Päivänsäde ja metsä

Tutkimus verson rakenteesta sekä valon ja typen jakaumasta purppurapihtametsikössä

Helsingin yliopisto
Ekologian ja systematiikan laitos
Systemaattis-ekologisen kasvitieteen
pro gradu -tutkielma
Sampo Smolander
Joulukuu 1999

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty	Laitos — Institution — Department
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta	Ekologian ja systematiikan laitos, systemaattisen biologian osasto

Tekijä — Författare — Author

Smolander, Sampo

Työn nimi — Arbetets titel — Title

Päivänsäde ja metsä – tutkimus verson rakenteesta sekä valon ja typen jakaumasta purppurapihtametsikössä

Oppiaine — Läroämne — Subject

Kasvitiede, systemaattis ekologinen

Työn laji — Arbetets art — Level	Aika — Datum — Month and year	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages
Pro gradu	Joulukuu 1999	46

Tiivistelmä — Referat — Abstract

Tässä työssä on kehitetty menetelmä havupuun verson kasvukauden aikana sitoman säteilyn arvioimiseksi. Menetelmän avulla tutkittiin verson ja neulasten morfologian vaikutusta valon ja typen jakaumaan havumetsikön latvustossa. Erityisesti tutkittiin varjostukseen mukautumisen yhteyttä resurssienkäytön tehokkuuteen. Neulasten fotosynteesiresurssien mittana käytettiin niiden typpipitoisuutta. Tutkimuskohteena oli purppurapihtametsikkö Kalliovuorilla. Verson sitoman säteilyn määrä riippuu taivaalta tulevasta säteilystä, ympäröivän kasvuston varjostuksesta ja verson muodosta. Näiden kaikkien tunteminen kaikissa suunnissa on tarpeen kasvin sitomaa säteilyä arvioitaessa. Taivaalta tuleva säteily koostuu suorasta ja diffuusista säteilystä. Suoran säteilyn suuntajakaumaa simuloitiin käyttäen Auringon liikeyhtälöitä ja Beerin lakia säteilyn sammumisesta ilmakehässä. Diffuusin säteilyn suuntajakauma oletettiin tasaiseksi. Suoran ja diffuusin säteilyn absoluuttiset arvot kalibroitiin meteorologisten kenttämittausten mukaisiksi. Verson kohdalta katsoen tietyssä suunnassa näkyvä avoimen taivaan osuus, aukkoisuus, analysoitiin kuvankäsittelyohjelmistolla versojen kohdalta otetuista ylöspäin suunnatuista kalansilmäkuvista. Versojen silhuettialat analysoitiin kuvaamalla versoja monista eri suunnista, ja interpoloimalla mitattuja arvoja trigonometrisellä interpoloinnilla. Yhdistämällä tieto verson silhuettialasta eri suunnista katsottuna ja verson alkuperäisestä asennosta kasvustossa, verson kohdalta otetusta kalansilmäkuvasta analysoitu aukkoisuus sekä säteilyn suuntajakauma kasvuston yllä kasvukauden aikana, saatiin arviot versojen kasvukauden aikana sitomasta säteilystä. 47 versoa kerättiin tasaisesti latvuston eri korkeuksilta. Keskimääräinen säteilykentän voimakkuus aineiston viiden valoisimman verson ympärillä oli 43-kertainen viiden varjoisimman verson keskiarvoon verrattuna. Tuuheiden valoversojen itsevarjostus oli lähes kaksinkertainen litteiden varjoversojen itsevarjostukseen nähden. Tämä tasoitti 43-kertaisen vaihtelyn säteilykentän voimakkuudessa 24-kertaiseksi vaihteluksi projisoitua neulasalaa kohti sidotussa säteilyssä. Lisäksi valoversojen neulaset olivat varjoversojen neulasia paksumpia. Tämä vaihtelu neulasten ominaispinta-alassa oli yli kaksinkertaista. Verson kuivapainoyksikköä kohti sidotun säteilyn määrä vaihteli enää 10-kertaisesti. Valtapuiden valoversojen typpipitoisuus kuivapainoyksikköä kohden oli noin 1,6-kertainen valtapuiden varjoversojen typpipitoisuuteen nähden. Kuitenkin suurin typpipitoisuuden vaihtelu havaittiin aluspuiden varjoversojen kesken. Täten koko aineistossa typpipitoisuus ei vaihdellut säteilyn saatavuuden kanssa samansuuntaisesti. Valaistusoloihin mukautumisen pääasiallinen mekanismi näyttää olevan versojen ja neulasten morfologinen mukautuminen.

Avainsanat — Nyckelord — Keywords

verso, latvusto, rakenne, säteily, valo, typpi, pihdat, Abies amabilis

Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited

Kasvitieteen kirjasto

Muita tietoja — Övriga uppgifter — Additional information

Saatteeksi

Tämä tutkielma perustuu aineistoon joka on julkaistu artikkelissa Pauline Stenberg, Heikki Smolander, Douglas Sprugel ja Sampo Smolander (1998): Shoot structure, light interception and distribution of nitrogen in an *Abies amabilis* canopy, Tree Physiology 18: 759-767. Käytetty laskentamenetelmä on kuvattu artikkelissa Sampo Smolander ja Pauline Stenberg (1999): A method for estimating light interception by a conifer shoot, tarjottu julkaistavaksi Tree Physiologyyn.

Aineiston keräsivät Heikki Smolander ja Douglas Sprugel kesinä 1994 ja 1995. Laboratoriomittaukset teki Heikki Smolander ja kuva-analyysin Douglas Sprugel. Kemialliset analyysit teetettiin Helsingin yliopiston Limnologian ja ympäristönsuojelun laitoksen laboratoriossa.

Kirjoittamiseen olen käyttänyt vapaasti saatavilla olevia Linux-käyttöjärjestelmää, GNU Emacs -tekstieditoria ja LaTeX-ladontajärjestelmää. Laskennan ja kuvat olen tehnyt kaupallisella Mathematica-ohjelmistolla.

Kiitokset

Tämä projekti alkoi kesällä 1997 Helsingin yliopiston Metsäekologian laitoksella Ekologian ja systematiikan laitoksen minulle myöntämän ja Opetusministeriön rahoittaman harjoittelupaikan turvin. Työtiloja eri vaiheissa ovat tarjonneet Helsingin yliopiston Metsäekologian ja Tietojenkäsittelytieteen laitokset sekä Metsäntutkimuslaitoksen Suonenjoen tutkimusasema. Työskentely yhdessä Pauline Stenbergin, Heikki Smolanderin ja Douglas Sprugelin kanssa on ollut hauskaa ja antoisaa. Lopullinen sysäys kirjoitustyön loppuunsaattamiseksi tuli tietojenkäsittelytieteen professori Esko Ukkoselta.

Sisältö

Symboliluettelo

gf	aukkoisuuden suuntajakauma
h	tuntikulma
I	verson kasvukauden aikana sitoma säteily, J
J	päivän järjestysnumero vuoden alusta lukien
m	ilmamassa
PNA	verson projisoitu neulasala, cm^2
Q	taivaankannelta hetkellisesti tulevan PAR-säteilyenergian suuntajakauma, W m^{-2} sr^{-1}
q	taivaankannelta kasvukauden aikana tulleen PAR-säteilyenergian suuntajakauma, J m^{-2} sr^{-1}
q'	verson kohdalle taivaankannelta kasvukauden aikana tulleen PAR-säteilyenergian suuntajakauma, J m^{-2} sr^{-1}
S_0	aurinkovakio
SLI	verson kasvukauden aikana sitoma säteily (projisoitua) neulasalayksikköä kohden, $\mathrm{J/m}^2$
$\mathrm{SLI_h}$	vaakasuoran pinnan kasvukauden aikana sitoma säteily pinta-alayksikköä kohden, $\mathrm{J/m}^2$
$\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$	pallopinnan kasvukauden aikana sitoma säteily projisoitua pinta-alayksikköä kohden, $\mathrm{J/m}^2$
$\mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}}$	pallopinnan avoimen taivaan alla kasvukauden aikana sitoma säteily projisoitua pinta-alayksikköä kohden, $\mathrm{J/m}^2$
SPAR	verson silhuettiala jaettuna verson projisoidulla neulasalalla
$\overline{\mathrm{SPAR}}$	SPAR:in keskiarvo
SSA	verson silhuettiala, cm^2
$\overline{\mathrm{SSA}}$	SSA:n keskiarvo
STAR	verson silhuettiala jaettuna verson kokonaisneulasalalla
$\overline{\mathrm{STAR}}$	STAR:in keskiarvo
t_h	aurinkoaika
γ	kiertokulma
δ	deklinaatio
ε	ekliptikan kaltevuus
θ	korkeuskulma
τ	ilmakehän läpäisevyys
Φ	leveysaste
ϕ	suuntakulma
φ	inklinaatiokulma
Ω	taivaankansi
ω	suunta taivaankannella

Luku 1

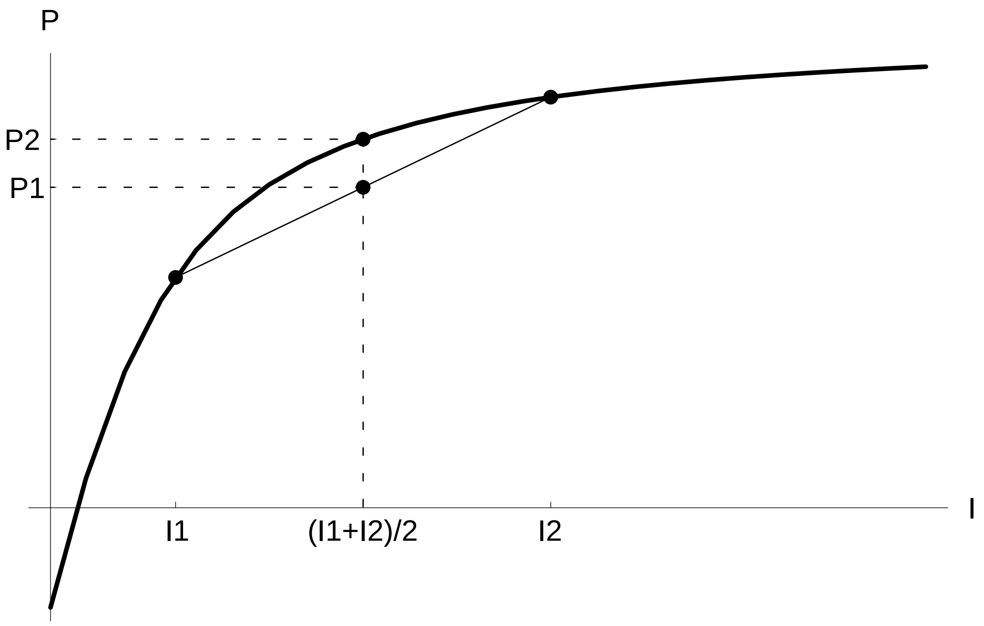
Johdanto

Kasvien kasvun energeettinen perusta on fotosynteesissä. Kasvit sitovat hiiltä biomassaksi ilmakehän hiilidioksidista. Tähän tarvittava energia saadaan Auringon fotosynteettisesti aktiivisesta, eli PAR-säteilystä (engl. photosynthetically active radiation). PAR-säteily on säteilyä aallonpituuksilla 400-700 nm. Tämä säteily on — veden ja ravinteiden ohella — pääasiallinen kasvien kasvuun vaikuttava tekijä.

Kasvin sitoman säteilyn määrä riippuu taivaalta tulevasta säteilystä, ympäröivän kasvuston varjostuksesta ja kasvin muodosta. Näiden kaikkien tunteminen on tarpeen kasvin saamaa säteilyä arvioitaessa. Lisäksi kasvin muoto vaikuttaa olennaisesti säteilyn jakaumaan kasvin pinnalla. Koska fotosynteesin valovaste on muodoltaan konkaavi, samansuuruinen säteilymäärä eri tavoin kasvin pinnalle jakautuessaan saa yleensä aikaan eri suuruisen fotosynteesituotoksen (kuva 1.1, katso myös Lappi ja Oker-Blom, 1992).

