makes them unavailable to the trees, and the ever colder, more acid and moister substratum.

The main conclusions seem at first glance to contradict somewhat the cardinal principle of the forest site type theory. But a close review reveals that the earlier investigators too have or very nearly have arrived at similar results.

C a j a n d e r himself originally regarded HMT as suspect. He points out that the plant cover and tree stand of this forest site type do not fit into his theory. With his unrivalled intuition he stresses in one of his statements that HMT is a result of the deterioration of forest soil caused by spruce forest. Hence the hitherto accepted definition of HMT as a site type must probably be considered a temporary solution, and the fact that it conforms poorly with the present forest site type theory will be reverted to further below.

H e i k i n h e i m o, again, gives a large number of examples which both illustrate the transition of HMT via forest fire to communities similar to MT and show that burnt forest areas have developed into HMT. He attributes the origination of HMT mainly to the climate, though he does say too that HMT is a forest site type created by the spruce itself.

An important result of Heikinheim's investigation, the finding that HMT is at its most typical mainly on the northern and eastern aspects of mountains, is a powerful emphasis of the decisive importance of the climate, expressly the stand climate, in the formation of HMT. In the present investigation the exposition of the habitats has not been subjected to special study, but the ecological observations made strongly support Heikinheim's finding. It seems as if the conditions for the described development of secondary forests were particularly favourable just on the northern and eastern slopes on which expressly the soil temperature generally remains below the normal.

Kujala in his time was the first to stress the parallelism of HMT and MT. In addition, he assumed that MT would degenerate into HMT within a single tree generation. These conclusions by Kujala are corroborated as such by the present findings.

The plant cover descriptions for MT and HMT worked out by Ilvesalo prove indisputably the nature of the phytosociological equality involved in reality. It is very noteworthy that the HMT distinguished by him tens of years ago, apparently on the basis of the thick raw humus layer and the physiognomic characteristics of the tree stand, corresponds in many details with the secondary spruce stand described in the present investigation. In the present author's opinion this increases the reliability of the present investigation considerably on this point. In addition, it may be mentioned that it was the phytosociological similarity probably that led to the extensive re-classification of HMT under MT in the second national forest survey.

Aaltonen's doubts about HMT's position in the fertility scale prove justified. The idea advanced by him — that the present poor site quality must have other causes also than the soil — is provided with a natural explanation in the separate ecological studies of the present investigation, an explanation which he himself gave at quite an early stage: »HMT is the result of soil degeneration caused by spruce». Aaltonen, by a very different route, comes to almost the same conclusion as the present author on the potential site quality of HMT (Aaltonen 1952).

Airaksinen and Teivainen, again, have emphasized the decisive importance of the spruce expressly for the formation of the ground vegetation on HMT.

It may also be mentioned that many practical foresters working in North Finland have assumed that the causes of the low production of HMT spruce forests lay in the very factors that were studied in the present

investigation. Among them may be mentioned especially Metsänheimo, Oksanen and Siitonen.

The question of the slow development of secondary stands has interested foreign scientists as well. Just a few results, particularly valuable from the point of view of the present investigation, may again be selected from the vast literature. Rupp's (1946) and Bloomberg's (1950) observations of the poor growth of the second generation of spruce in the coniferous forest zone of Canada concur with the principal conclusion reached in the present investigation. Similarly, the investigations by Wiedemann (1925) and expressly by Wittich (1952) and Attenberger (1951) into the decline in the growth of German spruce stands also support the above result on the causes of the regressive development. The rapid collapse of tree stands, an important thesis in the dynamics of the HMT forests, is known from forests of a different nature also (cf. Iwashkevitch 1930 and Jones 1945). Above all, the decisive importance of spruce for the physiognomy of the plant cover has been established by thorough research (Attenberger 1951). Chirita's (1931) views of the influence of tree stand and vegetation upon the availability of nutrients in the humus layer concur also with the results of the present study.

Hence the present investigation receives strong backing from results attained elsewhere. Inevitably, of course, there are many points of detail on which the different investigations and the main results reported above do not agree. An important example is Hesmér's (1930) finding that fire has not a positive influence. His rigid conclusion, however, applies to the use of fire in forests outside the cool and humid coniferous forest zone. Similarly e.g. Korstian's observations (1937) of the devastating effect of fire after logging on the spruce stands in the Appalachian Mountains is doubtless true of the local conditions. In the North Finnish spruce forests, however, the selective cutting method, proposed by Korstian, would produce still worse problems.

In his perusal of the literature, the present author has found no investigations based on thorough and prolonged ecological studies of plant communities similar to HMT spruce stands in which the results are sharply contradictory to the main results reported above, on one or several essential points.

* * *

As pointed out above, C a j a n d e r himself observed that the plant cover and tree stand of HMT did not fit into his forest site type theory. Now follows a short review of the extent to which the present results contradict the fundamental conceptions of the forest site type theory.

C a j a n d e r states (1949, p. 21) that the natural classification of habitats must be accurate and objective. The instance given above from national forest surveys shows that the forest site type theory does not meet these requirements as far as HMT is concerned because two »forest site types» overlap physiognomically although, according to the present investigation, they differ a great deal in their ecologico-biological characteristics.

The application of the third fundamental requirement of the forest site type definition (op. c. p. 31, Item 3) to the HMT spruce forests also seems barely satisfactory. It presupposes that the changes caused by the tree species growing on the site at a given time must be considered temporary in character. It remains to be decided which of the two tree species has a temporary influence, the birch of the primary forest or the spruce of the secondary forest.

Bearing in mind that C a j a n d e r (op.c. p. 32) endeavours to define the potential site quality, the latter alternative — the spruce of the secondary forest — must be considered the temporary species. This conclusion, however, is in sharp contradiction to the supporting conception of the forest site type theory, based on the climax theory (op.c. p. 24). According to this, it would be most correct to consider HMT the real forest site type and its first tree generation only a temporary deviation caused by fire from the state of equilibrium. However, the forest site type theory seeks above all to provide practical forestry with a durable basis of classification. This is borne out by C a j a n d e r's fundamental endeavour to describe, with the aid of the forest site types, those primary site factors that would remain even if the site were completely bared of plants (op.c. p. 32). In other words, HMT should not shift to *Myrtillus* type by burning over but should become a habitat equal in fertility to the thick-moss type.

Hence C a j a n d e r's conclusion of the temporary nature of the influences of secondary site factors must be considered a misleading idea that must have arisen from an erroneous application of the climax theory. C a j a n d e r, it is true, instinctively recognized that there was something odd about HMT, but he did not devote adequate attention to the peculiarity.

On the other hand, it is difficult not to agree with C a j a n d e r on the main lines of development of the vegetation appearing on a site that

has been returned to a primary state. Even the gradual formation of the plant associations in the primary succession of the present investigation into type associations provides strong and indisputable support for this section of C a j a n d e r's beautiful logic. What remains to be seen is where the contradiction lies. It was concluded above that the application of the climax theory to the thick-moss type is misleading because of the regressive development involved. Assuming that the results reported in the present investigation of the dynamics of HMT forests and of the restoration of their fertility by fire are correct, the forest site type definition by C a j a n d e r is limited in its application to primary forests only. C a j a n d e r himself, not knowing the character of secondary forests in detail, may originally have intended this limitation.

In other words, HMT represents the northern MT in its secondary succession stages, in which the naturally regenerated spruce stands, due to numerous unfavourable ecological factors, are generally sparser and of slower growth than the potential site quality presupposes.

It is evident that the amplitude of variation present in the secondary succession stages is very wide. The present investigation includes only one development series from among the many possible. A characteristic common to all HMT forests, however, besides the thick raw humus layer, is a tree stand of poor growth. By changing the ecological qualities of the site its actual site quality too can be made to approach the potential, i.e. the true site quality.

There is but little HMT present in South Finland. Yet it is difficult to see why the influence of South Finnish spruce stands on their own environment should differ in principle. Partly thanks to widespread cultivation by burning-over and partly because of numerous forest fires, the problem of the secondary forests, it is true, has still not become as topical as it has in North Finland, even though plenty of so-called tired spruce stands are encountered in the provinces of Uusimaa (Nyland) and North Häme (Tavastland) on fresh sites. In these forests a long-term ecological constellation, too static mainly due to the tree stand, has evidently reversed the originally dynamic course of development of the biocoenosis to a mainly regressive one.

Practical application

The practical applications of the present investigation are clear. Restoration, on a larger scale than before, of the northern secondary forests to their primary condition must be started without delay. The technical silvicultural solution in the majority of cases is the simplest: clear cutting, burning-over, and artificial regeneration.

It must of course be emphasized that the immediate removal of the raw humus is not always the main thing; the principal objective is often to convert the nutrients contained in the raw humus gradually into a state in which they are available to the trees. But forestry in Finland is not so intensive yet that large-scale artificial fertilizing of forest soils, leading to the activation of the raw humus layer, is an economic proposition. Hence burning-over, which leaves some 1—3 cm of organic matter unburned on the surface of the mineral soil is probably the most appropriate measure employable at present. Losses of organic matter are easily replaced by the biological route provided the burned-over lands are not exceptionally poor in bases. The deciduous seedling stand which grows spontaneously on the burned-over area maintains the biological health of the soil by the vital circulation of alkaline nutrients. In practice this means that in thinning cultivated seedling stands established on former thick-moss sites at least a slight admixture of deciduous trees must be left in the main seedling stand wherever competitive conditions permit. Later on, too, the slightly mixed character of the stand must be retained as long as possible.

Where acceptable natural regeneration of spruce has already occurred the stand must, initially in particular, be allowed to develop heavily mixed with deciduous trees so that the decomposition of the old thick raw humus layer can proceed more rapidly and the stratification of a new raw humus layer can be inhibited as far as possible.

The problem of choice of the tree species is outside the scope of the present investigation. But it may be recalled in passing that the growing stock of the primary stand described in the present investigation differs

considerably in its development from that of present-day cultivated pine stands. In North Finland, rich in pine, the regeneration of spruce on the best fresh forest soils, however, is perhaps a solution worth considering. But the medium and the poorest HMT soils must be converted into pine stands without hesitation.

We know already that the growth of those pine stands is very superior to that of the former HMT spruce stands. The present investigation suggests there is every reason to believe that this superiority will be maintained in the future too. The growth increase is not transient, the result of a wasteful once-for-all utilization of nutrients liberated from the burnt raw humus layer; it will persist, provided the true fertility of the soil is maintained by ensuring that the composition of tree species is suitable — and, in due course, perhaps by a new burning-over.

* * *

As was pointed out in the foreword, Heikinheimo succeeded in converting HMT spruce stands of poor growth into artificial seedling stands of excellent growth. The knowledge of stand climate, humus activity, mineralization of nutrients and the physical properties of forest soil was then on the whole very incomplete since no investigations had been made. In other words, Heikinheimo had no guarantee that his silvicultural solution would lead to the desired result. A small memento of his life-work is visible on the slopes of the experimental areas of Kivalo and Kaihuanvaara. It would be difficult to find more beautiful evidence than the vital cultivated pine stands growing there of a correctly evolved solution in principle from a time when knowledge had to be combined with intuition and when the solution advocated, in the opinion of the highest forestry authorities, was simple radical defiance of nature.

The view advanced in this work of the nature of HMT forests clearly helps to throw new light on many earlier solutions offered in connection with timber logging, land settlement, taxation and economic planning. Without going into detail, it may be said in brief that the silvicultural viewpoints alone are sufficient to warrant the faster utilization of the growing stock in the old spruce forests in Lapland and the undelayed reforestation of the fresh firm forest lands there for the service of forestry. Thus can the potential productivity accumulated in them in the course of centuries be put to good use.

Literature

- Aaltonen, V. T. 1917. Lapin valtionmetsät. — MA. Helsinki.
- »— 1919. Kangasmetsien luontaisesta uudistumisesta Suomen Lapissa. I. (Referat: Über die natürliche Verjüngung der Heidewälder im finnischen Lappland.) — MKJ 1. Helsinki.
- »— 1920 a. Über die Ausbreitung und den Reichtum der Baumwurzeln in den Heidewäldern Lapplands. — AFF 14. Helsinki.
- »— 1920 b. Wasserverbrauch der Bäume und Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens. — AFF 14. Helsinki.
- »— 1925. Über den Aziditätsgrad (pH) des Waldbodens. Referaatti: Metsämaan happamuusasteesta (pH). — MKJ 9. Helsinki.
- »— 1926. Über die Umsetzungen der Stickstoffverbindungen im Waldboden. Summary: The decomposition of nitrogenous compounds in woodland soils. — MKJ 10. Helsinki.
- »— 1932. Über den Einfluss der Holzart auf den Boden. Summary in English: The effect of different species of tree on the soil. — MTJ 17. Helsinki.
- »— 1933. Über die postglazialen, natürlichen Veränderungen des Waldbodens in Finnland. Selostus: Suomen metsämaaperän luontaisista muutoksista jääkauden jälkeen. — MTJ 18. Helsinki.
- »— 1935. Zur Stratigraphie des Podsolprofils besonders vom Standpunkt der Bodenfruchtbarkeit. I. Selostus: Valaisua podsolimaan kerrallisuuteen silmälläpitäen varsinkin maan viljavuutta. I. — MTJ 20. Helsinki.
- »— 1936 a. Kuusi männyn kilpailijana kasvupaikasta. Referat: Die Fichte als Konkurrentin der Kiefer um den Standort. — AFF 42. Helsinki.
- »— 1936 b. Kuusi maan huonontajana. — MA. Helsinki.
- »— 1937 a. Über die Bodenkundliche Bonitierung der Waldstandorte. I. Suomenkielinen selostus: Metsäkasvupaikkojen bonitoinnista maan ominaisuuksien perusteella. I. — MTJ 25. Helsinki.
- »— 1937 b. Einige pH-Bestimmungen in Waldböden. Selostus: Muutamia pH-määräyksiä metsämaissa. — MTJ 25. Helsinki.
- »— 1939. Zur Stratigraphie des Podsolprofils besonders vom Standpunkt der Bodenfruchtbarkeit. II. Selostus: Valaisua podsolimaan kerrallisuuteen silmälläpitäen varsinkin maan viljavuutta. II. — MTJ 27. Helsinki.
- »— 1940. Metsämaa. Metsämaatieteen oppi- ja käsikirja. — Porvoo—Helsinki.
- »— 1941 a. Metsämaamme valtakunnan metsien toisen arvioinnin tulosten valossa. Referat: Die finnischen Waldböden nach den Erhebungen der zweiten Reichswaldschätzung. — MTJ 29. Helsinki.
- Aaltonen, V. T. 1941 b. Maalajien luokituksesta. Referat: Über die Klassifizierung der Bodenarten. — MTJ 29. Helsinki.
- »— 1941 c. Zur Stratigraphie des Podsolprofils besonders vom Standpunkt der Bodenfruchtbarkeit. III. Selostus: Valaisua podsolimaan kerrallisuuteen silmälläpitäen varsinkin maan viljavuutta. III. — MTJ 29. Helsinki.
- »— 1948. Boden und Wald unter besonderer Berücksichtigung des nordeuropäischen Waldbaus. — Berlin.
- »— 1950. Die Blattanalyse als Bonitierungsgrundlage des Waldbodens. Selostus: Lehtianalyysi metsämaan hyvyysluokituksen perusteena. — MTJ 37. Helsinki.
- »— 1952. Earth radiation in the light of forest investigations. Selostus: Maan säteily metsätutkimusten valossa. — MTJ 40. Helsinki.
- Aarnio, B. 1931. Maaperäoppi. — Porvoo.
- »— 1938. Moreenin mekaaninen kokoomus Suomessa. Referat: Die mechanische Zusammensetzung der Moräne in Finnland. — Maatal. koel. maatumkimusos. Agrogeol. julk. 45. Helsinki.
- Adams, W. R. 1934. Studies in tolerance of New England forest trees. XI. The influence of soil temperature on the germination and development of white pine seedlings. — Univ. of Verm. and State Agric. Coll., Verm. Agric. Exp. Stat., Bull. 379.
- Ahola, V. K. 1946. Kõnssiohakkuualueiden kunnostaminen. — MA. Helsinki.
- »— 1947. Perä-Pohjolan metsätaloutta olisi kaikin keinoin kohennettava. — Metsälehti 38. Helsinki.
- »— 1950. Poimintoja metsähallituksen metsäpalotilastosta. Summary: Administrative aspects of fire fighting in forests. — MA. Helsinki.
- Airaksinen, K. 1919. Metsätyyppiopista. — MA. Helsinki.
- »— 1920. Kuusimetsien esiintymisestä Kuolajärvellä. Suomen Metsätieteellisen Seuran toiminta v. 1917—1920. Julkaisut O. J. Lakari. — AFF 14. Helsinki.
- Amann, H. 1932. Birkenvorwald als Schutz gegen Spätfröste. — FC 53. Berlin.
- André, Per. 1947. Bärrens och mossornas förnäproduktion i ett mellansvenskt barrskogsbestånd. — SST. Stockholm.
- Arnborg, Tore. 1943. Granberget. En växtbiologisk undersökning av ett syd-lappländskt granskogsområde med särskild hänsyn till skogstyper och föryngring. Zusammensetzung: Granberget. Eine pflanzenbiologische Untersuchung eines südlappländischen Fichtenwaldgebietes unter besonderer Berücksichtigung von Waldtypen und Verjüngung. — Norrländskt handbibliotek. XIV. Uppsala — Stockholm.
- »— 1945. Det nordsvenska skogstypsschemat. — Stockholm.
- »— 1947. Föryngringsundersökningar i mellersta Norrland. — NST. Stockholm.
- »— 1949. Från svedjebbruk till hyggesbränning. — Särtryck ur Norrlands Skogsvårdsförbunds exkursionsprogram 1949. Stockholm.
- »— 1952. Något om Frostvikens skogar, deras vegetation och föryngringsproblem. Summary: Forests in Frostviken (Jämtland, northern Sweden), their vegetation and reproduction. — NST. Stockholm.
- Asahi, Masami. 1951. Edaphological study on Norway Spruce (*Picea excelsa* Link.) plantations in Tokyo University Forest, Hokkaido. — Bulletin of the Tokyo University Forests 41. (In Japan).

- Attenberger, J. 1951. Die Bodenvegetation als Standortweiser in Fichtenreinbeständen der Münchener Schotterebene. — FC 70. Berlin.
- Auer, V. 1922. Suotutkimuksia Kuusamon ja Kuolajärven vaara-alueilta. Referat: Moorforschungen in den Vaargebieten von Kuusamo und Kuolajärvi. — MKJ 6. Helsinki.
- 1928. Über die Einwanderung der Fichte in Finnland. Selostus: Kuusen tulosta Suomeen. — MTJ 13. Helsinki.
- Aurén, T. E. 1930. Ljusklimatologiska undersökningar. Summary: Investigations into the distribution of sunlight energy. — SST. Stockholm.
- Baker, F. S. 1929. Effect of excessively high temperatures on coniferous reproduction. — JF 27. Washington.
- 1953. Stand density and growth. — JF 51. Washington.
- Baumgartner, A. 1952. Untersuchungen zum Wärme- und Wasserhaushalt junger Fichtenbestände. III. Die Strahlungsbilanz in einer Fichtendickung. — FC 71. Berlin.
- Benninghoff, W. S. 1952. Interaction of vegetation and soil frost phenomena. — Arctic 5. (Biol. Abstr. 26).
- Berg, Åke. 1929. Den nya skogen. Studier från övre Norrlands svårförnygrade skogsmarker. — NST. Stockholm.
- Bloomqvist, A. G. 1872. Tabeller framställande utvecklingen af jemnåriga och slutna skogsbestånd af tall, gran och björk. — Helsingfors.
- 1879. Eine neue Methode den Holzwuchs und die Standortsvegetation bildlich darzustellen. (Sechs Vegetationsbilder aus Nord-Finnland und Lappland.) — Bidrag till Kännedom af Finlands Natur och Folk 21. Helsingfors.
- 1883. Finlands trädslag i forstlig hänseende beskrifna. II. Granen. — Helsingfors.
- Bloomberg, W. J. 1950. Fire and spruce. — The Forestry Chronicle 26. Oshawa, Ontario.
- Bouyoucos, G. J. and Mick, A. H. 1940. An electrical resistance method for the continuous measurement of soil moisture under field conditions. — Michigan Technical Bulletin 172. East Lansing.
- 1947. Improvements in the plaster of paris absorption block electrical resistance method for measuring soil moisture under field conditions. — Soil Science 63. Baltimore.
- Braun-Blanquet, J. 1951. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Wien.
- Brenner, Widar. 1922. Några ord om bonitering av skogsmark på grund av vegetationen. — MA. Helsinki.
- Briggs, Lyman J. and Shantz H. L. 1916. Hourly transpiration rate on clear days as determined by cyclic environmental factors. — Journal of Agricultural Research 5. Washington.
- Broadbent, F. E. and Norman, A. G. 1947. Some factors affecting the availability of organic nitrogen in soil — a preliminary report. — Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 11.
- Brückner, E. und Jahn, R. 1932. Über Wurzelbildung verschiedener Holzarten in Böden des ostthüringischen Buntsandsteingebietes. — TFJ 83. Tharandt.

- Burger, Hans. 1933. Waldklimafragen. II. Mitteilung. Meteorologische Beobachtungen im Freien, in einem Buchen- und einem Fichtenbestand. — MSFV 18. Zürich.
- 1951. Waldklimafragen. IV. Meteorologische Beobachtungen im Brandiswald. — MSFV 27. Zürich.
- 1952. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XII. Mitteilung. Fichten im Plenterwald. — MSFV 28. Zürich.
- 1953. Holz, Blattmenge und Zuwachs. XIII. Mitteilung. Fichten im gleichaltrigen Hochwald. — MSFV 29. Zürich.
- Bühler, Anton. 1918. Der Waldbau. I. — Stuttgart.
- Cajander, A. K. 1916. Metsänhoidon perusteet. I. — Porvoo.
- 1917 a. Metsänhoidon perusteet. II. Suomen dendrologian pääpiirteet. — Porvoo.
- 1917 b. Katsaus Suomen metsätyyppeihin. — MA. Helsinki.
- 1921. Zur Frage der gegenseitigen Beziehungen zwischen Klima, Boden und Vegetation. — AFF 21. Helsinki.
- 1949. Metsätyypit ja niiden merkitys. Forest types and their significance. — AFF 56. Helsinki.
- Cajander, A. K. und Ilvessalo, Yrjö. 1921. Über Waldtypen. II. — AFF 20. Helsinki.
- Cajander, Erkki K. 1933. Tutkimuksia Etelä-Suomen viljelyskuusikoiden kehityksestä. Deutsches Referat: Untersuchungen über die Entwicklung der Kulturfichtenbestände in Süd-Finnland. — MTJ 19. Helsinki.
- Cajanus, Werner. 1914. Über die Entwicklung gleichaltriger Waldbestände. Eine statistische Studie. 1. — AFF 3. Helsinki.
- Candy, R. H. 1951. Reproduction on cut-over and burned-over land in Canada. — Forest Research Division. Silvicultural Research Note, No. 92. Ottawa.
- Chirita, Constantin D. 1931. Untersuchungen über den Nährstoffgehalt der Waldhumusaufgaben unter Berücksichtigung der mineralischen Unterlage und Betrachtungen über ihre Bedeutung für die Ertragsfähigkeit der Waldböden. — FC 53. Berlin.
- Clements, Frederic E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. — Carnegie Inst. Wash. Publ. 242.
- 1949. Dynamics of vegetation. — New York.
- Cooper, W. S. 1913. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. — Bot. Gaz. 55. Chicago.
- Corson, C. W., Allison, J. H. and Cheyney, E. G. 1929. Factors controlling forest types on the Cloquet Forest, Minnesota. — Ecology 10. Brooklyn, N.Y.
- Craib, Ian J. 1929. Some aspects of soil moisture in the forest. — Yale University School of Forestry 25. New Haven.
- Daubenmire, R. F. 1947. Plants and environment. A textbook of plant autecology. — Second printing. New York — London.
- Dimbleby, G. W. 1952 a. Soil regeneration on the North-east Yorkshire moors. — The Journal of Ecology. 40. Cambridge.
- 1952 b. The root sap of birch on a podzol. — Plant and Soil 4. The Hague.
- Dmitrijev, A. S. 1954. The transpiration of tree stands in northern conditions. — Lesnoje Hozjajstvo. Moskva. (In Russian).

- Doyle, J. A. 1952. Local variations in rainfall. — *The Forestry Chronicle* 28. Os-hawa, Ontario.
- Duchaufour, Ph. 1953. De l'influence de la chaleur et des radiations sur l'activation de l'humus forestier. — *Rev. for. franc.* 3. Nancy.
- »— 1954. The effect of burning on the development of humus. — *Rev. for. franc.* 6. Nancy.
- Dunning, Duncan. 1949. Roots of forest trees. A selected list of references. — *Forest Research Notes*. U. S. Department of Agriculture, Forest Service California Forest and Range Experiment Station, Berkeley.
- Eaton, Theodore H. Jr. and Chandler, Robert F. Jr. 1942. The fauna of forest-humus layers in New York. — *Cornell Univ. Agric. Exp. Stat.* Ithaca, New York.
- Eide, Erling. 1926 a. Granskogens foryngelses forhold i Namdalstraktene. Über die Verjüngungsverhältnisse der Fichtenwälder Namdals. — *MNS II*. Oslo.
- »— 1926 b. Om sommervarmens innflydelse på årringbredden. Tysk resume: Über Sommertemperatur und Dickenwachstum im Fichtenwald. — *MNS II*. Oslo.
- Eidmann, Franz Erich. 1943. Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. — *Schriftenreihe der Hermann-Görling-Akademie der Deutschen Forstwissenschaft* 5. Frankfurt am Main.
- Eini, E. A. 1951. Eräs metsänuudistuskoe Kainuussa. — *Metsälehti* 48. Helsinki.
- Eneroth, O. 1928. Bidrag till kännedom om hyggesbrännings inverkan på marken. — *Skogshögskolans Festskrift*. Stockholm.
- »— 1931 a. Om skogstyper och föryngringsförhållanden inom lappmarken. — *NST*. Stockholm.
- »— 1931 b. Försök rörande hyggesaskans inverkan på barrträdsfröets groning och plantornas första utveckling. Versuche über die Einwirkung der Asche von Schlagabbrennen auf das Keimen des Nadelbaumsamens und die erste Entwicklung der Pflanzen. — *Commentationes Forestales* 5. Helsinki.
- »— 1934. Om skogstyper och föryngringsförhållanden inom lappmarken. II. — *NST*. Stockholm.
- »— 1937. Om gransjälvsådden på några gamla kalhyggen. — *NST*. Stockholm.
- Fehér, D. 1929. Die Biologie des Waldbodens und ihre physiologische Bedeutung im Leben des Waldes. — *AFF* 34. Helsinki.
- »— 1934. Über die Schwankungen der Bodenazidität und Bodenatmung. — *Arch. f. Mikrobiologie*. Berlin.
- Fehér, D. und Frank, M. 1938. Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur und des Wassergehaltes auf die Tätigkeit der Mikroorganismen des Bodens. II. — *Arch. f. Mikrobiologie*. Berlin.
- Forsslund, K-H. 1941. Nordliga öronviveln — en skadegörare på barrträdens groddplantor i Norrland. — *Skogen* 28. Stockholm.
- Franssila, M. 1936. Mikroklimatische Untersuchungen des Wärmehaushalts. — *Mitt. d. Met. Zentralanst. d. finn. Staates* 20. Helsinki.
- »— 1945. Mikroklimatische Temperaturmessungen in Sodankylä. — *Mitt. d. Met. Zentralanst. d. finn. Staates* 26. Helsinki.
- »— 1949. Mikroilmasto-oppi. — *Otavan tiedekirjasto* 11. Helsinki

- Fröhlich, Julius. 1935. Aus dem Fichtenurwalde der Südkarpathen. — *CF* 61. Wien.
- Gaiser, R. N. 1952 a. Root channels and roots in forest soils. — *Proc. Soil. Sci. Soc. Amer.* 16.
- »— 1952 b. Readily available water in forest soils. — *Proc. Soil. Sci. Soc. Amer.* 16.
- Gavrilov, K. A. 1950. Influence of stand composition on the microflora and fauna of forest soils. — *Pedology* 3. Moskva. (For. Abstr. 12).
- Geiger, Rudolf. 1925. Untersuchungen über das Bestandsklima. I—II. — *FC* 47. Berlin.
- »— 1926. Untersuchungen über das Bestandsklima. III—VI. — *FC* 48. Berlin.
- »— 1927—1929. Messung des Expositionsklimas. — *FC* 49—51. Berlin.
- »— R. 1941. Das Standortsklima in Altholznahe. — *Mitteilungen der Hermann-Görling-Akademie der Deutschen Forstwissenschaft* 1. Frankfurt am Main.
- »— 1950. Das Klima der bodennahen Luftschicht. Ein Lehrbuch der Mikro-klimatologie. — *Die Wissenschaft* 78. Braunschweig.
- Grace, L. A. de. 1950. Selective logging of spruce in sub-alpine Alberta. — *Res. Note For. Br. Can.* 96. (For. Abstr. 12).
- Graebner, P. 1909. Beiträge zur Kenntnis nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten an forstlichen Gewächsen. 4. Bewurzelungsverhältnisse im Fichtenrohhumus. — *ZfJ* 41. Berlin.
- Gut, Robert-Charles. 1929. Le gaz carbonique dans l'atmosphère forestière. Diss. — Berne.
- Halden, Bertil E. 1926. Studier över skogsbeståndens inverkan på markfuktig-hetens fördelning hos skilda jordarter. — *SST*. Stockholm.
- Hamberg, H. 1876. La temperature et l'humidité de l'air à diff. hauteurs observées à Upsal pendant l'été de 1875. — *Upsala*.
- Heiberg, Hans H. H. 1938. Bunnvegetasjonen efter skogbrann i Øst-Norge. Deutsche Zusammenfassung: Die Bodenvegetation nach Waldbränden in Ostnorwegen. — *MNS VI*. Oslo.
- Heikinheimo, Olli. 1912. Metsämaitten kosteussuhteista. 1. Kuivien kangas-maitten kosteussuhteet. — *SMJ* 29. Helsinki.
- »— 1915. Kaskiviljelyksen vaikutus Suomen metsiin. Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. — *Metsähall. julk.* 2 ja *AFF* 4. Helsinki.
- »— 1917. Metsänhävityksen ja polton vaikutuksesta metsämaahan. — *AFF* 8. Helsinki.
- »— 1920 a. Kuusen iän määräämisestä ja kuusen myöhäisjuurista. Referat: Über die Bestimmung des Alters der Fichte und ihre Adventivwurzeln. — *MKJ* 2. Helsinki.
- »— 1920 b. Pohjois-Suomen kuusimetsien esiintyminen, laajuus ja puuvarastot. Referat: Vorkommen, Umfang und Holzvorräte der Fichtenwälder in Nord-Finnland. — *MKJ* 3 ja *AFF* 15. Helsinki.
- »— 1920 c. Suomen lumituhoalueet ja niiden metsät. Referat: Die Schneeschadenge-biete in Finnland und ihre Wälder. — *MKJ* 3. Helsinki.
- »— 1921. Suomen metsärajametsät ja niiden vastainen käyttö. Referat: Die Wald-grenzwälder Finnlands und ihre künftige Nutzung. — *MKJ* 4. Helsinki.