Varhaiset teoriat osoittivat, että jos fotosynteesin valovaste on samanlainen kasvin kaikissa osissa, saavutetaan maksimaalinen fotosynteesi silloin kun säteily on tasaisesti jakautunut kasvin pinnalle (Verhagen et al., 1963). Koska ylemmät kasvinosat väistämättä varjostavat alempia, on näin täydellinen optimointi käytännössä mahdotonta.

Fysiologisemmin suuntautuneet teoriat ottavat huomioon, että kasvin fotosynteesikapasiteetti voi olla erilainen kasvin eri osissa. Field ja Mooney (1986) esittivät havainnon, että kasvien fotosynteesikapasiteetti — ilmoitettuna kasvinosan maksimihiilensidontakapasiteettina massayksikköä kohti — on yleensä verrannollinen kasvinosan typpipitoisuuteen. Tältä pohjalta Farquhar (1989) on osoittanut, että typen jakauma on fotosynteesin kannalta optimaalinen kun typen määrä kasvinosaa kohti on suoraan verrannollinen kasvinosan saaman PAR-säteilyn määrään. Monissa tutkituissa kasvustoissa onkin havaittu, että typen määrä lehtipinta-alaa kohden kasvaa valon saatavuuden kasvaessa (Field, 1983; Hirose et al., 1989; Hollinger, 1989; Ellsworth



Kuva 1.1: Havainnollistus fotosynteesin valovasteen konkaavisuuden vaikutuksesta fotosynteesituotokseen. Jos puolet kasvin pinnasta saa säteilyä voimakkuudella I1 ja puolet voimakkuudella I2, niin koko kasvin tuotos on I1:n ja I2:n aiheuttamien tuotosten keskiarvo, P1. Jos taas koko kasvi saa säteilyä I1:n ja I2:n keskiarvon mukaan, saavutetaan P2:n suuruinen tuotos. Täten, jos fotosynteesin valovaste on sama kasvin kaikissa osissa, maksimaalinen tuotos saavutetaan säteilyn mahdollisimman tasaisella jakautumisella kasvin pinnalle. Smolanderin (1984) mukaan.

ja Reich, 1993; Evans, 1993; Kull ja Niinemets, 1993). Kuitenkin, kasvuston alemmissa osissa typen määrä laskee paljon saatavilla olevan valon määrää hitaammin, joten suoraa verrannollisuutta ei saavuteta.

Mainitut teoriat eivät kuitenkaan ennusta mekanismeja joilla kasvit voisivat pyrkiä säteilyn optimaaliseen jakautumiseen. Vaikka monet tunnetut morfologiset ja fysiologiset mukautumat vaihtelevatkin valon saatavuuden mukaan saman suuntaisesti kuin optimointiteoriat edellyttävät, ei näiden mukautumien *kvantitatiivista* vaikutusta todellissa kasvustoissa ole toistaiseksi juurikaan arvioitu.

Lehtipuut pystyvät jonkin verran tasoittamaan säteilyn jakaumaa muuttamalla lehtikulmaa (Horn, 1971). Havupuilla versojen ryhmittyminen oksiksi ja oksien ryhmittyminen puiksi lisäävät versojen keskinäistä varjostusta ja siten vähentävät säteilyn sidontaa verattuna tilanteeseen jossa versot sijaitsisivat toisistaan riippumatta[1] (Stenberg, 1996a). Samoin neulasten sijainti versossa vaikuttaa verson valonsidonnan tehokkuuteen. Tätä kuvataan suureilla STAR ja SPAR (Oker-Blom ja Smolander, 1988; Stenberg et al., 1995). Verson STAR (engl. silhoutte to total area ratio) on sen silhuettiala jaettuna verson neulasten kokonaispinta-alalla. Koska verson silhuettiala vaihtelee riippuen siitä mistä suunnasta versoa katsotaan, vaihtelee STAR siis katselusuunnan funktiona. $\overline{\mathrm{STAR}}$ on STAR:in keskiarvo kaikkien mahdollisten katselusuuntien suhteen. Tuuheilla valoversoilla on enemmän itsevarjostusta ja siten pienempi osa neulaspinnasta näkyy silhuettialassa; niiden STAR on pienempi kuin varjoversoilla joiden neulaset voivat sijaita vierekkäin lähes yhdessä tasossa. Tämä tasoittaa sidotun säteilyn jakaumaa, koska versojen valonsidontakapasiteetti kasvaa saatavilla olevan valon vähentyessä (Sprugel, 1989; Leverenz ja Hinckley, 1990; Sprugel et al., 1996; Stenberg, 1996a). Vastaavasti jos verson silhuettiala jaetaan verson neulasten kokonaispinta-alan sijaan neulasten projisoidulla pinta-alalla, saadaan suureet SPAR ja $\overline{\mathrm{SPAR}}$ (engl. silhouette to projected area ratio). Projisoidun neulasalan mittaaminen (katso kohta 3.4) on yleensä helpompaa kuin neulasten kokonaispinta-alan. Projisoitua neulasalaa voi yrittää muuntaa kokonaisalaksi kertomalla sen jollakin yleensä väliltä $2 \ldots \pi$ olevalla luvulla. Tämä luku riippuu kyseessä olevan lajin neulasten muodosta, ja on yleensä saman puun valoneulasilla suurempi kuin varjoneulasilla, sillä valoneulaset ovat yleensä varjoneulasia paksumpia.

Eri valaistusoloissa olevien neulasten paksuuserosta seuraa, että valoneulasissa on enemmän biomassaa samaa pinta-alaa kohti. Täten valoneulasten ominaispinta-ala, eli neulasten pinta-ala jaettuna niiden (kuiva)painolla, on pienempi kuin varjoneulasten. Ominaispinta-alan voi määrittää myös suh-

[1] tilastollisessa merkityksessä

teessa projisoituun eikä kokonaispinta-alaan, kuten tässä työssä on käytännön syistä tehty.

Stenberg (1996a) on teoreettisesti osoittanut, miten STAR:in kasvu valon saatavuuden vähetessä tasoittaa valon jakaumaa havupuukasvustossa. Samalla tapahtuva neulasten ominaispinta-alan kasvu edelleen tasoittaa eroja valon määrässä biomassaa kohden.

Edellä kuvatut mukautumat sopivat kvalitatiivisesti yhteen Farquharin (1989) teorian kanssa. Jotta teoriaa voitaisiin verrata todellisuuteen, on mitattava versojen SPAR (tai STAR), ominaispinta-ala, säteilyn sidonta ja typpipitoisuus kasvuston eri osissa. Hirose et al. (1989) mittasivat kasvuston valaistusoloja tasosensorilla, Hollinger (1989) kuvasi fotosynteesikapasitettia korkeuden, Ellsworth ja Reich (1993) kumulatiivisen lehtialaindeksin ja Kull ja Niinemets (1993) kasvuston aukkoisuuden funktiona. Vaikka kaikki nämä suureet selvästi jollain tasolla korreloivat verson sitoman säteilyn kanssa, ovat ne silti varsin epäsuoria tapoja sen arvioimiseksi.

Tässä työssä on kehitetty edellisiä tarkempi menetelmä jolla verson kasvukauden aikana sitoma säteily voidaan arvioida suoraan, ilman jonkin sitä välillisesti indikoivan suuren käyttöä. Taivaalta tuleva säteily, ympäröivän kasvuston läpäisevyys ja verson säteilynsidontakapasiteetti voivat kaikki vaihdella eri suunnissa. Menetelmä yhdistää informaation näiden kolmen suureen suuntajakaumista tuottaen arvion verson sitomasta säteilystä. Näiden arvioiden avulla tarkastellaan morfologisten mukaumien vaikutusta sidotun säteilyn ja typen jakaumaan purppurapihtametsikössä (*Abies amabilis* (Dougl.) Forbes) sekä verrataan havaintoja optimointiteorioihin.

Luku 2

Teoreettinen tausta

2.1 Säteilynsidonta

Säteilystä puhuttaessa tarvittavia perustermejä ovat (katso Bell ja Rose, 1981):

Irradianssi on tasopinnalle tulevan säteilyn teho, yksikkönä $\mathrm{W/m^2}$.

Radianssi on tasopinnalle avaruuskulmasta[1] tasopinnalle tulevan säteilyn teho, yksikkönä $\mathrm{W\ m^{-2}\ sr^{-1}}$.

Taivaankannelta tulevan säteilyn teho on yleensä eri suuruista eri suunnista ja eri aikoina. Merkitään $Q(\omega, t)$:lla taivaankannen Ω suunnasta ω hetkellä t tulevan säteilyn tehoa avaruuskulmaa ja säteilyn suuntaa vastaan kohtisuoraa pinta-alaa kohden (yksikkönä $\mathrm{W\ m^{-2}\ sr^{-1}}$). Aikaintegraali

$$q(\omega) = \int_{t_0}^{t_1} Q(\omega, t)\, dt \tag{2.1}$$

kertoo suunnasta ω ajanhetkien t_0 ja t_1 välillä tulleen säteilyenergian (yksikkönä $\mathrm{J\ m^{-2}\ sr^{-1}}$). Tässä työssä ajatellaan että t_0 on kasvukauden alku ja t_1 kasvukauden loppu, joten q esittää taivaalta kasvukauden aikana tulleen energian suuntajakaumaa.

Verson kohdalta katsottuna tietyssä suunnassa voi joko näkyä avoin taivas tai suunta voi olla ympäröivän kasvuston peittämä. Tämä ilmaistaan funktiolla $\mathrm{gf}(\omega)$ (gf, engl. gap fraction). Funktio gf saa arvoja väliltä $0 \ldots 1$

[1] Avaruuskulman yksikkö on steradiaani (sr) aivan kuten radiaani (rad) on tavallisen kulman yksikkö; Ympyrä on 2π radiaania, pallo on 4π steradiaania ja siis taivaankansi puolipallona 2π steradiaania.

ja kertoo kasvuston läpäisevyyden suunnassa ω. Koko taivaankannesta näkyvään osuutta kutsutaan (kokonais)aukkoisuudeksi ja se saadaan laskemalla

$$\text{Aukkoisuus} = \frac{1}{2\pi} \int\limits_{\Omega} \mathrm{gf}(\omega)\, d\omega. \tag{2.2}$$

Ilmoittamalla suunta ω korkeuskulman θ ja suuntakulman ϕ avulla saadaan kaava 2.2 käytännön laskuja varten helpompaan muotoon

$$\text{Aukkoisuus} = \frac{1}{2\pi} \int\limits_{0}^{\frac{\pi}{2}} \int\limits_{0}^{2\pi} \mathrm{gf}(\theta, \phi)\, \cos\theta\, d\phi\, d\theta. \tag{2.3}$$

Verson kohdalle kasvukauden aikana suunnasta ω tullut säteilyenergia on

$$q'(\omega) = q(\omega)\, \mathrm{gf}(\omega). \tag{2.4}$$

Kun otetaan huomioon että verson silhuettiala SSA (engl. shoot silhouette area) vaihtelee eri suunnista katsottaessa, voidaan verson kasvukauden aikana sitoma säteily laskea

$$\mathrm{I} = \int\limits_{\Omega} q(\omega)\, \mathrm{gf}(\omega)\, \mathrm{SSA}(\omega)\, d\omega. \tag{2.5}$$

Jakamalla verson sitoma säteily verson (projisoidulla) neulasalalla (PNA, engl. projected needle area) saadaan keskimääräinen sidottu säteily (projisoitua) neulasalayksikköä kohden, SLI (engl. seasonal light interceptance),

$$\mathrm{SLI} = \frac{\mathrm{I}}{\mathrm{PNA}}. \tag{2.6}$$

Ottamalla huomioon edellä (sivu 6) määritelty suure

$$\mathrm{SPAR}(\omega) = \frac{\mathrm{SSA}(\omega)}{\mathrm{PNA}}, \tag{2.7}$$

saadaan kaava 2.6 muotoon

$$\mathrm{SLI} = \int\limits_{\Omega} q(\omega)\, \mathrm{gf}(\omega)\, \mathrm{SPAR}(\omega)\, d\omega. \tag{2.8}$$

Jotta verson säteilynsidonnan tehokkuutta voitaisiin tutkia, täytyy verson SLI:tä verrata johonkin verson muodosta riippumattomaan verson kohdalla vallitsevan säteilykentän voimakkuuden mittaan. $\mathrm{SLI_h}$ kuvaa vaakasuoran (horisontaalisen) yksikköpinta-alan säteilynsidontaa, ja se saadaan laskemalla

$$\mathrm{SLI_h} = \int\limits_{\Omega} q(\omega)\, \mathrm{gf}(\omega)\, \sin(\theta_\omega)\, d\omega. \tag{2.9}$$

Tässä θ_ω on suunnan ω korkeuskulma. Eri korkeuskulmista tulevaa säteilyä painotetaan korkeuskulman sinillä, sillä tasopinta näkyy sitä pienemmässä kulmassa mitä viistommin sitä katsotaan. Koska verso kuitenkin on kolmiulotteinen eikä tasomainen kappale, on versolla *a priori* (eli niin kauan kun SSA:n jakaumaa ei tunneta) yhtäläinen mahdollisuus sitoa säteilyä yhtälailla kaikista suunnista. Kaikille suunnille yhtäläisen painon antava säteilykentän voimakkuuden mitta on $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$("SLI-pallo"),

$$\mathrm{SLI}_{\bigcirc} = \int_{\Omega} q(\omega)\,\mathrm{gf}(\omega)\,d\omega. \tag{2.10}$$

$\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$:a voi havainnollistaa ajattelemalla pallon jonka silhuettiala on yhden pinta-alayksikön suuruinen. Tämä pallo sitoo joka suunnasta tulevaa säteilyä yhtä tehokkaasti.

2.2 Hieman tähtitiedettä...

Auringon pääasiassa vety-ydinten fuusiosta syntyvän säteilyn kokonaisteho on $3,84 \times 10^{26}$ W. Maa kiertää Aurinkoa keskimäärin etäisyydellä $1,497 \times 10^{11}$ m, ja tällä etäisyydellä auringon irradianssi on 1360 W/m^2. Tämä on siis sätelyteho ilmakehän ulkopuolella aurinkoa vastaan kohtisuoralle pinnalle, ja sitä kutsutaan aurinkovakioksi. Tosin aurinkovakio ei ole aivan vakio, sillä se vaihtelee noin $\pm 3,5\%$ rajoissa johtuen maan ja auringon välisen etäisyyden vaihtelusta. Auringon säteilyn fotosynteettisesti aktiivinen (PAR) osuus on noin 600 W/m^2 (Gates, 1980). Jatkossa merkitsen tätä aurinkovakion PAR-osaa symbolilla S_0, $\mathrm{S}_0 = 600$ W/m^2. Lisäksi laskujen yksinkertaistamiseksi oletan S_0:n vakioksi. Kuten myöhemmin selitän, tässä työssä tarkastellaan neljän kuukauden aikaväliä, joten virhe aurinkovakiossa jää suuruudeltaan alle 2%:n. (Sinällään aurinkovakion ei-vakioisuuden huomioon ottaminen olisi vain yksi kaava lisää laskuihin, mutta kenties tässä työssä on kaavoja muutenkin tarpeeksi.)

Jotta auringon sijainti taivaalla voitaisiin laskea, täytyy tuntea hieman taivaanmekaniikan perusteita (Gates, 1980; Karttunen et al., 1995; Stenberg, 1996b):

Aurinkoaika t_h Paikallinen aurinkoaika näyttää klo 12:00 silloin kun aurinko on tarkalleen etelässä (tai — yleensä eteläisellä pallonpuoliskolla — pohjoisessa).

Tuntikulma h Tuntikulma on paikallinen aika ilmoitettuna kulman muodossa siten, että tuntikulma (radiaaneissa) on $-\pi/2$ klo 6.00, 0 keskipäivällä ja $\pi/2$ klo 18.00 jne. Yleisesti tuntikulma saadaan paikallisesta aurinkoajasta t_h kaavalla

$$h = \pi(t_\mathrm{h} - 12)/12. \tag{2.11}$$

Päivän numero J Päivän järjestysnumero vuoden alusta lukien[2]. Esim. 31.1 on 31 ja 1.2 on 32.

Ekliptikan kaltevuus ε Ekvaattoritason (päiväntasaajan määräämän tason) ja maan ratatason välinen kulma, $\varepsilon = 23°26'$.

Deklinaatio δ Deklinaatio on maan ja auringon välisen janan ja ekvaattoritason välinen kulma. Se vaihtelee vuoden mittaan välillä $-\varepsilon \ldots +\varepsilon$. Deklinaatio löytyy taulukoista, tai se voidaan laskea päiväkohtaisesti kaavasta (List, 1963)

$$\delta = \arcsin\left(\sin\varepsilon \times \sin\left(2\pi\,\frac{J-80}{365}\right)\right). \tag{2.12}$$

(Tämä pätee pohjoisella pallonpuoliskolla; eteläisellä pallonpuoliskolla δ vaihtaa merkkiään.)

Leveysaste Φ Tarkasteltavan paikan leveysaste. Tutkimusalueen leveysaste on $47°20'$N.

Nyt voidaan laskea auringon hetkittäinen sijainti seuraavasti:

Korkeuskulma θ_s Auringon korkeus horisontista,

$$\sin\theta_\mathrm{s} = \cos h\,\cos\delta\,\cos\Phi + \sin\delta\,\sin\Phi. \tag{2.13}$$

Koska θ_s voi saada vain arvoja $-90° \ldots 90°$, voin ratkaista sen edellisestä:

$$\theta_\mathrm{s} = \overline{\mathrm{arc}}\sin\left(\cos h\,\cos\delta\,\cos\Phi + \sin\delta\,\sin\Phi\right), \tag{2.14}$$

missä $\overline{\mathrm{arc}}\sin$ tarkoittaa sinin käänteisfunktion arcussinin päähaaraa.

Atsimuutti eli suuntakulma ϕ_s Auringon suunnan ja pohjoissuunnan välinen kulma, aukeaa itään päin. ($\phi_\mathrm{s} = 90°$ kun aurinko on suoraan idässä.)

$$\begin{cases} \sin\phi_\mathrm{s} &= \dfrac{\sin h\,\cos\delta}{\cos\theta_\mathrm{s}} \\[2ex] \cos\phi_\mathrm{s} &= \dfrac{\cos h\,\cos\delta\,\sin\Phi - \sin\delta\,\cos\Phi}{\cos\theta_\mathrm{s}} \end{cases} \tag{2.15}$$

[2] "Tähtitieteilijät käyttävät Juliaanista päivää pitääkseen kirjaa toistuvista tapahtumista. Se on vuorokauden järjestysnumero alkaen hetkestä klo 12:00, 1. tammikuuta, 4713 eaa. Jotkin biologit ovat käyttäneet samaa termiä kuvaamaan vuorokauden järjestysnumeroa vuoden alusta lukien. ... Nykyinen biologien harjoittama termin väärinkäyttö ei ole perusteltua ja pitäisi lopettaa." (Stone, 1983)

(Karttunen et al., 1995, s. 36). Tästä olen ratkaissut ϕ_s:n:

$$\phi_s = \begin{cases} \pi - \overline{\arcsin}\left(\dfrac{\sin h\ \cos\delta}{\cos\theta_s}\right) & \text{, kun } \cos\phi_s \leq 0 \\ \overline{\arcsin}\left(\dfrac{\sin h\ \cos\delta}{\cos\theta_s}\right) & \text{, kun } \cos\phi_s > 0 \text{ ja } h < 0 \\ 2\pi + \overline{\arcsin}\left(\dfrac{\sin h\ \cos\delta}{\cos\theta_s}\right) & \text{, kun } \cos\phi_s > 0 \text{ ja } h > 0. \end{cases} \tag{2.16}$$

Kaava 2.16 varmistaa, että ϕ_s on aina välillä $0° \ldots 360°$.

Itseasiassa kaavat 2.14 ja 2.16 eivät ole aivan tarkkoja , mutta riittävät erittäin hyvin käsillä oleviin laskuihin. (Karttunen, 1998, kertoo hauskalla tavalla taivaanmekaniikan laskentatarkkuuden ongelmista.)

2.3 ...ja ilmakehäfysiikkaa

Ilmakehän läpi kulkiessaan säteily vaimenee ja siroaa (Gates, 1980; Stenberg, 1996b). Sironnasta johtuen maanpinnalle tulee säteilyä muualtakin kuin suoraan auringon suunnasta. Säteilyn voi siis ajatella eroteltavaksi kahteen komponettiin, suoraan säteilyyn ja hajasäteilyyn. Erityisesti tilanteissa joissa aurinko on pilven, puun, tms. esineen takana, on kaikki kohteeseen tuleva säteily hajasäteilyä. Tilanteen laskennalliseen hallintaan tarvitaan käsitteet:

Ilmamassa m on auringonsäteen kulkema matka ilmakehässä suhteessa matkaan jonka se joutuisi kulkemaan jos aurinko olisi zeniitissä ($\theta_s = 90°$). Kun auringon korkeuskulma on θ_s, on[3]

$$m = \frac{1}{\sin\theta_s} = \csc\theta_s. \tag{2.17}$$

Ilmakehän läpäisevyys τ (eli transmittanssi) tarkoittaa, mikä osa auringon säteilystä pääsisi maan pinnalle (suorana säteilynä), jos aurinko olisi zeniitissä.

[3]Tässä itseasiassa jätetään huomiotta maanpinnan kaarevuus, mutta ero on mitätön paitsi korkeuskulmilla $\theta_s < 3°$ (List, 1963, vertaa taulukon 137 arvoja kaavalla laskettuihin), jolloin m:n suhteellinen virhe kyllä on suuri, mutta tämä vaikuttaa silti lopullisiin tuloksiin säteilykentän suuntajakaumasta minimaalisen vähän, sillä näiltä korkeuksilta tuleva absoluuttinen energiamäärä on erittäin pieni.

Gates (1980) ehdottaa τ:lle arvoja väliltä $0,60 \ldots 0,70$, kun taivas on pilvetön. Lisäksi List (1963) selittää, miten τ kasvaa kun noustaan korkeammalle merenpinnasta. Koska tutkimusalue sijaitsee 1200 metriä merenpinnasta ja siellä on varsin puhdas ilma (Douglas Sprugel, suullinen tiedonanto), olen käyttänyt laskuissa arvoa $\tau = 0,733$.

Kun Aurinko on zeniitissä, on auringonsäteiden matka ilmakehän läpi lyhin mahdollinen ($m = 1$). Kun aurinko ei ole zeniitissä, joutuvat auringonsäteet kulkemaan ilmakehän läpi matkan, joka on m-kertainen (Gates, 1980, kuva 6.4 sivulla 106 havainnollistaa asiaa). Tälläisille säteille lopullinen transmittanssi on

$$\tau_{\theta_\mathrm{s}} = \tau^m = \tau^{\csc\theta_\mathrm{s}}, \tag{2.18}$$

jolloin auringon säteilyteho S korkeudelta θ_s on

$$S_{\theta_\mathrm{s}} = \mathrm{S}_0\tau^m. \tag{2.19}$$

Näin saadaan auringon säteilyteho auringon suuntaa vastaan kohtisuoralle pinnalle.

Luku 3

Aineisto ja menetelmät

3.1 Kenttämittaukset

Kenttämittaukset tehtiin Findley Lake -tutkimusalueella (47°20′N, 121°35′W) noin 65 km kaakkoon Seattlesta. Alue on noin 1200 metriä merenpinnan yläpuolella. Mittaukset tekivät Heikki Smolander ja Douglas Sprugel kesinä 1994 ja 1995.