- Heikinheimo, Olli. 1922. Pohjois-Suomen kuusimetsien hoito. Referat: Über die Bewirtschaftung der Fichtenwälder Nordfinlands. — MKJ 5. Helsinki.
- »— 1931. Metsien luontainen uudistaminen. — Tapion käsikirjasia 22. Helsinki.
- »— 1932. Metsäpuiden siementämiskyvystä. I. Deutsches Referat: Über die Besamungsfähigkeit der Waldbäume. I. — MTJ 17. Helsinki.
- »— 1935. Pohjois-Suomen metsätaloudelliset pulmat. — Metsälehti 51—52. Helsinki.
- »— 1937. Metsäpuiden siementämiskyvystä. II. Deutsches Referat: Über die Besamungsfähigkeit der Waldbäume. II. — MTJ 24. Helsinki.
- »— 1939. Kokemuksia paksusammatyypin metsien käsittelystä. — Helsinki.
- »— 1947. Männyn ja kuusen siemenvuodet ja siemensadot. — Metsälehti 13—14. Helsinki.
- »— 1948. Metsäpuiden siementämiskyvystä. III. On the seeding capacity of forest trees. III. — MTJ 35. Helsinki.
- Heinonen, Reijo. 1951. Maan rakenteesta. Kirjallisuuskatsaus. Summary: On the structure of the soil. Review of literature. — Maatal. koel. maatutkimusos. Agrogeol. julk. 57. Helsinki.
- »— 1954. Multakerrosten kosteusuhteista Suomen maalajeissa. Summary: Moisture conditions in Finnish topsoils. — Maatal. koel. maatutkimusos. Agrogeol. julk. 62. Helsinki.
- Herlin, Rafael. 1913. Jordmånens och temperaturens inflytande på växternas förekomst och utbredning. En studie i biologisk växtgeografi med särskild hänsyn till dess tillämpning i forstvetenskap. Referat: Die Verbreitung der Pflanzen und die Abhängigkeit derselben von Boden und Temperaturverhältnissen. — Ur årsskrift från Föreningen för Skogsvård i Norrland. Stockholm.
- Herz, Martti. 1931. Näkökohtia kuusen uudistumiskysymyksestä. — SMJ 1. Helsinki.
- »— 1932. Tutkimuksia aluskasvillisuuden merkityksestä kuusen uudistumiselle Etelä-Suomen kangasmailla. Deutsches Referat: Über die Bedeutung der Untervegetation für die Verjüngung der Fichte auf den südfinnischen Heideböden. — MTJ 17. Helsinki.
- Hesmer, Herbert. 1930. Zur Frage des Aufbaues und der Verjüngung europäischer Urwälder. Summary: On the question of the development and regeneration of European virgin forests. — Forstarchiv 6. Hannover.
- Hesselman, Henrik. 1904. Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Eine physiologische, biologische und pflanzengeographische Studie. — Beih. z. botan. Zentralblatt 17. Jena.
- »— 1917. Om våra skogsförnyringssåtgärders inverkan på salpeterbildningen i marken och dess betydelse för barrskogens förnyring. On the effect of our regeneration measures on the formation of salpêtre in the ground and its importance in the regeneration of coniferous forests. — MSS 14. Stockholm.
- »— 1926. Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. Resümee: Studien über die Humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. — MSS 22. Stockholm.
- »— 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. I. Betydelsen av kväve-mobiliseringen i råhumustäcket för tall- och granplantans första utveckling, (Med två tavlor). I. Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Roh-

- humusdecke für die Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze, (Mit zwei Tafeln). — MSS 23. Stockholm.
- Hesselman, Henrik. 1937. Om humustäckets beroende av beståndets ålder och sammansättning i den nordiska granskogen av blåbärsrik Vaccinium-typ och dess inverkan på skogens förnyring och tillväxt. Zusammenfassung: Über die Abhängigkeit der Humusdecke von Alter und Zusammensetzung der Bestände im nordischen Fichtenwald von blaubeerreichem Vacciniumtyp und über die Einwirkung der Humusdecke auf die Verjüngung und das Wachstum des Waldes. — MSS 30. Stockholm.
- Hofmann, G. 1952. Untersuchungen zum Wärme- und Wasserhaushalt junger Fichtenbestände. II. — FC 71. Berlin.
- Holmgren, Anders. 1914. Blädning och traktuggning i Norrlandskogar. — NST. Stockholm.
- »— , And. 1942. Bidrag till kännedomen om de norrländska råhumusgranskogarna med särskild hänsyn till deras avverkning och förnyring. — NST. Stockholm.
- Holmgren, And. och Törngren, Erik. 1932. Studier i den norrländska förnyringens frågan. Zusammenfassung: Studien zur norrländischen Verjüngungsfrage. — NST. Stockholm.
- Homén, Th. 1893. Bodenphysikalische und meteorologische Beobachtungen mit besonderer Berücksichtigung des Nachtfrostphänomens. — Bidrag till Kännedom af Finlands Natur och Folk 54. Helsingfors.
- »— 1896. Über die Bodentemperatur in Mustiala. — Acta Soc. Scient. Fenn. 21. Helsingforsia.
- »— 1897. Der tägliche Wärmeumsatz im Boden und die Wärmestrahlung zwischen Himmel und Erde. — Acta Soc. Scient. Fenn. 23. Helsingforsia.
- »— , Theodor 1917. Våra skogar och vår vattenhushållning. — Helsinki.
- Hoppe, Eduard. 1896. Regenmessung unter Baumkronen. — Mitt. a. d. forstl. Versuchswesen Österreichs 21. Wien.
- Huber, B. 1952 a. Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO₂-Gehaltes der Atmosphäre. — Arch. f. Meteorol., Geophys. u. Bioklimatol. Serie B. IV. Wien.
- »— 1952 b. Über die vertikale Reichweite vegetationsbedingter Tagesschwankungen im CO₂-Gehalt der Atmosphäre. — FC 71. Berlin.
- »— 1953. Was wissen wir vom Wasserverbrauch des Waldes? — FC 72. Berlin.
- Huikari, Olavi. 1954. Experiments on the effect of anaerobic media upon birch, pine and spruce seedlings. Suomenkielinen selostus: Kokeita kasvualustan anaerobisuuden vaikutuksesta koivun, männyn ja kuusen taimiin. — MTJ 42. Helsinki.
- Hult, R. 1881. Försök till analytisk behandling av växtformationerna. Diss. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 8. Helsingfors.
- »— 1886. Mossfloran i trakterna mellan Aavasaksa och Pallastunturit. En studie öfver mossornas vandringsätt och dess inflytande på frågan om reliktflooror. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 3. Helsingfors.
- »— 1898. Växtgeografiska anteckningar från den finska Lappmarkens skogsregioner. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 16. Helsingfors.
- Hustich, I. 1945. The radial growth of the pine at the forest limit and its dependence on the climate. — Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. IX. Helsinki.

- Hustich, Ilmari. 1948 a. The Scotch Pine in northernmost Finland and its dependence on the climate in the last decades. — Acta Botanica Fennica. Helsingforsia.
- I. 1948 b. Trädens tillväxt i söder och norr i relation till den senaste klimatfluktuationen. English summary: Tree growth and climatic fluctuations. — Terra. Helsinki.
- I. 1948 c. Den klimatiska hasardfaktorn för jordbruk och skogsskötsel i Finland. — Särtryck ur Ymer. Stockholm.
- 1949. On the forest geography of the Labrador Peninsula. A preliminary synthesis. — Acta Geogr. 10. 2. Helsinki — Helsingfors.
- Ilmari. 1950. Notes on the forests on the east coast of Hudson Bay and James Bay. — Acta Geogr. 11. Helsinki — Helsingfors.
- Hylland, Nils. 1941. Förteckning över Skandinaviens växter. 1. Kärnväxter. — Lund.
- Högbohm, A. G. 1934. Om skogseldar förr och nu och deras roll i skogarnas utvecklingshistoria. — Norrländskt handbibliotek. XIII. Uppsala—Stockholm.
- Ilvessalo, Lauri. 1929. Puuluokitus ja harvennusasteikko. A tree-classification and thinning system. — AFF 34. Helsinki.
- Ilvessalo, Yrjö. 1920 a. Tutkimuksia metsätyyppien taksatorisesta merkityksestä nojautuen etupäässä kotimaiseen kasvutaulujen laatimistyöhön. Referat: Untersuchungen über die taxatorische Bedeutung der Waldtypen hauptsächlich auf den Arbeiten für die Aufstellung der neuen Ertragstafeln Finnlands fussend. — AFF 15. Helsinki.
- 1920 b. Kasvu- ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivu-metsille. Referat: Ertragstafeln für die Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte von Finnland. — AFF 15. Helsinki.
- 1923. Ein Beitrag zur Frage der Korrelation zwischen den Eigenschaften des Bodens und dem Zuwachs des Waldbestandes. — AFF 25. Helsinki.
- 1927. Suomen metsät. Tulokset vuosina 1921—1924 suoritetusta valtakunnan metsien arvioimisesta. Summary: The forests of Suomi (Finland). Results of the general survey of the forests of the country carried out during the years 1921—1924. — MKJ 11. Helsinki.
- 1929. Notes on some forest (site) types in North America. — AFF 34. Helsinki.
- 1933. Metsätyyppien esiintyminen eri maalajeilla. Summary: Occurrence of forest types on the different soils. — MTJ 18. Helsinki.
- 1934. Metsä- ja suotyypin esiintymisen keskinäisestä suhteesta. Summary: On the mutual relation between the occurrence of forest (site) types and swamp types. — AFF 40. Helsinki.
- 1935. Pohjois- ja Etelä-Suomen metsät toisiinsa verrattuina. — SMJ 5. Helsinki.
- 1937. Perä-Pohjolan luonnon normaalien metsiköiden kasvu ja kehitys. Summary in English: Growth of natural normal stands in central North-Suomi (Finland). — MTJ 24. Helsinki.
- 1940. Suomen metsävarat vv. 1936—1938. Selostus II:n valtakunnan metsien arvioinnin päätuloksista. The forest resources of Finland in 1936—1938. A summary of the main results of the second national survey of the forests. — MTJ 28. Helsinki.
- 1942. Suomen metsävarat ja metsien tila. II valtakunnan metsien arviointi.

- Deutsches Referat: Die Waldvorräte und der Zustand der Wälder Finnlands. II Reichswaldabschätzung. Summary in English: The forest resources and the condition of the forests of Finland. The second national forest survey. — MTJ 30. Helsinki.
- Ilvessalo, Yrjö. 1947. Pystypuiden kuutioimistaulukot. Summary in English: Volume tables for standing trees. — MTJ 34. Helsinki.
- 1950. On the correlation between the crown diameter and the stem of trees. Selostus: Puiden latvuksen läpimitan ja rungon välisestä riippuvaisuussuhteesta. — MTJ 38. Helsinki.
- Industrialization Committee (see Teollistamiskomitean — — —)
- Itkonen, T. J. 1948. Suomen lappalaiset vuoteen 1945. — Porvoo—Helsinki.
- Ivanov, L. A., Silina, A. A., Zmur, D. G. and Tseljniker, J. L. 1951. The determination of the transpiration loss of a forest stand. — Bot. Zhurnal SSSR 36. Moskva—Leningrad. (In Russian).
- Iwashkewitsh, B. A. 1930. Die wichtigsten Eigenarten der Struktur und der Entwicklung der Urwaldbestände. — Proc. Int. Congr. For. Exp. Stat. 1929. Stockholm.
- Johnston, D. R. 1953. A laboratory study of the decomposition of vegetable debris in relation to the formation of raw humus. — Plant and Soil 4. The Hague.
- Jones, E. W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. — New Phytol. 44. London.
- Jutila, K. T. 1925. Tutkimuksia Perä-Pohjolan ja Lapin talous- ja asutusoloista. Summary: Researches into the economic and colonization conditions of Perä-Pohjola and Lappi (Lapland). — AFF 28. Helsinki.
- Juusela, Taneli. 1945. Einige Beobachtungen über das Messen der Bodentemperatur bei Anwendung von Thermoelementen. — Maataloustieteellinen Aikakauskirja 17. Helsinki.
- Järvinen, A. E. 1929. Perä-Pohjolan kuusimetsien hoito. — MA. Helsinki.
- 1930. Perä-Pohjolan kuusimetsien tuotto. — MA. Helsinki.
- Kaitera, Pentti. 1939. Lumen kevätsumlamisesta ja sen vaikutuksesta vesiväylien purkautumissuhteisiin Suomessa. Diss. — Helsinki.
- Kalela, Aarno. 1949. Kasviyhdyksunnista ja metsätyypeistä. — Suuri metsäkirja. I. Helsinki.
- 1952. Kainuun alueen metsätyypeistä. Referat: Über die Waldtypen des Kainuu-Gebietes zwischen Mittel- und Nordfinnland. — MTJ 40. Helsinki.
- Kalela, Erkki K. 1936. Tutkimuksia Itä-Suomen kuusi-harmaaleppä-sekametsiköiden kehityksestä. Referat: Untersuchungen über die Entwicklung der Fichten-Weisserlen- Mischbestände in Ostfinnland. — AFF 44. Helsinki.
- 1945. Metsät ja metsien hoito. Metsänhoidon alkeita. — Porvoo—Helsinki.
- 1946. Om trädslagsförändringar i Finlands skogar. — SST. Norrtälje.
- 1948. Juuristikilpailun merkityksestä kuusikon uudistamisessa. — MA. Helsinki.
- 1949. Männiköiden ja kuusiköiden juurisuhteista. I. Summary: On the horizontal roots in pine and spruce stand. I. — AFF 57. Helsinki.
- Kallio, M. J. 1936. Metsikön tiheydestä. — MA. Helsinki.
- Kalliola, Reino. 1939. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands. Suomenkielinen selostus: Kasvisosiologia tutkimuk-

- sia Suomen Lapin alpiinisessa vyöhykkeessä. Diss. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 13. Helsinki.
- Kalliola, Reino. 1942. Pyhätunturin kansallispuiston kasvillisuudesta ja kasvistosta. — SF 59. Helsinki.
- Karsten, H. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Temperaturverhältnisse in den untersten Luftschichten. — Suomen maanvilj. tal.koelaitos. Tiet. julk. 12. Helsinki.
- , Hugo. 1922. Skogens inverkan på lufttemperaturen. — MA. Helsinki.
- Kauttu, Kalle. 1952. Havaintoja valaistuksen, ilman lämpötilan ja suhteellisen kosteuden vaihteluista eräissä kuusikossa. Referat: Beobachtungen über Schwankungen von Belichtung, Lufttemperatur und relativer Feuchtigkeit in einem Fichtenbestand. — MTJ 40. Helsinki.
- Keltikangas, Valter. 1944. Puuston dynaamisesta kehityksestä muuttuvaisilla kasvupaikoilla. — MA. Helsinki.
- Keränen, J. 1920. Über die Temperatur des Bodens und der Schneedecke in Sodankylä nach Beobachtungen mit Thermoelementen. Diss. — Helsinki.
- 1929. Wärme und Temperaturverhältnisse der obersten Bodenschichten. — Einführung in die Geophysik. II. Berlin.
- 1934. b. Blitzschlag als Zünder der Waldbrände im nördlichen Finnland. — AFF 34. Helsinki.
- 1943. Lämpötilan muutoksista Suomessa ja Pohjois-Euroopassa viime sadan vuoden aikana. — Suomalainen Tiedeakatemia. Esitelmät ja Pöytäkirjat 1941. Helsinki.
- 1949. Metsikköilmastosta. — Suuri Metsäkirja. I. Porvoo—Helsinki.
- Keränen, J. ja Korhonen, V. V. 1949. Suomen ilmaston piirteet. — Suuri Metsäkirja. I. Porvoo—Helsinki.
- Kettunen, Kaarlo. 1937. Kuusimetsän keinollisesta uudistamisesta. — MA. Helsinki.
- Kiær, Thv. 1922. Raahumus-studier. — Meddel. fra den forstl. Forsøksst. paa Solberg i Løiten, 6.
- Kilpi, S. ja Tomula, E. S. 1939. Kvantitatiivisen analyysin oppikirja. — Porvoo—Helsinki.
- Kirwald, Eduard. 1944. Grundzüge der forstlichen Wasserhaushaltstechnik. — Neudamm.
- Kivekäs, Jorma. 1939. Kaskiviljelyksen vaikutus eräisiin maan ominaisuuksiin. Referat: Über den Einfluss der Brandkultur auf einige Eigenschaften des Bodens. — MTJ 27. Helsinki.
- Kivekäs, E. K. 1946. Zur Kenntnis der mechanischen, chemischen und mineralogischen Zusammensetzung der finnischen Moränen. — Acta Agr. Fenn. 60. Helsinki.
- Kivenheim, V. J. 1947. Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 22. Helsinki.
- Kivinen, Erkki. 1941. Tutkimuksia vaara-alueiden moreenimaiden ominaisuuksista. Referat: Über die Eigenschaften der Moränenböden in den ostfinnischen Vaara-Gebieten. — Maatal. koel. maatutkimusos. Agrogeol. julk. 51. Helsinki.
- Knapp, R., Linskens, H. F., Lieht, H. und Wolf, F. 1952. Unter-

- suchungen über die Bodenfeuchtigkeit in verschiedenen Pflanzengesellschaften nach neueren Methoden. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 65. Berlin.
- Knuichel, Hermann. 1914. Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. — MSFV 11. Zürich.
- Knudsen, F. och Mauritz — Hansson, H. 1939. Om produktionen av lövförna och dennas sammansättning i ett mellansvenskt björkbestånd. Zusammenfassung: Über die Produktion von Blattabfall und dessen Zusammensetzung in einem mittelschwedischen Birkenbestand. — SST. Stockholm.
- Konis, E. 1950. The effect of leaf temperature on transpiration. — Ecology 31. Brooklyn, N. Y.
- Koponen, Väinö H. 1934. Metsänhoitotyöt Perä-Pohjolan valtionmetsissä. — MA. Helsinki.
- Korhonen, V. V. 1924. Wildin sademittarin ja kesäsademittarin välinen vertailu. — Suomalainen Tiedeakatemia. Esitelmät ja pöytäkirjat 1924. Helsinki 1925.
- 1926. Untersuchungen über die Dichte und das Schmelzen der Schneedecke in Finnland. — Suomalaisen Tiedeakatemian toimituksia. Sarja A, XXVI. Helsinki.
- 1951. Die mittlere Niederschlagshöhe in Finnland in den Jahren 1886—1935. — Ilmatieteellisen Keskuslaitoksen toimituksia 34. Helsinki.
- Korstian, C. F. 1937. Perpetuation of spruce on cut-over and burned lands in the higher southern Appalachian Mountains. — Ecological Monog. 7. Durham.
- Kovrigin, S. A. 1952. Dynamika nitratov, ammonija ipodvižnyh form fosfora i kaliija c počvah pod različnymi drevesnymi porodami. Summary: The dynamics of nitrates, ammonium and »mobile» forms of phosphorus and potassium in soils under various tree species. — Počvoved. 7. (For. Abstr. 14).
- Kramer, Paul J. 1949. Plant and soil water relationships. — New York, Toronto, London.
- Kujala, Viljo. 1921. Havaintoja Kuusamon ja sen eteläpuolisten kuusimetsä-alueiden metsä- ja suotyypeistä. Referat: Beobachtungen über die Wald- und Moortypen von Kuusamo und der südlich von dort gelegenen Fichtenwaldgebieten. — MKJ 4. ja AFF 18. Helsinki.
- 1926 a. Tutkimuksia metsäkasvillisuudesta Etelä- ja Keski-Suomessa. I. Tutkimuksia metsäkasvilajien ekoloogis-biologisen luonteen määrittämiseksi. B. Lehtisammalet. Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. I. Zur Kenntnis des ökologisch-biologischen Charakters der Waldpflanzenarten unter spezieller Berücksichtigung der Bildung von Pflanzenvereinen. B. Laubmoose. — MKJ 10. Helsinki.
- 1926 b. Tutkimuksia kulojen vaikutuksesta metsäkasvillisuuteen Pohjois-Suomessa. Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finnland. — MKJ 10. Helsinki.
- 1927. Untersuchungen über den Bau und die Keimfähigkeit von Kiefern- und Fichtensamen in Finnland. Suomenkielinen selostus: Tutkimuksia männyn- ja kuusensiemien rakenteesta ja itäväisyydestä Suomessa. — MTJ 12. Helsinki.
- 1936. Tutkimuksia Keski- ja Pohjois-Suomen välisestä kasvillisuusrajasta. Referat: Über die Vegetationsgrenze von Mittel- und Nord-Finnland. — MTJ 22. Helsinki.

- Kujala, Viljo. 1938. Metsätyyppien parallellisuudesta. Vortragsreferat: Über Parallelität der Waldtypen. — MTJ 27. Helsinki.
- »— 1945. Waldvegetationsuntersuchungen in Kanada, mit besonderer Berücksichtigung der Anbaumöglichkeiten Kanadischer Holzarten auf natürlichen Waldböden in Finnland. — Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A, Biol. 4: 7. Helsinki.
- Kuosmanen, M. 1915. Lapin metsistä. Kuusen esiintyminen Sallan hoitoalueessa. — MA. Helsinki.
- Ladefoged, Kjeld. 1939. Untersuchungen über die Periodizität im Ausbruch und Längenwachstum der Wurzeln bei einigen unserer gewöhnlichsten Waldbäume. Dansk resume. — Kopenhagen.
- Laing, E. V. 1932. Studies on tree roots. — Forestry Commission Bulletin 13. London.
- Laitakari, Erkki. 1927. Männyn juuristo. Summary in English: The root system of pine (*Pinus silvestris*). A morphological investigation. — AFF 33. Helsinki.
- »— 1935. Koivun juuristo. Summary: The root system of birch (*Betula verrucosa* and *odorata*). — AFF 41. Helsinki.
- Lakari, O. J. 1920 a. Tutkimuksia Pohjois-Suomen metsätyypeistä. Referat: Untersuchungen über die Waldtypen in Nordfinnland. — AFF 14. Helsinki.
- »— 1920 b. Tutkimuksia kuusen ja männyn kasvusuhteista Pohjois-Suomen paksusammaltypillä. Referat: Untersuchungen über die Zuwachsverhältnisse der Fichte und Kiefer auf dem Dickmoostypus in Nord-Finnland. — MKJ 2. Helsinki.
- Lappi-Seppälä, M. 1930. Untersuchungen über die Entwicklung gleichaltriger Mischbestände aus Kiefer und Birke basiert auf Material aus der Südhälfte von Suomi (Finnland). Suomenkielinen selostus: Tutkimuksia tasa-ikäisen mäntykoivu-sekametsikön kehityksestä Suomen eteläpuoliskosta kootun aineiston perusteella. — MTJ 15. Helsinki.
- Letkovskij, A. I. 1952. Dynamics of vegetation in various forest types — Lesnoje Hozjajstvo 4. Moskva. (In Russian).
- Leick, E. 1939. Bestimmung der Transpiration und Evaporation.— E. Abderhalden: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. 479.
- Leighly, John. 1937. A note on evaporation. — Ecology 18. Brooklyn, N. Y.
- Leyst, E. 1890. Über die Bodentemperatur in Pawlowsk. — Rep. f. Meteorol. 13. 7.
- Leyton, L. 1952. The effect of pH and form of nitrogen on the growth of Sitka spruce seedlings. — Forestry 25. Oxford—London.
- Lihtonen, V. 1950. Mitä Perä-Pohjolan metsät lupaavat? — MA. Helsinki.
- »— 1951. Syrjäiset metsät taloutemme tukena. Summary: On the exploitation of remote forest areas in Finland. — MA. Helsinki.
- Linkola, K. 1916. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. 45. Helsingfors.
- Linskens, H. F. 1951. Niederschlagsmessungen unter verschiedenen Baumkronentypen im belaubten und unbelaubten Zustand. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 64. Berlin.
- Luboslavsky, G. 1909. The influence of soil cover on the temperature and heat

- exchange in the topsoil. — Comm. meteor. imp. for. inst. St. Petersburg. (In Russian).
- Lukkala, O. J. 1919. Tutkimuksia viljavan maa-alan jakautumisesta etenkin Savossa ja Karjalassa. Referat: Untersuchungen über die Verteilung des fruchtbaren Bodenareals hauptsächlich in den Landschaften Savo (Sawolaks) und Karjala (Karelien). — AFF 9. Helsinki.
- »— 1934. Tapahtuuko nykyisin metsämaan soistumista. Referat: Vollzieht sich gegenwärtig Versumpfung von Waldboden. — MTJ 19. Helsinki.
- »— 1942. Sateen mittauksia erilaisissa metsiköissä. Referat: Niederschlagsmessungen in verschiedenartigen Beständen. — AFF 50. Helsinki.
- »— 1946. Korpimetsien luontainen uudistaminen. Referat: Die natürliche Verjüngung der Bruchwälder. — MTJ 34. Helsinki.
- Lukkala, O. J.—Kotilainen, Mauno J. 1945. Soiden ojituskelpoisuus. — Keskusmetsäseura Tapio. Helsinki.
- Lundegårdh, H. 1924. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. — Jena.
- »— Henrik 1949. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. — Dritte, verbesserte Auflage. Jena.
- »— 1950. Lärobok i växtfysiologi med växtanatomi. — Stockholm.
- Lundström, A. N. 1897. Från svenska barrskogar. Förklaringar och bilder till sågverks- och trävaruexportföreningens utställning i Stockholm. — Stockholm.
- »— 1902. Sveriges skogar och skogsbruk. Sveriges Rike, Handbok för det svenska folket. II. — Stockholm.
- Lutz, Harold J. and Chandler, Robert F., Jr. 1949. Forest soils. Fourth printing. — New York, London.
- Lönnroth, Erik. 1925. Untersuchungen über die innere Struktur und Entwicklung gleichaltriger naturnormaler Kiefernbestände, basiert auf Material aus der Südhälfte Finnlands. — AFF 30. Helsinki.
- Magnusson, A. H. 1936. Förteckning över Skandinaviens växter. 4. Lavar. — Lund.
- Malmström, Carl. 1949. Studier över skogstyper och trädslagsfördelning inom Västerbottens län. Zusammenfassung: Studien über Waldtypen und Baumartenverteilung im Län Västerbotten. — MSS 37. Stockholm.
- Maran, B.—Lhota, O. 1952. Vyznam druhové skladby lesních porostů a hospodářských zásahu pro zasakování vody do pudy. (The significance of forest stand composition and silvicultural treatment for the infiltration of water into the soil). — Sborn. čsl. Akad. zeměd. 25. (For. Abstr. 14).
- »— 1953. Mikroklíma a povrchové odtoky na rašeliništi a v lese. (Microclimate and runoff on a peat bog and in forest). — Sborn. čsl. Akad. zeměd. 26. (For. Abstr. 15).
- Marsh, F. W. 1928. A laboratory apparatus for the measurement of carbon dioxide evolved from soils. — Soil Science 25. Baltimore.
- McMinn, Robert, G. 1951. The vegetation of a burn near Blaney Lake, British Columbia. — Ecology 32. Brooklyn, N.Y.
- Melechow, J. S. 1934. Zur Frage der natürlichen Verjüngung der Fichte auf Brandflächen. — FC 56. Berlin.

- Melin, Elias. 1928. Mikroorganismernas aktivitet i några skogstypers humustäcke, uttryckt genom kolsyreproduktionen. Activities of microorganisms in the humus layer of some forest types, as measured by CO₂ evolution. — Skoghögskolans Festskrift. Stockholm.
- Metsänheimö, U. 1929. Metsätaloudellisia päivänkysymyksiä. Kuusikysymykistä ja kuusimetsien hoidosta. — MA. Helsinki.
- »— 1936 a. Vuoden vaihteessa. — MA. Helsinki.
- »— 1936 b. Kuusi maan huonontajana. — MA. Helsinki.
- Mikkola, Erkki. 1938. Ultraemäksisten kivilajein vaikutus kasvillisuuteen Lapissa. — Luonnon ystävä 42. Helsinki.
- »— 1941. Suomen geologinen yleiskartta. Lehdet B7—C7—D7, Muonio—Sodankylä—Tuntsajoki. Kivilajikartan selitys. Summary: The general geological map of Finland. Sheets B7—C7—D7. Muonio—Sodankylä—Tuntsajoki. Explanation to the map of rocks. — Suomen Geol. Toimik. Helsinki.
- Mikkola, Peitsa. 1938. Kuusen latvus- ja runkokuodosta Maanselän lumituhoalueella. Referat: Über die Kronen- und Schaffform der Fichte im Schneeschadengebiet von Maanselkä in Ost-Finnland. — SF 47. Helsinki.
- »— 1942. Koivun vesomisesta ja sen metsänhoidollisesta merkityksestä. Referat: Über die Ausschlagbildung bei der Birke und ihre forstliche Bedeutung. — AFF 50. Helsinki.
- »— 1950. Puiden kasvun vaihteluista ja niiden merkityksestä kasvututkimuksissa. Summary: On variations in tree growth and their significance to growth studies. — MTJ 38. Helsinki.
- »— 1952. Havumetsien viimeaikaisesta kehityksestä metsänrajaseudulla. Summary in English: On the recent development of coniferous forests in the timber-line region of northern Finland. — MTJ 40. Helsinki.
- »— 1953. Taimipolte eli kaatumatauti metsätaimienarhoissa. — MA. Helsinki.
- »— 1954. Kokeellisia tutkimuksia metsäkarikkeiden hajaantumisenopeudesta. Summary in English: Experiments on the rate of decomposition of forest litter. — MTJ 43. Helsinki.
- Mitchell, J. A. 1930. Interception of rainfall by the forest. — JF 28. Washington.
- Mitscherlich, G. 1940. Das Forstamt Dietzhausen. — ZFJ 72. Berlin.
- Moore, Barrington. 1922. Humus and root systems in certain northeastern forests in relation to reproduction and competition. — JF 20. Washington.
- Mork, Elias. 1927. Granskogens foryngelsesforhold i Namdalstraktene. En undersøkelse av vegetasjonens og jordbunnstillstandens betydning for etterveksten. Resümee: Über die Verjüngungsverhältnisse der Fichtenwälder Namdals. Einige Untersuchungen der Bedeutung der Vegetation und des Bodenzustandes für den Nachwuchs. — MNS II. Oslo.
- »— 1933. Temperaturen som foryngelsesfaktor i de nordtrønderske granskoger. Über die Bedeutung der Temperatur für die Verjüngung in den Fichtenwäldern von Nord-Trøndelag. — MNS V. Oslo.
- »— 1938. Omsetningen i humusdekke ved forskjellig temperatur og fuktighet. The decomposition in the humus layer at different temperatures and degrees of moisture. — MNS VI. Oslo.

- 62.4 The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland . . . 347
- Mork, Elias. 1941. Om sambandet mellom temperatur og vekst. Undersøkelser av de daglige variasjoner i granens høydetillvekst. Über den Zusammenhang zwischen Temperatur und Wachstum. Untersuchungen der täglichen Variationen des Höhenzuwachses bei Fichten. — MNS VIII (1944). Oslo.
- »— 1944. Om strøfallet i våre skoger. En analyse av skogstrøets mengde, kjemiske innhold og de faktorer som innvirker på disse. Über den Streufall in unseren Wäldern. Eine Analyse der Menge und des chemischen Gehalts von Waldstreu und der dieselben beeinflussenden Faktoren. — MNS VIII. Oslo.
- Moss, E. H. 1953. Forest communities in northwestern Alberta. — Canadian Jour. Bot. 31.
- Mraz, Karel. 1950. Degradáční stadia lesnich typů. Summary: Degradation stages of forest types. — Lesnická Práce 9—12. Praha.
- Multamäki, S. E. 1921. Tilastoa Pohjois-Suomen metsä- ja suotyypeistä. Referat: Beiträge zur Statistik der Wald- und Moortypen Nordfinnlands. — AFF 21. Helsinki.
- »— 1942. Kuusen taimien paleltuminen ja sen vaikutus ojitettujen soiden metsittymiseen. Referat: Das Erfrieren der Fichtenpflanzen in seiner Wirkung auf die Bewaldung der Entwässerten Moore. — AFF 51. Helsinki.
- Mägdefrau, K. und Wutz, A. 1951. Die Wasserkapazität der Moos- und Flechtendecke des Waldes. — FC 70. Berlin.
- Nakayama, M. and Kadota, M. 1949. The influence of the wind on the transpiration of some trees. II. The difference in the amounts of transpiration of pine leaves by lengths of wind durations. — Bull. Physiograph. Sci. Res. Inst. Tokyo univ. 2. Tokyo. (Biol. Abstr. 26).
- Nakayama, Masaki and Tadaki, Tadayohai. 1949. Preliminary report on the canopy-interception of forests. A study on the water-economy of plant-communities. — Bull. Physiograph. Sci. Res. Inst. Tokyo univ. 2. Tokyo. (Biol. Abstr. 26).
- Nekrasova, T. P. 1948. Reproduction of spruce on the northern Kolsk. — Bot. Zhurnal SSSR 33. Moskva—Leningrad. (In Russian).
- Němec, Antonín und Kvapil, Karel. 1925. Studien über einige physikalische Eigenschaften der Waldböden und ihre Beziehungen zur Bodenazidität. — ZFJ. Berlin.
- Niinivara, K. 1953. Haihtumisesta pienehköillä vesistöalueilla Suomessa. — Helsinki.
- Nordfors, Georg A. 1923. Något om björken, dess förhållande till granen och dess roll inom särskilt den jämtländska fjällskogen. — NST. Stockholm.
- »— 1928. Fjällskogens och exponerade skogars föryngringsmöjligheter med särskild hänsyn till det producerade fröets grobarhet under extrema klimatförhållanden. — NST. Stockholm.
- Novikov, G. A. 1948. Role of mammals and birds in the biology of spruce forests in Lapland. — Bot. Zhurnal SSSR 33. Moskva—Leningrad. (In Russian).
- Nägeli, Werner. 1940. Lichtmessungen im Freiland und in geschlossenen Altholzbeständen. — MSFV 21. Zürich.
- Obolensky, N. v. 1926. Effect of arborous vegetation on the temperature of the soil and the temperature and humidity of the air. — J. of Geophys. a. Met. 3. Moskau. (In Russian with English summary).

- Okko, Veikko. 1944. Moränenuntersuchungen im westlichen Nord-Finnland. — Bull. Comm. Geol. Finl. 131. Helsinki.
- Oksanen, Aaro. 1937. Metsänparannustöitä Perä-Pohjolassa olisi tehtävä myös kovilla mailla. — Metsälehti 21. Helsinki.
- 1938. Kirjeitä Perä-Pohjolasta. Kuusimetsistä. — Metsälehti 23. (Nimimerkki A. O.). Helsinki.
- Olofsson, N. M. 1941. Några erfarenheter från föryngringsarbetet å äldre, degenererade hyggestrakter i övre Norrland. — SST. Stockholm.
- Oosting, Henry J. 1950. The study of plant communities. An introduction to plant ecology. — San Francisco.
- Ovington, J. D. 1953. Studies of the development of woodland conditions under different trees. I. Soils pH. — The Journal of Ecology 41. Cambridge.
- Paech, K. 1940. Ursache und Verlauf des Alterns bei Pflanzen. I. — Zeitschrift für Altersforschung. II, 3. Dresden und Leipzig.
- Paeschke, W. 1937. Mikroklimatische Untersuchungen innerhalb und dicht über verschiedenartigen Bestand. — Bioklim. Beibl. 4. Braunschweig.
- Paloheimo, J. 1949. Lapin metsänparannustöiden vastaisista toimintamuodoista. — Metsälehti 1. Helsinki.
- Pearson, G. A. 1930. Light and moisture in forestry. — Ecology 11. Brooklyn, N.Y.
- Penschuk. 1931. Über den Einfluss verschiedener Holzarten auf einzelne physikalische Eigenschaften leichter Waldböden. — MFF. Hannover.
- Pesola, V. A. 1928. Kalsiumkarbonaatti kasvimaantieteellisenä tekijänä Suomessa. English summary: Calcium carbonate as a factor in the distribution of plants in Finland. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 9. Helsinki.
- Pessi, Yrjö. 1954. Kivennäismaan vaikutuksesta suoviljelyksen lämpötiloihin. Summary: On the influence of mineral soil upon the temperature of the cultivated peat area. — Suo 6. 1953. Helsinki.
- Petrini, Sven. 1934. Ett 25-årigt försök med naturföryngring i norrländsk råhumusgranskog. Norrfloormrådet, Haverö s:n, Medelpad. Hauptinhalt. Ein 25-jähriger Versuch mit natürlicher Verjüngung in norrländischem Rohhumusfichtenwald. — MSS 27. Stockholm.
- Pettersson, Bror. 1931. Notes on the first stages of flora on burnt ground. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 7. Helsingforsiae.
- Pisek, A. 1953. Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. — Proceedings of the Seventh International Botanical Congress. Stockholm.
- Pisek, A. und Cartellieri, E. 1939. Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 88. Berlin—Leipzig.
- Pisek, A. und Tranquillini, W. 1951. Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. — Physiol. Plant. (For. Abstr. 13).
- Pohjankanervo, T. 1939. Perä-Lapin metsistä ja niiden käytöstä menneinä aikoina. — Metsälehti 36. Helsinki.
- Polster, Hans. 1950. Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. Untersuchungen über Assimilation, Respiration und Transpiration unserer Hauptholzarten. — München.

- Porkka, Osmo. 1931 a. Über eine neue Methode zur Bestimmung der Bodenatmung. Suomenkielinen selostus: Uusi menetelmä maanhengityksen määrittämiseksi. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 15. Helsinki.
- 1931 b. Orientierende Versuche über den täglichen Gang der Bodenatmung. Suomenkielinen selostus: Valmistavia kokeita maanhengityksen vuorokautisesta vaihtelusta. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 15. Helsinki.
- Priehäuser, Georg. 1939. Bodenfrost, Bodenentwicklung und Flachwurzeligkeit der Fichte. — FC 61. Berlin.
- Puri, G. S. 1949. Ecological problems of the humus layer in English forests. — Proc. Indian Sci. Congr. Forest. Res. Inst. Dehra Dun. Allahabad.
- Pöntynen, V. 1929. Tutkimuksia kuusen esiintymisestä alikasvoksina Raja-Karjalan valtionmailla. Referat: Untersuchungen über das Vorkommen der Fichte (*Picea excelsa*) als Unterwuchs in den finnischen Staatswäldern von Grenz-Karelien. — AFF 35. Helsinki.
- Raber, Oran. 1937. Water utilization by trees, with special reference to the economic forest species of the north temperate zone. — United States Department of Agriculture, Misc. pub. 257. Washington.
- Rahteenko, I. N. 1950. The influence of growing woody species in mixture upon the development of their root systems. — Lesnoje Hozjajstvo 4. Moskva. (In Russian).
- Raup, Hugh M. 1946. Phytogeographic studies in the Athabaska-Great Slave Lake Region, II. — Journal of the Arnold Arboretum 27. Jamaica Plain. Mass.
- Regel, Constantin. 1935—1941. Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. — Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beischrift LXXXI Lieferung 1—6. Dahlem bei Berlin.
- 1949 a. Klimaänderung und Vegetationsentwicklung im eurasiatischen Norden. — Oester. bot. Zeitschrift 96. Wien.
- 1949 b. Dynamik von Klima und Pflanzendecke in Nordeuropa. — Zürich.
- Rennie, P. J. 1950. Research into the physical and chemical properties of forest soils. — Forestry Commission. Rep. For. Res. 1948—9. London.
- Richard, F. 1953. Über die Verwertbarkeit des Bodenwassers durch die Pflanze. — MSFV 29. Zürich.
- Rohmeder, E. 1953. Individualeigenschaften unserer Waldbäume als Grundlage der forstlichen Pflanzenzüchtung. — Allgemeine Forstzeitschrift 8. München.
- Romell, Lars-Gunnar. 1922. Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Resümee: Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. — MSS 19. Stockholm.
- 1924. Luftväxlingen i skogsmarken och dess betydelse för skogsväxten. — SST. Stockholm.
- 1925. Växttidsundersökningar å tall och gran. (Résumé: Recherches sur la marche de l'accroissement chez le pin et l'épicéa durant la période de végétation). — MSS 22. Stockholm.
- 1928. Studier över kolsyrehaushalten i mossrik tallskog. Resümee: Studien über den Kohlensäurehaushalt in moosreichem Kiefernwald. — MSS 24. Stockholm.
- 1934. En biologisk teori för mårbildning och måraktivering. — Stockholm.
- 1938. Markreaktionen efter gallringar och dess orsaker. Summary: The soil reaction following thinnings and its mechanism. — NST. Stockholm.

- Romell, Lars-Gunnar. 1939. Den nordiska blåbärsganskogens produktion av ris, mossa och förna. Summary: Litter production and annual growth of blueberry bushes and mosses in northern spruce woods. — SBT 33. Uppsala.
- Romell, Lars-Gunnar och Malmström, Carl. 1945. Henrik Hesselmanns tallhedsförsök åren 1922—42. The ecology of lichen-pine forest experiments (1922—42) by the late Dr. H. Hesselman. — MSS 34. Stockholm.
- Ronge, E. W. 1928. Kort redogörelse för vissa skogliga försök, verkställda under åren 1914—1928 å Kramfors Aktiebolags skogar, och resultatens praktiska tillämpning i skogsbruket. — NST. Stockholm.
- Rossi, Veikko. 1933. Über mikroklimate Temperatur- und Feuchtigkeitsbeobachtungen mit Thermolementpsychrometern. — Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Physico-Mathematicae VI, 25. Helsinki.
- Rubner, K. 1927. Die forstlich-pflanzengeographischen Verhältnisse des nördlichen Fennoskandiens. — FC 49. Berlin.
- Räsänen, A. A. 1934. Kestävätö Perä-Pohjolan kuusipuumetsät nykyistä kuluusta? — MA. Helsinki.
- »— 1937. Perä-Pohjolan ja Lapin metsävarat. — Metsälehti 21. Helsinki.
- Saari, Eino. 1923. Kuloista, etupäässä Suomen valtionmetsiä silmällä pitäen. Tilastollinen tutkimus. Summary: Forest fires in Finland, with special reference to state forests. Statistical investigation. — AFF 26. Helsinki.
- Saharov, M. I. 1949. The influence of wind on illumination within the forest. — Dokl. Akad. Nauk. SSSR 67. Leningrad—Moskva. (In Russian).
- Saharov, M. I. and Saharova, N. M. 1951. The influence of spruce on the soil in the forest. — Počvoved. 6. (For. Abstr. 13).
- Sakai, Sango. 1931. Über die Entstehung des Ezofichten-naturwaldes in der Tarumaigegend. — Goryorin 33. (Forstliche Rundschau. 1932. 5).
- Sanderson, Marie. 1950. Three years of evapotranspiration at Toronto. — Canadian Jour. Res. Sect. C. Bot. Sci. 28. Ottawa.
- Sartz, Richard S. and Huttinger, William D. 1950. Some factors affecting humus development in the Northeast. — JF 48. Washington.
- Sarvas, R. 1937. Kuloalojen luontaisesta metsittymisestä. Pohjois-Suomen kuivilla kankailla suoritettu metsäbiologinen tutkielma. Referat: Über die natürliche Bewaldung der Waldbrandflächen. Eine waldbiologische Untersuchung auf den trockenen Heideböden Nord-Finnlands. — AFF 46. Helsinki.
- »— 1938. Perä-Pohjolan kuloaloista ja niiden luontaisesta metsittymisestä. — Metsälehti 31. Helsinki.
- »— 1944. Tukkipuun harsintojen vaikutus Etelä-Suomen yksityismetsiin. Referat: Einwirkung des Sägestammplenterungen auf die Privatwälder Südfinnlands. — MTJ 33. Helsinki.
- »— 1945. Puuston tiheys metsikön tunnuksena. — MA. Helsinki.
- »— 1948. Metsän pintakasvillisuuden kuvaamisesta. — MA. Helsinki.
- »— 1950. Tutkimuksia Perä-Pohjolan harsimalla hakattujen yksityismetsien uudistamisesta. Summary: Investigations into the natural regeneration of selected cut private forests in Northern Finland. — MTJ 38. Helsinki.
- »— 1951. Tutkimuksia puolukkatyyppin kuusikoista. Summary in English: Investigations into the spruce stands of Vaccinium type. — MTJ 39. Helsinki.

- Sarvas, R. 1952. Pohjois-Suomen kuivien kangasmetsien ekologiasta. Summary: On the ecology of dry moss-lichen forests in North-Finland. — MTJ 41. Helsinki.
- »— 1953. Measurement of the crown closure of a stand. Suomenkielinen selostus: Puuston latvusyhteyden mittaaminen. — MTJ 41. Helsinki.
- Sauberer, Franz. 1937. Zur Kenntnis der Strahlungsverhältnisse in Pflanzenbeständen. — Bioklim. Beibl. 4. Braunschweig.
- Schubert, J. 1900. Der jährliche Gang der Luft- und Bodentemperatur im Freien und in Waldungen und der Wärmeaustausch im Erdboden. — Berlin.
- »— 1914. Die Höhe der Schneedecke im Walde und im Freien. — ZFJ 46. Berlin.
- »— 1917. Niederschlag, Verdunstung, Bodenfeuchtigkeit, Schneedecke in Waldbeständen und im Freien. — Meteorol. Zeitschr. Braunschweig.
- »— 1922. Über die Windstärke in den unteren Luftschichten und den Windschutz des Waldes. — FWS 48. Tübingen.
- »— 1929. Das Klima der Bodenoberfläche und der unteren Luftschicht in Mitteleuropa. — E. Blanck: Handbuch der Bodenlehre. II. Berlin.
- »— 1930. Das Verhalten des Bodens gegen Wärme. — E. Blanck: Handbuch der Bodenlehre. VI. Berlin.
- Schubert, A. 1939. Untersuchungen über den Transpirationsstrom der Nadelhölzer und den Wasserbedarf von Fichte und Lärche. — TFJ 90. Tharandt.
- »— 1942. Nachtkälte und Tageswärme. Der Einfluss von Wind und Wald. — MFF 13. Hannover.
- Seifert, Jaromir. 1950. Pudne biologická studie lesnich společenstev ve Velké Fatě. Summary: A soil-biological study of forest associations in Velká Fatra. — Lesnická Práce. Praha.
- Seifriz, William. 1934. The plant life of Russian Lapland. — Ecology 15. Brooklyn, N.Y. *
- Selm, H. R. de. 1952. Carbon dioxide gradients in a beech forest in central Ohio. — Ohio Jour. Sci. 52. Columbus.
- Siitonen, Kaleruo. 1937. Huomioita paksusammaltypistä. — MA. Helsinki.
- »— 1942. Paksusammaltypin metsät, Kainuun vaarakuusikot ja Karjalan rigeiköt. — MA. Helsinki.
- Sipi, Kaarlo. 1937. Yksityismetsätalous Perä-Pohjolassa ja Lapissa. — Metsälehti 21. Helsinki.
- »— 1949. Kannattaako metsänhoito Lapissa? — Metsälehti 1. Helsinki.
- Sirén, Allan. 1936. Bestimmung des Wasserwertes der Schneedecke. — V. Hydrologische Konferenz der Baltischen Staaten, Bericht 18 B. Helsinki.
- »— 1949. Die Bestimmung der Verdunstung und ihrer Einwirkung auf die Wasserläufe von Finnland. — Hygrografisen toimiston tiedonantoja XII — Meddelanden från hygrografiska byrån. Helsinki.
- Sirén, G. 1948. Ett bidrag till frågan om tall- och granplantornas konkurrensförmåga under första vegetationsperioden. — Skogsbruket 18. Helsingfors.
- »— 1949. Metsänhoidollisia havaintoja Pohjois-Suomen paksusammalkairolta. — MA. Helsinki.
- »— 1950. Alikasvoskuusten biologiaa. Summary: On the biology of undergrown spruce. — AFF 58. Helsinki.
- »— 1952. Paksusammaltypin metsien uudistamisesta. Lyhennelmä metsäviikon aikana pidetystä esitelmästä. — MA. Helsinki.

- Sirén, Gustaf ja Olenius, Lauri. 1945. Koivusuojuspuuston vaikutus kuusen taimistoon. — Konekirjoite, Helsingin yliopiston metsänhoitotieteellinen laitos (Manuscript). Helsinki.
- Stocker, O. 1923. Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 41. Berlin.
- Stålfelt, M. G. 1928. Die physiologisch-ökologischen Bedingungen der stomatären Diffusionskapazität. Sammanfattning: De fysiologisk-ekologiska förutsättningarna för den stomatära diffusionskapaciteten. — SST. Stockholm.
- »— 1932. Der Einfluss des Windes auf die Kutikuläre und stomatäre Transpiration. — SBT 26. Uppsala.
- »— 1937. Die Bedeutung der Vegetation im Wasserhaushalt des Bodens. Sammanfattning: Markens vattenavdunstning och dess beroende av markbetäckningen. — SST. Stockholm.
- »— 1944. Granens vattenförbrukning och dess inverkan på vattenomsättningen i marken. Summary: The water consumption of the spruce. — Kungl. landbruksakademiens tidskrift 83. Stockholm.
- Sukatshev, W. N. 1928. Plant communities. Introduction in plantsociology. — Leningrad—Moskva. (In Russian).
- »— 1932. Die Untersuchung der Waldtypen des osteuropäischen Flachlandes. — E. Abderhalden: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, 6. Berlin—Wien.
- Svinhufvud, V. E. 1937. Untersuchungen über die bodenmikrobiologischen Unterschiede der Cajander'schen Waldtypen. Selostus: Tutkimuksia metsätüypien maamikrobiologisista eroavaisuuksista. — AFF 44. Helsinki.
- Tamm, Olof. 1920. Markstudier i det nordsvenska barrskogsområdet. Bodenstudien in der nordschwedischen Nadelwaldregion. — MSS 17. Stockholm.
- »— 1934. En snabbmetod för mineralogisk jordartsgranskning. Deutsches Referat: Eine Schnellmethode für mineralogische Bodenuntersuchung. — SST. Stockholm.
- »— 1940. Den nordsvenska skogsmarken. En kortfattad, populär översikt av de företeelser, som betinga skogsmarkens produktionsförmåga. — Stockholm.
- Tamm, Carl Olof. 1950. Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L) Lindb. in relation to tree canopy. — Oikos 2. Copenhagen.
- »— 1951. Chemical composition of birch leaves from drained mire, both fertilized with wood ash and unfertilized. — SBT 45. Uppsala.
- »— 1953 a. Growth, yield and nutrition in carpets of a forest moss (*Hylocomium splendens*). Sammanfattning: Tillväxt, production och näringsekologi i mattor av en skogsmossa. — MSS 43. Stockholm.
- »— 1953 b. Growth and nutrient consumption in a moss community. — Proceedings of the Seventh International Botanical Congress. Stockholm.
- Teikmanis, Andr. 1954. Några studier över de mossrika granskogarna i Norrland och deras föryngringsproblem. Zusammenfassung: Einige Studien über die mossreichen Fichtenwälder Norrlands und ihre Verjüngungsprobleme. — NST. Stockholm.
- Teivainen, Lauri. 1952. Pohjois-Suomen tuoreiden kangasmetsien kasvillisuudesta. Referat: Über die Vegetation der frischen Heidewälder in Nordfinland. — Ann. Bot. Soc. Vanamo 25. Helsinki.
- Teollistamiskomitean mietintö 1951. — 12. Helsinki.

- Tertti, Martti. 1939. Paksusta sammalesta ja sen metsänhoidollisesta merkityksestä. — MA. Helsinki.
- Thomson, George W. and Mc Comb, A. L. 1950. Soil pore space and aeration in several forest communities in central Iowa. — JF 48. Washington.
- Thorntwaite, C. W. and Mather, J. R. 1951. The role of evapotranspiration in climate. — Arch. Meteorol., Geophys. u. Bioklimatol. Ser. B. 3.
- Tikka, P. S. 1932. Perä-Pohjolan metsien lahoisuudesta. — MA. Helsinki.
- »— 1934. Über die Stockfäule der Nadelwälder Nord-Suomis (-Finlands). Selostus: Pohjois-Suomen havumetsien tyvilahoisuudesta. — AFF 40. Helsinki.
- »— 1937. Perä-Pohjolan metsien käsittelystä. — Metsälehti 21. Helsinki.
- »— 1947. Perä-Pohjolan kuusikoiden laadusta. Referat: Über die Beschaffenheit der Fichtenbestände i Nordnord-Finnland. — AFF 55. Helsinki.
- Tirén, Lars. 1924. Om en undersökning av vindhastigheten i skogsbestånd. — SST 22. Stockholm.
- »— 1937. Skogshistoriska studier i trakten av Degerfors i Västerbotten. Summary: Forestry historical studies in the Degerfors district of the province of Västerbotten. — MSS 30. Stockholm.
- »— 1949. Om den naturliga föryngringen på obrända hyggen i norrländsk granskog. Abridgement: On natural regeneration in unburnt cutting areas in Norrland spruce forests. — MSS 39. Stockholm.
- »— 1950—51. Om hyggesgranen och dess betydelse för de norrländska granskogshyggenas föryngring. Abridgement: On clearing-spruce and its significance to the reforestation of spruce forest clearing in northern Sweden. — MSS 39. Stockholm.
- Tkatschenko, M. 1929. Urwald und Plenterwald in Nord-Russland. — Proc. Int. Congr. For. Exp. Stat. 1929. Stockholm.
- Traumüller, Josef. 1952. Die Fichte in der Lebensgemeinschaft des Waldes. — (Biol. Abstr. 26).
- Tuomikoski, R. 1948. Kangasmetsiemme sammalikosta. — Luonnon tutkija 52. Helsinki.
- Tuovinen, Uolevi. 1955. Pohjois-Suomen paksusammalmyypin humuksen kokonaistyyppipitoisuudesta. — Konekirjoite, Helsingin Yliopiston metsänhoitotieteellinen laitos (Manuscript). Helsinki.
- Uggla, Evald. 1949. En vegetationsprofil på skogsbrandfält i Muddus nationalpark. Summary: A vegetation analysis in a burnt area in the Muddus National Park. — SBT 43. Uppsala.
- Vaartaja, O. 1950. On factors affecting the initial development of pine. — Oikos 2. Copenhagen.
- »— 1952. Forest humus quality and light conditions as factors influencing damping-off. — Phytopathology 42. Ithaca.
- Valmari, J. 1921. Beiträge zur chemischen Bodenanalyse. — AFF 20. Helsinki.
- Ve, Søren. 1951. Stig skoggrensa? — Tidskrift for skogbruk. Oslo.
- Viro, P. J. 1947. Metsämaan raekookoomus ja viljavuus varsinkin maan kivisyyttä silmälläpitäen. Summary: The mechanical composition and fertility of forest soil taking into consideration especially the stoniness of the soil. Diss. — MTJ 35. Helsinki.

- Viro, P. J. 1950. Fertilization trials on forest soil. Suomenkielinen selostus: Metsämaan lannoituskokeita. — MTJ 37. Helsinki.
- 1952. Kivisyden määrittämisestä. Summary: On the determination of stoniness. — MTJ 40. Helsinki.
- 1953. Metsänhoidollisesta kulottamisesta varsinkin typen mobilisation kannalta. — Esitelmä. (Unpublished lecture). Helsinki.
- Vuorinen, Jouko. 1953. Koulutilojen peltojen viljavuudesta. Summary: On the fertility of soils on school farms in Finland. — Maatal. koel. maatutkimusos. Agrogeol. julk. 60. Helsinki.
- Wainio, Edward. 1878. Kasvistosuhteista Pohjois-Suomen ja Venäjän-Karjalan rajaseuduilla. Diss. — Helsinki.
- Waksmán, Selman A. 1952. Soil microbiology. — New York—London.
- and Starkey, Robert L. 1949. The soil and the microbe. — New York—London.
- Wallén, A. 1917. Om temperaturens och nederbördens inverkan på granens och tallens höjd- och radietillväxt å Stamnäs kronopark 1890—1914. — Skogshögskolans Festskrift. Stockholm.
- Axel. 1928. Till kännedomen om granens och tallens beståndsklimat. De la connaissance du climat local des sapins et des pins. — Skogshögskolans Festskrift. Stockholm.
- 1932. Till kännedomen om klimatet i skogen och andra vegetationssamhällen. Résumé: De la connaissance du climat des forêts et d'autres associations végétales. — SST 30. Stockholm.
- Watt, A. S. and Fraser, G. K. 1933. Tree roots and the field layer. — The Journal of Ecology 21. Cambridge.
- Weimarck, H. 1937. Förteckning över Skandinaviens växter. 2. Mossor. — Lund.
- West, Philip W., Folse, Patricia and Montgomery, Dean. 1950. Application of flame spectrophotometry to water analysis. Determination of sodium, potassium and calcium. — Reprint from Analytical Chemistry 22. Louisiana State University, Baton Rouge; Louisiana.
- Wiedemann, Eilhard. 1924. Fichtenwachstum und Humuszustand. — Sonderabdruck aus Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- u. Forstwirtschaft 13. Berlin.
- 1925. Zuwachsrückgang und Wuchsstockungen der Fichte. — Aus d. Abteil. f. Standortslehre und d. botan. Abteil der Forstl. Versuchsanst. Tharand.
- 1937. Die Fichte 1936. — MFF 8. Hannover.
- Wittich. 1930. Untersuchungen über den Einfluss des Kahlschlages auf den Boden-zustand. — MFF 1. Hannover.
- 1931. Ergänzende Untersuchungen und Betrachtungen über die Wirkung hoher Hitzegrade auf die biologischen Vorgänge im Waldboden. — ZFJ 63. Berlin.
- 1933. Untersuchungen in Nordwestdeutschland über den Einfluss der Holzart auf den biologischen Zustand des Bodens. — MFF 4. Hannover.
- 1937. Der Einfluss der Holzart auf den Humuszustand. — FWS 25. Tübingen.
- 1952. Der heutige Stand unseres Wissens vom Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde. — Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen 4. Stuttgart.
- Wölfle, Max. 1950. Waldbau und Forstmeteorologie. — München.

- Wollny, E. 1880. Untersuchungen über den Einfluss der oberflächlichen Abtrocknung des Bodens auf dessen Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse. — Forsch. a.d. Geb. d. Agrik.-physik 3. Heidelberg.
- Wood, O. M. 1937. The interception of precipitation in an oak-pine forest. — Ecology 18. Brooklyn, N.Y.
- Wretling, J. E. 1932. Om byggesbränningarna inom Malå revir. — NST. Stockholm.
- Yaroshenko, P. D. 1946. The dynamics of the plant cover. — Bot. Zhurnal SSSR 31. Moskva—Leningrad. (In Russian).
- Yli-Vakkuri, Paavo. 1953. Tutkimuksia puiden välisistä elimellisistä juuriyhteyksistä männiköissä. Referat: Untersuchungen über organische Wurzelverbindungen zwischen Bäumen in Kiefernbeständen. — AFF 60. Helsinki. (1954).
- Zinecker, Egon. 1950. Die dynamische Auffassung der forstlichen Bodenkunde. — AFJ 121. Frankfurt am Main.
- Angström, A. 1925. The albedo of various surfaces of ground. — Geogr. ann. 7. Stockholm.
- 1931. Der Einfluss der Bodenoberfläche auf das Lichtklima. — Gerlands Beitr. z. Geophysik 34. Leipzig—Stuttgart.
- 1936—1937. Jordtemperaturen i bestånd av olika täthet. Summary: Soil temperature in stands of different densities. — MSS 29. Stockholm.

Some abbreviations

- AFF = Acta Forestalia Fennica
- AFJ = Allgemeine Forst- und Jagdzeitung
- CF = Centralblatt für das gesamte Forstwesen
- FC = Forstwissenschaftliches Centralblatt
- FWS = Forstliche Wochenschrift Silva
- JF = Journal of Forestry
- MA = Metsätaloudellinen Aikakauslehti
Metsätaloudellinen Aikakauskirja (— Forstlig Tidskrift)
- MFF = Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft
- MKJ = Metsätieteellisen Koelaitoksen Julkaisuja
- MNS = Meddelelser fra det Norske Skogforsøksvesen
- MSFV = Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen
- MSS = Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt
— — — Skogsforskningsinstitut
- MTJ = Metsätieteellisen Tutkimuslaitoksen Julkaisuja
- NST = Norrlands Skogsvårdsförbunds Tidsskrift
- SBT = Svensk Botanisk Tidsskrift
- SF = Silva Fennica
- SMJ = Suomen Metsänhoitoyhdistyksen Julkaisuja
- SST = Svenska Skogsvårdsföreningens Tidsskrift
- TFJ = Tharandter Forstliches Jahrbuch
- ZFJ = Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen

APPENDICES — LIITTEET

Number and name of sample plot Näytealan numero ja nimi	Subject of study - Osatehtävä											
	General features Yleispiirteet	Vegetation, plant list Kasvillisuus, kasviluettelo	Stand, tree tally Puusto, puiden luku	Map of trees Puhkerta	Seedlings Taimisto	Map of seedlings Taimikerta	Fallen trees Maaput	Growth of stand Puston kasvu	Stoniness and horizons Kivisyys ja maanos	Soil, samples Maat, näytteet	Roots Juuristot	Surrounding samples Ympäristöt
1 Keikkuma - a	+	+	+		+							
2 Kuusivankka	+	+	+		+	+						
3 Keikkuma - b	+	+	+		+	+						
4 Kivalo - c	+	+	+		+	+						
5 Kaihua - c	+	+	+		+	+						
6 Siulio - b	+	+	+		+	+						
7 Siulio - i	+	+	+	+	+	+						
8 Lisnaroja	+	+	+		+	+						
9 Kuusivaara - a	+	+	+		+	+						
10 Rautanala - a	+	+	+		+	+						
11 Maanselkä - a	+	+	+		+	+						
12 Roukuma - a	+	+	+		+	+						
13 Loukkukumpu - a	+	+	+	+	+	+						
14 Vuojärvi - c	+	+	+		+	+						
15 Maimua - f	+	+	+		+	+						
16 Susivaara - a	+	+	+		+	+						
17 Lammaskumpu	+	+	+		+	+						
18 Miehinkänaho	+	+	+		+	+						
19 Maimua - a	+	+	+		+	+						
20 Maimua - d	+	+	+		+	+						
21 Loukkukumpu - b	+	+	+		+	+						
22 Rautanala - b	+	+	+	+	+	+						
23 Rautanala - c	+	+	+		+	+						
24 Ahmejärvi	+	+	+		+	+						
25 Maanselkä - b	+	+	+		+	+						
26 Soijänlehto	+	+	+	+	+	+						
27 Miehinkä	+	+	+		+	+						
28 Hyemurto - a	+	+	+		+	+						
29 Miehinkävaaranaho	+	+	+		+	+						
30 Ahokunsvaara	+	+	+		+	+						
31 Loukkukumpu - e	+	+	+		+	+						
32 Hevosvaara - a	+	+	+		+	+						
33 Vilma - a	+	+	+		+	+						
34 Kaihua - b	+	+	+		+	+						
35 Vuojärvi - a	+	+	+		+	+						
36 Kivalo - a	+	+	+		+	+						
37 Kaihua - a	+	+	+		+	+						
38 Maimua - b	+	+	+		+	+						
39 Hyemurto - b	+	+	+		+	+						
40 Vaisko	+	+	+		+	+						
41 Vilma - b	+	+	+		+	+						
42 Siulio - g	+	+	+		+	+						
43 Hevosvaara - b	+	+	+		+	+						
44 Siulio - h	+	+	+		+	+						
45 Kaihuanvaara	+	+	+		+	+						
46 Siulio - i	+	+	+		+	+						
47 Leuttaselkä	+	+	+		+	+						
48 Julma	+	+	+		+	+						
49 Pahtavaara	+	+	+		+	+						
50 Siiselkä	+	+	+		+	+						
51 Tarpomäki	+	+	+		+	+						
52 Siiselkä - a	+	+	+		+	+						
53 Kuusivaara - c	+	+	+		+	+						
54 Pahtavaara - a	+	+	+		+	+						
55 Maimua - c	+	+	+		+	+						
56 Kaihua - d	+	+	+		+	+						
57 Vilma - c	+	+	+		+	+						
58 Seipäjärvi	+	+	+		+	+						
59 Siulio - k	+	+	+		+	+						
60 Vuojärvi - b	+	+	+		+	+						
61 Siulio - a	+	+	+		+	+						
62 Siulio - e	+	+	+		+	+						
63 Susivaara - b	+	+	+		+	+						
64 Vuojärvi - d	+	+	+		+	+						
65 Maimua - e	+	+	+		+	+						
66 Kivalo - b	+	+	+		+	+						
67 Pahtavaara - c	+	+	+		+	+						
68 Kuusivaara - b	+	+	+		+	+						
69 Tarpomäki - a	+	+	+		+	+						
70 Kivalo - d	+	+	+		+	+						
71 Roukuma - b	+	+	+		+	+						

Appendix 2. List of part investigations performed in the various sample plot stands.

Liite 2. Luettelo eri näytealametsiköissä suorite-
teista osatutkimuksista.

Lyhennelmä:

Pohjois-Suomen paksusammalkankaiden kuusimetsien kehityksestä ja sen ekologiasta

I. Paksusammalkankaiden kuusimetsien kehityksestä

Johdanto

Pohjois-Suomen metsävarat ovat etenkin viime vuosina olleet vilkkaan mielipiteiden vaihdon kohteena. Teollistamiskomitean mietintö antoi varsinaisen virikkeen julkiselle keskustelulle, ja koko kysymys joutui pian erilaisten taloudellisten ja poliittisten etupiirien pohdittavaksi. Keskustelu rajoittui kuitenkin etupäässä kansantaloudellisiin erikoiskysymyksiin, ja varsin vähäistä huomiota omistettiin ko. teollistamishankkeen perusedellytykselle, Pohjois-Suomen metsävaroilta ja varsinkin niiden jatkuvalle riittävyydelle. Voimatalousongelmat ja kysymys puutavaran markkinoimisesta syrjäyttivät raaka-ainekysymyksen. Vain metsätalouspiireissä korostettiin pohjoisten puustopääomien viivyttämättömän realisoinnin välttämättömyyttä.

Ilvessalon johdolla suoritettujen valtakunnan metsien arviointien perusteella tiedetään, että Pohjois-Suomen metsien ikäluokkajakaantuminen edellyttää laajoja hakkuita yli-ikäisissä metsissä, jotta erittäin tuntuva nuorten metsien puute saataisiin lähitulevaisuudessa ainakin jossakin määrin poistetuksi. Vanhojen metsien runsaus ei kuitenkaan sinänsä ole vakava epäkohta; ratkaisevinta on se, että huomattava määrä suurikokoista ainespuuta keloutuu ja kaatuu maahan joka vuosi.

Nämä raaka-ainetappiot eivät kenties huoleta maallikkoa; kuvitellaan luontaisen poistuman korvautuvan luontaisella uudistumisella. Tämä etuisuus, joka metsätaloudella normaalisti on eksploatoiviin elinkeinoinhin verrattuna, ei kuitenkaan ole itsestään selvä eikä kaikkialla vaikeuksista toteutuva. Jo noin 30 vuotta sitten julkaisi Heikinheimon tutkimuksen, joka osoitti pohjoisten kuusimetsien luontaisen uudistumisen varsin hitaaksi. Vanhojen kuusimetsien vallassa olevia kasvullisia metsämaita lienee maamme pohjoisosissa vielä lähes 1.0 milj. ha. Luontainen poistuma on niissä suuri, mutta metsätaloudellisesti hyväksyttävää uudistumista niissä ei tällä haavalla ole sanottavastikaan havaittavissa. Tuloksena on vajaatuottoisuuden kasvaminen laajoilla metsäalueilla.

Valtaosa Pohjois-Suomen metsistä on edelleen valtion hallinnassa, ja metsähallitus onkin osoittanut kaukonäköistä kiinnostusta Pohjois-Suomen metsien erikoiskysymyksiin. Sen aloitteesta ryhdyttiin v. 1949 uudelleen toimenpiteisiin sikäläisten metsien uudistumisen selvittämiseksi. Ensimmäisenä tehtävänä oli tällöin kuusimetsiä koskevien lukuisten ja aikaisemmista yrityksistä päätellen sangen vaikeiden ongelmien tutkiminen. Tärkeimmäksi tehtäväksi katsottiin tuoreiden kankaiden ns. paksusammaltyypin kuusikoiden vajaatuottoisuuden selvittäminen.

Pohjois-Suomen kuusimetsät kirjallisuuden valossa

Lähtökohtana kirjallisuuden tarkastelulle on Cajanderin v. 1916 julkaisema, myös Pohjois-Suomen kuusimetsiä käsittäväksi laajennettu metsätyypijärjestelmä. Hänen asenteensa ongelmalliseen paksusammaltyyppiin on epämääräinen alusta alkaen. Myöhemmin hän ilmaisee käsityksensä tästä mustikkatyyppiä muistuttavasta, mutta melko huonotuottoisesta metsätyypistä seuraavasti: »Näyttää varsin todennäköiseltä, että pohjois-suomalainen paksusammaltyyppi edustaisi tuollaista kuusimetsän erityisissä ilmastollisissa olosuhteissa aiheuttamaa metsämaan huonontumistulosta, ainakin monet tosiasiat viittaavat siihen suuntaan» (vrt. Cajander 1949, s. 54).

Kirjallisuuskatsauksen rungon muodostavat seuraavassa osittain selostettavat Heikinheimon, Kujan, Ilvessalon ja Aaltosen lukuisat tutkimukset.

Kysymysten asettaminen ja tehtävän rajoittaminen

Kirjallisuuskatsaus luo monessa suhteessa pohjaa käsillä olevalle tutkimukselle. Erikoista mielenkiintoa herättävistä seikoista mainittakoon seuraavat.

Paksusammaltyypin eli HMT:n arvosta nimenomaan kuusen kasvupaikkana esiintyy varsin erilaisia käsityksiä. Metsätyypiteorian luoja Cajander on itsekin ollut epätietoinen HMT:n olemuksesta ja jättänyt esittämättä, pitääkö hän puustoa vai pintakasvillisuutta kasvupaikkaan nähden epänormaalina. Metsätyypiteoriaan perustuva bonitoimismenetelmä soveltuu joka tapauksessa huonosti tähän metsätyyppiin.