Tutkimuskohteena oli 37-vuotias *Abies amabilis* (purppurapihta) metsikkö, jossa puiden pituus vaihteli välillä 2,4 m . . . 8,6 m. Puuluokista aluspuut (< 4 m), välipuut (4-6 m), lisävaltapuut (6-8 m) ja valtapuut (> 8 m) (Kalela, 1961, s. 275) valittiin kustakin kaksi puuta, ja näistä puista kerättiin yhteensä 47 kuluvan kesän versoa; 30 versoa kesällä 1994 ja 17 versoa kesällä 1995. Versot kerättiin eri korkeusilta ja aina oksien päistä.

Ennen puusta irroittamista versojen asento kuvattiin kolmen mittaluvun avulla:

Korkeuskulma kuvaa kuinka paljon horisontin yläpuolelle verson kärki osoittaa. Alaspäin osoittaville versoille se on negatiivinen.

Suuntakulma kuvaa mihin ilmansuuntaan verson kärki osoittaa. Suuntakulma aukeaa pohjoisesta itään päin.

Kaksi edellistä mittalukua kuvaavat verson rangan asennon kasvustossa. Yleensä versot eivät ole rankansa suhteen symmetrisiä, vaan jonkin verran litteitä. Tämä kuvattiin kolmannella mittaluvulla:

Kiertokulma. Ajatellaan taso joka erottaa verson yläpuolen ja alapuolen, ja tätä tasoa vastaan kohtisuora vektori joka osoittaa verson yläpuolen suuntaan. Ajatellaan lisäksi pystysuora taso joka kulkee verson rangan kautta. Edellä mainitun vektorin ja pystysuoran tason välinen kulma on kiertokulma. Kiertokulman positiivinen avautumissuunta määriteltiin myötäpäivään verson kärjen osoittaessa kohti mittaajaa.

Puusta irroittamisen jälkeen jokaisen verson kohdalta otettiin ylöspäin suunnattu kalansilmäkuva. Kamerassa käytettiin Nikonin 8 mm linssiä ja Kodachrome 200 filmiä. Kuvat analysoitiin kalansilmäkuvia varten kehitetyllä CANOPY-ojelmalla (Rich, 1989). Ohjelma jakoi kuvan kahdeksaantoista 5° korkuiseen sektoriin korkeuskulman suhteen ja kahdeksaan 45° leveään sektoriin suuntakulman suhteen. Kustakin sektorista analysoitiin aukkoisuus (vrt. kaava 2.2). Aukkoisuus tarkoittaa, mikä osuus taivaasta oli näkyvissä tämän sektorin alueella. Lisäksi jokaiselle versolle laskettiin kokokaisaukkoisuus, mikä tarkoittaa avoimen taivaan osuutta koko taivaankannesta verson yläpuolella (kaava 2.2). Esimerkkinä tietokoneella analysoiduista kuvista ovat kuvat 3.1 ja 3.2.

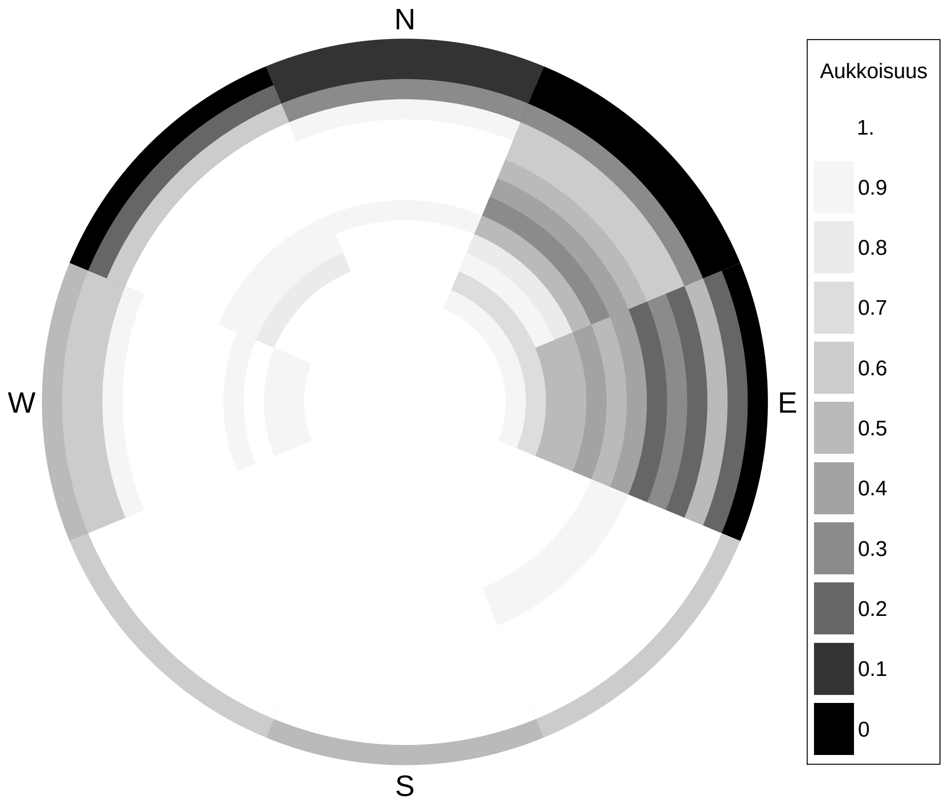
3.2 Säteilyn suuntajakauma kasvuston yllä

Ohjelmoimalla kaavat 2.14, 2.16 ja 2.19 tietokoneelle saadaan selville auringon sijainti ja kirkkaus mielivaltaisella hetkellä tutkimusalueen yllä. Tällä tavoin aurinkoa jäljitettiin minuutin välein koko kasvukauden ajan. Kasvukaudeksi oletettiin 1. kesäkuuta ... 1. lokakuuta, eli vuoden alusta lukien päivät päivät 153...274; yhteensä 123 päivää (Douglas Sprugel, suullinen tiedonanto).

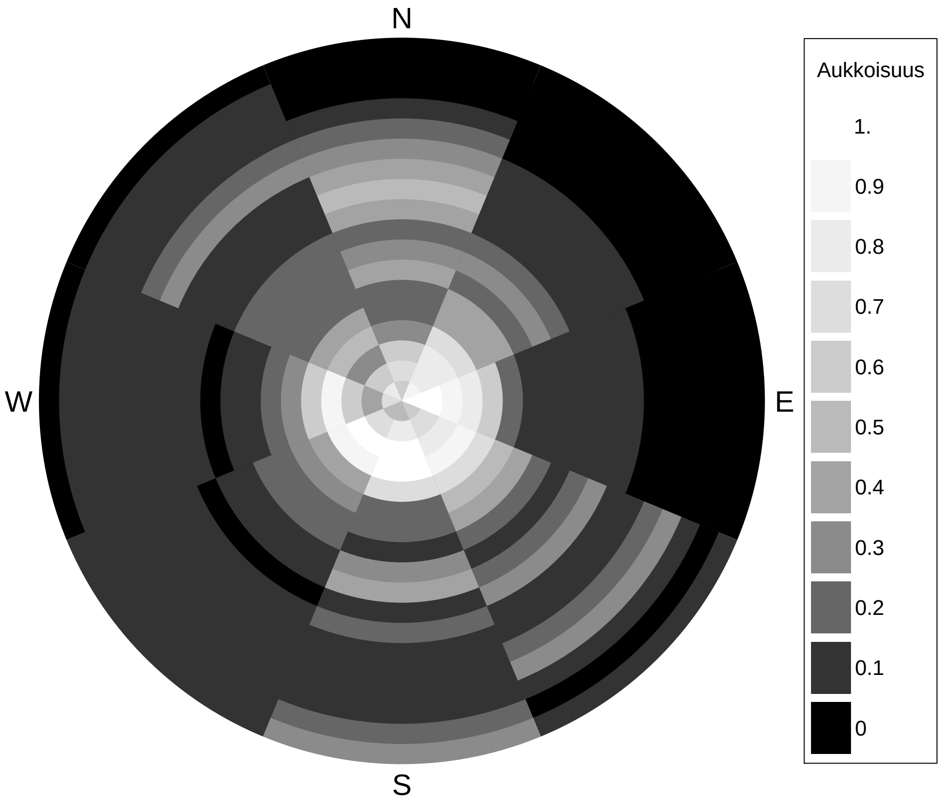
Taivaankansi jaettiin korkeussuunnassa 18 ja leveyssuunnassa 8:aan sektoriin. Taivaankantta kuvattiin matriisilla $\mathbf{Taivas}_{i,j}$ siten, että i kertoo korkeusluokan 5° välein alkaen horisontista, ja j kertoo suuntaluokan 45° välein itäänpäin alkaen sektorista, jonka keskikohta osoittaa suoraan pohjoiseen. Nyt esimerkiksi sektori $\mathbf{Taivas}_{2,2}$ on toiseksi lähinnä horisonttia (korkeuskulmat $5° \ldots 10°$) ja sen keskikohta osoittaa koilliseen (suuntakulmat $22,5°$ ... $67,5°$).

Kerran minuutissa kirjattiin auringon sijainti ja sen avulla sektori, jossa aurinko oli (katso kuva 3.3). Auringon säteilyteho laskettiin kaavalla 2.19. Säteilyteho kerrottiin ajanjakson pituudella – eli minuutilla; täten saatiin selville auringosta tänä aikana tullut energia. Näin saatiin selville joka minuutti kuinka paljon energiaa, ja minkä sektorin suunnasta, aurinko oli säteillyt. Jatkamalla laskentaa koko kasvukauden ajan saatiin tulokseksi matriisi **AvoinTaivas**, jonka alkiot kertovat kuinka paljon energiaa kustakin suunnasta on kasvukauden aikana tullut *olettaen, että taivas on ollut kirkas joka päivä.*

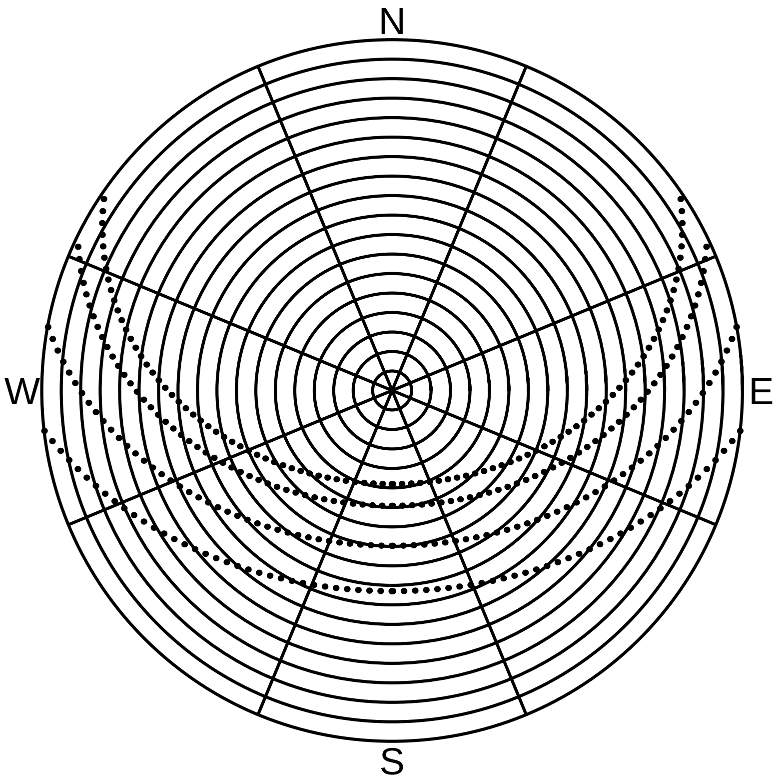
Vastaavalla tavalla laskettiin taivaan säteilymatriisi tutkittavalle alueelle, mutta ilmakehän yläpuolelle, **AvaruusTaivas**. Tämä tapahtui jättämällä



Kuva 3.1: Esimerkki valoverson kohdalta otetusta 18 × 8 sektoriin jaetusta kalansilmäkuvasta. Kokonaisaukkoisuus 0,74. Harmaasävyluokan vieressä oleva numero ilmoittaa luokan maksimiarvon.