Kujala, joka on tutkinut maamme metsätyyppejä eniten ja perusteellisimmin, toteaa (1938, s. 4) lyhyesti, että HMT on mustikkatyyppin pohjois-suomalainen rinnakkaistyyppi. Eri tutkijain antamien, sinänsä melko erilaisten kasvipeitteen kuvausten perusteella on helppo ymmärtää tämä väite. Erittäin ilmeinen on HMT:n ja MT:n pintakasvillisuuden samankaltaisuus Ilvessalon erikoistutkimuksessa (1937). Jo tämänkin perusteella voidaan olettaa näiden metsätyypien yleispiirteet niin samanlaisiksi, että Cajanderin teorian keskeisin teesi metsätyypien taksatorisesta merkityksestä on HMT:n ja pohjoisen MT:n osalta varsin kyseenalainen.

Ilvessalon kasvu- ja tuottotaulukoiden perusteella tiedetään Etelä-Suomen metsämaiten sijoittuvan huonoimmasta alkaen seuraavaan hyvyysjärjestykseen: CIT, CT, VT, MT, OMT jne.; kuivien kankaiden jälkeen tulevat tuoret kankaat. Pohjois-Suomessa on järjestys toinen. Tuoreisiin kankaisiin luettava HMT on melkein kaikkia kuivia kankaita huonotuottoisempi, kunnes kuusikko saavuttaa n. 200 vuoden iän, jolloin mm. ErCIT:n säilyvä puusto jää HMT-kuusikon vastaavaa puustoa pienemmäksi.

Mikäli Pohjois-Suomen ja Etelä-Suomen metsätyypien välillä todella vallitsee jonkinlainen rinnakkaisuutta Kujan esittämään tapaan, on todettava, että HMT:n tuottoluvut eivät oikein sovi tähän edellä mainittuun rinnastukseen. Toisaalta tiedetään, ettei HMT mineraalimaansa puolesta ole niin vähäravinteinen eikä rakenteeltaan niin epäedullinen (vrt. Heikinheimon 1922 ja Aaltosen 1939), että tämä epäsuhte olisi siten selitettävissä. Huonoon boniteettiin täytyy olla myös muita, toistaiseksi tutkimatta jääneitä syitä.

HMT-kuusikoilla on puuston pienuuden ohella eräs toinenkin leimaa-antava piirre. Muiden muassa Lakari ja Heikinheimon ovat todenneet niiden uudistumisen

hitaaksi ja usein aivan riittämättömäksi. Kun vielä otetaan huomioon, että kuusimetsissä esiintyvä harvahko ja hidaskasvuinen taimiaines yleensä on vanhaa, on helppoa kuvitella minkälaiseksi uuden metsän kokonaiskasvu muodostuu.

Toiselta puolen voidaan kysyä, ovatko kaikki nykyiset HMT-metsät syntyneet juuri edellä mainitulla tavalla. Runkoluku hehtaarilla on vielä HMT-kuusikoiden nykyisessäkin kehitysvaiheessa (oikeampi sana olisi kenties taantumisvaiheessa), jossa luontainen poistuma on suuri, usein huomattavasti suurempi kuin Heikinheimon (1922) esittämät taimettumisluvut runsaasti sammaloituneissa kuusimetsissä edellyttävät. Heikinheimon esittää kaiken lisäksi taimiaineksen vähälukuisuuden ja hitaan kasvun vastakohtaksi eräitä kulon jälkeen koivun sekaan syntyneitä kuusentaimistoja. Näiden taimistojen tiheyssuhteet vaihtelevat tosin melkoisesti, mutta varsinkin koivujen kanssa samanikäisten kuusiyksilöiden kasvu on poikkeuksellisen hyvä. Eräs vähäiseen aineistoon perustuva, puuston kuutiomäärää koskeva vertailu vanhojen HMT-kuusikoiden ja palon jälkeen syntyneiden kuusi-koivu-sekametsien kesken antaa aihetta otaksua jälkimmäisten metsiköiden kokonaiskasvun aivan toisenlaiseksi kuin vanhojen HMT-kuusikoiden (vrt. Heikinheimon 1922, s. 56).

Myös Ilvessalon on kiinnittänyt huomiota koivun osuuteen nuorissa HMT-metsissä. Valtakunnan metsien arvioinnin tuloksista ilmenee mm., että HMT:llä kasvaa noin 35 % puhtaita kuusikoita ja noin 35 % kuusimetsää, jossa koivua on sekapuuna. Olettaen, etteivät kaikki koivut voi olla vesasyntyisiä hieskoivuja — nimenomaan vanhoissa kuusimetsissä vesakoivujen ohella siellä täällä esiintyvät suurikokoiset koivut ovatkin yleensä raudusta — on mahdollista, että osa näistä kuusikoista on syntynyt välittömästi metsäpalon jälkeen, jolloin koivun osuus on aikaisemmissa vaiheissa ollut nykyistä paljon suurempi.

Tältä pohjalta ei HMT-metsien luontaista kehitystä ole tutkittu eikä ns. kasvutaulukoita laadittu.

Tässä yhteydessä on myös syytä palauttaa mieleen erilaiset käsitykset kuusimetsien kehityksestä. Heikinheimon ja hänen kanssaan useimmat suomalaiset metsäammattimiehet pitävät HMT:ä kuusen itsensä luomana metsätyyppinä, jonka primäärinen aiheuttaja on suurilmasto. Puhutaan jopa degeneroitumisesta, mutta otaksutaan tämän olevan vasta varsin pitkäaikaisen kehityksen tulos. Tässä kohden eroaa suomalainen näkemys selvästi ruotsalaisesta, jonka mukaan taantuminen on jo yhden puusukupolven aikana tapahtuva tosiasia. Ruotsalaista käsitystä tukevat jossakin määrin monin paikoin Pohjois-Suomessa tavattavat ja Heikinheimon ja Kujalan mainitsemat HMT-metsämaiden nimet, joissa koivumetsään viittaavan yhdyssanan jälkiosana esiintyvät usein sanat lehto, halme, huhta, viita, vittikko ym. Kujalan tutkimukset tukevat voimakkaasti Lundströmin (1902) ym. ruotsalaisten tutkijain esittämiä arveluja taantumistapahtuman nopeudesta.

Heikinheimon on esittänyt näkemyksensä ilmastosta välillisestä vaikutuksesta ja saman tien käsityksensä myöskin kuusen ratkaisevasta merkityksestä HMT:n syntymiselle. Hänen aineistostaan ilmenee myös, että kunta ja sammalpeite kasvavat paksuutta metsikön vanhetessa. Tähän kasvien ja nimenomaan puiden ekologiaan vaikuttavaan seikkaan Heikinheimon ei kuitenkaan kiinnitä erityistä huomiota. Hän arvelee samoin kuin Kujala tällä ilmiöllä olevan etupäässä vain kasvijaistoa köyhdyttävän ja metsän uudistumista estävän vaikutuksen. — Pohjois-Suomen kuusimetsien ekologiaa selvittäviä tutkimuksia ei meillä yleensä ole suoritettu, Teivaisen (1952) eräitä osakysymyksiä koskettavaa tutkimusta lukuun ottamatta.

Edellä on ilmennyt, että Pohjois-Suomen tuoreiden kankaiden kuusimetsien kehityksestä voidaan esittää erilaisia näkemyksiä. Kyseessä olevien maiden yleisimmän metsätyyppin, HMT:n tuottoluvut poikkeavat huomattavasti kuivien kankaiden tuottoluvuista, mikäli Etelä-Suomen vastaavien metsätyyppien väliset suhteet otetaan vertailuperusteeksi. Heikinheimon mainitsemien esimerkkien mukaan antavat palon jälkeisten HMT-metsien tuottoluvut aihetta epäillä Ilvessalon myöhemmin esittämiä tuottolukuja HMT:n osalta liian pieniksi — sikäli kuin luvut ovat vertauskelpoisia. Kun kaiken edellämainitun lisäksi tuoreiden kankaiden metsätyyppien väliset erot ovat osoittautuneet varsin epämääräisiksi, on ilmeistä, että kysymys pohjoisten kuusimetsien kehityksestä ja metsäbiologisista ominaisuuksista on seikkaperäisen uudelleen tutkimisen tarpeessa.

Tämän tutkimuksen päämääränä on edellä esitetyn johdosta selvittää:

- a) tuoreiden kangaskuusikoiden luontaista kehitystä ja
- b) tämän kehityksen ekologiaa siitä.

Tehtävän rajoittaminen

Pohjoisten kuusimetsien luontaista uudistumista koskevassa tarkastelussa päädytään siihen, että uudistumisedellytykset poikkeavat toisistaan eniten metsäpalon polttamalla HMT-mailla ja vanhoissa luontaisesti uudistuvissa kuusikoissa. Koska ekologisilla eroavuuksilla yleensä on suuri merkitys uudistumistapahtumassa, on nämä mainitut uuden metsän syntyvät otettu HMT-kuusimetsien luontaista kehitystä koskevan selvittelyn lähtökohdaksi tässä tutkimuksessa.

Sen johdosta, että valtakunnan metsien linja-arvioinnin perusteella tiedetään kuusta esiintyvän Pohjois-Suomessa eniten HMT-metsissä, on katsottu tarkoituksenmukaiseksi rajoittaa selvitys koskemaan yksinomaan tämän metsätyyppin kuusimetsien kehitystä. Niin ikään on ilmennyt, että koivunsekaisia HMT-kuusikoita esiintyy enemmän kuin männynsekaisia, minkä vuoksi metsäpalon jälkeisistä HMT-metsistä on tutkittu vain koivu-kuusi-sekametsiä.

Alueellisesti tehtävä määräytyy edellä mainittujen metsien esiintymisen sekä valitsevien ilmasto- ja maaperäolojen mukaan. Kesän alku ja loppu sekä kasvukauden tehoisan lämpötilan summa ovat määränneet tutkimusalueen pohjois- ja etelärajat (vrt. Keränen jne. 1949). Ilmastollisesti yhtenäiseksi on katsottu alue, jossa kesä alkaa normaali vuosiin 10—20. 5. ja loppuu 20. 8.—1. 9. ja jossa tehoisan lämpötilan summa on keskimäärin vaihdellut 600°—800°C:n välillä (kuva 8, s. 45). Humidisuutensa puolesta alue on niin ikään varsin yhtenäinen (vrt. esim. Altonen 1935, s. 5 ja Kujala 1936, s. 13). Edellä rajoitettu alue on maaperältään sikäli mielenkiintoinen, että varsinaiset kuusimetsäalueet sijaitsevat yleensä korkeimman merenpinnan yläpuolella olevilla vaaraseuduilla, joissa kiilleliuskeet ja emäksiset kivilajit ovat yleisiä (vrt. Heikinheimon 1920b ja Altonen 1940). Alue kuuluu pääosaltaan maannostus-alueeseen 1, joka on vanhaa, vahvasti uuttunutta maata ja jossa moreeni on tyyppillinen vaaraseutujen maalaji (vrt. Altonen 1940, s. 207).

Ruotsissa on vastaavaa metsätyyppiä (Arnborg 1945: frisk blåbärs-ristyp — tjockmosstyp, Malmström 1949: risskogstyp med mossa) eräiden arvioiden mukaan huomattavasti runsaammin kuin Suomessa. Paksusammaltyyppin kuusikoita muistuttavia metsiä esiintyy myös mm. Norjassa, Venäjällä ja Kanadassa.

Tutkimusmenetelmät

Edellä esitettyjen ongelmien selvittäminen edellyttää luonnollisesti eri osatutkimuksia varten kehitettyjä erikoismenetelmiä. Toiselta puolen on kuvattava, miten kuusimetsät syntyvät ja kehittyvät, ja toiselta puolen selvitettävä, mitkä ovat ne tekijät, jotka vaikuttavat mainittujen metsien muuttumiseen. Edelliseen tehtävään voidaan käydä käsiksi tavanmukaisin deskriptiivisin keinoin tutkimalla edustavia näytealoja. Jälkimmäinen osatutkimus on luonteeltaan kausaliteettiä pyrkivä ja vaatii tämän johdosta verrattain pitkälle kehitetyn ja monipuolisen ekologisen tutkimusmetodiikan soveltamista. Aiheen kehittelyn kiinteyttämiseksi käsitellään ensin vain deskriptiivisen osan menetelmiä.

Sen johdosta, että puut kehittyvät ihmisikään verrattuna varsin hitaasti, on synteesi metsiä koskevissa suksessioselvityksissä yleensä rakennettava eri kehitysvaiheissa olevilla näytealoilla tehtyjen kertahavaintojen varaan. Tätä menettelytapaa ovat useimmat tämääntapaisten kysymysten parissa työskennelleet tutkijat käyttäneet. Myös tässä tutkimuksessa vastataan ensin mainittuun kysymykseen HMT-kuusikon synnystä ja kehityksestä kyseistä tutkimusmenetelmää soveltaen.

Laajahko, kesän 1949 aikana suoritettujen luonnontilaisten HMT-metsiköiden etsinnän yhteydessä todettiin, että mainittujen metsien kehitystä voitiin parhaiten tutkia sellaisilla metsäkuviolla, jotka olivat joltakin osaltaan joutuneet metsäpalon, myrskyn tai jonkin muun tuhon kohteeksi ja täten jakautuneet kahteen tai useampaan osaan, jotka nykyiseltä metsädynaamiselta tilaltaan olivat selvästi toisistaan poikkeavia. Näytealat sijoitettiin tämän johdosta rinnakkain molemmin puolin metsiköiden välistä rajaa, joka yleensä oli yllättävän selvä (kuva, 6, s. 38). Jotta eri rinnakkaisnäytealojen vertailukelpoisuudesta saataisiin tyydyttävät takeet, asetettiin yleisvaatimukseksi vanhemmalle metsikölle ehdoton HMT-luonne niin pintakasvillisuuden kuin puuston suhteen. Milloin molemmat metsiköt edustivat nuorehkoja kehitysvaiheita, oli etsittävä vanhan metsän säästyneitä rippeitä saman kuvion jostakin muusta osasta. Tutkitut vertailukasvustot hyväksyttiin HMT:n tyyppikasvustoksi vasta sen jälkeen, kun oli suoritettu ylimalkainen vertailu Heikinheimon, Cajanderin, Ilvessalon, Kujalan ym. tutkimusten perusteella laadittuun kasviluetteloon. Sen johdosta, että suhteellisen vaateliaitakin kasveja esiintyy mainittujen tutkijain kasvuluetteloissa, katsottiin aiheelliseksi laatia sellainen perusluettelo, josta HMT:lle ilmeisesti vieraiden kasvustoainesten niin vaateliaimmat (*Geranium*, *Dryopteris*) kuin myös vaatimattomimmat lajit (*Cladonia*, ym.) puuttuvat tai jossa ne ovat vain heikosti edustettuina. Asian luonteesta johtuu, että ohjeeksi tarkoitettu HMT-kasvillisuuden perusluettelo on kompromissi edellä mainittujen tutkijain tutkimustuloksista. Luettelon laadintaa vaikeutti suuresti kasvipeitteen kuvausten keskinäinen epäyhtenäisyys.

Vanhaa metsää kasvavaa näytealaa ei kaikissa tapauksissa ole hyväksytty aineistoon. Hylkäämisen syynä oli yleensä näiden tyyppikasvustoa edustavien vanhojen kuusiköiden aukkoisuus, jonka vuoksi ne katsottiin taksatorisiin näytealasarjoihin soveltumattomiksi. Pintakasvillisuus tutkittiin näissä tapauksissa mahdollisimman kriittisesti.

Sen johdosta, että näytealametsiköiden luonnontilaisuudelle asetettiin erittäin suuria vaatimuksia, sijoitettiin miltei kaikki näytealat sellaisiin HMT-metsiin, jotka olivat säilyneet kaikenlaisilta kulttuurin vaikutuksilta. Valtaosa näytealoista sijaitsee tästä syystä kaukana erämaassa.

Näytealarien välinen etäisyys on kolmessa poikkeustapauksessa ylittänyt 300 m. Useimmiten ne kuitenkin sijaitsevat aivan lähekkäin, 10–50 m:n etäisyydellä toisistaan. Neliömäiset, suorakaiteen tai poikkeustapauksissa monikulmion muotoiset näytealat vaihtelevat alaltaan metsikön iän ja runkoluvun mukaan yleensä 0.1–0.5 ha:n välillä. Aivan nuorissa metsiköissä rajoitettiin pari mainittua alarajaa pienempää näytealaa, ja kaikkien vanhimmissa metsiköissä ylittää näytealan koko 0.5 ha.

Sen jälkeen kun näytealan paikka esitutkimusten perusteella oli valittu ja rajoitettu, seurasi kasvipeitteen, puuston ja maaperän yksityiskohtainen tutkiminen.

Käytetyt tutkimusmenetelmät ovat, eräitä merkityksettä tekijän omia sovellutuksia lukuun ottamatta, muiden tutkijain kehittämiä. Erityisen maininnan ansaitsee oikeastaan vain havupuiden iän määrittäminen, joka tapahtui puita halkaisemalla ja ydinsolmuja laskemalla (vrt. kuva 7, s. 41).

Aineisto ja sen ryhmittely

Yleispiirteet

Kuusimetsän synnyn ja kehityksen selvittämiseksi tutkittiin kaikkiaan 83 näytealametsikköä. Niiden maaperä on yleensä vähäkivistä, hietaista moreenia (vrt. Ilvesalo 1933, s. 18). Useimmat niistä sijaitsevat loivilla luoteis-, pohjois- ja itärinteillä, kuten liitteestä 1 ilmenee, ja melkein kaikki korkeimman merenpinnan yläpuolella, ei kuitenkaan 300 m:ä ylempänä. Kaikki näytealat on valittu HMT:n luonnontilaiselta esiintymisalueelta (vrt. Heikinheimon 1920 b ja kuva 8, s. 45).

Sen johdosta, että tutkimuksen luonne edellyttää ehdotonta varmuutta näytealojen keskinäisestä vertailukelpoisuudesta, asetettiin lopulliseen aineistoon hyväksyttävillä näytealoilla seuraavat vaatimukset:

- 1) Maan tuli olla raekoostumukseltaan samankaltaista hietaista moreenia kaikilla näytealoilla.
- 2) Kivisyysasteen tuli olla normaali, ts. vastata Viron (1952) määrittämää II luokkaa. Painuma (Si) sai siis vaihdella 12.1–21.0 cm:n välillä.
- 3) Emäsmineraali-indeksi sai vaihdella 5–25:n välillä.
- 4) Maan ravinnesuhteiden tuli olla mahdollisimman samanarvoiset. Jottee metsäpalon vaikutus pääsisi häiritsemään liiaksi, tutkittiin ravinnepitoisuus 55 cm:n syvyydestä.
- 5) Maan kosteusolojen tuli olla mahdollisimman vertailukelpoiset. Voimakkaan soistuneisuuden indikaattorikasveja (*Sphagnum* ym.) ei saanut esiintyä enemmän kuin $\Delta : \Delta$ (yleisyys : peittävyys).
- 6) Tyyppikasvustoissa ei saanut olla HMT:n kasvivyhdyskunnalle vieraita lajeja. Edellä mainittujen vertailukelpoisuuden takeeksi asetettujen ehtojen vuoksi oli jälkeenpäin suoritettun seikkaperäisen tarkastelun perusteella hylättävä 12 näytealaa (taul. 1, s. 46).

* * *

Edellä mainituin perustein supistunut aineisto käsittää näin ollen vain 71 näytealaa (liite 1), joiden ryhmittelyyn aineiston alkukäsittely lisäksi on antanut omat piirteensä. Ryhmittelyn pääperusteena on ollut metsikön syntytaapa ja nykyinen tila. Kuusijakson

tiheyssuhteet on otettu huomioon periaatteessa samaan tapaan kuin Kalelan (1936) kuusi-harmaaleppä-sekametsiköitä koskevassa tutkimuksessa. Aineiston kolmea ryhmää luonnehtivat seuraavat piirteet.

Ryhmä I käsittää kaikki ne näytealametsiköt, jotka ovat syntyneet välittömästi metsäpalon, kaskeamisen tai kuloutuksen jälkeen. Kaikissa on tai on ollut jotakuinkin täystiheä tai vain hyvin lievästi aukkoinen koivujakso. (Vanhimmissa näytealametsiköissä tämä seikka oli pääteltävissä maapuiden perusteella.) Kuusen invasio paloalueille on useimmiten tapahtunut samanaikaisesti tai vain joitakin harvoja vuosia myöhemmin kuin koivun, joskin joissakin tapauksissa kuusen tunkeutuminen koivikkoon on jäänyt jopa 10-40 vuotta myöhemmäksi. Melechovin (1934) mukaan voi kuusi ilmestyä paloalueelle jopa ennen koivua, tämän seikan silti tuomatta mukansa olenaisia muutoksia metsikön puulajidynamiikkaan. Sen johdosta, että kuusen runkoluku eri metsiköissä vaihteli suuresti, ryhmitettiin näytealat kuusen runkoluvun perusteella kolmeen ryhmään:

- a) näytealat, joissa kuusijakso on harvanlainen,
- b) » joissa kuusijakso on keskitiheä (vrt. kuva 9, s. 48),
- c) » joissa kuusijakso on tiheä (esitysteknillisistä syistä käytetään seuraavassa kuitenkin sanontaa ylitheä, vrt. kuva 9, s. 48).

Seuraavassa käytetään näistä metsäpalon jälkeen syntyneistä metsiköistä eli primäärimetsiköistä myös termiä ensimmäisen puusukupolven metsiköt.

Ryhmä II käsittää näytealat, jotka edustavat erilaisia ensimmäisen eli primäärin puusukupolven muodostamien metsiköiden rappeutumisvaiheita uudistumistapahuttumiseen. Varsinaisia metsikkötunnuksia ei tällaisista kuolevista tai kuolleista ja osittain maahan kaatuneista puustoista voida taksatorisessa mielessä esittää, mutta näiden rytöjen mukaan lukeminen on kuitenkin välttämätöntä sen vuoksi, että ne edustavat vaihetta, jota seuraa ns. sekundäärinen puusukupolvi. Metsädynaamisessa mielessä ne ovat erittäin mielenkiintoisia (ks. kuva 5, s. 34).

Ryhmä III käsittää yksinomaan sellaisia näytealametsiköitä, jotka ovat uudistuneet edeltävän kuusisukupolven jälkeen ilman välillä tapahtunutta metsäpaloa. Tärkeimpänä arvosteluperusteena ovat tuoreen hiilikerroksen puuttumisen lisäksi, milloin miltei kokonaan maatuneet suuret maapuut, milloin paikalla edelleen kasvavat yli-ikäiset ylispuut. Uusi sukupolvi on ilmestynyt etupäässä tuulenkaatojen pohjiin, maapuille ja puiden väliköiden heikkosammaleisiin kohtiin. Näiden näytealametsiköiden tiheyssuhteet eivät heikkojen uudistumisedellytysten vuoksi ole kaikissa tapauksissa parhaita mahdollisia. Niiden rajoittamista maastossa vaikeutti suuresti se, että ne olivat paikallisesti sidotut palorajoihin. Olosuhteiden pakosta oli näin ollen tyydyttävä siihen aineistoon, mikä oli saatavissa palorajojen välittömästä läheisyydestä. Liitettä 1 tarkasteltaessa havaitaan, että metsiköiden keskitiheydet primäärimetsiköiden ryhmissä a, b ja c ovat 0.80 0.87 ja 0.99, sekundäärimetsiköissä sen sijaan vain 0.79. Vanhimmat metsät olivat pahoin lahovikaisia. Sekundäärimetsiköistä käytetään seuraavassa myös nimitystä toisen puusukupolven metsät.

Aineistoon hyväksytyjen näytealojen lukumäärä eri kehitysvaiheissa ja ikäryhmissä ilmenee taulukosta 2 (s. 50).

Aineiston homogeenisuus

Tarpeeksi monessa suhteessa homogeenisen aineiston kerääminen on biologisessa tutkimuksessa vaikeata ja usein suorastaan mahdotonta. On enimmäkseen tyydyttävä joidenkin tärkeimpien ominaisuuksien suurpiirteiseen samankaltaisuuteen. Vaikeus saada kootuksi homogeenista aineistoa metsien ominaisuuksien selvittämiseksi on kuten tunnettua aivan erityisen suuri. Siten ei esimerkiksi puuston homogeenisuus yksin riitä, kuten Lönnroth (1925) on voimakkaasti tähdentänyt, vaan aineiston sisäinen vertailukelpoisuuden takeet on etsittävä jo metsikön synnyn ja kehityksen edellytyksistä. On siis varmistauduttava siitä, että esimerkiksi samaan ryhmään kuuluvat näytealat ovat syntyneet samalla tavalla ja että niiden ympäristöolot ovat mahdollistaneet myös samankaltaisen kehityksen.

Viimeksi mainitun seikan suhteen on jo todettu, että kaikki näytealat sijaitsevat alueella, jonka eri osissa suurilmastoa voidaan pitää varsin samanlaisena. Erittäin suuressa määrin ekspositiosta (vrt. liite 1) riippuvan pienilmaston suhteen on sen sijaan onnistuttu huomattavasti.

Näytealametsiköiden maaperään on myös kiinnitetty nimenomaan keskinäisen vertailukelpoisuuden selvittämiseksi melkoisesti huomiota. Taulukoista 3-6 ja kuvista 10 ja 11 (ss. 52-56) ilmeneekin, missä määrin aineisto voidaan katsoa homogeeniseksi ja sen pääryhmät keskenään vertailukelpoisiksi. — Eri näytealaryhmien puuston sisäinen homogeenisuus osoitetaan runkolukusarjojen ja kuutiomäärän jakaantumissarjojen avulla jäljempänä.

HMT-metsien dynamiikka

Metsikön kehitys

Kuusimetsien erilaisia syntytapoja koskevan tarkastelun yhteydessä todettiin tarkoituksenmukaisimmaksi kohdistaa päähuomio vain metsäpalon ja välittömästi vanhan kuusimetsän jälkeen syntyneiden metsiköiden kehityksen selvittämiseen. Yhdistämällä eri näytealoilta kerättyjä alkuperäistietoja iän mukaisesti sarjoihin saadaan eri sukusiioihin kuuluvien metsiköiden ominaisuuksista ainakin suurin piirtein edustava kuva. Vaikka tutkimus on luonteeltaan metsäbiologinen, ei ole voitu välttää metsätaksatoristen esitystapojen käyttämistä lukuisia seikkoja tarkasteltaessa.

Aineiston ryhmittelyn yhteydessä esiteltiin jo tiheydeltään erilaisten primäärimetsiköiden kuusi- ja koivujakson kokonaisrunkoluvun kehitystä (kuva 9, s. 48).

Runkoluku

Sen johdosta, että runkoluku on määritelty milloin laajempaan, milloin suppeampaan, on tässä tutkimuksessa katsottu aiheelliseksi suorittaa puiden luku kummankin pääpuulajin kohdalta seuraavasti eritellen: 1) vallitsevaan latvuskerrokseen, 2) vallittuun latvuskerrokseen ja 3) alikasvokseen kuuluvat puut.

Tämä menettely tarjoaa mm. alla esitetyt mahdollisuudet tarkastella kunkin näytealan runkoluvun kehitystä puulajeittain:

- 1) kuusi + koivu + muut = N_T = näytealan kaikkien puiden luku
 2) N_T — muiden puulajien luku = N_P = pääpuulajien runkoluku
 3) N_P — alikasvos = N_M = pääpuuston eli päämetsikön runkoluku
 4) N_M — vallittujen puiden luku = N_D = vallitsevan latvuserroksen runkoluku

Yhtälössä 1) esiintyviä muita puulajeja esittävä jäsen voidaan katsoa tämänlaatuisien biologisten aineistojen normaaliksi ja sinänsä vähäpätöiseksi epäpuhtaudeksi (< 10 %), joka seuraavassa on jätetty huomioon ottamatta. Näin ollen päädytään yhtälöön 2), jolle alikasvokseen kuuluvat yksilöt edelleen antavat oman suuren painonsa. Ilvessalo (1937, s. 34) pitää alikasvosta pääpuuston runkolukua häiritsevänä tekijänä, ja hän on ilmeisesti tasaikäisten puhtaiden metsiköiden puuston biologisen yhtenäisyyden perusteella jättänyt pois alikasvokseen kuuluvat yksilöt varttuneimpien metsiköiden runkoluvusta. Vertailukelpoisuuden saavuttamiseksi on tässä tutkimuksessa menetelty samalla tavalla, ja täten erotettua puustoa nimitetään **pääpuustoksi**¹.

Edellä esitettyjen erilaisten runkolukujen vertailua aikaisempien tutkimusten vastaaviin lukuihin on vaikeata saada asialliselle pohjalle. Ilvessalon (1937) aineisto HMT:n kuusikoista käsittää varsinaisesti vain ikäluokat 180—230 v., jonka vuoksi mm. koivun mahdollinen osuus puuston muodostumiseen metsikön kehityksen varhaisemmissa vaiheissa ei ole tullut näkyviin.

Eri puulajien ja eri sukupolvien ryhmittäisten keskiarvojen perusteella piirrettyjen päämetsiköiden runkolukukäyrien antamat tasoitettut arvot ilmenevät taulukosta 7 (s. 62). Vertailun helpottamiseksi on myös eräitä Ilvessalon (op.c.) esittämiä, samalla tavalla laskettuja päämetsikön runkolukuja sisällytetty taulukkoon.

Taulukosta 7 ilmenee ennen muuta, että primääri- ja sekundäärimetsiköiden puulajisuhteet ja runkoluvut poikkeavat toisistaan selvästi. Verrattaessa Ilvessalon HMT-kuusikoiden runkolukuja edellä mainittuihin havaitaan, että samankaltaisuus rajoittuu vain 180 vuotta vanhempiin sekundäärimetsikköihin.

Koivu-kuusi-sekametsän iän mukaan muuttuvan lajiodinanssin vuoksi on tullut aiheelliseksi tarkastella myös yksinomaan vallitsevaan latvuserrokseen kuuluvien puiden lukumäärän muutoksia eri ikäkausina (taul. 8, s. 64 ja kuva 12, s. 65).

Läpimitta!

Läpimitta saadaan tavanmukaisissa metsikön mittauksissa yleensä luotettavammin määritetyksi kuin esim. puiden pituus. Tästä syystä on näytealametsiköiden puiden keskimääräistä kuorellista rinnankorkeusläpimittaa pidettävä melko luotettavana metsikön tunnuksena. Metsätaksatorisissa tutkimuksissa onkin tämän tunnuksen avulla tehty varsin pitkälle meneviä laskelmia. Tässä tutkimuksessa esitetään kuitenkin vain runkoluvulla punnittuja keskiläpimittoja, joita myös Ilvessalo on käyttänyt, joten vertailun suorittaminen on mahdollista.

Primääri- ja sekundäärimetsiköiden erilaisten kuusi- ja koivujaksojen kuorellisen keskiläpimitan keskimääräistä kehitystä osoittavat tasoitettut käyrät esitetään kuvissa 13, 14 ja 15 sekä taulukoissa 9 ja 10 (ss. 67—70).

¹ Alikasvokseen kuuluviksi on tällöin katsottu kaikki ne puuyksilöt, jotka ovat olleet lyhyempiä kuin valtapituuden neljännes, ei kuitenkaan yli 5 m:n pituisia.

Primäärimetsiköiden kuusijaksosta saatuja lukuarvoja tarkasteltaessa havaitaan, että keskiläpimitta on kasvanut alusta lähtien varsin tasaisesti aina 200 vuoteen saakka, jonka jälkeen huippuarvot on saavutettu 240—260 vuoden tienoilla. Tämän kulminaation jälkeen tapahtuu selvää keskiläpimitan pienenemistä, mikä johtuu ennen muuta siitä, että klimaksvaiheessa alkaa suuriakin puita keloutua ja kaatua maahan.

Verrattaessa edellä taulukoissa 9 ja 10 esitettyjä keskiläpimitan lukuja Ilvessalon HMT:stä esittämiin lukuihin voidaan todeta seuraavaa.

Primäärimetsiköiden ylitieheän kuusijakson pääpuuston¹ keskiläpimittasarja muistuttaa jossakin määrin Ilvessalon puhtaan HMT-kuusikon keskiläpimittasarjaa nimenomaan ikäkaudella 180—240 v. Kun kuitenkin otetaan huomioon, että tässä tutkimuksessa esitetyt primäärimetsiköt kaikissa tapauksissa sisältävät tai ovat sisältäneet koivujakson, jonka keskiläpimittasarja lähinnä muistuttaa Ilvessalon GD(M)T:n ja MT:n puhtaiden koivikoiden läpimittasarjaa, ei edellä esitettyä kuusijaksojen samankaltaisuutta voida pitää metsiköiden samanarvoisuuden osoittajana. Jos kaikki kuuset (siis alikasvos mukaan luettuna) otetaan vertailukohdeksi, havaitaan, että myös tässä esitetyn primäärimetsikön keskitiieheän kuusijakson keskiläpimittasarja muistuttaa Ilvessalon esittämää sarjaa jonkin verran. Vertailu on kuitenkin ontuva siitä syystä, että Ilvessalon esittämistä lukusarjoista puuttuu alikasvos. Vertailua sotkee myöskin koivujakso. Koivujen keskiläpimitta on kaiken lisäksi selvästi Ilvessalon HMT:n puhtaan koivikon keskiläpimittaa suurempi, vaikkei viimeksimainittuun liene sisällytetty koivualikasvosta. Selitys löytynee siitä tosiasista, että koivu-kuusi-sekametsässä on suhteellisesti enemmän vallitsevaan latvuserrokseen kuuluvia koivu-yksilöitä kuin puhtaassa koivikossa.

Verrattaessa sekundäärimetsiköiden kuusijakson pääpuuston keskiläpimittasarjaa Ilvessalon HMT-kuusikosta esittämään voidaan todeta varsin merkittävä yhtäläisyys, varsinkin jos otetaan huomioon erilaisesta iänmäärittävasta aiheutuva 20 vuoden korjaus.

Tarkastelun päätuloksena esitetään, että primäärimetsiköiden keskiläpimittasarjat poikkeavat molempien pääpuulajien osalta niin selvästi Ilvessalon esittämistä HMT:n keskiläpimittasarjoista, ettei taksatorisesti merkitsevää keskinäistä samankaltaisuutta ole havaittavissa. Sen sijaan näyttää sekundäärimetsiköiden kuusijakson pääpuuston ja Ilvessalon HMT-kuusikon välillä vallitsevan ilmeinen yhtäläisyys keskiläpimitan osalta.

Runkolukusarjat

Soveltamalla Ilvessalon (1937) esittämää runkolukusarjojen tasoitusmenetelmää on tässä tutkimuksessa laadittu vastaavanlaisia tasoitettuja sarjoja samoihin ikäluokkiin kuuluvien näytealametsiköiden runkolukusarjoista laskettujen keskiarvojen perusteella. Menetelmä ilmenee taulukosta 11 (s. 72). Primäärimetsiköiden osalta tulokset esitetään kuvissa 16 ja 17 sekä taulukossa 12 (ss. 73—74). Vastaavat sekundäärimetsiköiden käyrät nähdään kuvassa 18 (s. 76). Eräs mielenkiintoinen primääri- ja sekundäärimetsiköiden sekä Ilvessalon HMT-kuusikon välinen vertailu esitetään taulukossa 13 (s. 77).

¹ Taulukoissa on yleensä käytetty termiä päämetsikkö.

Pituus

Puuston keskimääräinen pituus 1. keskipituus kuvaa metsikön yleistä kehitystä varsin hyvin. Tämä tunnus voidaan ilmaista eri tavoin punnittuna ja eri metsikön osia koskevana. Tässä tutkimuksessa esitetään seuraavat pääpuulajien keskipituudet: a) kaikkien 1.3 m:ä pitempien puiden, b) päämetsikköön kuuluvien puiden ja c) vallitsevaan latvuskerrokseen kuuluvien puiden keskipituus sekä d) valtapituus. Viimeksi mainittu tunnus on laskettu 100 pisimmän, hehtaarin alalla esiintyvän puun pituuden keskiarvona. Kaikki keskipituusarvot on punnittu vain kunkin läpimittaluokan runkoluvulla. Kuvista 20—22 (ss. 79 ja 83) ilmenevät kummankin pääpuulajin pituuden tasoituskäyrät ja taulukoista 15 ja 16 (ss. 80—81) keskipituuden kehitys primääri- ja sekundaarimetsiköissä.

Verrattaessa eri puusukupolvia keskenään voidaan todeta, että vertailukelpoiset keskipituuden lukuarvot ovat samassa ikäluokassa molemmilla pääpuulajeilla miltei poikkeuksetta korkeampia primäärimetsiköissä kuin sekundaarimetsiköissä. Tämä toteamus oikeuttaa seuraavaan päätelmään: mikäli pituutta voidaan pitää maan viljavuuden tunnukseksi, kuten Keski-Euroopassa ja Skandinaavian maissa tehdään, osoittaa primäärimetsiköiden suurempi pituus niissä vallitsevien kasvun edellytysten olevan parempia kuin sekundaarimetsiköissä, vaikka kasvupaikat ovatkin perusominaisuuksiltaan samanlaiset.

Verrattaessa Ilvessalon (1937) ja tämän tutkimuksen eri puusukupolvien päämetsiköiden keskipituutta keskenään voidaan todeta, että vain sekundaarimetsiköiden keskipituutta esittävä lukusarja muistuttaa jonkin verran Ilvessalon HMT-kuusikon keskipituuden lukusarjaa. Valtapituuden kyseenalaisesta vertailukelpoisuudesta huolimatta voidaan tietynlaista samankaltaisuutta havaita tämänkin tunnuksen kohdalta.

Kuutiomäärä

Sen johdosta, että primäärisuksession kuusijaksoltaan keskitehden näytealametsiköiden tiheysluvut vaihtelevat välillä 0.7—1.0, katsottiin aiheelliseksi jakaa aineisto tältä osalta kahteen, tiheysluokkia 0.7—0.8 ja 0.9—1.0 vastaavaan ryhmään: normaali-puustoisiin ja täysipuustoisiin näytealametsikköihin. Kuusijaksoltaan ylitteävät näytealat muodostavat tietenkin oman ryhmänsä; jäljempänä todetaan, että ne ovat lähinnä verrattavissa täysipuustoisiin näytealoihin. Sekundaarimetsiköiden kohdalta olisi saman tapainen ryhmittely tietenkin ollut paikallaan, mutta tällöin suppea aineisto olisi hajonnut liiaksi, koska tiheyden vaihtelu on peräti 0.6—1.0. Jotta jonkinlainen vertailukelpoisuus kuitenkin saataisiin aikaan edes normaalipuustoisten primäärimetsiköiden kanssa, on äärimmäiset tiheysluokat 0.6 ja 1.0 jätetty pois tässä esitettävästä primääriaineistosta kuvaavasta käyrästä, jonka tarkoituksena on mahdollistaa alkuperäiseen aineistoon perustuva vertailu eri puusukupolvien välillä.

Näytealametsiköiden puuston kuutiomäärä ilmenee liitteestä 1. Samaan taulukkoon on myös sisällytetty metsiköiden vaillinaisesta tiheydestä johtuva, todellisia olosuhteita silmälläpitäen varovasti korjattu kuutiomäärä, jonka tarkoituksena on ilmaista, mikä kuutiomäärä vähintään voisi esiintyä kyseisellä kasvupaikalla edellyttäen,

että paikalla oleva metsikkö nykyisine puulajisuhteineen olisi täystiheä. Asian havainnollistamiseksi esitetään eri puusukupolvia ja eri tiheysluokkia edustavien metsiköiden säilyvän puuston kuutiomäärän kehitystä kuvaavat käyrät kuvissa 24—26 (ss. 85 ja 88).

Kuvaan 24 merkityistä alkuperäispisteistä nähdään, että eri tiheysastetta olevien kuusijaksojen kuutiomäärien erot eivät ole suuria. Kuusijaksoltaan keskitehden näytealametsiköiden pienempää runkolukua korvaa niiden suurempi keskiläpimitta ja keskipituus. Tämän vuoksi esitetään tiheysluokassa 0.9—1.0 vain yksi, kuusijakson tiheydestä riippumaton kuutiomääräkäyrä. Tiheysluokassa 0.7—0.8 (kuva 25) on vain kuusijaksoltaan keskitehettä näytealoja.

Käyrästä ilmenevistä seikoista mainittakoon seuraavaa.

Täysipuustoisten metsiköiden kuusijakson kuutiomääräkäyrän maksimi on selvästi korkeammalla kuin normaalipuustoisten. Koivujakson kuutiomääräkäyrän kulku on sen sijaan samantapainen kummassakin tiheysluokassa. Syyt näyttävät yksinkertaisilta; kuusen absoluuttisesti suurempi osuus aiheuttanee ensin mainitun eroavuuden ja koivujakson samanlaisuus kummassakin tiheysluokassa jäljempänä mainitun samankaltaisuuden.

Koivujakson kuutiomääräkäyrän maksimi sattuu noin 80 vuoden vaiheille metsiköiden tiheysuhteista riippumatta, minkä jälkeen alkaa suhteellisen hidasta, koivujen vähittäisestä poistumisesta aiheutuva väheneminen, jota jatkuu sukcession kehityksen loppuvaiheisiin saakka. Poistuma, johon ei tässä yhteydessä ole tilaisuutta enempää puuttua, koostuu aluksi koivujakson kulloinkin pienimmistä puista, mutta jo 150—200 vuoden välillä poistuu runsaasti koivuvaltapuitakin, joista syntyvät tyvi- vesat korvaavat vain hyvin vähässä määrin kuutiomäärätappioita.

Kuusijakson kuutiomääräkäyrä osoittaa kuusen kehityksen olevan alkuvaiheissa huomattavasti hitaamman kuin koivun. Kuutiomäärän suureneminen tapahtuu kuitenkin tasaisesti, saavuttaen huippukohtansa noin 220—240 vuoden vaiheilla. Tämän jälkeen alkaa puuston väheneminen, joka nopeasti kiihtyy suoranaiseksi romahdukseksi.

Täyteen mittaansa kasvanut, alusta saakka jota kuinkin tasaikäinen puusto ei biologisista syistä (vrt. esim. P a e c h 1940) voi säilyä ± staattisena pylväikkönä kuinka kauan tahansa, vaan vanhenemisesta johtuva yleinen fysiologinen heikkeneminen johtaa ennen pitkää puiden kuolemiseen, sekundaaristen syiden tosin vaihdeltaessa yksilöstä toiseen. Aluksi puiden kuoleminen on yksittäistä, mutta ennen pitkää leviää keloutuminen nopeasti käsittämään valtaosan puista. Nämä kaatuvat pian joko keloina tai joskus vielä elossa olevina vanhuksina maahan ja jättävät jäljelle jääneet entistä alttiimmiksi lopulliselle tuhoutumiselle.

Tältä osalta primääriaineistoon perustuvat käyrät antavat siis aihetta korjata yleistä käsitystä kuusimetsien luontaisesta kehityksestä, jonka arvellaan päätyvän staattiseen klimakstilaan.

Verrattaessa edellä esitettyjä käyriä Ilvessalon HMT-kuusikoiden kuutiomääräkäyrään voidaan todeta, että kuusijaksoltaan keskitehden ja muuten normaalipuustoisten primäärimetsiköiden kuutiomäärän summakäyrä poikkeaa Ilvessalon esittämästä käyrästä. Eroavuus on vielä suurempi täysipuustoisten metsiköiden kohdalla, jossa kuusijakson käyrä asettuu ylemmäksi kuin Ilvessalon HMT-kuusikoiden käyrä.

Sekundäärimetsiköiden säilyvän puuston kuutiomäärää esittävää käyrästä (kuva 26) tarkasteltaessa voidaan havaita seuraavaa.

Kuusijakson kuutiomääräkäyrän yleinen kulku on samantapainen kuin normaali-puustoisissa primäärimetsiköissä, joskin jossakin määrin matalampi, varsinkin alussa. Kulminaatiokohta sattuu sekundäärimetsiköissä noin 220 vuoden vaiheille, jonka jälkeen voimakas kuutiomäärän väheneminen on todettavissa. Klimaksivaihe näyttää sitä paitsi puuston lahovikaisuuden vuoksi lyhytaikaisemmalta kuin primäärimetsiköissä. Koivun osuus näyttää aineiston mukaan varsin vaatimattomalta. Valtaosa onkin huonokasvuista vesakoivua.

Sekundäärimetsiköiden kuusi- ja koivujakson summakäyrä ei tietenkään koivun vähäisyyden vuoksi voi saada lähimainkaan samaa muotoa kuin normaalipuustoisten primäärimetsiköiden, vaan jää huomattavasti matalammaksi. Tämä seikka on omiaan korostamaan primääri- ja sekundäärimetsiköiden välistä eroavuutta. Vertailu Ilvessalon HMT-kuusiköiden kuutiomääräkäyrään osoittaa viimeksimainitun kulkevan hieman ylempänä kuin normaalitiheiden sekundäärimetsiköiden kuusijakson kuutiomääräkäyrä, mutta se on sen sijaan hiukan matalampi kuin näiden metsiköiden kokonaiskuutiomäärän käyrä. Kun Ilvessalon käyrään todennäköisesti sisältyy seka-puiden osuus, on yhtäläisyys suorastaan yllättävän hyvä.

Vertailu eri puusukupolvien kuutiomääräkäyrien välillä saadaan asialliselle pohjalle vasta sitten, kun metsiköt kuvitellaan muunnetuiksi tiheydeltään vertailukelpoisiksi. Edellä on verrattu mm. normaalipuustoisia primäärimetsiköitä ja normaalitiheitä sekundäärimetsiköitä keskenään. Valtaosa primäärimetsiköitä edustavista näytealametsiköistä on kuitenkin täysipuustoisia. Jotta vertailu kävisi mahdolliseksi myös näiden kanssa, on koko aineisto korjattava puustoltaan täystiheäksi. Verrattaessa täysipuustoit-ten primäärimetsiköiden kuutiokäyrää kaikkien primäärimetsiköiden vastaavaan käyrään voidaan todeta käyrien olevan miltei identtisiä. Jonkin verran voimakkaammin on metsiköiden täystiheäksi muuttaminen sen sijaan vaikuttanut sekundäärimetsiköiden käyrästä. Koska sekundäärimetsiköt ovat syntyneet samaan aikaan kuin primäärimetsiköt ovat raunioituneet, on tämä seikka otettu huomioon siten, että sekundäärimetsiköiden aikanaan pääpuustoksi kehittyvän taimiston syntymäajan-kohdaksi on valittu primäärimetsikön ikä 300 v. Vapaan kasvutilan muodostuminen on näet jo siihen aikaan melko huomattavaa raunioituvassa primäärimetsikössä. Tällä tavoin menetellen saadaan aikaan 600 vuotta käsittävä kahden suksektion puuston kuutiomäärän kehitystä kuvaava käyrä (kuva 27, s. 89).

Primäärisesti ja sekundäärisesti syntyneiden HMT-metsiköiden säilyvää puustoa keskenään verrattaessa havaitaan, että metsäpalon jälkeen syntyneiden HMT-primäärimetsiköiden säilyvän puuston kuutiomäärä on kaikissa kehitysvaiheissa suurempi kuin sekundäärimetsiköiden vastaavissa kehitysvaiheissa. Jos tarkastelu ulotetaan koskemaan kokonaiskasvua, todetaan että eroavuus muodostuu vieläkin huomattavammaksi, sillä luontainen poistuma on etenkin koivun osalta erittäin suuri primäärimetsiköissä.

Edellä esitetyn perusteella lienee mahdollista, että Ilvessalon tutkimus HMT-kuusikoista ja niiden taksatorisista tunnuksista perustuu ainakin valtaosaltaan sekundäärisesti syntyneistä metsiköistä kerättyyn aineistoon. Yhtäläisyys ilmenee vielä selvemmin seuraavasta tämän tutkimuksen eri puusukupolvien ja Ilvessalon HMT-kuusiköiden kuutiomääräkäyrästä saatuja iukuja koskevasta vertailusta (taul. 17, s. 89).

Eräs taulukosta 18 (s. 90) ilmenevä eri metsätyyppien ja eri metsiköiden välinen vertailu herättää mielenkiintoisen kysymyksen, kehittykö HMT metsäpalon tai kulu-tuksen jälkeen mäntyä kasvavana EVT:ksi ja kehittykö EVT kuusta kasvavana HMT:ksi. Tämän kysymyksen selvittäminen ei kuitenkaan kuulu tämän tutkimuksen aihepiiriin, joten vastaus saa jäädä myöhempien tutkimusten varaan. Jompi kumpi nykyisellä tavalla määritelty ja siten boniteettia kuvaavaksi katsottu metsätyyppi saattaa osoittautua toisen metsätyyppin vain puulajista riippuvaksi variantiksi.

Edellä selostettujen tulosten perusteella voidaan tehdä mm. seuraavat HMT:n puustoa koskevat päätelmät.

Palon jälkeisen ensimmäisen koivu-kuusi-sukupolven, (primääri-metsiköiden) säilyvä puusto on kaikissa kehitysvaiheissaan huomattavasti suurempi kuin seuraavan sukupolven eli sekundäärimetsiköiden vastaava puusto. Kuusen luontainen uudistuminen vanhan kuusimetsän tilalle saattaa siis kiistattomasti metsän vajaatuottoiseen tilaan.

Ilvessalon Pohjois-Suomen HMT:n boniteetista saama epäedullinen kuva johtuu ilmeisesti siitä, että hänen tutkimuksensa todennäköisesti on kohdistunut pääasiassa HMT:n sekundäärimetsikköihin, jotka vielä tällä hetkellä ovat monin paikoin leimaa antavia Pohjois-Suomen tuoreille kangasmaille. Näiden metsämaiden potentiaalinen boniteetti on kuitenkin todellisuudessa selvästi parempi kuin Ilvessalon toteama aktuaalinen boniteetti. On todennäköistä, että kuusta kasvavat primäärimetsät on luokittelussa yleensä viety MT:iin ja sekundäärimetsät sen sijaan HMT:iin.

Säilyvän puuston kuutiomäärän ns. suksessiokäyrä osoittaa HMT:n olevan metsätyyppinä niin puulaji- kuin tuottosuhteiltaan dynaamisen.

Kuutiomäärän jakaantumisarjat

Primäärimetsiköiden alkuperäisaineiston eri ikäryhmien läpimittaluokittain laske-tun kuutiomäärän keskiarvon perusteella kootut jakaantumiskäyrät ilmenevät kuvasta 28 (s. 93). Puuston verrattain nopea kehitys on silmiin pistävä piirre.

Sekundäärimetsiköiden kuutiomäärän jakaantumisarjat osoittavat ennen muuta koivun merkityksettömyyden ja kuusen hitaan alkukehityksen. Havainnollista ver-tailua varten esitetään kuvassa 29 (s. 93) suunnilleen samanikäisten primääri- ja sekun-däärimetsiköiden kuutiomäärän jakaantumiskäyrät.

Tasoitettujen jakaantumisarjojen aikaansaamiseksi esitetään kuvissa 30 ja 31 (s. 94) eräs yksinkertainen tasoitusmenetelmä, jonka avulla on laadittu primäärimetsi-köiden kuutiomäärän jakaantumista eri läpimittaluokkiin esittävä taulukko (taul. 19, s. 95).

Lopuksi tarkastellaan runkoluvun ja kuutiomäärän jakaantumisarjojen merkitystä ja todetaan, että niiden avulla voidaan päätellä, kuuluvatko kerätyt näytealametsiköt samoihin sarjoihin vai ei. Tämä tarkastelu voidaan suorittaa yksiselitteisesti vain matemaattista tietä. Sen johdosta, että tämän tutkimuksen aineisto on tilastomate-maattista tarkastelua silmällä pitäen verrattain suppea, on katsottu parhaaksi luopua yrityksestä. Näin ollen puuston homogeenisuuden arvostelu jää vain alkuperäisaineis-ton ja edellä esitettyjen käyrästäjien varaan.

Ottaen huomioon tutkittujen metsiköiden rakenteen on todettava, että jakaant-

tumissarjat ovat erästä poikkeusta lukuun ottamatta yllättävän säännöllisiä ja läpimittasiirtymä tavanmukaista taksatorista lainalaisuutta noudattava. Aineistoa voitaneen näin ollen pitää puustonkin osalta vähintään tyydyttävän homogeenisena.

Luontainen poistuminen

Edellä on ilmennyt, että HMT-primäärimetsiköiden puusto saavuttaa klimaksivaiheensa huipun noin 220—240 vuoden kuluttua taimiaineksen syntymisestä. Saavutettu tasapainotila ei kuitenkaan ole pysyvä, vaan puuston rakenteessa tapahtuu jatkuvasti muutoksia, jotka ennen pitkää johtavat nopeaan raunioitumiseen. Primäärimetsiköiden klimaksivaihe on siis labiili tasapainotila, jota seuraa, välillä tapahtuneen joukkokuoleman jälkeen, uusi suksessio sekundäärisen puusukupolven muodossa.

Puuston raunioituminen on itse asiassa vain tavallista voimakkaampaa luontaista poistumista. Jo verrattain varhain syntyy tiheissä metsiköissä kilpailun aiheuttamaa tilanahtautta, jonka seurauksena on kulloinkin heikompien puuyksilöiden kuoleminen. Pystyyn kuolleiden puiden luku jonakin ajankohtana kuvaa näin ollen elintilan riittämättömyydestä johtuvan luontaisen poistuman voimakkuutta.

Sen johdosta, että kuolleet puut eivät pysy kauan pystyssä, oli aiheellista tutkia myös eri asteelle lahonneiden maapuiden lukumäärää. Kuolleiden puiden lukumäärän ja läpimittajakaantuman avulla saadaankin tyydyttävä kuva luontaisen poistuman rakenteesta.

Kuolleisiin pystypuihin kohdistuneen erillisselvittelyn tärkeimmät tulokset ilmenevät taulukosta 20 (s. 97).

Tarkasteltaessa taulukkoa 20 havaitaan, että poistuma on primäärimetsiköiden kuusijakson osalta lukumääräisesti suurimmillaan ikäluokissa 80—195 v. ja pienimmillään klimaksivaiheen aikana.

Kuusijakson raunioituminen tulee näkyviin runsaana suurten puiden poistumana etenkin 300 vuoden tienoilla, ns. post-klimaksivaiheen aikana.

Koivun kohdalta ilmenee, että suurin runkoluvun väheneminen tapahtuu varsin varhaisessa vaiheessa. Voidaan myös todeta, että poistuneiden puiden läpimitta muuttuu yhä suuremmaksi, samaan aikaan kuin lukumäärä laskee murto-osaan siitä mitä se oli 50 v. vanhoissa metsiköissä. Vanhimmissa ikäryhmissä häiritsee kokonaiskuvaa lukuisten tyvivesojen varhainen poistuminen.

Sekundäärimetsiköistä on vain joitakin harvoja lukusarjoja. Niistä ilmenee kuitenkin suunnilleen samantapaisia seikkoja kuin primäärimetsiköiden lukusarjoista.

Kuolleet puut pysyvät, kuten jo mainittiin, vain lyhyen ajan pystyssä. Etenkin pienet koivut kestävät vain muutaman vuoden, ja usein saattaa vielä elossa oleva kuusi kaatua suoraan maahan olematta välillä pystykelona. Maapuiden huomioon ottaminen on siis välttämätöntä poistuman suuruuden määrittämistä varten. Kuten tunnettua, voidaan maatumisasteen perusteella arvioida likimäärin puun kuolinhetkestä kulunut aika. Näissä tapauksissa suoritettiin luokitus kuusen osalta suurin piirtein Arnborgin (1943, s. 44) asteikon mukaisesti (ks. taulukko 21, s. 99). — Koivumaa-puiden maatumisasteen määrittäminen oli periaattisesti samantapainen. Eri puusukupolvien maapuiden lukumäärä ja maatumisaste puulajeittain ja ikäryhmittäin ilmenee taulukosta 22 (s. 100).

Jotta maapuiden muodostamasta poistumasta saataisiin monipuolisempi kuva, esitetään primäärimetsiköiden kuusimaapuut läpimittaluokittain vain kahteen maatumisasteeseen ryhmitettynä (taul. 23, s. 101).

Taulukossa 23 esitettyä kuusimaapuiden läpimittajakautumaa voidaan tietenkin pitää enintään suuntaa antavana ja aikaisemmin ilmenneitä seikkoja tukevana havaintosarjana. Silti voidaan todeta, että läpimitaltaan 0—10 cm paksujen kuusten poistuminen on intensiivisintä 80—195 vuoden välisenä aikana. Samoin havaitaan, että suuria puita on alkanut poistua metsiköiden ehdittyä 200 vuotta vanhemmiksi.

Mainittakoon, että eräs poistuman määrityksen kontrolli antaa verrattain tyydyttävän tuloksen (vrt. taul. 24, s. 102).

Primäärimetsiköiden raunioitumisvaiheesta tapahtuvasta joukkopoistumasta seurausilmiöineen antavat kuvat 32—36 (ss. 103—109) varsin hyvän käsityksen. Vanhan puuston poistuminen johtaa vähitellen uuden puusukupolven syntyyn.

Luontainen uudistuminen

Pohjois-Suomen kuusimetsien erikoispiirteisiin kuuluu, kuten tunnettua, niiden heikko uudistumiskyky. Aikaisemmista tutkimuksista ilmenee, että taimiainesta ilmestyy näihin metsiin etupäässä vain tuulenkaatojen pohjiin, maapuille (kuva 35, s. 106) ja kasvillisuuden pohjakerroksen heikkosammaleisiin kohtiin. Täten syntynyttä harvahaikoa, epätasaista ja etupäässä kitukasvuista taimistoa pidetään yleensä riittämättömänä muodostamaan uutta metsää.

Etelä-Suomen vanhoihin kuusikkoihin kohdistuneiden uudistumistutkimusten ansiosta tiedetään, että kuusimetsissä esiintyy yleensä ns. latenttia taimiainesta. Mikäli kasvutilaa syystä tai toisesta vapautuu tarpeeksi paljon, vakiintuu paikalla oleva taimiainesta ja ennen pitkää syntyy näkyvä taimiryhmä, joka vähitellen kasvaa laajuutta, yhtyy muihin taimiryhmiin ja vanhan metsän poistuttua on valmiina muodostamaan uuden metsän.

Koska Pohjois-Suomen kuusimetsissä sattuu harvoin siemenvuosia, ei voitane puhua mistään latentista uudistusmateriaalista. Sirkkataimista taimiainesteelle kehittyneitä taimia löytyy myöskin vain välittömästi siemenvuosien jälkeen. Niin kauan kuin metsikkö on sulkeutunut, ei mainittavampaa taimiainesta edes esiinny primäärimetsiköissä; erityisesti 130—200:n ikävuosien välisenä aikana taimia ei löydy juuri nimeksikään. Kuusimetsän vähitellen vanhetessa alkaa luontaisen poistuman ansiosta syntyä pysyväisesti vapaata kasvutilaa, johon ilmestyy taimiainesta. Tämän tutkimuksen aineistoon kuuluvien 240 vuotta vanhempien primäärimetsiköiden taimettumisesta saadaankin asiaa valaiseva selvitys (taul. 25, s. 108).

Näytealojen yleiskuvauksista käy lisäksi ilmi, että 240—300 v. vanhojen metsiköiden »taimet» ovat yleensä vanhoja kitukasvuisia yksilöitä ja että nuoret taimet puuttuvat miltei tyystin. Taimisto täydentyy kuitenkin vähitellen, ja joitakin vuosikymmeniä edellisen puusukupolven raunioitumisen jälkeen on uuden metsikön muodostuminen tapahtunut tosiasia.

Sen johdosta, että vanhan kuusimetsän raunioitumisen aikaan ja sen jälkeen muodostuva kuusen taimisto kehittyy jo alkuvaiheista lähtien olosuhteissa, jotka huomattavasti poikkeavat metsäpalon käymillä kasvupaikoilla vallitsevista oloista, on asian valaisemiseksi tutkittu joidenkin eri puusukupolvia edustavien valtapuiden varhaiskeh-

tystä. Tulokset ilmenevät taulukosta 26 (s. 110). Sekundäärimetsien taimisto osoittautuu paitsi harvalukuisiksi, myös hidaskasvuiseksi. Mainittakoon lisäksi, että useat taipumiset ja uudelleen juurtumiset aiheuttavat huomattavien juuristo-osien hylkäämistä, ja täten lisääntyntä lahonalttiutta. Sekundäärimetsiköt ovatkin yleensä melko lahovikaisia.

Kasvipeitteen kehitys

Näytealoilla suoritetuilla tasapintakuvauksilla pyrittiin selvittämään eri kasvilajien yleisyyttä ja peittävyttä. Kerättyjen perustietojen avulla selvitetiin eri osakasvustojen, niin kerros- kuin laikkuosakasvustojen rakenne. Viimeksimainittujen kohdalla rajoituttiin yleensä vain kuusten latvusprojektioiden esiintyvien laikkuosakasvustojen erottamiseen peruskasvustosta. Orientoivassa mielessä eräillä näytealoilla suoritettu eri kerrososakasvustojen kartoitus valaisi myös kasviyhdyksunnan koostumusta jonkin verran. Lisäksi määritettiin valtalajien vitaliteetti mitaamalla kullakin näytealalla näiden pituus. Mittaus suoritettiin tasapintakuvausruuduissa siten, että ruutuneljänneksestä määritettiin ko. kasvien keskipituus.

Tasapintakuvauksessa saaduista arvoista laskettiin aritmeettisia keskiarvoja yleisyyden, peittävyden ja vitaliteetin mitaksi. Alkuperäisaineiston yhdistelmä on nähtävissä liitteessä 3.

Tätä kasviluetteloa tarkasteltaessa voidaan havaita, että primäärimetsiköiden nuorten suksessiovaiheiden lajisto muistuttaa merkittävässä määrin Ilvessalon (1937) MT:stä ja HMT:n koivikoista esittämää lajistoa. Ilvessalon HMT-kuusikon lajisto vaikuttaa sen sijaan jonkin verran rikkaammalta kuin tässä esitetty klimaksivaiheen lajisto. Myös Teivaisen (1952) esittämät kuvaukset HMT:n kasvipeitteestä näyttävät sisältävän enemmän vaateliata lajeja kuin tässä tutkimuksessa esitetty HMT:n tyyppikasvusto.

Suksessioiden aikana tapahtuvista muutoksista

Primäärisuksessio

Tutkimuksessa käytetyn, rinnakkaisiin näytealoihin perustuvan menetelmän ansiosta voitiin selvittää invasiotapahtuman pääpiirteitä tyydyttävästi HMT:n paloalueilla.

Yleiskuvan saamiseksi on kullekin ikäryhmälle laskettu kasvilajien yleisyyden ja peittävyden keskiarvot. Näytealametsiköiden eri ikäryhmien väliset eroavuudet tulevat täten selvemmin esille.

Taulukosta 27 ja kuvasta 38 (ss. 114—115 ja 125) ilmenee, että kasvupaikkoja \pm pysyväisesti valtaavia lajeja on ilmestynyt HMT:n paloalueille eniten ensimmäisen vuosikymmenen aikana, mutta vielä kolmasikin vuosikymmen tuo mukanaan runsaasti uusia lajeja. Vielä 50 vuotta vanhasta metsiköstä saattaa toisaalta löytyä lajeja, jotka myöhemmin osoittautuvat kiistattomasti kasvustolle vieraisiksi. Invasiovaihetta seuranneen selektiovaiheen loppupuolella on koivu menettänyt valta-asemansa kuuselle.

Klimaksivaiheen assosiaatio näyttää kasvipeitteeltään varsin mielenkiinnottomalta. Uusia lajeja ei tietenkään ole enää ilmestynyt tässä vaiheessa. Eräiden vakiolajien peittävyys lisääntyy vielä edellisestä vaiheesta hiukan, joidenkin muiden taas piene-

nee. Edelliseen ryhmään kuuluvat *Barbilophozia*, *Ptilium* ja *Linnaea*, jälkimmäiseen *Polytrichum*, *Deschampsia* ja *Solidago*. Valtalajeina pohjakerroksessa esiintyvät *Hylocomium* ja *Pleurozium*, lisävaltalajeina *Dicranum* sekä edellä mainitut *Polytrichum* ja *Ptilium*. Kenttäkerroksessa on mustikka syrjäyttänyt heinät ja ruohot miltei tyystin. Lisävaltalajina voidaan ennen muita mainita puolukka. Liitteen 3 perusteella on hahmoteltu eräänlainen perusluettelo HMT:n tyyppivaiheen vakiolajistosta. Käytännöllisistä syistä esitetään samalla sekundäärimetsiköistä kerätyn aineiston perusteella laadittu vastaava luettelo (taul. 28, s. 119).

Kuten taulukosta 28 ilmenee, ei suoranainen vertailu aikaisemmin esitettyihin HMT:n kasviluetteloihin ole mahdollinen. Lakari (1920 a), Heikinheimon (1920 b), Kujala (1921) ja Ilvessalo (1937) ovat näet käyttäneet erilaisvälistä Norrlinin asteikkoa ja mm. Cajander (1916) on vain selostanut kasvipeitteen koostumuksen. Heikinheimon (1939) aineisto on hakatulta alueelta, ja Teivainen (1952) on kerännyt aineistonsa varsinaisen HMT:n alueen ulkopuolelta. Kuitenkin voidaan todeta, että tässä tutkimuksessa kuvattu tyyppikasvusto vaikuttaa hiukan köyhemmältä kuin edellä mainittujen tutkijain, etenkin Ilvessalon ja Teivaisen, kuvaamat.

Puuston raunioituessa tapahtuu pohjakerroksessa suuri muutos sikäli, että *Pleurozium* tulee päälajiksi *Hylocomium*'in kustannuksella. *Polytrichum*'in osuus kasvaa myös, kun sen sijaan *Ptilium* ja *Dicranum* vähenevät. Kenttäkerroksessa vähenee mustikka varsin voimakkaasti ja antaa tilaa ahdelauhalle ja miltei räjähdysmäisesti leviävälle variksenmarjalle. Lajien välisten suhteiden muutokset johtuvat \pm välittömästi kuusimetsän keloutumisesta ja maahan sortumisesta. Parantuneet valaistusolot näyttävät hyödyttävän etenkin ahdelauhaa, variksenmarjaa ja puolukkaseinäsämalta.

Sekundäärisuksessio

Sekundäärimetsiköiden klimaksivaiheen kasvipeite muistuttaa kaikilta tärkeiltä kohdiltaan primäärimetsiköiden vastaavan vaiheen kasvillisuutta. Yksinpä lajien yleisyys ja peittävyys ovat samaa suuruusluokkaa (vrt. taul. 28, s. 119). Erot ovat niin vähäiset, että maininnan arvoisia lienevät vain *Empetrum sp.*, *Vaccinium uliginosum* ja *Ledum palustre*, jotka esiintyvät runsaampina sekundäärisuksession kuin primäärisuksession klimaksivaiheessa. *Ptilium*'in sekä *Linnaea*'n osuus näyttää toiselta puolen jonkin verran heikentyneen.

Sekundäärimetsiköiden raunioitumisen aikaisia kasvipeitteen muutoksia on seikka-peräisesti tutkittu vain yhdellä näytealalla. Havaintojen perusteella tehtyjen päätelmien yleistämiseen ei tämän vuoksi näytä olevan aihetta. Kuitenkin voidaan todeta tavallisesti suokasveina esiintyvien lajien yleistyneen tämän vaiheen aikana. Samaan suuntaan viittavat myös monet eri puolilla Pohjois-Suomea tehdyt havainnot. Mainittakoon, että ns. PHMT:n metsäkuviot ovat usein vanhoja, kuolemistilassa olevia soistuvia kuusikoita. Yleishavaintona sekundäärimetsiköiden post-klimaksivaiheen kasvipeitteen kehityksestä voidaan mainita, että soistumista osoittavat kasvilajit lisääntyvät, lajiston tulematta silti runsaammaksi. Kehitysvaihetta voitaisiin kenties nimittää soistumisvaiheeksi, joka tietynlaisissa olosuhteissa saattaa johtaa kangasräseikön syntymiseen.