Kuva 3.2: Esimerkki varjoverson kohdalta otetusta 18×8 sektoriin jaetusta kalansilmäkuvasta. Kokonaisaukkoisuus 0,13. Harmaasävyluokan vieressä oleva numero ilmoittaa luokan maksimiarvon.



Kuva 3.3: Taivaankannen jako 18×8 alueeseen ja auringon sijainti tutkimusalueen yllä 10 minuutin välein neljän esimerkkipäivän aikana: (ylhäältä alkaen) 1. heinäkuuta, 1. elokuuta, 1. syyskuuta ja 1. lokakuuta.

pois ilmakehän vaimennusta kuvaava termi τ^m kaavasta 2.19, ja suorittamalla laskenta muuten identtisesti.

Meteorologit mittaavat taivaalta tulevaa säteilyä säteilynä vaakatasolle. **Taivas**-matriisin kukin alkio ilmoittaa kyseisestä suunnasta juuri kyseistä suuntaa vastaan kohtisuoralle tasolle tulevan energian määrän. Konstruoitiin matriisi **Sini**, jonka alkiot vastaavat **Taivas**-matriisin alkioita. Alkion $\mathbf{Sini}_{i,j}$ arvoksi laitettiin alueen $\mathbf{Taivas}_{i,j}$ keskikohtaan[1] osoittavan suunnan korkeuskulman sini. Kertomalla alkioittain matriisit **Sini** ja **Taivas** ja laskemalla yhteen näin saadun matriisin alkiot, eli laskemalla

$$E(\mathbf{Taivas}) = \sum_{i=1}^{18} \sum_{j=1}^{8} \mathbf{Sini}_{i,j} \times \mathbf{Taivas}_{i,j}, \tag{3.1}$$

saatiin energia E, jonka matriisin **Taivas** kuvaama taivas säteili vaakasuoralle pinnalle. Laskemalla

$$E(\mathbf{AvoinTaivas}) = 1173\ \mathrm{MJ/m^2}, \tag{3.2}$$

$$E(\mathbf{AvaruusTaivas}) = 1971\ \mathrm{MJ/m^2}, \tag{3.3}$$

voitiin päätellä että suoran säteilyn transmittanssi olisi $1173/1971 \approx 0,60$, jos taivas olisi aina pilvetön (arvolla $\tau = 0,733$). Toisaalta meteorologisista kenttämittauksista saatiin suoran säteilyn transmittanssiksi tutkimusalueella 0,34 (Fritschen ja Hsia, 1979; Western Solar Utilization Network, 1980). Kertomalla matriisin **AvoinTaivas** kaikki alkiot luvulla $0,34/0,60 \approx 0,57$, saatiin matriisi **Suora** joka sekä säilyttää lasketun suoran säteilyn suuntajakauman että tuottaa kenttähavaintojen mukaisen suoran säteilyn transmittanssiarvon;

$$\mathbf{Suora}_{i,j} = 0,57 \times \mathbf{AvoinTaivas}_{i,j}. \tag{3.4}$$

Tämä perustuu oletukselle, että pilvet varjostavat suoraa auringonsäteilyä kasvukauden aikana keskimäärin samalla lailla kaikissa suunnissa.

Diffuusille säteilylle saatiin meteorologisista kenttämittauksista transmittanssi 0,27 (Fritschen ja Hsia, 1979; Western Solar Utilization Network, 1980). Täten kaikesta ilmakehän yläpuolisesta säteilyenergiasta (1971 $\mathrm{MJ/m^2}$) tuli maan pinnalle diffuusissa muodossa $0,27 \times 1971\ \mathrm{MJ/m^2} = 532\ \mathrm{MJ/m^2}$. Diffuusi säteily oletettiin yhtä voimakkaaksi kaikista suunnista. Tämä on niin sanottu UOC (uniformly overcast sky) -malli (Moon ja Spencer, 1942). UOC-taivasta kuvaavan matriisin ratkaisemiseksi tarvittiin ensin matriisi **Ala**, jonka jokainen alkio kertoo vastaavan **Taivas**-matriisin alkion avaruuskulman

[1] keskikohtaa ratkaistaessa olen ottanut huomioon että sektorit ovat ylöspäin kapenevia. Täten esimerkiksi korkeuskulmien 75° ja 80° välissä olevan sektorin keskipiste ei ole korkeudella $72,5°$, vaan $\approx 72,33°$

steradiaaneina (eli siten, että koko taivaankannen — puolipallon — avaruuskulma yhteensä on 2π). Matriisi **Diffuusi** konstruoitiin seuraavasti:

$$\mathbf{Diffuusi}_{i,j} = \mathbf{Ala}_{i,j} \times \frac{532\,\mathrm{MJ/m^2}}{\pi}, \tag{3.5}$$

ja sille pätee

$$E(\mathbf{Diffuusi}) = 532\ \mathrm{MJ/m^2}, \tag{3.6}$$

kuten oli tarkoituskin. (Todistus on sivuutettu.)

Laskemalla yhteen matriisit **Suora** ja **Diffuusi** saatiin lopullinen matriisi **Taivas**,

$$\mathbf{Taivas}_{i,j} = \mathbf{Suora}_{i,j} + \mathbf{Diffuusi}_{i,j}, \tag{3.7}$$

joka kuvaa säteilyenergian suuntajakaumaa tutkimusalueen yllä kasvukauden aikana. Kun **Taivas** matriisin jokainen alkio jaetaan avaruuskulmallaan, voidaan matriisi esittää kuvana 3.4, joka kuvaa simuloidun taivaan sektoreiden radianssia kasvukauden yli integroituna. **Taivas** on diskreetti approksimaatio kaavan 2.1 funktiolle q.

3.3 Verson kohdalle tuleva säteily

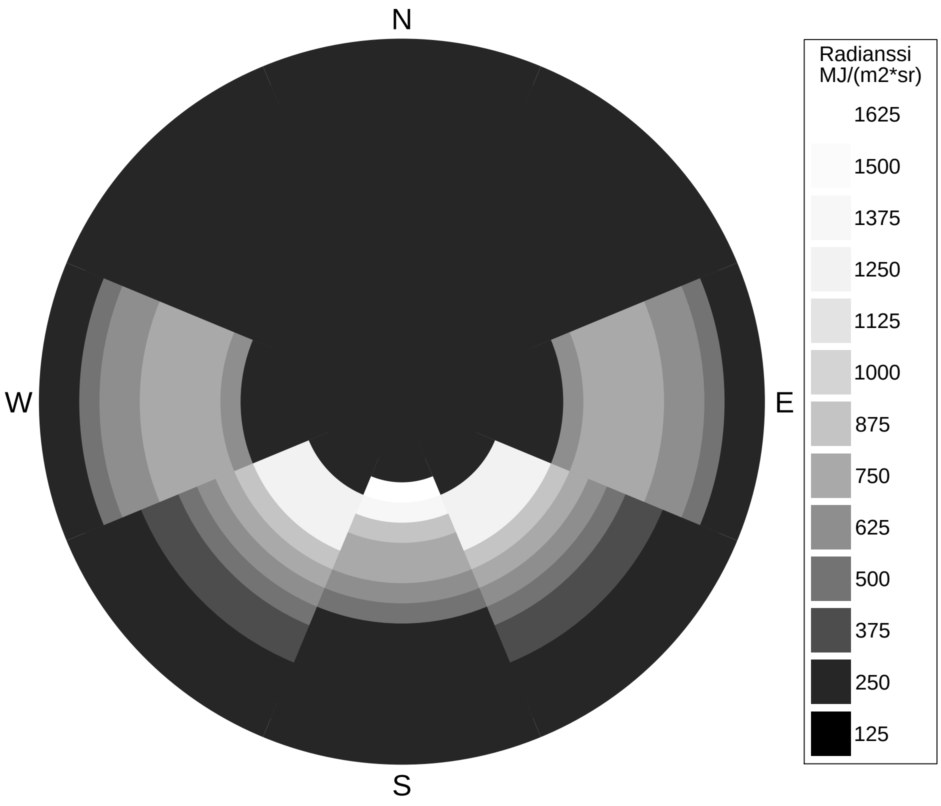
Kohdassa 3.1 mainituista aukkoisuuskuvista muodostettiin **Aukko**-matriisit (kohdassa 3.2 kuvatulla tavalla) kullekin versolle. Kun tämä aukkoisuusmatriisi kerrottiin alkioittain kasvuston yläpuolista säteilyä kuvaavan **Taivas** matriisin kanssa, saatiin matriisi joka kuvaa säteilyn suuntajakaumaa verson kohdalla, eli on diskreetti approksimaatio kaavan 2.4 funktiolle q'. Toisin sanoen katsottiin taivasta (kuva 3.4) ympäröivän kasvuston (kuvat 3.1 ja 3.2) läpi. Kuva 3.5 esittää tilannetta kuvan 3.1 valoversolle ja kuva 3.6 kuvan 3.2 varjoversolle.

Verson kohdalle tulevan säteilyn voi tiivistää yhteen mittalukuun olennaisesti kahdella tavalla; säteilyyn vaakasuoralle (horisontaaliselle) yksikköpinnalle: $\mathrm{SLI_h}$, ja säteilyyn pallonmuotoiselle yksikköpinnalle: $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$. Kaavan 2.9 diskreetti vastine on

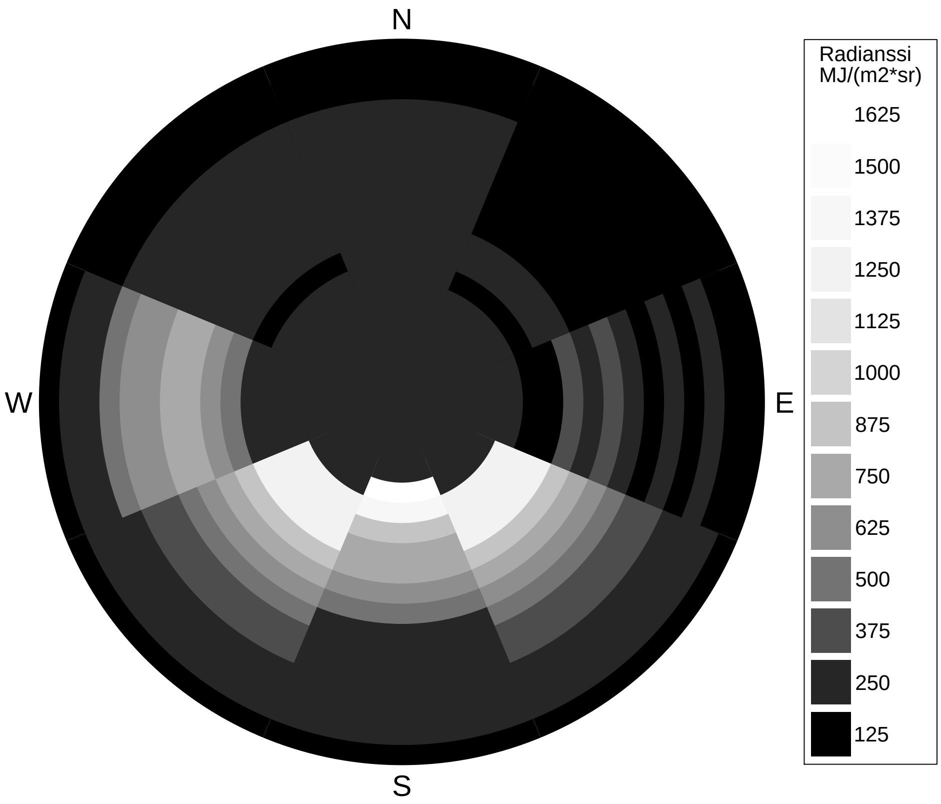
$$\mathrm{SLI_h} = \sum_{i=1}^{18}\sum_{j=1}^{8} \mathbf{Sini}_{i,j} \times \mathbf{Taivas}_{i,j} \times \mathbf{Aukko}_{i,j}, \tag{3.8}$$