Valtalajien elinvoimaisuus

Sen johdosta, että kasvilajien fysiognomiset piirteet saattavat eräissä tapauksissa tuoda esille seikkoja, jotka eivät ilmene lajien yleisyyden ja peittävyden tunnuksista, katsottiin aiheelliseksi tutkia eräiden valtalajien elinvoimaisuutta käyttäen tunnuksena niiden keskipituutta. Tulokset ilmenevät taulukosta 29 (s. 122). Suksessioiden välisiä selviä eroavuuksia ei voida havaita, vaan pikemminkin todistavat saadut keskiarvot eri näytealaryhmien kasvisosiologista samanarvoisuutta.

Tyypikasvuston erikoispiirteistä

Eräänä merkittävänä tyypikasvuston piirteenä on vielä mainittava sen mosaiikkimaisuus. Tämä kaikkia kerroskasvustoja koskeva vaihtelu johtuu kasviyhdyskunnan pienpaikallista eroavuuksista. Sellaisen ympäristöstä poikkeavan kasvupaikan aikaansaa mm. kuusen usein maahan saakka ulottuva latvus. HMT:n kasvustoissa onkin nimenomaan kuusen latvuksen alla esiintyvä laikkuosakasvusto eräs mosaiikkimaisuuteen voimakkaimmin vaikuttava tekijä. Taulukosta 30 (s. 123) nähdään missä määrin kuusen latvusalan laikkuosakasvustossa esiintyvien lajien yleisyys ja peittävyys poikkeavat puiden väliköiden peruskasvustosta. Taulukko käsittää vain tyypivaiheen tärkeimpiä vakiolajeja.

Kun otetaan huomioon edellä mainittujen kasvien autekologiset ominaisuudet, on mainittua mosaiikkimaisuutta pidettävä luonnollisena ilmiönä. Kysymystä HMT:llä esiintyvien kasvien autekologiasta on käsitellyt etenkin Teivainen (1952, ss. 107—122). Hän on myös esittänyt aluskasvillisuuden ja kuusen suhteesta varsin monipuolisen kirjallisuuskatsauksen.

Suksessioiden kasvustojen vertailua

Selviteltäessä HMT-suksessioiden lajien yleisyyden ja peittävyden muutoksia ilmeni, että primääri- ja sekundäärikasvustojen välillä on melkoinen eroavuus. Todettiin, että primäärisuksession invasio- ja selektiovaihe monine vaihteluineen puuttuvat miltei kokonaan sekundäärisuksessiosta (vrt. kuva 38, s. 125). Ottaen huomioon erilaiset lähtökohtatilanteet on ymmärrettävää, että sekundäärimetsiköiden pintakasvillisuus pysyy lajistollisesti suurin piirtein muuttumattomana. Vuosien mittaan akkumuloitunut kangasturve sammalpeitteineen ei näet tarjoa tarpeellisia invasioedellytyksiä uusille tulokkaille. Mainittakoon, että Attenberger (1951, s. 602) on Keski-Euroopassa todennut saman suuntaisia piirteitä sekundääristen kuusiköiden *Myrtillus-Schreberi*-kasvustoissa.

Niin ikään on edellä käynyt ilmi, että kuusella on selvä vaikutuksensa pintakasvillisuuden muodostumiseen. Koska primääri- ja sekundäärimetsiköiden puulajisuhteet poikkeavat toisistaan varsin tuntuvasti ensimmäisten 150 vuoden aikana, on tämäkin eroavuus otettava huomioon arvioitaessa eri kasvilajien esiintymismahdollisuuksia. Lopuksi saattaa klimaksvaiheen metsiköiden paksu humuskerros vaikuttaa — kuten myöhemmin myös osoitetaan — siinä määrin kasvupaikkaa muovaavasti, että puuston aiheuttamat samankaltaisuudet metsikköilmastossa eivät pysty kumoamaan niitä ekologisia eroavuuksia, joita akkumuloitunut humus aikaansaa kasvupaikan toisen pää-

tekijän, maan, ominaisuuksissa. Verrattaessa primääri- ja sekundäärimetsiköiden pintakasvillisuutta keskenään havaitaan, että sekundäärisuksession klimaksvaiheeseen on ilmestynyt hiukan runsaammin soistumiseen viittaavia lajeja, kuin mitä primäärimetsien vastaavassa vaiheessa esiintyy. Metsätyyppiopillisessa mielessä erot eivät kuitenkaan liene niin suuria, että edes alatyypin erottaminen olisi puolustettavissa. Päinvastoin, kasvustot ovat muilta kohdiltansa hämmästyttävän samankaltaisia.

Tämä toteamus merkitsee, että metsätyyppiteorian mukaan määritelty HMT on edelleen realiteetti, joskin tähän nykyiseen realiteettiin sisältyy eräs aikaisemmin huomaamatta jäänyt metsän syntytavasta riippuva lisäpiirre:

Edellä selostettujen tutkimustulosten lähempi tarkastelu osoittaa, että Cajanderin metsätyyppiteorian tärkein päälause, jonka mukaan tietynlainen pintakasvillisuus kuvastaa tietynlaista kasvupaikan boniteettia, edellyttäen kehityksen jatkuneen häiriintymättä tarpeeksi kauan, kaipa tarpeesta. Tulokset ovat ristiriidassa myös saman teorian toisen päälauseen kanssa, jonka mukaan kaikki samankaltaiset kasvipeitteet kuvastavat samanarvoisia kasvupaikkoja. Eri puusukupolvien toisistaan poikkeava säilyvän puuston kuutiomäärä todistaa erilaista aktuaalista boniteettia siitäkin huolimatta, että kysymyksessä ovat potentiaaliselta boniteetiltaan samanarvoisilla kasvupaikoilla esiintyvät, samaan metsätyyppiin kuuluvat kasviyhdyskunnat. Metsätyypin määritelmään on siis ainakin HMT:n kohdalta lisättävä metsän primäärisyyden ja sekundäärisyyden käsitteet, mikäli metsätyyppien avulla pyritään todellisen viljavuuden määrittämiseen.

Primäärisesti samanarvoisilla kasvupaikoilla saattaa siis erilaisista suksessioista huolimatta kaksi kasvustoa saavuttaa metsätyypiltään samankaltaisen klimaksvaiheen, puustojen olematta silti kvantitatiivisilta ominaisuuksiltaan läheskään samanarvoisia. Tämä merkitsee ennen muuta, että kasvustoihin perustuvan bonitoimismenetelmän tulee perustua myös metsän dynamiikan tuntemiseen.

Juuristojen muutoksista

Eräs tähän juuristoja koskevaan osatutkimukseen kuuluva erikoispiirre liittyy tutkittujen metsiköiden puulajisuhteisiin. Jo Laitakari (1935) osoitti, että koivun juuristo sijaitsee syvemmillä mineraalimaassa kuin kuusen juuristo. Kun lisäksi otetaan huomioon, että koivu on kuusta fysiologisesti lyhytikäisempi, voidaan täydellä syyllä olettaa, että jonkinlaista juuristojen käyttämän maavolyymien vajaakäyttöä ilmenee koivun poistuttua metsiköstä.

HMT-metsille ominaisina piirteinä on aikaisemmin mainittu runsas varvusto ja harvinaisen paksu valkomaakerros, jota yleensä pidetään melko niukkaravinteisena. Vaikkei näillä seikoilla voine olla puiden juuristojen kehitykselle ratkaisevaa merkitystä — esim. Kalela ei Etelä-Suomen MT-kuusiköiden juurisuuksissa havainnut mitään erikoista A-horisontin vaikutusta — ne ovat kuitenkin tutkimisen arvoisia

lähinnä siitä syystä, että HMT:n A-horisontti on huomattavasti paksumpi kuin Etelä-Suomen MT:n. Viimeksi mainitussa metsätyypissä esiintyy niin ikään huomattavasti vähemmän varvustoa. Saksassa ovat mm. Brückner ja Jahn (1932) todenneet kuusen juuriston muodostuvan paksussa raakahumuksessa erityisen pinnalliseksi.

HMT-metsien juurisuhteisiin kohdistuneen osatutkimuksen päätarkoituksena on ollut selvittää koivun ja kuusen juurten runsautta, jakaantumista eri paksuusluokkiin ja eri maakerroksiin sekä niiden suhdetta muiden kasvien, etenkin varpujen, juuriin.

Puiden juurista

Etupäässä vesihuuhdontamenetelmällä kerättyjen puiden juurten kokonaismäärä, jakaantuminen eri maakerroksiin ja suhde puuston kuutiomäärään ilmenee taulukoista 33 a, b, c (ss. 133—134). Kokonaisjuurimäärästä voidaan ensinnäkin todeta, että viisikymmenvuotisessa koivikossa, jossa kuusta esiintyy etupäässä alikasvoksena, on juurten yhteenlaskettu pituus n. 1 500 m/m². Vanhassa kuusikossa, jossa koivua vuoroetaan esiintyy vain sekapuuna, on vastaava luku kuusen osalta noin 900 m/m².

Kun kootun aineiston perusteella konstruoidaan kuva täystiheinä syntyneiden HMT-metsiköiden pääpuulajien juurisuhteista, saadaan asianmukaisen tasoituksen jälkeen taulukosta 35 (s. 135) ilmenevät kuutiomäärällä punnitut juurimäärät eri ikäkausille.

Edellä mainittujen, juurten kokonaismääriä esittävien lukusarjojen perusteella voidaan todeta, että koivujakson juurimäärä metsämaan neliometriä kohden on suurimmillaan nuorella iällä (n. 50 vuoden iässä tai aikaisemmin), jolloin se on selvästi suurempi kuin kuusijakson. Koivun poistuessa metsiköstä vähenee pituusyksikköinä ilmaistu puiden kokonaisjuurimäärä yllättävän vähän, esim. 250-vuotiaassa kuusikossa on vielä noin puolet 50 vuotta vanhan metsikön juurimäärästä. Kuusijakson kokonaisjuurimäärä saavuttaa maksiminsa 175—250 vuoden tienoilla. Klimaksivaiheen jälkeinen kuusijakson raunioituminen tulee myös selvästi näkyviin juurimäärän äkillisenä vähenemisenä. Suoritetuissa tarkasteluissa havaittiin kuolleiden kuusenjuurten määrä erityisen suureksi juuri 300 vuotta vanhemmissa metsiköissä.

Juurten kokonaismäärän syvyysjakaantuminen puulajeittain esitetään taulukossa 36 (s. 137), josta ilmenee, että vanhojen kuusikoiden juuristot ovat keskimäärin pinnallisempia kuin nuorten ja keski-ikäisten koivikoiden, joten jonkinlaista maan vajaa-käyttöä on odotettavissa metsiköiden myöhemmissä kehitysvaiheissa.

Eri läpimittaluokkia olevien juurten jakaantuminen ilmenee taulukosta 37 ja kuvasta 39 (ss. 139—140). Taulukkoa tarkasteltaessa havaitaan, että humuksessa on eniten hentoja juuria, kun valkomaakerroksessa sen sijaan on verrattain vähän varsinaisia ravinnonottojuuria. Verrattaessa keskenään kuusen ja koivun juuristojen rakennetta juurten läpimitan perusteella voidaan todeta, että kuusen juuristo on huomattavasti karkeampi. Hentojen juurten osuus koko juuristossa vaihtelee näet koivulla 80—90 %:n välillä ja kuusella 70—80 %:n välillä, paitsi valkomaakerroksessa, jossa se on vielä pienempi.

Puiden ravinnonottoelimistä ovat juurten kärjet kuitenkin kaikkein tärkeimpiä. Ne ovat juurten aktiivisimpia osia, ja niiden vitaliteetti sekä runsaus kuvastaa puun ja metsikön kasvuoloja. Tässä tutkimuksessa ei valitettavasti ole laskettu juurten

kärkien lukumäärää hentojen juurten pituusyksikköä kohden, vaan tyydytty viimeksi mainittujen juurten kokonaispituuden esittämiseen. Ei myöskään ole tutkittu tärkeitä sienijuuria siinä määrin, että luotettavia tuloksia olisi esitettävänä.

Hentojen juurten sadannes eri maakerroksissa ilmenee taulukosta 37 (s. 139). Kun kuitenkin absoluuttisilla lukumäärillä saattaa olla merkityksensä, esitetään taulukossa 38 (s. 142) primääriaineistona kunkin näytealan hentojen juurten määrä neliometriä kohden sekä niiden määrä humuksen paksuusyksikköä kohden.

Varpujen juurista

Kuusen juurten kokonaismäärän todettiin enenevän humuskerroksessa metsikön vanhetessa ja koivun väistyessä kuusen tieltä. Koska kasvipeitteeseen kohdistuneen tarkastelun yhteydessä todettiin varpujen osuuden kasvaneen melko suureksi vanhoissa metsissä, katsottiin aiheelliseksi selvittää, missä määrin varpujen juurten osuus oli lisääntynyt varpujen runsauden lisääntyessä. Tutkimusmenetelmä teki myös mahdolliseksi ilman lisävaivaa karhunsammalen ritsoidien ja ahdelauhan juurakoiden ja juurten talteen ottamisen. Varpujen ym. kasvien juurten runsaus määritettiin yksinomaan punnitsemalla. Kunkin näytealan juurimäärät ilmenevät maakerroksittain taulukosta 39 (s. 145), jossa myös syvyysjakaantuminen on esitetty prosentteina. Koska eri metsiköiden humuksen paksuus vaihteli sangen paljon, on humuksessa esiintyvä juurimäärä lisäksi esitetty humuksen paksuusyksikköä kohden.

Taulukosta ilmenee ennen muuta varpujen juurten valtava dominanssi, joka on erityisen tuntuva vanhojen metsiköiden humuskerroksessa. Varpujen juurten pinnallisuus on todella huomattava. Tämä johtuu suurimmaksi osaksi siitä, että humuksessa esiintyy paksujen juurten ohella myös runsaasti maanalaisia varsia, jotka ovat hyvin verrattavissa juuriin.

Erittäin mielenkiintoisen kuvan varpujen juurten runsaudesta antaa taulukko 40 (s. 146), jossa esitetään varpujen ja heinien juurten sekä karhunsammalten sekovarsien tyviosien ja juurtumahapsien painon sadannes kunkin maakerroksen kaikkien 5 mm:ä ohuempien juurten yhteispainosta.

Varpujen juurten runsaus humuksessa näyttää olevan etenkin vanhoissa metsiköissä huomattava. Kun tunnetaan ko. juurten suuri merkitys mm. kilpailussa vedestä ja ravinteista, on ymmärrettävää, että kuusen juurten suhteellinen osuus humuskerroksessa laskee vanhoissa metsiköissä melkoisesti. Toiselta puolen tiedetään kuusen juurten olevan määrällisesti maksimissaan metsiköiden klimaksivaiheessa. Tästä seuraa, että HMT-kasvustojen juuristoissa suksessiovaiheiden aikana tapahtuvista huomattavista kvalitatiivisista muutoksista huolimatta nousee nimenomaan humuksessa olevien juurten painoyksikköinä lausuttu kokonaismäärä vasta klimaksivaiheessa varsinaiseen maksimiinsa.

Juurten dynamiikasta

Kalela (1949) on osoittanut puiden ja metsän pintakasvillisuuden juurimäärien olevan suunnilleen toistensa käänteisfunktioita. Tulos tuntuu luonnolliselta jo yksistään puuston tietyissä kehitysvaiheissa pintakasvillisuudelle aiheuttaman epäedullisen elinympäristön vuoksi. Kalelan Etelä-Suomessa toteamien seikkojen

voidaan otaksua pätevän myös Pohjois-Suomen HMT-metsissä. Tarkastelu osoittaa kuitenkin, että kangasturpeen eli raakahumuksen huomattava paksuuskasvu nähtävästi joko mahdollistaa tai aiheuttaa ennen muuta varpujen osalta jatkuvaa juurimäärän lisääntymistä aina klimaksivaiheeseen saakka. Koska huomattava osa juurista vuosittain kuolee, etenkin vanhoissa metsissä, eivät nämä ilmiöt voi Pohjois-Suomen oloissa johtaa muuhun kuin yhä voimistuvaan raakahumuksen kerrostumiseen.

Kangasturpeen paksuuskasvusta

HMT-metsien raakahumus muodostuu etupäässä kuolleiden kasvien tai kasvinosien (ja eläinten) hajaantuessa fysikaalis-kemiallisesti kestävämpään muotoon. Varsinaisina humusta muodostavina aineksina mainitaan kirjallisuudessa enemmän tai vähemmän pysyvät hajaantumisprosessin tulokset, orgaanista ainetta hajoittaneiden, aikansa kuolleiden mikro-organismien jäänteet sekä hajaantumistapahtumassa muodostuneet uudet sekä biologisesti että kemiallisesti syntetisoituneet aineyhdistelmät. Tässä tutkimuksessa on kiinnitetty huomiota etupäässä metsähumuksen muodostumisen edellytyksenä oleviin kasvien jäänteisiin.

On selvää, että kasvusto määrää sedimentäärisesti ja suurimmaksi osaksi myös sedentäärisesti muodostuvan humuksen laadun. Edellä on todettu mm. HMT:n kasvipeitteen ja puuston kehityksen selvittelyn yhteydessä, että primäärimetsien kasvipeite ja puusto muuttuvat varsin oleellisesti metsiköiden vanhetessa. Tämän johdosta on oikeutettua olettaa, että humuksessakin tapahtuu seurausilmiöitä, jotka muuttavat sen luonnetta.

Erilaisten jäänteiden laadusta todettakoon lyhyesti, että paikalla esiintyvä kasvusto on tässä suhteessa ratkaiseva tekijä. Niin kauan kuin karikkeet ja maanalaiset jäänteet ovat helposti hajaantuvia ja olosuhteet hajaantumiselle edulliset, pysyy humuksen laatu suhteellisen hyvänä. Kun karikkeiden laatu huononee, tapahtuu myös muutos hajaantumisprosessissa epäedullisempaan suuntaan, mitä seikkaa samanaikaisesti epäedullisemmiksi muuttuneet ekologiset olosuhteet vielä tehostavat. Edellä esitetystä puulaji- ja kasvustodynamiikasta ilmenee, että humus tulee metsiköiden vanhetessa laadultaan yhä raаемmaksi. Kasvipeitteen kehitystä koskevan selvittelyn yhteydessä todettiin mm. sammalkerroksen valtalajien peittävyiden ja pituuden kasvavan metsikön vanhetessa.

Sammalkerroksen paksuuskasvu aiheutuu pääasiallisesti kuusivaltaistumisesta joutuvien ekologisten tekijäin muuttumisesta sammalille suotuisammaksi kuin muille kasveille.

Samanaikaisesti kuin sammalten peittävyys kasvaa, vähenee ruohojen ja heinien osuus HMT:n kasvillisuudesta. Tällä seikalla on yksinomaan vain negatiivinen vaikutus humuksen hajaantumiseen. Vielä ratkaisevammin vaikuttanee kuitenkin koivun lehtikarikkeiden nopea väheneminen primäärimetsiköissä, etenkin 120–150 vuoden tienoilla. Tämän jälkeen valtaavatkin sammat alaa sangen tuvavasti.

Edellä on kosketeltu eräitä seikkoja, jotka huonontavat humuksen laatua metsiköiden vanhetessa. Toisessa yhteydessä todetaan, että tämän kehityksen seurauksena on hajaantumisoikeuden selvä hidastuminen. Tämä vuorostaan merkitsee, että raakahumuksen paksuus yhä kasvaa metsikön vanhetessa (vrt. kuva 41, s. 154). Raakahumus ehtiikin primäärisukcession aikana kehittyä keskimäärin 8–9 cm paksuksi kuntaksi

klimaksivaiheeseen mennessä. Kun metsiköt tässä vaiheessa alkavat harveta ja valaistusolosuhteet muuttuvat etenkin sammalten kasvulle haitallisemmiksi ja samantien humuksen hajaantumiselle edullisemmiksi, ohenee kunta melkoisesti primäärimetsikön raunioituessa sekundäärivaiheeseen. Se ei kuitenkaan ehdi tekeytyä niin ohueksi, että kasvillisuudella olisi samat ekologiset edellytykset raunioitumisvaihetta seuraavassa sekundäärimetsikössä kuin välittömästi metsäpalon jälkeen syntyneessä primäärimetsikössä. Lisäksi on otettava huomioon, että sekundäärimetsikössä on sammalkerroksen peittämä humus alusta lähtien vaikeasti hajaantuvien neulaskarikkeiden, sammalten ja varpujen jäänteistä koostunut, kun sen sijaan primäärimetsiköiden humus alkuaikoina muodostuu etupäässä helposti hajaantuvista lehti- ja ruohoaineksista. Sekundäärimetsissä on siten alusta lähtien raaka ja paksu kunta, joka metsän saavuttaessa klimaksivaiheensa on keskimäärin jopa yli 10 cm paksu. Postklimaksivaiheen aikana tapahtuu jälleen lievää kokoon painumista; tertiäärisuksessio alkaneesta tästä huolimatta vielä epäedullisemmin edellytyksin kuin sekundäärisuksessio.

Tulosten yhdistäminen

Edellä esitetty HMT-metsien dynamiikkaa koskeva osatutkimus perustuu aineistoon, joka tarkasteltavana olevalla metsätyypillä esiintyvän puuston syntyvän mukaan on jaettu kahteen pääosaan, primääri- ja sekundäärimetsiköiden näytealoihin. Edelliset edustavat välittömästi metsäpalon jälkeen ja jälkimmäiset luontaisesti, vanhan primäärisen kuusimetsän jälkeen syntyneitä puukasvustoja. Kasvupaikkojen vertailukelpoisuutta on kestävien perusteiden hankkimiseksi tutkittu sangen monipuolisesti. Etupäässä rinnakkaisnäytealojen avulla onkin tässä suhteessa onnistuttu tyydyttävästi. Puustojen sisäistä homogeenisuutta on myös selvitetty erilaisten runkolukusarjojen avulla. Eräistä asiallisesti merkityksellistä poikkeuksista huolimatta voitaneen aineisto katsoa homogeeniseksi ja tutkimuksen tarkoitukseen soveliaaksi.

HMT-metsien kehitystä valaisevien osatutkimusten yksityiskohtainen tarkastelu tuo ilmi seuraavat seikat.

Pohjois-Suomen tuoreille kangasmaille metsäpalon jälkeen syntyneen metsän dynamiikkaa voitaneen pääpiirteissään pitää samanlaisena kuin esim. Etelä-Suomen tuoreiden kankaiden metsien. Voimakkaan ekspansiovaiheen jälkeen alkaa koivun ja muiden lehtipuiden osuus primäärimetsiköissä noin 100 vuoden kuluttua metsän syntymästä nopeasti vähetä. Noin 120–130-vuotiaana alkuaan koivuvaltainen sekametsä muuttuu kuusivaltaiseksi. Primäärimetsiköt saavuttavat lyhytaikaisen klimaksitilan ehdittyään noin 220–260 vuotta vanhoiksi. Tämän jälkeen seuraa puuston vähitellen kiihtyvä rappeutuminen, joka yleensä päättyy täydelliseen raunioitumiseen. Osittain vielä nykyäänkin vallalla olevaa klimakteorian perusajatusta pysyvistä staattisista puustoista on näin ollen ainakin primäärisien kuusiköiden osalta pidettävä Pohjois-Suomen oloihin soveltumattomana yleistyksenä.

Raunioitumisvaiheessa syntyy vanhan puuston poistuessa tilaa uudelle puusukupolvelle. Täten syntynyt sekundäärimetsikkö on yleensä alusta lähtien puustoltaan kuusivaltainen, ja se eroaa siis jo tässä vaiheessa primäärimetsiköistä. Eri puusukupolvia olevien puustojen eroavuuksista on huomiota herättävin kuutiomä-

rän suuremmuus primäärimetsiköiden kaikissa kehitysvaiheissa klimaksvaiheeseen saakka. Saavutettu tulos tukee tässä kohden Bloombergin (1950) ja Traummüllerin (1952) näkemystä tulen vaikutuksesta ja eri kuusikupolvien puustojen kvantitatiivisista eroavuuksista.

Sen johdosta, että tämän tutkimuksen eri puusukupolvet esiintyvät perusominaisuuksiltaan ja tyyppivaiheessa kasvipeitteeltään samanarvoisilla kasvupaikoilla, esitetty tutkimustulos merkitsee, että Cajanderin metsätyyppiteorian peruslauseisiin olisi lisättävä metsän syntytapaa koskeva täsmäntävä määrite.

Toisena merkittävänä puusukupolvien välisenä eroavuutena esitetään kuusijakson valtapituuden suuremmuus primäärimetsiköissä. Tämä tulos osoittaa, että yksinomaan puiden pituuteen perustuvassa metsämaiden bonitoimismenetelmässä on myös tietty heikkoutensa.

Tärkeänä tuloksena mainittakoon vielä tämän tutkimuksen sekundäärimetsiköiden ja Ilvessalon (1937) HMT-kuusiköiden välillä todettu taksoninen yhtäläisyys. Tämä samankaltaisuus merkitsee ennen muuta, että Cajanderin määrittämä HMT on edelleen realiteetti. HMT-kuusikot ovat kuitenkin sekundäärimetsiä ja vastaavat tuottosuhteiltaan näin ollen vain näiden kasvupaikkojen aktuaalista boniteettia. Kulottamalla primääriseen tilaan saatettu HMT on viljavuudeltaan, ainakin puuston perusteella arvosteltuna, rinnastettavissa Pohjois-Suomen parhaimpiin metsätyyppeihin. Kulotuksen vaikutus ei myöskään näytä rajoittuvan muutamaankin vuosikymmeneen, kuten eräät skandinaviset tutkijat (mm. Tirén 1937 ja Heiberg 1938) esittävät, vaan kestää käytännöllisesti katsoen, tosin välillisesti, primäärisukcession klimaksvaiheeseen saakka. Viimeksi mainittu kehitysvaihe vastaa todellisuudessa sitä Cajanderin metsätyyppiteorian edellyttämää kasvisosiologista kehitysvaihetta, jonka perusteella potentiaalinen boniteetti on määritettävä.

Primääri- ja sekundäärimetsiköiden pintakasvillisuuden todetaan olevan suksessioiden tyyppivaiheessa kasvisosiologisesti samanlaista. Tyyppivaiheeseen johtavassa kehityksessä on kuitenkin havaittavissa huomattavia eroja. Metsätyypin määrittäminen, kahden rinnakkaisen, mutta eri kehitysvaiheessa olevan primäärimetsikön kasvuston fysiognomisten piirteiden perusteella, edellyttää kykyä ennustaa kasvustojen kehitystä ensimmäisen puusukupolven klimaksvaiheeseen saakka. Sekundäärimetsän oikea bonitointi edellyttää sen sijaan kykyä tulkita kasvipeitteen aktuaalista tilaa taan-
nehtivasti.

Primääri- ja sekundäärimetsiköiden yhtäjaksoista kehityskaarta tarkasteltaessa havaitaan kasvipeitteen dynamiikassa eräs tärkeä piirre. Kun primäärimetsikön pintakasvillisuus on sivuuttanut ns. selektiovaiheen, näyttää kasvipeite säilyttävän staattisen tilansa verrattain hyvin. Raunioitumisvaiheessa kasvipeite tosin saa ohimenevästi uusia piirteitä, mutta muuttuu pian suunnilleen tyyppivaihetta muistuttavaan tilaan sekundäärimetsikön kehittyessä klimakstilaan. Viimeksi mainitun puusukupolven raunioitumisen alkaessa muuttuvat ekologiset tekijät jälleen siinä määrin, että eräitä soistumiseen viittaavia lajeja alkaa esiintyä kasvustossa.

HMT-metsien uudistuminen on monissa aikaisemmissa tutkimuksissa todettu puuteelliseksi. Samaan tulokseen päädytään osittain tässäkin selvittelyssä. Uudistustapah-
tuma seuraa suurin piirtein niitä suuntaviivoja, joita Heikinheimo, Eneroth, Arnborg ym. ovat esittäneet. Tässä tutkimuksessa todetaan tosin uudistumises-
teeksi mainitun elävän sammalpatjan paksunevan metsän vanhetessa varsin vähän. Kangasturpeen paksuuskasvu todetaan sen sijaan sangen suureksi etenkin sekundääri-

metsissä. Kuntta on näissä toista vertaa paksumpaa ja lisäksi rakenteeltaan karkeampaa ja maatumisasteeltaan raaempaa kuin vastaavissa primäärimetsissä. Huomattavan suureksi todetaan varpujen juurten osuus etenkin vanhojen HMT-metsien kuntassa. Mikäli humuskerroksessa esiintyvien juurten ja juurakoiden määrän perusteella olisi määriteltävä koko kasvuston vallitsevin kerroskasvusto, tulos olisi tällaisissa tapauksissa yksiselitteinen; varvut muodostaisivat vallitsevan osan kasvustosta. Primäärimetsiköiden ensimmäisen vuosisadan aikana puiden juuret muodostavat sen sijaan valtaosan humuksessa olevista juurista.

HMT-metsien dynamiikkaa koskevan osatutkimuksen päätuloksena lienee primääri- ja sekundäärimetsiköiden puuston kuutiomäärän eroavuuden toteaminen, vaikka mm. mineraalimaan kemiallinen koostumus ja muut kasvupaikkatekijät oikeuttavat — näytealametsiköiden rinnakkaisuuden ohella — pitämään niiden potentiaalista boniteettia samanarvoisena. Saavutettu tulos ei ole millään tavalla ainutlaatuinen. Saksassa tunnetaan kuusimetsien kasvun väheneminen varsin yleisenä ilmiönä (vrt. mm. Wiedemann 1925, Wittich 1952). Kanadassa ovat Raup (1946) ja Bloomberg (1950) havainneet sekundäärimetsien tuottosuhteet yleensä heikomiksi kuin välittömästi palon jälkeen syntyneiden metsien. Ruotsissa esitti aikoinaan Lundström (1897 ja 1902) ehkä enemmän intuition kuin tutkimusten varassa varteen otettavia ajatuksia metsien degeneroitumisesta. Ellei Wiedemannin ja Wittichin tutkimuksia oteta huomioon ei kasvun vähenemisen syytä kuitenkaan ole selvitetty. Saksan ylängöillä on Wiedemannin mukaan lähinnä kuivuus aikaan saanut kuusimetsien kasvun hidastumisen. Wittich puolestaan arvelee ilmiön johtuvan etupäässä humuksen hitaasta hajaantumisen; eräät tärkeät ravinteet jäävät liian pitkäksi ajaksi humukseen sidottuina puille hyödyttömään tilaan.

Pohjois-Suomen kuusimetsien tuoton vähenemistä nämä muualla suoritetut tutkimukset ehkä jossakin määrin valaisevat. Ottaen huomioon pohjoiset olosuhteet lienee kuitenkin ymmärrettävää, ettei sekundäärimetsien pienen tuoton selitystä voida jättää muualla tehtyjen havaintojen varaan. On tunnettua, että kasvualustan laatu vaikuttaa suuresti kasvien kehitykseen. Milloin kaksi erilaista kasvustoa esiintyy samanarvoisilla mailla, täytyy kasvien itsensä muovaamalla ympäristöllä olla huomattava merkitys niiden viihtymiselle.

Koska sekundäärimetsät ovat metsänhoitoteknillisin keinoin muutettavissa jälleen hyväntuottoisiksi primäärimetsiksi (vrt. Heikinheimo 1939 ja Sirén 1952), on tärkeätä tuntea edes joitakin edellä esitettyyn tuoton vähenemiseen vaikuttavia syitä. Tämän vuoksi on katsottu välttämättömäksi tutkia, millä tavoin eräät yleensä tärkeiksi havaitut ekologiset tekijät muuttuvat HMT:n kahden peräkkäisen suksession aikana.

II. Metsiköiden ekologiasta

Johdanto

Paksusammalkankaiden kuusimetsien kehitystä koskevassa osatutkimuksessa todettiin, että metsäpalon jälkeinen puusukupolvi on niin rakenteeltaan kuin kehitykseltäänkin toisenlainen kuin vanhan kuusimetsän jälkeen luontaisesti uudistunut sekundääri- puusukupolvi, siitäkin huolimatta, että kasvupaikat ovat perusominaisuuksiltaan samanarvoiset. Kyseessä olevat metsäkasviyhdykunnat ovat tyyppivaiheessaan siinä määrin samanlaiset, että ne Cajanderin teorian mukaan olisi vietävä samaan metsätyyppiin. Samaan aikaan ne kuitenkin edustavat tässä suoritetun tutkimuksen mukaan kahta eri boniteettia. Herää näin ollen kysymys, mitkä ovat tyyppiteorian mukaan määritetyn metsätyypin ja tässä kuvattujen kasvupaikkojen boniteetin välisen ristiriidan syyt.

Kuten tunnettua, muovaavat kasvit omaa elinympäristöään. Koska edellä mainittujen puusukupolvien kehitys todettiin sangen suuressa määrin toisistaan poikkeavaksi, on luonnollista olettaa, että myös puiden elinympäristöt muovautuvat erilaisiksi eri suksessiovaiheissa. Tämän johdosta katsottiin aiheelliseksi tutkia, minkälaisia muutoksia kasviyhdykuntain kehitys aikaansaa metsikköilmastossa ja metsämaassa.

Primääri- ja sekundäärisuksessioiden ekologisten eroavuuksien mahdollisimman monipuolinen selvitys olisi tietenkin edellyttänyt eri kehitysvaiheita edustavien samankäisten ja muissakin suhteissa vertailukelpoisten rinnakkaismetsiköiden ekologisten olojen tutkimista. Tällaisia rinnakkaismetsiköitä ei kuitenkaan löytynyt. Sen sijaan löytyi Siulionpalon erämaasta laaja HMT-kuusikko, jonka keskiosa oli palanut vuosisadan vaihteessa. Paloalueelle noussut tiheä koivikko oli etenkin reunaosiltaan hyväkasvuisten kuusen sekaista. Lähempi tutkimus osoitti, että primäärimetsikön noin 5—12 m pitkät kuuset olivat enintään 51 vuoden ikäisiä, kun sen sijaan palolta säästyneessä vanhassa kuusikossa esiintyi noin 1—4 m:n pituista kuusen taimistoa, jonka ikä vaihteli 60—130 vuoden välillä.

Nämä metsiköt tarjosivat paremman puutteessa eräitä mahdollisuuksia selvittää taimistojen erilaisen viihtymisen syitä. Tutkittavat näytealat sijoitettiin aivan lähellekkin palorajan kummallekin puolelle ja, eroavuuksien korostamiseksi, mahdollisimman puhtaisiin metsikköihin. Hakkaamalla paljaaksi pieni, raunioitumisen partaalla oleva osa kuusikosta aikaansaatii sekundäärimetsän uudistumisvaihetta vastaava näyteala, ja vertailun vuoksi avattiin samantapainen aukea myös koivikkoon. Näytealojen keskinäinen sijainti ilmenee kuvasta 42 (s. 165).

Tutkimusmenetelmät

HMT-metsiköiden kehitykseen vaikuttavien ekologisten syiden selvittämistä varten perustetulla ekologisella kenttäasemalla suoritettiin kahtena kasvukautena päivittäin suuri joukko mittauksia.

Osatutkimuksista mainittakoon seuraavat:

S a d e m ä ä r ä kussakin metsikössä mitattiin 16 kesäsademittarilla. Puiden runkoja pitkin valuneen veden mittaustapa ilmenee kuvasta 43 (s. 168).

I l l a n l ä m p ö t i l a a ja kosteutta mitattiin termohygrografeilla 2 m:n korkeudelta ja psykrometreilla ja tarkkuuslämpömittareilla eri korkeuksilta (vrt. kuva 44, s. 168).

T u u l e n n o p e u t t a mitattiin mm. anemometrilla (kuva 44).

V a l a i s t u s- ja säteilyoloja tutkittiin lux-mittarilla ja aktinografilla.

E v a p o r a t i o t a, eli haihduntaa vapaasta veden pinnasta seurattiin Wildin haihdutusastioiden avulla.

L u m e n s u l a m i s t a tutkittiin pysyvien mittakeppien avulla.

M a a n v e s i p i t o i s u u d e n muutoksia tutkittiin humuskerroksen osalta etupäässä mittaamalla humusnäytteiden painon muutoksia. Mineraalimaan osalta seurattiin maan vesipitoisuuden vaihteluja mittaamalla Wheatstonen kojeella Bouyoucosin kipsikappaleiden sähkövastusta. Kipsikappaleiden kalibrointi suoritettiin laboratorioissa, joskin eräitä tarkistuksia myös suoritettiin maastossa punnitsemalla maanäytteitä (vrt. Bouyoucos & Mick 1947).

P u i d e n h a i h d u n t a a tutkittiin mittaamalla katkaistujen puiden painon vähennystä 100—200 sekunnin aikana välittömästi kaadon jälkeen.

M a a n l ä m p ö t i l a a tutkittiin tavallisten tarkkuuslämpömittarien avulla. Kullekin näytealalle asennettiin mm. 6 kiinteätä mittaria maahan. Mittarit olivat keskenään kalibroituja. Roudan sulamisesta tehtiin hajahavainnoja.

M a a n h a p p a m u u s määritettiin noin 10—16 vrk:n väliajoin Beckmannin mittarilla.

M a a n a k t i v i t e e t t i a tutkittiin määrittämällä humus- ja mineraalimaanäytteiden CO₂-erityksen intensiteetti erilaisissa oloissa (vrt. taul. 41, s. 174) laboratorioon rakennetulla erikoiskojeella (ks. kuvat 45—46, s. 172).

M a a n h u o k o i s u u t t a pyrittiin tutkimaan sphygnomanometrillä, johon oli lisätty maahan työnnettävä teräshylsy.

Jonkinlaisen kuvan saamiseksi Siulionpalon ekologisella kenttäasemalla suorituista osatutkimuksista esitetään kuvassa 47 (s. 175) osa kesällä 1951 toteutetusta ohjelmasta.

Metsikköilmaston ekologisista muutoksista

Valaistusolot

Sen johdosta, että primäärisuksessiota edustava koivikko (näyteala B) oli tiheämpi kuin sekundäärisuksessiota edustava kuusikko (näyteala A), kelpaavat ko. rinnakkaismetsiköiden kesän 1951 valaistusolot (vrt. kuva 48, s. 179) yleistettävien päätelmien perustaksi vain osittain. Joidenkin lisähavaintojen avulla on kuitenkin onnistuttu selvittämään koivikoiden ja kuusikoiden iän mukaan tapahtuvaa valaistusolojen muuttamista (vrt. kuva 49, s. 179).

Soveltamalla em. tuloksia tarkasteltavana oleviin suksessioihin voidaan olettaa valaistusolojen muodostuvan yleensä edullisemmiksi sekundäärimetsiköissä kuin vertauskelpoisissa primäärimetsiköissä. Tärkeänä poikkeuksena on kuitenkin mainittava kevät ja varhaiskesä, jolloin primäärimetsiköiden koivujakso vielä on lehdetön tai hiirenkorva-asteella ja päästää tällöin runsaasti valoa ja muuta säteilyä maan pinnalle.

Ilman lämpötila

Edellä todettiin koivikon (näyteala B) ja yleensä tarkasteltavana olevien primäärimetsiköiden valaistusolojen olevan parempia kasvukauden alussa kuin kuusikon (näyteala A) ja sekundäärimetsiköiden. Koska valaistuksen ja ilman lämpötilan välillä vallitsee verrattain kiinteä korrelaatio, oli jonkinlaisia eroavuuksia rinnakkaismetsiköiden ilman lämpötilassa odotettavissa.

Termografeilla tutkitun metsikköilman lämpötilan mittaustulokset kesältä 1951 ilmenevät kuvista 50 ja 51 (ss. 182, 184). Niistä nähdään, että päivän lämpötila on varhaiskesän aikana ollut koivikossa korkeampi kuin kuusikossa. Lehtien puhkeamisen jälkeen on lämpötila myös yön aikaan ollut koivikossa edullisempi. Syyskesän aikana kuusikon lämpötila on sen sijaan ollut korkeampi. Syksyllä koivikko oli niin päivällä kuin yöllä kuusikkoa selvästi viileämpi.

Jakamalla kasvukausi fenologisten ilmiöiden ja makroklimaattisten muutosten perusteella ns. ekologiin kausiin saatiin rinnakkaismetsiköiden ilman lämpötilan edellä mainitut eroavuudet vielä selvemmin esille (vrt. taul. 44, s. 187).

Kesä 1951 oli kuitenkin poikkeuksellisen pilvinen ja sateinen, minkä vuoksi metsiköiden väliset eroavuudet ovat jääneet pieniksi. Monessa suhteessa normaalimpi kesä 1950 antaakin huomattavasti selemmän kuvan rinnakkaismetsiköiden mainituista lämpötilaeroista (vrt. taul. 45, s. 189).

Ilman lämpötilan mittauksia suoritettiin myös muilla korkeuksilla kuin edellä esitetyllä 2 m:n korkeudella. Taulukoista 47 ja 48 (s. 192) ilmenee rinnakkaismetsiköiden ilman keskimääräinen lämpötila 0.2, 2.0 ja 10.0 m:n korkeudella vuorokauden eri aikoina kesän 1951 ekologisina kausina. Kuvat 53—55 (s. 194) valaisevat myös metsiköiden ilman lämpötilan muutoksia vuorokauden aikana.

Yhteenvedonä ilman lämpötilan mittauksista voidaan sanoa, että puiden kannalta tärkeinä ekologisina kausina, varhaiskesällä ja keskikesän alkupuolella, koivikon lämpötila on niin maan pinnan lähellä kuin latvuston alla ja latvustossa selvästi korkeampi kuin kuusikossa. Pohjois-Suomessa, missä lämpötila on tärkeimpiä kasvun minimittekijöitä, mainitulla lämpötilan eroavuudella lienee suuri merkitys.

* * *

Sovellettaessa näitä tuloksia tarkasteltavana oleviin suksessioihin voidaan todeta, että metsiköiden ilman lämpötila todennäköisesti alenee metsiköiden vanhetessa aina klimaksivaiheeseen saakka. Erityisen selvästi tämä ilmenee primäärimetsiköissä, joissa yhä lisääntyvä kuusivaltaisuus merkinnee lämpötilaolojen jatkuvaa huonontumista.

Eri suksessioita keskenään verrattaessa on kuitenkin huomattava, ettei metsiköiden ilman lämpötila riipu yksinomaan valaistuksesta, vaan myös haihdunnasta, maahan johtuneesta lämpölämmästä ym. lämpöä kuluttavista tapahtumista. Näin ollen on ensin selvitettävä, missä määrin lämpöä kuluu em. tapahtumiin, ennen kuin lopullinen diagnoosi primääri- ja sekundäärimetsiköiden ilman lämpötilan eroavuuksista voidaan esittää. On kuitenkin ilmeistä, että primäärimetsiköissä ainakin koivun valtakauden aikana vallitsee kasvukauden alkupuolella edullisempi lämpöilmasto kuin vastaavissa sekundäärimetsiköissä.

Tuulisuhteet

Lukuisilla mittauksilla todettiin rinnakkaismetsiköiden tuulisuhteet sangen samantapaisiksi (vrt. kuvat 56 ja 57, ss. 198, 199). Eri suksessioita keskenään verrattaessa voitaneen olettaa, että nuorten primäärimetsiköiden koivun suojassa esiintyvä kuusi kasvaa sekundäärimetsiköiden taimiin verrattuna jonkin verran tyyneemmissä oloissa.

Sadeolot

Sademäärää ja sen jakautumista eri fraktioihin tutkittiin Siulionpalon ekologisella asemalla verrattain monipuolisesti.

Todettakoon ensin, että kokonaissademäärä oli tutkimuskaudenä kesäkuu 1950 — syyskuu 1951 jonkin verran korkeampi kuin lähimpien säähavaintoasemien antama keskiarvo (vrt. taul. 49, s. 201). Siulionpalon korkeampi sijainti selittänee ainakin osittain havaitun eron.

Lumen sulaminen

Sen johdosta, että kasvukauden pituus huomattavassa määrin riippuu lumen sulamisesta, katsottiin aiheelliseksi seurata lumen häviämistä rinnakkaismetsiköistä. Kiinteiden mittakeppien antamien keskiarvojen perusteella saatiin luotettava kuva lumen sulamistapahtumasta (vrt. kuva 58, s. 203). Lisäselvityksenä mainittakoon, että ensimmäiset pälvät ilmaantuivat kuusikkoon, latvusten alle ja niiden eteläpuolelle. Toiselta puolen sulii lumi hitaimmin kuusenlatvusten pohjoispuolelta, missä vielä juhannuksen aikaan oli vahva rouža humuksen ja mineraalimaan rajassa.

Kasvukauden sateet

Sen johdosta, että Siulionpalon rinnakkaismetsiköt olivat tiheydeltään jonkin verran toisistaan poikkeavat, katsottiin aiheelliseksi käyttää luotettavien tulosten saamiseksi kussakin metsikössä verrattain suurta sademittarimäärää (16 kpl.) Lisäksi määritettiin koivujen runkoja pitkin valuneen sadeveden määrä valuvesikouruja käyttäen. Mielenkiintoisena seikkana mainittakoon, että koivun latvuston kuivuus tai kosteus vaikutti yllättävän paljon maahan tulleen sateen kokonaismäärään (vrt. taul. 51, s. 207 ja kuvat 60—61, s. 208).

Kasvukauden eri kuukausien sademäärän jakautuminen eri fraktioihin ilmenee taulukosta 52 (s. 210), jonka mukaan kyseinen kuusikko on harvuudestaan huolimatta pidättänyt enemmän sadetta latvustoonsa kuin koivikko.

Edellä esitettyjen tulosten soveltaminen tarkasteltavina oleviin suksessioihin on varsin vaikeata lähinnä sen vuoksi, että tämän tutkimuksen primäärimetsiköissä on huomattavan runsas kuusen sekoitus koivuvaltaisissakin metsiköissä, mutta toiselta puolen on sekundäärimetsiköiden tiheys etenkin alkuvaiheissa verrattain pieni. Näin ollen on mahdollista, että maahan tuleva sademäärä yleensä on kaikissa sekundäärisuksession kehitysvaiheissa suurempi kuin vastaavissa primäärisuksession vaiheissa. Etenkin keski-ikä sivuuttaneiden metsiköiden osalta tämä lienee selvä.

Ilman kosteus ja haihduntaedellytykset

Metsiköiden vesitalouteen sisältyvät tulopuolella sateet ja menopuolella vajovesi¹ sekä haihduntaan kulunut vesi. Koska veden kiertokulkua ylläpitävä haihdunta on suuresti riippuvainen ilman kyvystä absorboida vesimolekyyleja, katsottiin välttämättömäksi tutkia rinnakkaisnäytealojen ilman suhteellisen kosteuden vaihtelua, ilman vesihöyryn paineen kyllästysvajausta sekä haihduntaa vapaasta vedenpinnasta eli evaporaatiota.

Mainittakoon, että sellaiset ns. vaihdon kannalta tärkeät tekijät kuin ilman lämpötila ja tuulen nopeus eri korkeuksilla ovat jo tulleet edellä käsitellyiksi.

Käytetyn menetelmän johdosta on ensin syytä tarkastella ilman suhteellisen kosteuden (r), vesihöyryn paineen kyllästysvajausten (v) ja evaporation (ev) vuorokautista vaihtelua. Kaikkiaan 20 vuorokauden mittauksien julkaisemiseen ja tarkasteluun ei ole mahdollisuuksia tässä yhteydessä, mutta jonkinlaisen kuvan tutkimuksen laadusta ja tuloksista antavat taulukko 53 a, b (ss. 216, 217) ja kuvat 63 ja 65 (ss. 214, 220), jotka edustavat kahta tyypillistä vuorokautta. Mainittuihin kuviin on myös liitetty maapeitteen haihduntaa kuvaavat käyrät.

Tuloksista ilmenee, että haihduntaedellytykset ovat päivällä olleet koivikossa paremmat kuin kuusikossa. Maapeitteen haihdunta on silti ollut suurempi kuusikossa. Tämä johtuu etupäässä sammal- ja humuskerroksen suuremmasta vedenvarastoimis-kyvystä.

Eri ekologisina kausina rinnakkaismetsiköissä vallinneiden haihduntaedellytysten tarkastelu voidaan suorittaa taulukoiden 54 ja 55 (ss. 221, 222) avulla. Aurinkoisina kausina on metsikköilma ollut koivikossa suhteellisesti kuivempaa kuin kuusikossa, jossa taas sateisina kausina on ollut vähemmän kostea ilma kuin koivikossa. Vesihöyryn paineen kyllästysvajausta on niin ikään ollut suurempi koivikossa kasvukauden alkuvaiheina. Erityisen selvästi tulevat koivikon tarjoamat paremmat haihduntaedellytykset esille evaporaatiota tarkasteltaessa (taul. 56, s. 224). Kuusikon paikallisesti voimakkaamman varjoisuuden vaikutus evaporaatiota vähentävänä tekijänä on myös ilmeinen.

Haihduntaedellytyksiä koskevan osatutkimuksen tulosten soveltaminen tarkasteltavana oleviin suksessioihin on lähinnä tutkimuskesänä 1951 vallinneiden sääsuhteiden vuoksi suoritettava varsin varovasti. Saavutettujen tulosten perusteella voidaan enintään todeta, että haihduntaedellytykset ovat verrattain hyvät koivuvaltaisissa primäärimetsiköissä kasvukauden alkuvaiheina.

Maan ekologisista muutoksista

Maan vesitalous

Rinnakkaismetsiköiden maan vesitaloutta koskevan osaselvittelyn rungoksi valittiin Stålfeltin (1944) esittämä kaavakuva veden kiertokulusta. Osa maahan tulevasta vedestä pidättyy hänen mukaansa maapeitteeseen ja osa tunkeutuu juurikerrokseen, josta se joko haihtuu juurten välityksellä tai painuu vajovetenä syvempiin maakerroksiin.

¹ pintaveden merkitys on HMT-metsissä yleensä verrattain vähäinen.

Tässä tutkimuksessa on kuitenkin maapeitteeseen luettu pintakasvillisuuden lisäksi myös humuskerros. Tämä ratkaisu johtui siitä, että elävän pintakasvillisuuden ja humuksen toisistaan erottaminen todettiin mahdottomaksi ilman vakavia vesitaloudellisia häiriöitä, koska pintakasvillisuuden juuret olivat levittäytyneet etupäässä humuskerrokseen (vrt. s. 133).

Maapeitteen haihdunta määritettiin humuskakkuja punnitsemalla. Käytetyn menetelmän johdosta oli puuston haihdunta tutkittava erikseen.

Maapeitteen vesipitoisuuden vaihtelut määrättyvät sateiden ja haihdunnan mukaan. Kun sade- ja haihduntamäärät mitataan sekä maapeitteen vedenvarastoimiskyky ja kenttäkapasiteetti tunnetaan, voidaan maan vesitaloudellisia muutoksia seurata verrattain hyvin. Kuva täydentyy melkoisesti, jos vielä määritetään puuston haihduntamäärät ja seurataan mineraalimaan pintakerrosten vesipitoisuuden muutoksia. Kaikkiin edellä mainittuihin seikkoihin kiinnitetään huomiota Siulionpalon näytealoilla.

Maapeitteen vesipitoisuuden muutosten seuraaminen alkoi välittömästi viimeisen lumen sulettua näytealoilta. Käsitelmän käytetystä menetelmästä ja sen tuloksista antaa kuva 66 (s. 232). Sivuhuomautuksena mainittakoon, että sateiden lisäksi saattoi kaste toisinaan lisätä humuskakkujen vesipitoisuutta. Menetelmä ei tietenkään ole aivan tarkka, mutta tarkasteltaessa eri virhemahdollisuuksia ne todetaan kuitenkin verrattain merkityksellömiksi.

Aikaisemmin on esitetty rinnakkaisnäytealojen sadefraktioiden kvantitatiivinen jakautuminen eri ekologisina kausina. Maapeitteen vesitaloudellisten muutosten avulla on mahdollista laatia kunkin näytealan vesitaloustase (taul. 57 a ja b, ss. 236, 237). Taulukoista ilmenee ennen muuta, että maapeitteen vesipitoisuus on etenkin koivikossa vaihdellut verrattain selvästi riippuen lähinnä sääsuhteista. Samoin käy ilmi, että kuusikon maapeitteen haihdunta on ollut hiukan suurempi kuin koivikon. Kun sademäärä latvuston alla lisäksi on suurempi viimeksi mainitussa metsikössä, muodostuu maahan painuneen vajoveden määrä koivikossa suuremmaksi kuin kuusikossa.

Aukeiden alojen vesitalous eri kausina ilmenee taulukosta 57 b. Tämän ohella esitetään selvemmän yleiskuvan saamiseksi rinnakkaismetsiköiden maapeitteen pidättämän sateen ja haihdunnan suhde aukeiden alojen vastaaviin arvoihin taulukossa 58 (s. 238).

Rinnakkaismetsiköiden vesitaloudellisten olojen ja muutosten havainnollistamiseksi esitetään vielä eräitä diagrammoja, joista ilmenee kunkin päivän kokonaissademäärä, latvustoon jäänyt sademäärä, valuvesimäärä, latvuston alle tullut sademäärä, maapeitteen pidättämä vesimäärä ja mineraalimaan painuneen vajoveden määrä sekä tämän lisäksi mineraalimaan vesipitoisuuden muutokset (kuvat 67—70, ss. 240—243).

Kuvia tarkasteltaessa havaitaan ennen muuta, että kesän 1951 sateisuus on pitänyt mineraalimaan jatkuvasti sangen kosteana, niin kuin Bouyoucosin kipsikappaleiden sähkövastuksen avulla määritettyä mineraalimaan keskimääräistä vesipitoisuutta kuvaavista käyrästä ilmenee. Lievää kuivumista on koko kasvukauden aikana tapahtunut vain metrin syvyydessä.

Syyskesällä 1950 vallinnut pitkä poutakausi on sen sijaan vaikuttanut koivikon mineraalimaan vesipitoisuuteen voimakkaasti alentavasti. Myös kuusikossa on lievää mineraalimaan vesipitoisuuden vähenemistä havaittavissa. — Merkille pantavaa on, että maassa ollut vesivarasto on ollut niin suuri, että veden vähenemisestä johtuva suurentunut vastus on alkanut ilmetä kojeen herkkyydestä huolimatta vasta kahden viikon kuluttua poutakauden alkamisesta. Tämän kauden loppupuolella monet

koivikon mineraalimaan pinnassa olevat kipsikappaleet osoittivat vesipitoisuuden vähentyneen lakastumisrajan ohi (vastus yli 75 000 ohmin). Syksyllä sattunut ensimmäinen suursade lisäsi maan vesipitoisuutta melkoisesti, ei kuitenkaan kenttäkapasiteettiin saakka.

Bouyoucosin kipsikappaleiden ilmaisemien ohmi-arvojen muuntamisesta vesipitoisuuden tilavuusprosentteiksi esitetään eräitä laboratorioissa suoritettuihin kalibrointiin perustuvia käyriä primäärihavaintoineen (kuva 71, s. 246). Maastossa käytetyn menetelmän tarkistamiseksi suoritettiin eräitä rinnakkaismäärytyksiä, joiden tulokset ilmenevät taulukoista 59 ja 60 (ss. 247—248). Eri menetelmillä saadut veden tilavuusprosentin lukuarvot ovat siinä määrin yhtäpitävät, että tehtyjen määrytysten luotettavuutta voidaan pitää vähintään tyydyttävänä.

Kuvissa 67—70 olevat, mineraalimaan vesipitoisuutta kuvaavat käyrät osoittavat, että mineraalimaa kuivuu koivikossa tehokkaammin kuin kuusikossa. Tämä seikka tulee selvästi esille myös taulukossa 60 (s. 248). Lisäksi ilmenee, että maan vesipitoisuus pysyy erityisen suurena välittömästi kuusikon paksun kunnan alla olevassa mineraalimaan pintakerroksessa.

Metsiköiden haihdunta

Rinnakkaismetsiköiden vesitalouden selvittely edellyttää myös puiden vedenkäytön tuntemista. Koska puiden vedenkäyttö on käytännöllisesti katsoen rinnastettavissa niiden haihduntaan, rajoittuu selvitys vain jälkimmäisen kvantitatiiviseen määrytykseen erilaisten sääsuhteiden vallitessa.

Poiketen aikaisemmista menetelmistä on tässä osatutkimuksessa tutkittu puuston haihduntaa määrittämällä katkaistujen kokonaisten puiden painonvähennys 100—200 sek:n aikana. Käytetty menetelmä eliminoi eräitä aikaisempia menetelmiä rasitaneita epävarmoja korrektoita.

Puiden haihdunnan määrytyksen luku ja punnitusajankohtana vallinneet sääsuhteet ilmenevät taulukosta 61 (s. 250). Mainittakoon, että suurten puiden punnitsemisen maastossa edellytti verrattain tyyntä säätä. Myös kesän 1951 runsaat sateet häiritsivät määrytyksiä huomattavasti. Toiselta puolen oli puiden haihdunnan intensiteetin pysyvyyttä silmällä pitäen tärkeä veden saanti tasaista, maan vesipitoisuuden pysyessä miltei jatkuvasti kenttäkapasiteetin lähituntumassa.

Koivikon haihdunta

Edustavien koivujen haihdunnan päivittäinen kulku ilmenee kuvasta 72 (s. 252). Kuvaa tarkasteltaessa havaitaan mm., että ilman lämpötilan merkitys näyttää olevan sangen vähäinen — ainakin tutkimusajankohtana vallinneissa lämpöoloissa. Huomattavasti kiinteämpi suhde on sen sijaan todettavissa haihdunnan ja ilman suhteellisen kosteuden välillä, josta esimerkkejä kuvassa 73 (s. 253) ja taulukossa 63 (s. 255).

Erilaisissa sääoloissa kootun alkuperäisaineiston yhteen kertaan tasoitettujen haihdunnan keskiarvojen ja eri sääjaksojen ilman keskimääräisen kosteusprosentin perusteella oli koivikon haihdunnan kvantitatiivinen määrytyseri ekologisia kausina kesällä 1951 mahdollinen (taul. 64, s. 257). Varhaiskesän ja syyskesän haihdunta-arvoja on

kuitenkin pidettävä hiukan epävarmoina, johtuen varhaiskesällä lehtien puhkeamisesta ja syksyllä vastaavasti niiden kellastumisesta ja varisemisesta. Verrattuna mineraalimaan tulevan vajoveden määrään absoluuttiset haihduntamäärät näyttävät yllättävän suurilta, mutta vertailu keski-eurooppalaisiin ja venäläisiin haihdunnan määrytyksiin osoittaa kuitenkin tässä tutkitun koivikon haihdunnan pieneläiseksi. Tämä lienee luonnollista, sillä seudun pohjoisuudella täytynee olla oma merkityksensä.

Kuusikon haihdunta

Kuusikon haihdunnan kvantitatiivinen määrytyseri on tapahtunut samaan tapaan kuin koivikon (vrt. taul. 65 ja kuva 74, ss. 259, 260). Kasvukauden kokonaishaihdunnan määrytyseri on niin ikään suoritettu koivikossa käytettyä menetelmää noudattaen, erona kuitenkin se, ettei mitään uusien versojen muodostumisesta aiheutuvaa korjausta ole suoritettu. Tulokset ilmenevät taulukosta 66 (s. 261), johon myös on sisällytetty päivän lämpötila ja valaistuksen voimakkuutta osoittavat keskiarvot tarkasteltavina olevina ekologisina kausina. Erityisesti kiinnittää jälleen huomiota ilman lämpötilan vähäinen merkitys puiden haihduntaan vaikuttavana tekijänä. Valaistuksen ja haihdunnan välillä näyttää sen sijaan olevan verrattain kiinteä positiivinen korrelaatio (vrt. kuva 75, s. 261). Liian voimakkaasta valaistuksesta johtuvasta haihdunnan depressiosta (vrt. P o l s t e r 1950) keskipäivän aikaan ei kuusen haihdunnan määrytyksissä ollut havaittavissa oirettakaan. Koivun kohdalta ilmeni sen sijaan eräissä määrytyksissä heikkoja merkkejä mainitusta reaktiosta (vrt. kuva 72). Eri ekologisia kausia keskenään verrattaessa havaitaan, että kuusikon haihdunta on ollut voimakkaimmillaan varhaiskesän ja keskikesän kauniiden säiden aikana.

Verrattaessa saatuja keskimääräisiä haihdunta-arvoja Keski-Euroopassa ja Keski-Venäjällä saatuihin vastaaviin arvoihin (taul. 68, s. 264) havaitaan Pohjois-Suomen haihduntamäärien olevan niin koivun kuin myös kuusen kohdalta selvästi pienempiä.

Koivikon haihduttaman veden määrä ylitti tästä huolimatta poikkeuksellisen sateisenakin kesänä 1951 vajoveden määrän selvällä erotuksella vaikuttaen siten mineraalimaata kuivattavasti (vrt. taul. 67, s. 262). Puuston heikkomman haihdunnan johdosta kuusikon mineraalimaa sen sijaan pysyi sangen kosteana koko kasvukauden. Erityisen kosteana pysyi kuusikkoon avattu aukea ala C, jossa paksu kunta ja sammalpeite estivät mineraalimaan kuivumisen varsin tehokkaasti. Tälle näytealalle ilmestyi-kin eräitä sukasveja, mm. *Equisetum* ja *Ledum*.

* * *

Sovellettaessa edellä esitettyjä tutkimustuloksia tarkasteltavina oleviin suksessioihin voidaan etenkin puuston ja kunnan erilaisuuden perusteella todeta, että maan vesipitoisuus lienee kaikissa sekundärisuksession vaiheissa selvästi suurempi kuin vastaavissa primärisuksession vaiheissa. Pohjois-Suomen moreenimailla on tätä seikkaa lähinnä ilmaston humidisuuden vuoksi pidettävä haittana. Sekundärimetsien raunioitumista seuraakin voimakas soistumisprosessi.

Metsäpaloa seuranneiden koivuvaltaisten primärimetsien avulla voidaan tosin sanoen ehkäistä metsämaan soistumista.

Maan ilmanvaihto

Edellä todettiin rinnakkaismetsiköiden maan vesitaloudessa olevan eräitä merkittäviä eroavuuksia. Tästä seuraa, että rinnakkaismetsiköiden maan ilmanvaihto-oloissa myös oli odotettavissa eroavuuksia. Kentällä suoritettut momentaanimääritykset osoittivat kuitenkin mineraalimaan ilmanvaihdon olevan kuusikossa vain lievästi heikomman. Maan vesipitoisuuden vaihtelu oli lisäksi suurempi koivikossa, minkä vuoksi on ilmeistä, että ilmanvaihto on ollut vilkkaampaa koivikon ohuessa humuksessa ja sen peittämässä mineraalimaassa kuin kuusikon paksussa ja kosteutensa kauemmin säilyttävässä kunnassa ja sen peittämässä mineraalimaassa. Sen johdosta, että edellä oletettiin sekundäärimetsiköiden maan jäävän kaikissa kehitysvaiheissa primäärimetsiköiden maata kosteammaksi, lienee luonnollista, että maan ilmanvaihto yleensä muodostuu puutteellisemmaksi ensin mainituissa metsiköissä.

Maan lämpötila

Kuten tunnettua riippuu metsämaan lämpötila lähinnä auringon säteilystä ja maapinnan lämmönjohtokyvystä. Tärkeänä tekijänä on pidettävä myös maan lämpökapasiteettia. Sen johdosta, että rinnakkaismetsiköiden maapeite oli ominaispainoltaan, rakenteeltaan, vedenpidätyskyvyltään ja paksuudeltaan varsin erilaista, oli tiettyjä maan lämpötilan eroavuuksia odotettavissa. Metsiköiden säteilyoloja jotenkuten kuvaavien valaistusolojen erilaisuus etenkin keväällä ja varhaiskesällä oli myös omiansa korostamaan maan lämpötalouden perusedellytysten erilaisuutta.

Määrittämällä maanpinnan lämpötalouden perusyhtälön ($S_t = Q_m + Q_i + Q_h$) eri jäsenten suuruus (ks. esim. Franssila 1949) saatiin suuntaa antava käsitys säteilytaseen jakautumisesta eri komponentteihin. Taulukko 69 (s. 275) antaa selväpiirteisen kuvan koivikossa varhaiskesän aikana vallinneen lämpöilmaston paremmuudesta.

Koivikon maan ja ilman lämmittämiseen liikenä keskimäärin noin 0.16–0.10 cal/cm²/min enemmän kuin kuusikossa. Mainittu säteily-energiämäärä kului etupäässä maan lämmittämiseen. Maan on ts. täytynyt lämmentä aikaisemmin ja tehokkaammin koivikossa kuin kuusikossa. Kuvista 77–81 (s. 277–281) ilmeneekin, että näin on ollut asian laita. Kesällä 1950 on koivikon mineraalimaan pintakerrosten lämpötila ollut 1–4.5°C korkeampi kuin kuusikon vastaavien maakerrosten. Maan lämpötilan ekologisen merkityksen valaisemiseksi mainittakoon Ladefogedin (1939) todennetun juurten kasvun tapahtuvan noin kaksi kertaa niin nopeasti +12°C:n kuin +8°C:n lämpötilassa. Sateisena kesänä 1951 olivat rinnakkaismetsiköiden maan lämpötilan erot hiukan pienemmät kuin edellisenä kesänä. Roudan hidas sulaminen kuusikossa ilmenee silti tässäkin tapauksessa selvästi (vrt. kuvat 80–81 ja taul. 70 s. 282). Myös aukeiden näytealojen (C ja D) ja äsken kulotetun alan maan lämpötilaa tutkittiin. Vertailumittauksia suoritettiin myös eräissä muissa rinnakkaismetsiköissä, ja todettiin, että primäärimetsiköiden mineraalimaan lämpötila oli yleensä noin 1–5°C korkeampi kuin vieressä olevan paksukunttaisen sekundäärimetsikön mineraalimaan.

Verrattaessa keskenään maan lämpötilaa primääri- ja sekundäärimetsiköissä todetaan, että sekundäärimetsiköiden paksumpi ja suurempia vesimääriä sitova kunnat muodostuu vakavaksi maan lämpenemisen esteeksi. Eri suksessoiden väliset erot lienevät tämän johdosta suurimmillaan suksessoiden alkuvaiheissa, jolloin primäärimetsiköissä kasvukauden alussa vallitsevat valaistusolot vielä lisäävät maahan tulevan säteilyenergian määrää.

Maan ravinteisuus ja happamuus

Mineraalimaan, karikkeiden ja humuksen ravinteisuus

Rinnakkaismetsiköiden mineraalimaan ravinteisuus ilmenee taulukosta 71 (s. 286). Voidaan todeta, että vuosisadan vaihteessa tapahtunut metsäpalo näyttää vieläkin tavalla tai toisella, ehkä lähinnä karikkeiden välityksellä, vaikuttavan koivikon mineraalimaan pintakerrosten ravinteisuuteen. Etenkin typen ja kalkin määrä on koivikossa kiistattomasti suurempi kuin kuusikossa.

Syvemmissä maakerroksissa (15–55 cm) ei sen sijaan ole merkittäviä eroja havaittavissa. Metsäpalon yhteydessä mahdollisesti tapahtuneet typpihäviöt ovat siis ainaakin mineraalimaan osalta kokonaan korvautuneet.