ja kaavan 2.10 diskreetti vastine on

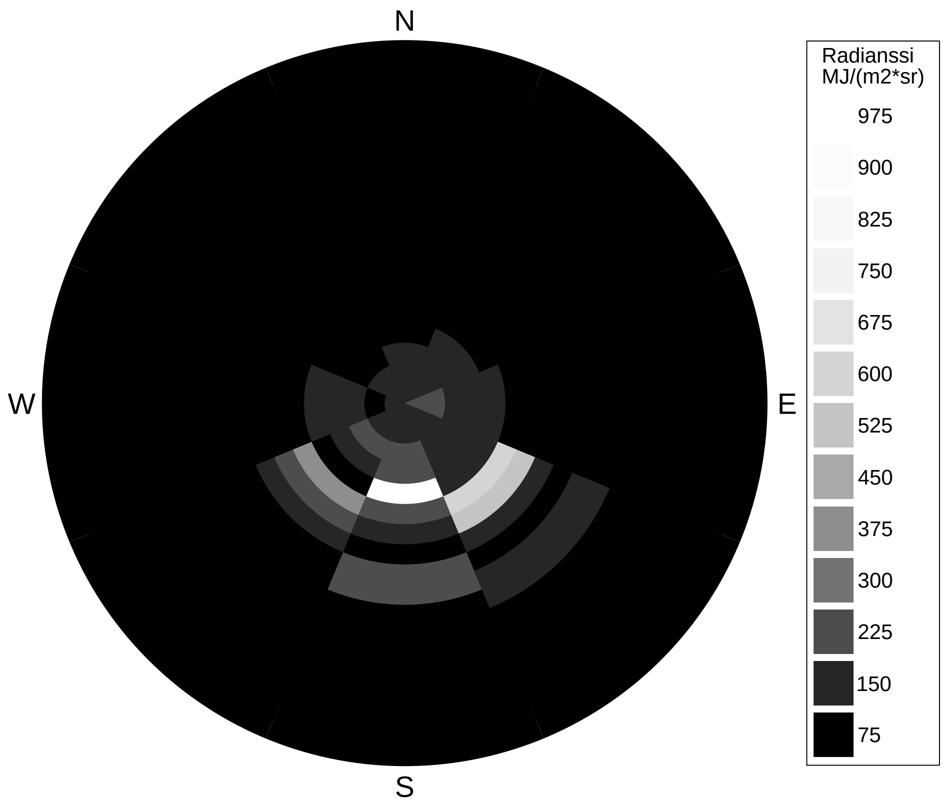
$$\mathrm{SLI}_{\bigcirc} = \sum_{i=1}^{18}\sum_{j=1}^{8} \mathbf{Taivas}_{i,j} \times \mathbf{Aukko}_{i,j}. \tag{3.9}$$



Kuva 3.4: Simuloidun taivaan sektoreiden kasvukauden yli integroidut PAR-radianssit. Harmaasävyluokan vieressä oleva numero kertoo luokan maksimiarvon.



Kuva 3.5: Simuloidun taivaan sektoreiden kasvukauden yli integroidut PAR-radianssit kuvan 3.1 valoverson näkökulmasta. Harmaasävyluokan vieressä oleva numero kertoo luokan maksimiarvon.



Kuva 3.6: Simuloidun taivaan sektoreiden kasvukauden yli integroidut PAR-radianssit kuvan 3.2 varjoverson näkökulmasta. Harmaasävyluokan vieressä oleva numero kertoo luokan maksimiarvon. (Huomaa eri asteikko kuin edellisessä kuvassa.)

Tässä pallonmuotoinen yksikköpinta tarkoittaa pallonmuotoista pintaa, jonka silhuettiala on yhden pinta-alayksikön suuruinen. Kuten kaavoista 3.8 ja 3.9 nähdään, $\mathrm{SLI_h}$ antaa matalille korkeuskulmille pienemmän painon kuin korkeille. $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$ sen sijaan antaa kaikille suunnille saman painon.

3.4 Verson morfologia

Edellä laskettiin säteilyn suuntajakauma kunkin verson kohdalla. Jotta tästä päästäisiin verson sitomaan säteilyyn, on lisäksi tiedettävä verson silhuettiala jokaiseen suuntaan, mistä säteilyä tulee.

Versojen silhuettialat mitattiin OPTIMAS-laitteistolla (BioScan Inc. Edmonds, WA). Verso kuvattiin eri suunnista videokameralla ja kustakin kuvasta analysoitiin silhuettialan suuruus. Kameran (AF Nikkor) linssin polttoväli oli 180 mm ja kameran ja verson välinen etäisyys oli 4,2 m lyhyille versoille ja 7,0 m pidemmille, jotka eivät lähempää kuvattaessa olisi kokonaan mahtuneet kuvaan. Systeemi kalibroitiin kullekin mittausetäisyydelle valmistajan ohjeiden mukaan.

Kirjallisuudessa esitellyn käytännön mukaisesti määriteltiin laboratoriomittauksia varten inklinaatiokulma φ ja kiertokulma γ (Oker-Blom ja Smolander, 1988; Stenberg, 1996a): Ajatellaan verso pöydälle ja kuvaussuunta ylhäältä alaspäin. Nyt φ on verson rangan ja vaakatason välinen kulma, positiivinen silloin kun kärkisilmu osoittaa kameraan päin. Kiertokulma γ määritellään samoin kuin kohdassa 3.1. Silhuettialat kuvattiin vuonna 1994 inklinaation sekä kiertokulman suhteen 45° välein ja vuonna 1995 inklinaation suhteen 15° välein ja kiertokulman suhteen 30° välein. Silhuettialojen mittaaminen puoliavaruudesta riittää, sillä vastakkaisten suuntien silhuettialat ovat aina samat:

$$\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma) = \mathrm{SSA}(\varphi + 180^\circ, \gamma). \tag{3.10}$$

Silhuettialan mittauksen jälkeen versosta irroitettiin neulaset. Neulaset aseteltiin kahden lasilevyn väliin siten että ne olivat levyjen välissä litteimmässä asennossaan ja erillään toisistaan. Tämän jälkeen projisoitu neulasala (PNA) mitattiin OPTIMAS-systeemillä, käyttäen 50 mm polttovälin linssiä (lisää mittaustekniikasta kertovat Kershaw ja Larsen, 1992).

Lisäksi kustakin versosta mitattiin verson pituus, neulasten lukumäärä, neulasten keskimääräinen pituus ja paksuus sekä neulasten kuivapaino (kuivatus 48 tuntia 70°:ssa). Helsingin yliopiston Limnologian ja ympäristönsuojelun laitoksen laboratorio määritti kunkin verson neulasten typpipitoisuuden (% kuivapainosta) LECO CHN-900 analysaattorilla.

3.5 Silhuettialan interpolointi

Tarkoituksena on interpoloida mitattuja silhuettialoja siten, että tiedettäisiin kunkin verson silhuettiala mielivaltaisten inklinaatio- ja kiertokulmien φ ja γ funktiona: $\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma)$. Koska mitä tahansa suljettua reittiä pitkin verson ympäri kuljettaessa silhuettiala on tämän reitin suhteen jaksollinen funktio, käytetiin trigonometrista interpolointia (Stoer ja Bulirsch, 1993, luku 2.3). Esittelen menetelmän lyhyesti:

Valitaan ensin reitiksi ympyrä verson ympäri siten että kaikki saman φ-arvon omaavat mittaukset osuvat tälle ympyrälle. (Jos verso ajatellaan pystyyn pallon keskipisteessä, niin nyt siis tarkastelusuunta kiertää pallon pinnalla kuten leveyspiirit maapallon pinnalla.) Kerätään kaikki tällaiset havainnot vektoriksi

$$f = (f_0, f_1, \ldots, f_{N-1}) = (\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma_0), \mathrm{SSA}(\varphi, \gamma_1), \ldots, \mathrm{SSA}(\varphi, \gamma_{N-1}))\,,$$

missä esimerkiksi vuoden 1995 mittausväleillä γ_k saisi arvot $0°, 30°, \ldots, 330°$. Lasketaan vektorin f diskreetti Fourier-muunnos F:

$$F_k = \frac{1}{N} \sum_{l=0}^{N-1} f_l e^{-i2\pi kl/N}\,, \qquad k = 0, \ldots, N-1, \tag{3.11}$$

(Näissä laskuissa i on imaginääriyksikkö.) Merkitsemällä

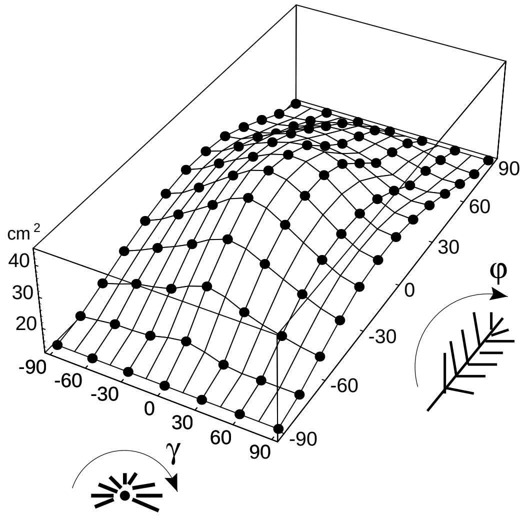
$$\begin{aligned} A_h &= F_h + F_{N-h} \\ B_h &= i(F_h - F_{N-h}) \\ M &= N/2 \end{aligned}$$

voidaan interpolointifunktio $\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma)$ esittää äärellisenä sarjana

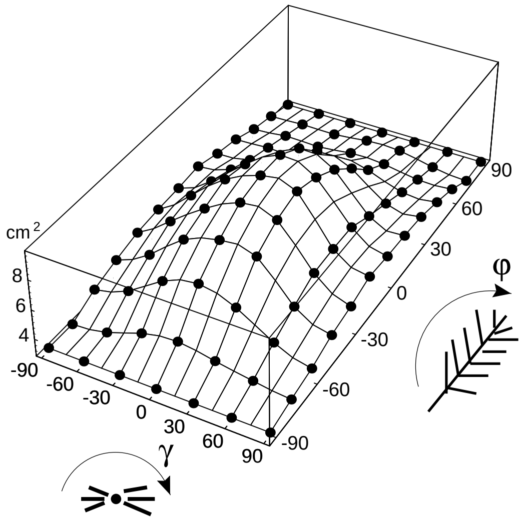
$$\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma) = \frac{A_0}{2} + \sum_{h=1}^{M-1} (A_h \cos h\gamma + B_h \sin h\gamma) + \frac{A_M}{2} \cos M\gamma. \tag{3.12}$$

Tässä on oletettu että N on parillinen joten M on kokonaisluku, sillä tutkimusaineistossa näin oli. Stoer ja Bulirsch (1993) käsittelevät myös tapauksen jossa N on pariton.

Tällä tavalla voidaan interpoloida $\mathrm{SSA}(\varphi, \gamma)$ renkaittain γ-suuntaan jokaiselle mitatulle φ:lle. Sitten kun jokaiselta renkaalta valitaan se (yleensä interpoloitu) γ:n arvo joka halutaan laskea, voidaan näiden arvojen perusteella interpoloida vielä kerran samalla periaatteella φ-suuntaan. (Kuin punoisi pärekoria, ensin päreet poikittain, sitten pitkittäin.) Kuva 3.7 esittää tällaista interpoloitua pintaa valoversolle ja kuva 3.8 varjoversolle. Silhuettialan



Kuva 3.7: Kuvan 3.1 valoverson silhuettiala eri inklinaatio- ja kiertokulmien, φ ja γ, arvoilla. Pisteet osoittavat mittauspisteitä.