Sedentääristen, so. maassa muodostuneiden karikkeiden ravinteisuutta on pyritty selvittämään välillisesti ja vain osittain. Koivun ja kuusen hentojen juurten ravinteisuus antanee jonkinlaisen viitteen näiden yleensä ylenkatsottujen karikkeiden merkityksestä (taul. 72, s. 288). Sedentääristen karikkeiden kvantitatiivinen määritys on kuitenkin jäänyt suorittamatta. Pitkäaikaisten havaintojen perusteella on kuitenkin ilmeistä, että esim. vuosittain kuolevien hentojen juurten määrä on huomattavasti suurempi koivikossa kuin kuusikossa.

Sedimenttääristen, so. maahan varisevien karikkeiden ravinteisuudesta antaa taulukko 73 (s. 288) selvän käsityksen. Koivikon karikesadon ravinnemäärän ylivoimaisuus tulee vielä selvemmin esille taulukossa 74 (s. 289), josta ilmenevät pinta-alayksikköä kohden tulevat tutkittujen ravinteiden kokonaismäärät.

Etenkin taulukosta 74 ilmenneiden seikkojen perusteella oli luonnollista olettaa kuusikon humuksen olevan niukkaravinteisempaa kuin koivikon humus.

Suoritettut analyysit osoittivat myös tämän olettamuksen oikeaksi (taul. 75, s. 291). Sekä kokonaismäärän että vaihtuvan määrän prosentit kuiva-aineesta olivat kaikkien tutkittujen ravinteiden osalta selvästi pienemmät kuusikon humuksessa.

Humuksen painoyksikön ravinnepitoisuus ei kuitenkaan anna oikeata kuvaa humuskerrokseen sitoutuneiden ravinteiden kokonaismäärästä. Ottaen huomioon, että kuusikon humuksen uunikuiva paino nousi 65.8 tonniin hehtaaria kohden, koivikon ohuemman humuksen vastaavan luvun jäädessä vain 42.7:ään, on ymmärrettävää, että ravinteiden kokonaismäärät nousivat kuusikon kunnassa sangen suuriksi, kuten myös taulukosta 76 (s. 292) ilmenee. Lähinnä humuksen huonommasta hajautumisintensiteetistä johtuu, että kuusikon kunnasta on puille käyttökelvottomaan tilaan sitoutunut suuria määriä etenkin typpeä ja emäksisiä ravinteita. Vaihtuvien ravinteiden suuremman konsentraation johdosta on koivikon humusta pidettävä viljavampana kuin kuusikon paksua ja raakaa kunnat, jonka arvoa kasvualustana vielä huonontaa sen kylmyyden lisäksi suurempi happamuus, kuten seuraavasta käy ilmi.

Maan happamuus

Rinnakkaisnäytealojen maan eri kerrosten happamuuden määritykset suoritettiin, kuten edellä on mainittu, noin 10–16 vrk:n väliajoin. Aikaisempiin tutkimuksiin verrattuna täysin normaalit tulokset vuodelta 1951 ilmenevät taulukosta 77 (s. 297). Voidaan havaita, että pH-arvot ovat vähitellen nousseet kesäkuusta elokuun alkuun

saakka. Happamuuden väheneminen lienee maan lämpötilan kehityksen ja orgaanisten aineiden hajaantumisen seurauksia. Voidaan lisäksi todeta, että maan happamuus on yleensä ollut kuusikon kaikissa maakerroksissa selvästi suurempi kuin koivikon vastaavissa maakerroksissa. Kesällä 1950 suoritettut pH-määritykset antoivat samantapaisia tuloksia.

* * *

Rinnakkaismetsiköiden maan ravinteisuutta ja happamuutta koskeva osatutkimus osoittaa ennen muuta kasvualustan olevan myös näiden ekologisten tekijöiden osalta puille paljon edullisempi koivikossa. Kuusikon karikkeiden määrä ja ravinnepitoisuuden vähäisyys johtaa yhdessä karikkeiden hajaantumisen epädullisten ekologisten tekijöiden kanssa raakahumuksen eli kunnan jatkuvaan kerrostumiseen.

Edellä esitettyjen tutkimustulosten soveltamisesta esimerkiksi primäärimetsiköiden eri suksessiovaiheisiin — huomioon ottaen puulaji- ja kasvillisuusdynamiikan aiheuttamat karikesadon ja ekologisen konstellation muutokset — seuraa, että primäärimetsiköiden ravinnetalous kehittyy jatkuvasti huonompaan suuntaan. Mikäli tulosten soveltaminen ulotetaan koskemaan myös sekundäärimetsiköitä, on edelleen puuston, pintakasvillisuuden ja kunnan kehityksen sekä ekologisten tekijöiden muuttumisen vuoksi ilmeistä, että sekundäärimetsiköiden ravinnetase on kaikissa kehitysvaiheissa puille selvästi epädullisempi kuin vastaavissa primäärimetsiköiden kehitysvaiheissa.

Hiilidioksidin erityis

Kuten tunnettua voidaan humuksen hajaantumisen intensiteetti likimääräisesti määrittää mittaamalla aikayksikössä erittyvän hiilidioksidin määrä. Mainittu määrittäminen suoritettiin tässä tutkimuksessa laboratorio-oloissa ko. tarkoitusta varten rakennetulla erikoiskojeella (ks. kuvat 45 ja 46, s. 172). Kuhunkin respiratioastiaan sijoitettiin yleensä 10 tuoretta humusnäytettä. Verrattain suuren näytemäärän ansiosta muodostuivat tulokset tavallisesti tasaisiksi ja luotettaviksi (kuva 82, s. 302). Mainitusta kuvasta ilmenee myös eräs tutkimuksen päätuloksista. Voidaan näet havaita, että koivikon humuksesta erittyy selvästi enemmän CO₂:ia kuin noin kaksi kertaa paksuudesta kuusikon humuksesta. Tämä osoittautui säännöksi käytännöllisesti katsoen kaikissa kesän 1951 aikana suoritetuissa rinnakkaismäärityksissä (vrt. taul. 78, s. 303) riippumatta siitä, millä tavalla humusnäytteiden ympäristöolosuhteita muutettiin.

Taulukossa 78 esiintyviä CO₂-erityksen alkuperäisarvoja tarkasteltaessa herättää huomiota ennen muuta lämpötilan vaikutus. Selvemmän yleiskuvan saamiseksi esitetään CO₂-eritys lämpötilan funktiona kuvassa 83 (s. 305). Tässä kuvassa olevista käyristä nähdään ensinnäkin, että koivikon humuksen aktiivisuus on ollut suurempi kaikissa koeolosuhteiden lämpötiloissa. Toiseksi voidaan havaita, että kuusikon humuksen hajaantumiseen osallistuvien pieneliöiden optimaalinen lämpötila näyttää olevan hiukan alempi kuin koivikon humuksessa olevien pieneliöiden.

Taulukossa 78 esiintyvistä lukusarjoista ilmenee myös, että näytteenottoajalla saattaa olla oma merkityksensä. Sen jälkeen kun vaihtelevista laboratorio-olosuhteista johtuva välttämätön lämpötilan korrekto oli suoritettu (taul. 79, s. 306), ilmeikin näytteenottoajasta johtuvaa kausivaihtelua sangen selvästi (vrt. myös kuva 84, s. 308). Hiilidioksidin erityksen yleinen suunta on saadun tuloksen mukaan laskeva

keväästä syksyyn. Kasvukauden loppupuolella esiintyvä poikkeama johtuu ilmeisesti näytteenottoa edeltäneistä poikkeuksellisista sääsuhteista. Laskeva suunta on sinänsä ymmärrettävä; keväällä on runsaasti helposti hajaantuvia karikkeita maassa, ja ensimmäiset hajaantumisvaiheet tuottavat runsaasti hiilidioksidia. — Toiselta puolen on muistettava, että keväällä vaikuttaa hajaantumisprosessiin hidastavasti alhainen maan lämpötila.

Myös kuivuuden ja ilmanvaihdon vaikutus tutkittiin laboratorio-oloissa. Tulokset ilmenevät kuvista 85 ja 86 (s. 309).

Näiden ja eräiden lisätutkimusten perusteella voitiin todeta, että kuusikon humuksen optimaalinen vesipitoisuus CO₂-eritystä silmällä pitäen on n. 65 % kenttäkapasiteetista, koivikon humuksen vastaavan luvun ollessa 75 %. Suuri kosteus näyttää näin ollen vaikuttavan haitallisemmin kuusikon humuksen hajaantumiseen. — Puutteellisen ilmanvaihdon CO₂-eritystä ehkäisevä vaikutus on sen sijaan suurempi koivikon humuksessa. Myös mineraalimaan CO₂-eritystä tutkittiin ja havaittiin mm. että A-horisontin aktiviteetti on suurempi kuin B-horisontin (taul. 80, s. 311).

Paremmän yleiskuvan saamiseksi CO₂-erityksen merkityksestä maan aktuaalisen viljavuuden osoittajana suoritettiin eräs eri metsätyyppiä ja erilaisia puukasvustoja edustava rinnakkaismääritys. Taulukossa 81 (s. 312) olevasta lukusarjasta ilmenee ennen muuta, että hyvää boniteettia kuvaa myös voimakas hiilidioksidin erityis. Mikäli maan aktiviteettia voidaan pitää eräänä boniteetin kriteerinä, on myös todettava, että Siulionpalon rinnakkaismetsiköt kuuluvat eri boniteettiin, sillä hajaantumisen intensiteetti palon jälkeisen koivikon humuksessa on aivan toista suuruusluokkaa kuin vanhan sekundäärikuusikon paksussa ja raa'assa kunnassa. Kuitenkin on nykyisen sekundäärikuusikon paikalla edeltäneen primäärisen puusukupolven aikana kasvanut jopa noin 27–30 m pitkiä kuusiyskilöitä.

* * *

Edellä selostettujen tulosten soveltaminen vertailun alaisiin suksessioihin ja niiden eri vaiheisiin osoittaa ennen muuta, että karikkeiden ja humuksen hajaantuminen tapahtuu tehokkaimmin primäärisuksession ensimmäisissä kehitysvaiheissa aina metsiköiden keski-ikäen saakka, jolloin koivun karikkeiden vähenemisestä johtuvat haitalliset seuraukset alkavat tulla näkyviin. Ainakin tähän primäärisuksession kehitysvaiheeseen saakka tapahtuu humuksen hajaantuminen nopeammin ja runsaammin puille tärkeitä ravinteita vapauttaen kuin vastaavissa sekundäärisuksession kehitysvaiheissa.

Yhdistelmä metsiköiden ekologiasta

Edellä esitettyjen Siulionpalon rinnakkaismetsiköiden ekologiaa olosuhteita valaivien tulosten soveltamisen tässä tutkimuksessa tarkasteltavina oleviin suksessioihin tulee tietysti, harhapäättelien välttämiseksi, tapahtua varovaisesti ja mahdollisimman tarkasti metsiköiden dynaamiseen kehitykseen nojautuen. Mainitut rinnakkaismetsiköt eivät kuitenkaan, kuten jo alussa mainittiin, edustaneet keskenään välittömästi vertailukelpoisia suksessiovaiheita. Taksatoriseen osatutkimukseen sisältyvät nuoret primäärimetsiköt eroavatkin Siulionpalon koivikosta ennen muuta runsaan kuusensekai-

logisia muutoksia käsittelevä osatehtävä on ratkaistu verrattain monipuolisin erillis-tutkimuksin, jotka kohdistuvat eräiden rinnakkaisten näytealamsiköiden ilmastoon ja maaperään.

Tutkimuksen päätuloksina esitetään seuraavaa.

Hylocomium-Myrtillus-tyyppi (HMT) edustaa pohjoisen mustikkatyypin sekun-däärisiä kehitysvaiheita, joille on tunnusomaista huonolaatuinen puusto. Kasvisiologi-sesti HMT on tyyppivaiheessaan käytännöllisesti katsoen identtinen mainitun pohjoi-sen mustikkatyypin kanssa. Tämän johdosta lienee tähänastinen bonitointi tapahtunut pääasiallisesti paksun kunnakerroksen ja kehnon puuston perusteella, ja lienee täten antanut todellista tilannetta vastaavan kuvan kasvupaikan aktuaalisesta boniteetista. Potentiaalinen boniteetti ilmenee, kun sekundäärisiin kehitysvaiheisiin ehtineet kasvu-paikat saatetaan tulen avulla primääriseen tilaansa.

Klimaksteoria, jonka mukaan klimaks-kasvustot ovat staattisia, on ainakin kirjai-mellisesti sovellettuna Pohjois-Suomen tuoreiden kankaiden kuusikkoihin soveltumaton ajatusrakennelma. Metsäpalo seuraava, koivu-kuusi-sekametsävaiheen kautta kehity-tyvä primäärinen, vähitellen puhtaaksi kuusikoksi muuttuva metsikkö läpikäy keski-ian jälkeen vain lyhyen, n. 100 vuotta kestävästä klimakstilaa muistuttavan vaiheen, jota seuraa puuston täydellinen raunioituminen. Osittain raunioitumisvaiheen aikana, osittain sen jälkeen syntyvä sekundäärinen puusukupolvi kehittyi ekologisesti huomata-vasti epädullisemmissa oloissa kuin metsäpalon jälkeinen primäärinen metsä. Kuusen vaikuttaessa voimakkaasti metsikköilmastoon muodostuu sekundäärisen suksession klimaks-vaihe olennaisilta kasvisiologisilta piirteiltään primäärisen suksession klimaks-vaihetta muistuttavaksi. Etenkin sekundäärisen suksession puuston raunioituessa alkaa soistumiseen viittaavia kasvilajeja ilmestyä kasvustoon. HMT:n luontainen kehitys ei siis tapahdu klimaks- eikä metsätyyppiteorian edellyttämällä tavalla, palautumalla kussakin suksessiossa samaa boniteettia ilmaisevaan tyyppivaiheeseen, vaan luontai-nen kehitys on, ilman tulen aiheuttamaa palautumista alkuperäiseen boniteettiin, suksessiosta toiseen jatkuvasti taantuvaa.

Sekundäärimetsien hitaan kehityksen syynä pidetään niiden epädullista ekologista tilaa. Paksun ja helposti kosteana pysyvän kunnan aiheuttaman kylmän kasvualustan katsotaan olevan pääsyyinä karikkeiden hitaaseen ja epätäydelliseen hajaantumiseen. Seurauksena hajaantumisen hitaudesta on raakahumuksen yhä voimistuva kasautumi-nen monine haitallisine seurauksilmiöineen, joista ennen muita on mainittava tärkeiden ravinteiden sitoutuminen pitkiksi ajoiksi puille käyttökelvottomaan tilaan sekä kasvu-alustan muuttuminen yhä kylmemmäksi, happamammaksi ja kostemmaksi.

Edellä esitetyt päätulokset näyttävät ensi näkemältä olevan jonkin verran ristirii-dassa metsätyyppiteorian pääperiaatteiden kanssa. Toisaalta lähempi tarkastelu osoittaa, että aikaisemmatkin tutkijat ovat päätyneet tai olleet lähellä päätyä samantapaisiin lopputuloksiin.

C a j a n d e r itse on alun perin suhtautunut epäilevästi HMT:iin. Hän mainitsee etteivät kasvipeite ja puusto tässä metsätyypissä sovellu hänen teoriaansa. Verratto-malla intuitiollaan hän tähdentää eräissä lausunnsa, että HMT on kuusimetsän aiheuttama metsämaan huonontumistulos. HMT:n tähänastista sijoitusta tyyppi-luetteloon lienee näin ollen pidettävä tilapäisratkaisuna. HMT:n soveltumattomuus metsätyyppioppiin tulee vielä edempänä puheeksi.

H e i k i n h e i m o esittää puolestaan runsaasti esimerkkejä, joista ilmenee, että HMT on muuttunut MT:n kaltaiseksi metsäpalon jälkeen, ja toiselta puolen hän mai-

nitsee palaneita metsämaita, jotka ovat kehittyneet HMT:ksi. Pääasiallisena HMT:n syntyminen syynä hän pitää ilmastoa. Myöskin hänen tärkeä tutkimustuloksensa, jonka mukaan HMT esiintyy tyyppillisimpänä etenkin vaarojen pohjois- ja itärinteillä, tähden-tää voimakkaasti ilmaston ja nimenomaan metsikköilmaston ratkaisevaa merkitystä HMT:n muodostumiselle. Toisaalta hän mainitsee, että HMT on kuusen itsensä luoma metsätyyppi.

Käsillä olevassa tutkimuksessa ei kasvupaikkojen ekspositio ole joutunut erillisel-vittelyn kohteeksi, mutta HMT-alueella tehdyt ekologist havainnot tukevat kuitenkin voimakkaasti H e i k i n h e i m o n näkemystä. Näyttää siltä, että edellytykset sekun-däärimetsien edellä kuvatulle kehitykselle olisivat erityisen suotuisat juuri pohjois- ja itärinteillä, joilla nimenomaan maan lämpötila jää olosuhteiden pakosta yleensä nor-maalia alhaisemmaksi.

K u j a l a esittää ensimmäisenä selvästi ajatuksen HMT:n ja MT:n rinnakkaisuus-desta. Lisäksi hän arvelee, että MT degeneroituu HMT:ksi jo yhden puusukupolven aikana. Nämä K u j a l a n päätelmät ovat kaikilta osiltaan osoittautuneet oikeiksi tässä tutkimuksessa.

I l v e s s a l o n laatimat kasvipeitekuvaukset MT:stä ja HMT:stä todistavat kiis-tattomasti, minkälaisesta kasvisiologisesta samankaltaisuudesta todellisuudessa on kysymys. Merkillä pantavaa on, että hänen vuosikymmeniä sitten, etupäässä paksun raakahumuskerroksen ynnä puuston fysiognomisten piirteiden perusteella erottamansa HMT miltei yksityiskohtiaan myöten vastaa tässä tutkimuksessa esitettyä sekundää-ristä kuusikkoa. Tämä lisää tekijän mielestä käsillä olevan tutkimuksen luotettavuutta kyseessä olevalta osalta melkoisesti. Mainittakoon myös, että kasvisiologinen saman-kaltaisuus lienee aikoinaan aiheuttanut huomattavan siirtymisen HMT:stä MT:iin valtakunnan metsien arvioinneissa.

A a l t o s e n epäilyt HMT:n väärästä sijainnista viljavuusasteikossa ovat osoit-tautuneet aiheelliseksi. Hänen otaksumansa, että nykyisellä huonolla boniteetilla täytyy olla muita syitä kuin maaperästä johtuvat, saa tämän tutkimuksen ekologisista selvit-telyistä luontevan selityksen, johon hän itsekkin on jo varhaisessa vaiheessa päätenyt: »HMT on kuusen aiheuttama maan degeneroitumisen tulos.»

A i r a k s i n e n ja T e i v a i n e n ovat myös puolestansa tähdentäneet kuusen ratkaisevaa merkitystä HMT:n kasvipeitteen muodostumiselle.

M o n e t Pohjois-Suomessa toimineet käytännön metsäammattimiehet ovat niin ikään arvelleet, että HMT-kuusimetsien huonon tuoton syyt piilevät juuri niissä seikoissa, jotka ovat ilmenneet tässä tutkimuksessa. Heidän joukostaan mainittakoon erityisesti M e t s ä n h e i m o, O k s a n e n ja S i i t o n e n.

Kysymys sekundääristen metsien hitaasta kehityksestä on kiinnostanut tutkijoita myös ulkomailla. R a u p i n (1946) ja B l o o m b e r g i n (1950) havainnot kuusen toisen puusukupolven heikosta kasvusta Kanadan havumetsävyöhykkeessä ovat yhtä-pitäviä tämän tutkimuksen päätulosten kanssa. Niin ikään tukevat W i e d e m a n -n i n (1925) ja nimenomaan W i t t i c h i n (1952) ja A t t e n b e r g e r i n (1951) tutkimukset Saksan kuusimetsien kasvun heikkenemisestä omalla tavallaan edellä esitet-tyjä tuloksia regressiivisen kehityksen syistä. HMT-metsien dynamiikassa keskeisessä asemassa oleva puuston nopea raunioituminen tunnetaan myös toisenlaisista metsistä (vrt. I w a s c h k e w i t s c h 1930 ja J o n e s 1945). Ennen muuta on kuusen ratkai-seva merkitys kasvipeitteen fysiognomialle tullut todetuksi perusteellisissa tutkimuksissa (C h i r i t a 1931 ja A t t e n b e r g e r 1951).

Käsillä oleva tutkimus saa näin ollen voimakasta tukea edellä mainituista muualla saavutetuista tuloksista. Toisaalta esiintyy myös sellaisia tutkimustuloksia, jotka poikkeavat edellä esitetyistä päätuloksista. Tärkeänä esimerkkinä mainittakoon H e s m e r i n (1930) kielteinen tulos tulen merkityksestä. Hänen ankara tuomionsa koskee kuitenkin tulen käyttöä pääasiassa viileän ja humidisen havumetsävyöhykkeen ulkopuolella olevissa metsissä. Niin ikään ovat esimerkiksi K o r s t i a n i n (1937) havainnot tulen tuhoisasta vaikutuksesta hakkuun jälkeen Appalakkien vuoriston kuusikoissa varmaan oikeat sikäläisissä oloissa. K o r s t i a n i n ehdottama harsintahakkaus johtaisi sen sijaan Pohjois-Suomen kuusimetsissä entistä suurempiin vaikeuksiin.

Sellaisia perusteellisiin ja pitkäaikaisiin ekologiisiin selvittelyihin nojautuvia HMT-kuusikoiden kaltaisten kasvuyhdyskuntien kehitystä koskevia tutkimuksia, joiden tulokset yhdessä tai useammassa olennaisessa kohdassa olisivat jyrkästi ristiriidassa edellä esitettyjen päätulosten kanssa, ei kirjallisuudesta ole tavattu.

* * *

Edellä mainittiin jo C a j a n d e r i n havainneen, etteivät HMT:n kasvipeite ja puusto sovellu hänen metsätyyppiteoriaansa. Seuraavassa pohditaan lyhyesti, missä määrin esitetyt tulokset ovat ristiriidassa metsätyyppiteorian perusajatusten kanssa.

C a j a n d e r esittää (1949, s. 21), että kasvupaikkojen luonnollisen luokittelun tulee olla tarkka ja objektiivinen. Aikaisemmin valtakunnan metsien arvioinneista saaduista kokemuksista ilmenee, ettei metsätyyppiteoria HMT:n osalta täytä näitä vaatimuksia. Tämä johtuu siitä epäkohdasta, että pohjoinen MT ja HMT peittävät toisensa kasvisosiologisesti, vaikka ne ovatkin tämän tutkimuksen mukaan ekologis-biologisilta ominaisuuksiltaan selvästi erilaiset.

Sangen arveluttavalta näyttää myös metsätyyppien määritelmän kolmannen perusedellytyksen (op.c. s. 31) soveltaminen HMT:n kuusimetsiin. Siinä edellytetään näet, että myös niitä muutoksia on pidettävä tilapäisluontoisina, joita paikalla kulloinkin kasvava puulaji aiheuttaa. Ratkaistavaksi jää, kumman puulajin vaikutus on tilapäinen primäärimetsän koivun vai sekundäärimetsän kuusen.

Kun otetaan huomioon, että C a j a n d e r (op.c. s. 32) pyrkii määrittämään potentiaalisen boniteetin, on jälkimmäistä vaihtoehtoa, siis sekundäärimetsän kuusta, pidettävä tilapäisenä puulajina. Tämä päätelmä on kuitenkin pahasti ristiriidassa metsätyyppiteorian klimaks-oppiin perustuvan pääajatuksen kanssa (op.c. s. 24). Oikeinta olisi sen mukaan pitää HMT:ä todellisena metsätyyppinä ja sen ensimmäistä puusukupolvea vain metsäpalon aiheuttamana ohimenevänä poikkeamana. Metsätyyppiteoria pyrkii kuitenkin ennen muuta tarjoamaan metsätalouden käytännölle kestäviä luokitusperusteita. Tätä tukee myös C a j a n d e r i n peruspyrkimys saada metsätyyppien avulla kuvatuksi ne primääriset kasvupaikkatekijät, jotka jäisivät voimaan, vaikka kasvupaikka paljastettaisiin kokonaan kasvipeitteettömäksi (op.c. s. 32). Toisin sanoen HMT:stä ei pitäisi polttamalla tulla mustikkatyyppejä, vaan kasvupaikka, joka viljavuudeltaan vastaisi paksusammaltyyppiä.

C a j a n d e r i n päätelmää sekundääristen kasvupaikkatekijäin vaikutusten tilapäisyydestä on näin ollen pidettävä ilmeisesti klimaks-opin virheellisestä soveltamisesta johtuvana harhapäätelmänä. C a j a n d e r tosin vaistosi jotakin outoa HMT:n kohdalla, mutta hän ei kiinnittänyt sen erikoisuuteen riittävästi huomiota.

Toiselta puolen lienee vaikeata olla eri mieltä C a j a n d e r i n kanssa primääriseen

tilaan joutuneelle kasvupaikalle ilmestyvän kasvillisuuden kehityksen pääsuuntaviivoista. Yksinpä tämän tutkimuksen primäärimetsien kasvustojen vähittäinen muovautuminen tyyppikasvustoksi tukee voimakkaasti ja yksiselitteisesti tätä osaa C a j a n d e r i n kauniista ajatusrakennelmasta. Näin ollen jää ratkaistavaksi, missä ristiriita piilee. Edellä on jo todettu, että klimaks-opin soveltaminen paksusammaltyyppiin on harhaanjohtavaa ko. metsätyypin taantuvan kehityksen vuoksi. Edellyttäen oikeiksi tässä tutkimuksessa esitetyt tulokset HMT-metsien dynamiikasta ja niiden viljavuuden palautumisesta tulen avulla, voidaan C a j a n d e r i n metsätyypin määritelmä rajoittaa koskemaan vain primäärimetsiä, niin kuin C a j a n d e r itse lienee alun perin tarkoittanut.

HMT edustaa toisin sanoen pohjoisen mustikkatyypin sekundäärisiä suksessioivaiheita, joissa luontaisesti syntynyt puusto on monien epäedullisten ekologisten tekijöiden johdosta yleensä harvempaa ja hidaskasvuisempaa kuin potentiaalinen boniteetti edellyttää.

Lienee selvää, että sekundäärisen HMT:n luonteessa esiintyy varsin laajaa vaihtelua. Onhan tämä tutkimus koskenut vain yhtä kehityssarjaa monista mahdollisista. Yhteistä kaikille HMT-metsille on kuitenkin paksun kunnan ohella kehnokasvuinen puusto. Muutettaessa kasvupaikan ekologia ominaisuuksia edellä osoitettuun suuntaan muuttuu myös sen aktiivinen boniteetti todellista boniteettiä vastaavammaksi.

HMT:ä esiintyy vain nimeksi Etelä-Suomessa, mutta toiselta puolen on vaikeata käsittää, miksi Etelä-Suomen kuusikoiden vaikutus omaan eloympäristöönsä olisi periaatteessa toisenlainen. Osittain laajalle levinneen kaskiviljelyksen ja runsaiden metsäpalojen ansiosta ei sekundäärimetsien probleema tosin ole ehtinyt tulla samassa määrin ajankohtaiseksi kuin Pohjois-Suomessa, joskin esimerkiksi Uudellamaalla ja Pohjois-Hämeessä esiintyy tuoreilla kangasmailla runsaasti ns. väsyneitä kuusikoita. Näissä metsissä on ilmeisesti pitkäaikainen, lähinnä puustosta johtuva liian staattinen ekologinen olotila muuttanut alkuaan dynaamisen eloyhteisön kehityskaaren suunnan taantuvaksi.

Käytännölliset seuraukset

Tämän tutkimuksen käytännölliset seuraukset ovat ääriviivoiltaan hyvin selväpiirteiset. Viivytyksettä on entistä laajemmalla rintamalla ryhdyttävä palauttamaan pohjoisia sekundäärimetsiä primääritilaansa. Metsänhoitoteknillinen ratkaisu on useimmissa tapauksissa mahdollisimman yksinkertainen: p a l j a a k s i h a k k a u s , k u l o t u s j a k e i n o l l i n e n u u d i s t a m i n e n .

On tosin korostettava, että raakahumuksen kerralla poistaminen ei aina ole pääasia, vaan kunniaan sisältyvien ravinteiden saattaminen vähitellen puille käyttökelpoiseen tilaan, on päätavoite. Toiselta puolen ei metsätaloutemme vielä ole niin intensiivistä, että raakahumuskerroksen aktivointiin johtava metsämaiden keinollinen lannoittaminen laajassa mittakaavassa olisi taloudellisesti kannattavaa. Näin ollen kulotus, joka jättää polttamatta noin 1–3 cm orgaanista ainetta mineraalimaan pinnalle, lienee toistaiseksi tarkoituksenmukaisin toimenpide. Orgaanisten aineiden menetykset korvautuvat nopeasti biologista tietä, mikäli kulotetut maat eivät ole poikkeuksellisen köyhiä emäksistä. Kuloalalle luontaisesti nouseva lehtipuutaimisto ylläpitää maan biologista terveyttä emäksisten ravinteiden elintärkeän kiertokulun avulla. Käytännössä tämä merkitsee

mm., että entisille paksusammalkankaille perustettujen viljelystaimistojen perkauksissa on ehdottomasti jätettävä vähintään lievä lehtipuusekoitus päätaimistoon. Myöhemminkin on lievä sekametsän luonne säilytettävä niin kauan kuin mahdollista.

Missä hyväksyttävä kuusen luontainen uudistuminen on jo tapahtunut, tulee metsän, varsinkin alussa, saada kehittyä voimakkaasti lehtipuunsekaisena, jotta vanhan raakahumuskerroksen hajaantuminen edistyisi nopeammin ja uuden kunnan kerrostuminen ehkäistyisi niin paljon kuin mahdollista.

Kysymys puulajin valinnasta ei kuulu tämän esityksen aihepiiriin, mutta palautettakoon ohimennen mieleen, että tässä tutkimuksessa esitetyn primäärimetsän kuusijakson kuutiomäärän kehitys poikkeaa kaikesta huolimatta melkoisesti siitä kuutiomäärän kehityskäyrästä, joka jo on viljelysmänniköistä laadittavissa. Mäntyrikkaassa Pohjois-Suomessa kuusen uudistaminen parhailla tuoreilla kankailla lienee silti harkitsemisen arvoinen asia. Sen sijaan keskinkertaiset ja huonot HMT:n maat on empimättä muutettava männiköiksi.

Tiedämme nykyään noiden männiköiden kasvun olevan ylivoimainen edeltäneisiin HMT-kuusikkoihin verrattuna. Tämän tutkimuksen perusteella voidaan täydellä syyllä odottaa mainitun ylivoimaisuuden jatkuvan tulevaisuudessakin. Kasvunlisäys ei näet ole ohimenevä, palaneesta kunnasta vapautuneiden ravinteiden tuhlailevasta kertakäytöstä johtuva, vaan se on jatkuva, mikäli maan todellista viljavuutta vain ylläpidetään huolehtimalla sopivasta puulajikoostumuksesta ja aikanansa ehkä uudelleen kulottamalla.

* *
*

Alkusanoissa mainittiin Heikinheimon onnistuneen muuttamaan huonokasvuisia HMT-kuusikoita hyväkasvuisiksi viljelysmetsiköiksi. Silloiset tiedot metsikköilmastosta, humuksen aktiiviteetista, ravinteiden mineralisoitumisesta ja metsämaan fysikaalisista ominaisuuksista ylipäänsä olivat tutkimusten puutteessa varsin vajavaiset. Heikinheimoilla ei toisin sanoen ollut varmoja takeita siitä, että hänen metsänhoidollinen ratkaisunsa johtaisi toivottuun tulokseen. Pieni osa hänen elämäntyötään on nähtävissä Kivalon ja Kaihuanvaaran rinteillä. Siellä kasvavia elinvoimaisia viljelysmänniköitä kauniimpaa todistetta oikein harkituista periaateratkaisuista lienee vaikeata löytää.

Tässä tutkimuksessa esitetty näkemys HMT-metsien luonteesta lienee omiansa asettamaan myös monet aikaisemmat ratkaisut puun hankinnan, asutuksen, verotuksen ja taloussuunnitelmien kohdalta uuteen valoon. Puuttumatta lähemmin näihin seikkoihin todettakoon lyhyesti, että jo yksinomaan metsänhoidolliset näkökohdat omalta osaltansa riittävät kiirehtimään Lapin vanhojen kuusimetsien puuston talteen ottamista ja sikäläisten tuoreiden kankaiden nopeata saattamista metsätalouden palvelukseen hyväksi käyttäen niihin vuosisatojen aikana patoutunutta potentiaalista tuottovoimaa.

Publications of the Society of Forestry in Finland:

ACTA FORESTALIA FENNICA. Contains scientific treatises dealing mainly with forestry in Finland and its foundations. The volumes, which appear at irregular intervals, generally contain several treatises.

SILVA FENNICA. Contains essays and short investigations mainly on forestry in Finland. Published at irregular intervals.

Die Veröffentlichungsreihen der Forstwissenschaftlichen Gesellschaft in Finnland:

ACTA FORESTALIA FENNICA. Enthalten wissenschaftliche Untersuchungen vorwiegend über die finnische Waldwirtschaft und ihre Grundlagen. Sie erscheinen in unregelmässigen Abständen in Bänden, von denen jeder im allgemeinen mehrere Untersuchungen enthält.

SILVA FENNICA. Diese Veröffentlichungsreihe enthält Aufsätze und kleinere Untersuchungen vorwiegend zur Waldwirtschaft Finnlands. Sie erscheint in zwangloser Folge.

Publications de la Société forestière de Finlande:

ACTA FORESTALIA FENNICA. Contient des études scientifiques principalement sur l'économie forestière en Finlande et sur ses bases. Paraît à intervalles irréguliers en volumes dont chacun contient en général plusieurs études.

SILVA FENNICA. Contient des articles et de petites études principalement sur l'économie forestière de Finlande. Paraît à intervalles irréguliers.