Kuva 3.8: Kuvan 3.2 varjoverson silhuettiala eri inklinaatio- ja kiertokulmien, φ ja γ, arvoilla. Pisteet osoittavat mittauspisteitä. (Huomaa pystyakselilla eri asteikko kuin edellisessä kuvassa.)

keskiarvo $\overline{\mathrm{SSA}}$ saadaan interpoloidun pinnan avulla laskemalla integraalin

$$\begin{aligned}\overline{\mathrm{SSA}} &= \frac{1}{4\pi}\int_{-\frac{\pi}{2}}^{+\frac{\pi}{2}}\int_{0}^{2\pi}\mathrm{SSA}(\varphi,\gamma)\,\cos\varphi\,d\gamma\,d\varphi \\ &\overset{(3.10)}{=} \frac{1}{2\pi}\int_{0}^{+\frac{\pi}{2}}\int_{0}^{2\pi}\mathrm{SSA}(\varphi,\gamma)\,\cos\varphi\,d\gamma\,d\varphi\end{aligned} \tag{3.13}$$

arvo numeerisesti. Numeeriseen integrointiin käytettiin Mathematican NIntegrate -funktiota (Wolfram, 1996).

Katselusuunnasta riippuva $\mathrm{SPAR}(\varphi,\gamma)$ (engl. silhouette to projected area ratio) saadaan laskemalla

$$\mathrm{SPAR}(\varphi,\gamma) = \frac{\mathrm{SSA}(\varphi,\gamma)}{\mathrm{PNA}} \tag{3.14}$$

ja kaikkien suuntien keskimääräinen $\overline{\mathrm{SPAR}}$

$$\overline{\mathrm{SPAR}} = \frac{\overline{\mathrm{SSA}}}{\mathrm{PNA}}. \tag{3.15}$$

3.6 Verson sitoma säteily

Kohdassa 3.3 kuvattiin versoa ympäröivä säteilykenttä (kasvukauden yli integroituna) jakamalla taivas 144 sektoriin, josta kustakin erikseen tunnetaan niiden suunnalta verson kohdalle tuleva energiamäärä. Laskujen hienoiseksi yksinkertaistemiseksi oletettiin kunkin sektorin energiavuon tulevan suoraan ko. sektorin keskipisteestä.

Kohdassa 3.1 kuvattujen verson asentoa kasvustossa kuvaavien mittausten avulla laskettiin (suorittamalla tarvittavat koordinaatistomuunnokset) mistä suunnasta kukin edellä mainituista 144 energiavuosta osuu versoon. Kohdassa 3.5 kuvatulla tavalla laskettiin verson (interpoloitu) silhuettiala kunkin 144 sektorin keskipisteestä katsottuna, eli toisin sanoen muodostettiin matriisi **SSA** jonka alkiot kertovat kukin verson SSA:n "omasta" suunnastaan nähtynä.

Arvio versoon kasvukauden aikana osuvasta PAR-säteilyenergiasta, I, laskettiin

$$\mathrm{I} = \sum_{i=1}^{18}\sum_{j=1}^{8}\mathbf{Taivas}_{i,j}\times\mathbf{Aukko}_{i,j}\times\mathbf{SSA}_{i,j}. \tag{3.16}$$

Tämä on diskreetti approksimaatio kaavalle 2.5. Kasvukauden ajan säteilynsidonta projisoitua neulaspinta-alayksikköä kohti, SLI (Seasonal Light Interceptance), saatiin kaavan 2.6 mukaan

$$\mathrm{SLI} = \frac{\mathrm{I}}{\mathrm{PNA}}. \tag{3.17}$$

Luku 4

Tulokset

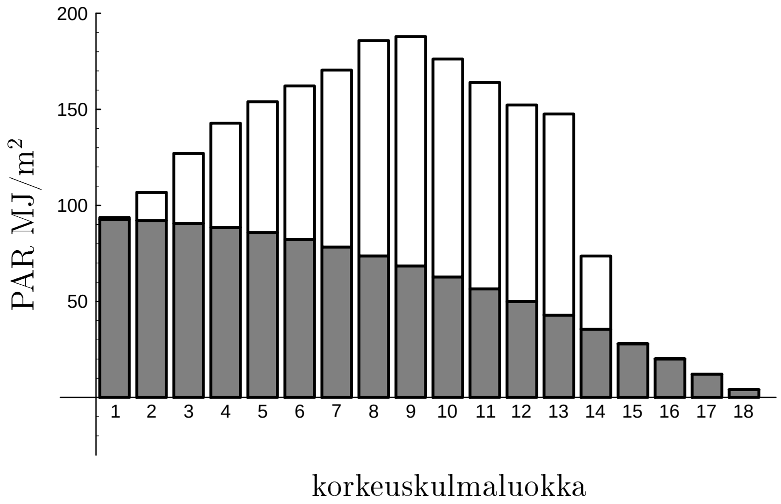
4.1 Säteilyolot

Koska diffuusin säteilyn suuntajakauma oletettiin tasaiseksi (isotrooppiseksi), kaikki erot eri suunnista tulevassa säteilyssä johtuivat eroista suorassa Auringon säteilyssä (kuva 3.4). Kasvukauden yli integroidun taivaan kirkkain kohta oli etelässä Auringon korkeimpien korkeuskulmien ($\approx 67°$) kohdalla. Tätä ylemmistä suunnista tuli vain diffuusia säteilyä. Jos taivaalta tulisi vain diffuusia säteilyä, olisi kustakin korkeuskulmaluokasta tulevan säteilyn määrä suoraan verrannollinen ko. korkeuskulmaluokassa näkyvän taivaankannen avaruuskulman suuruuteen. Kuvasta 4.1 näkyy, että suora säteily siirsi kasvykauden aikana tulevan säteilyn jakaumaa selvästi suuremmille korkeuskulmille. Tulevan säteilyn mediaanikorkeuskulma (korkeuskulma, jonka ala- ja yläpuolelta tulee sama määrä säteilyä) simuloidulle taivaankannelle oli 37,6°. Isotrooppiselle taivaankannelle se olisi 30°.

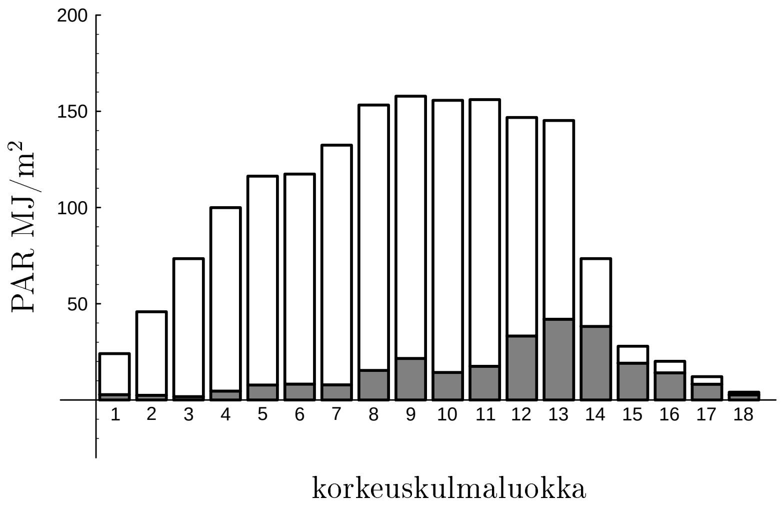
Tulevan säteilyn suuntajakauma kapeni selvästi aukkoisuuden pienentyessä, eli mentäessä syvemmälle kasvustoon (kuvat 4.2 ja 4.3), jolloin matalammat korkeuskulmat ovat ympäröivien puiden varjostamia (katso kuvat 3.2 ja 3.6). Kuitenkaan säteilyjakauma ei ollut yksisuuntainen edes syvällä kasvustossa (kuvat 3.6 ja 4.3).

Avoimen taivaan $\mathrm{SLI}_{\bigcirc} = \mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}} = 211$ kJ/cm^2. Tämän arvon mukaan normalisoidut versojen $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$-arvot kuvaavat versojen valoympäristöä kuten aukkoisuusarvotkin — saaden arvoja väliltä 0...1 — mutta painottaen eri suuntia kustakin suunnasta tulevan energiamäärän mukaan. Näiden arvojen välillä oli voimakas riipuvuus ($r^2 = 0,98$, kuva 4.4). $\mathrm{SLI}_{\mathrm{h}}$:n ja aukkoisuuden välillä oli melkein yhtä suuri riippuvuus ($r^2 = 0,96$, havaintoja ei esitetty). Isotrooppisen taivaan alla olisi $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}/\mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}}$ = aukkoisuus.

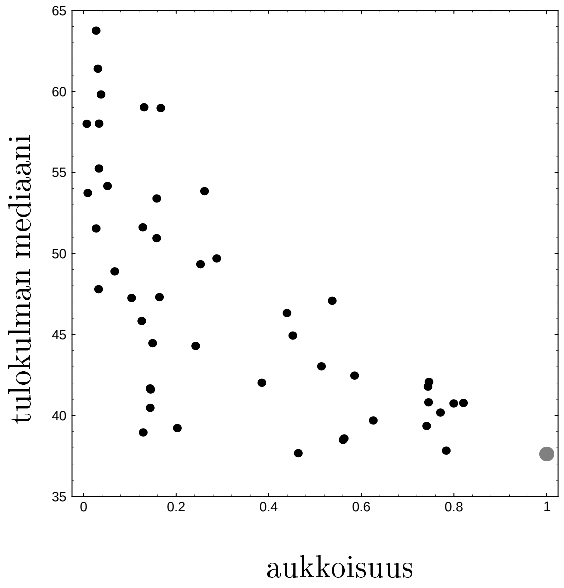
Viiden pienimmän $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$-arvon keskiarvo oli 4,20 kJ/cm^2 ja viiden suu-



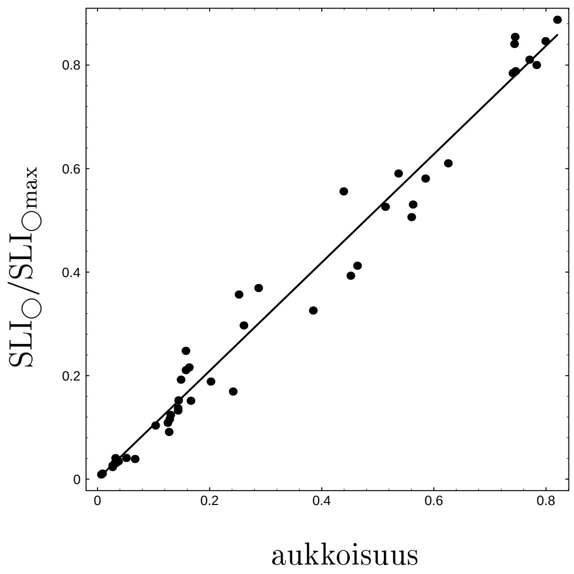
Kuva 4.1: Avoimelta taivaalta (katso kuva 3.4) pallonmuotoiselle yksikköpinnalle tuleva energia (kaava 3.9). Harmaat pylväät ovat diffuusia ja valkoiset suoraa säteilyä. Korkeuskulmaluokat; 1:0-5°, 2:5-10°, ..., 18:85-90°.



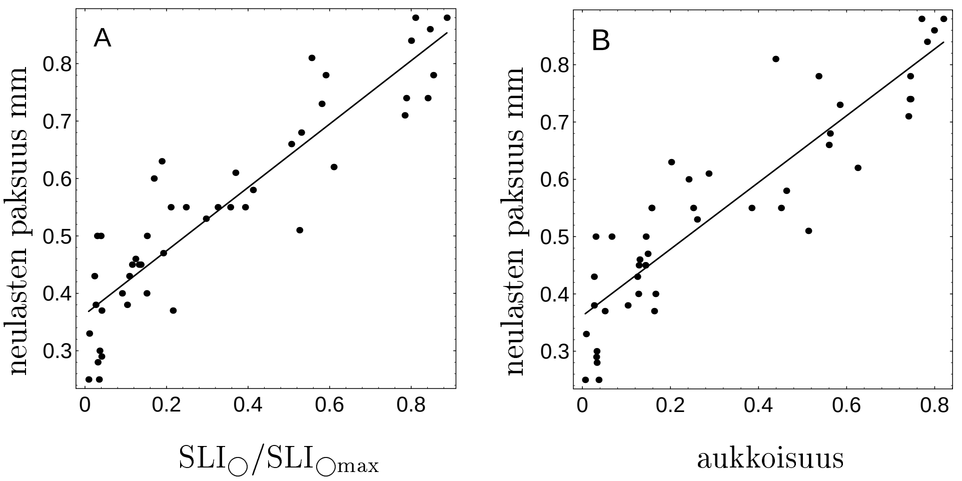
Kuva 4.2: Esimerkki tulevan säteilyn korkeuskulmajakaumasta valoversolle (valkoinen) ja varjoversolle (harmaa). Versot ovat samat kuin kuvissa 3.5 ja 3.6. Korkeuskulmaluokat; 1:0-5°, 2:5-10°, ..., 18:85-90°.



Kuva 4.3: Verson kohdalle tulevan säteilyn mediaanikorkeuskulma aukkoisuuden funktiona. Harmaa piste kuvaa avoimen taivaan arvoa ≈ 37.6.



Kuva 4.4: $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}/\mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}}$:n ja aukkoisuuden välinen riippuvuus (katso teksti sivulla 29). Regressioyhtälö: $y = 1,05\,x$; $r^2 = 0,98$.



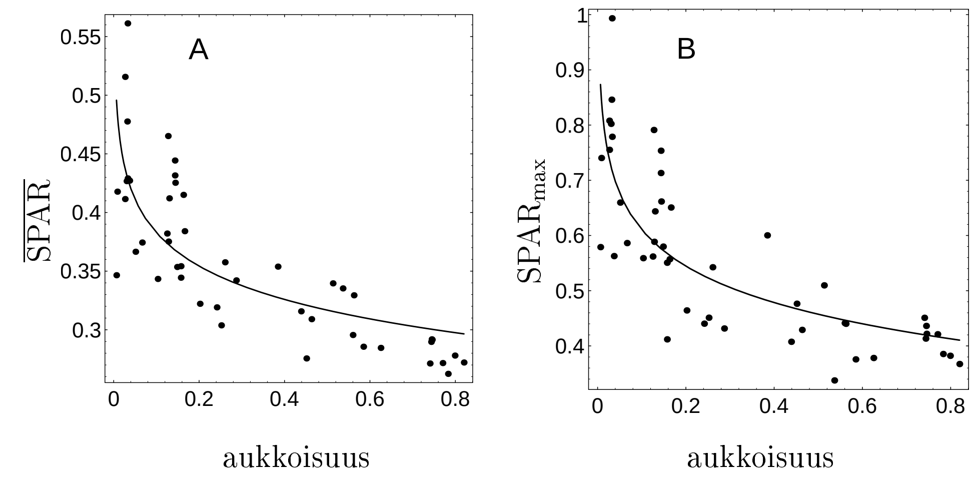
Kuva 4.5: A. Verson neulasten (keskimääräisen) paksuuden riippuvuus $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}/\mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}}$:sta Regressioyhtälö: $y = 0,364 + 0,552\,x$; $r^2 = 0,821$. B. Verson neulasten (keskimääräisen) paksuuden riippuvuus aukkoisuudesta. Regressioyhtälö: $y = 0,362 + 0,582\,x$; $r^2 = 0,806$.

rimman $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$-arvon keskiarvo oli 179 kJ/cm^2. $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$ vaihteli siis noin 43-kertaisesti valoisimpien ja varjoisimpien tutkittujen versojen sijaintikohtien välillä. Äärimmäisten $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$-arvojen, 1,88 kJ/cm^2 ja 187 kJ/cm^2, välinen vaihtelu oli 100-kertaista.

4.2 Verson morfologinen muuntelu säteilygradientissa

Neulasten keskipaksuus kasvoi yli kolminkertaiseksi varjoisimmista versoista (keskipaksuus $\approx 0,25$ mm) valoisimpiin versoihin (keskipaksuus $\approx 0,85$ mm). Koska versojen valaistusoloja kuvattiin tämän työn puitteissa kahdella eri suureella, $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}/\mathrm{SLI}_{\bigcirc\mathrm{max}}$:lla ja aukkoisuudella, olen esittänyt neulasten paksuuden niiden kummankin funktiona (kuva 4.5). Mutta koska näiden suureiden välillä oli vahva korrelaatio ($r^2 = 0,98$), esitän asiat jatkossa vain toisen suureen funktiona. Koska aukkoisuus on helpommin mitattavissa ja määriteltävissä, käytän jatkossa lähinnä sitä.

Silhuettialan suuntajakaumat (katso kuvat 3.7 ja 3.8) olivat — muutamaa epämuotoista poikkeusta lukuunottamatta — hyvin symmetrisiä versojen akselin (γ-akseli) suhteen, eli versojen vasen ja oikea puoli olivat yleensä symmetrisiä. Sen sijaan versojen ylä- ja alapuolet eivät olleet symmetrisiä,



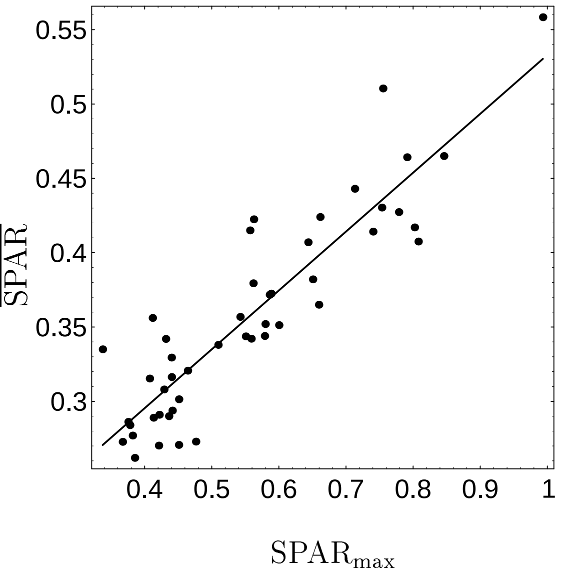
Kuva 4.6: A. $\overline{\mathrm{SPAR}}$ aukkoisuuden funktiona. B. $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$ aukkoisuuden funktiona.

sillä versojen alapuolella oli yleensä paljon vähemmän neulasia kuin yläpuolella. Lisäksi neulasten haarautumiskulma rangasta oli luokkaa 30°-60° ja neulaset olivat järjestyneet lomittain. Tästä johtuu, että yläpuolelta katsottaessa verson suurin silhuettiala ei löydy kohtisuoraan päältä, vaan hieman tästä tyveen päin (φ:n hiukan negatiivisilla arvoilla). Tästä huolimatta käytän tässä työssä merkintää $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$ tarkoittamaan nimenomaan kohtisuoraan ylhäältäpäin ($\varphi, \gamma = 0$) katsottua SPAR:ia, sillä tämä on (varsinkin jatkotutkimuksia ajatellen) paljon helpommin mitattavissa.

Sekä $\overline{\mathrm{SPAR}}$ että $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$ kasvoivat aukkoisuuden pienetessä (kuva 4.6). Aluksi kummankin vaste pienenevään aukkoisuuteen oli heikompi, mutta kasvoi nopeasti suunnilleen aukkoisuusarvosta 0,25 alaspäin. Vaihtelu yhdestä suunnasta mittaamalla saatavassa $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$:issa oli suurempaa kuin kaikkien suuntien yli keskiarvoistetussa $\overline{\mathrm{SPAR}}$:ssa. Viiden aurinkoisimman (suurin $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$) verson $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$:n keskiarvo oli 0,404 ja viiden varjoisimman (pienin $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$) 0,737, eli 1,82-kertainen. Vastaavasti viiden aurinkoisimman verson $\overline{\mathrm{SPAR}}$:n keskiarvo oli 0,281 ja viiden varjoisimman 0,424, eli 1,51-kertainen. Kaikkiaan $\overline{\mathrm{SPAR}}$ vaihteli välillä 0,262. . . 0,561, eli 2,14-kertaisesti. $\overline{\mathrm{SPAR}}$:in ja $\mathrm{SPAR}_{\mathrm{max}}$:n välillä oli selvä lineaarinen korrelaatio, $r^2 = 0,83$ (kuva 4.7).

Kun neulasten paksuus kasvoi aukkoisuuden lisääntyessä, niin vastaavasti neulasten projisoitu ominaispinta-ala pieneni (kuva 4.8). Viiden valoisimman verson keskimääräinen projisoitu ominaispinta-ala oli 37 cm^2/g, ja viiden varjoisimman 94 cm^2/g, eli 2,54-kertainen. Kaikkiaan projisoitu ominaispinta-ala vaihteli välillä 33. . . 123 cm^2/g, eli 3,7-kertaisesti.

Kun sekä neulasten projisoitu ominaispinta-ala että $\overline{\mathrm{SPAR}}$ pienenivät



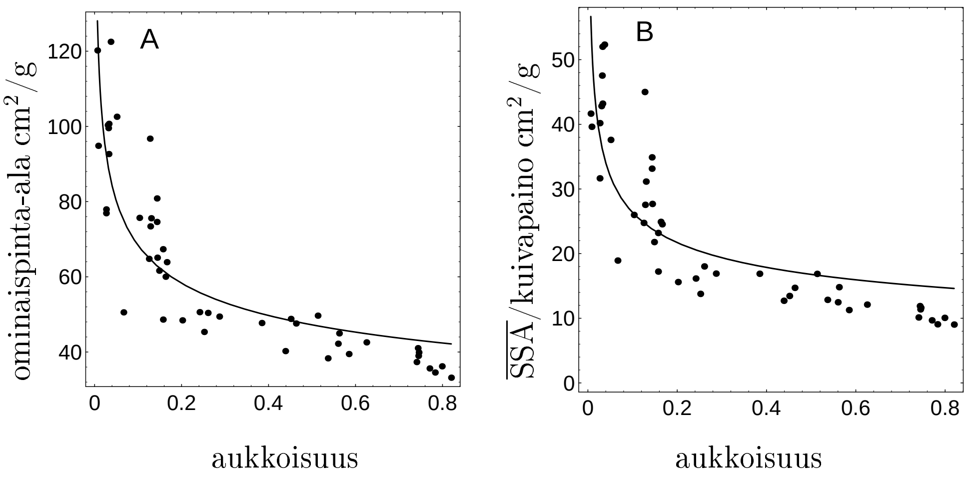
Kuva 4.7: $\overline{\mathrm{SPAR}}$:in ja $\mathrm{SPAR_{max}}$:in välinen riippuvuus. Regressioyhtälö: $y = 0,137 + 0,396\,x$, $r^2 = 0,83$.

aukkoisuuden kasvaessa, myös niiden tulo pieneni. Tämä tulo on yhtä kuin verson keskimäämääräinen silhuettiala jaettuna verson neulasten kuivapainolla. Kuvan 4.8 oikea puoli kuvaa kuinka paljon verson keskimääräistä silhuettialaa yksi gramma verson kuivapainoa omasi eri aukkoisuusoloissa. Viisi valoisinta versoa sai yhdellä grammalla kuivapainoa keskimäärin 10,4 cm^2 $\overline{\mathrm{SSA}}$:n, ja viisi varjoisinta keskimäärin 39,2 cm^2, eli 3,77-kertaisesti. Kaikkiaan vaihtelu oli välillä 9,04 cm^2... 52,3 cm^2, eli 5,8-kertaista.

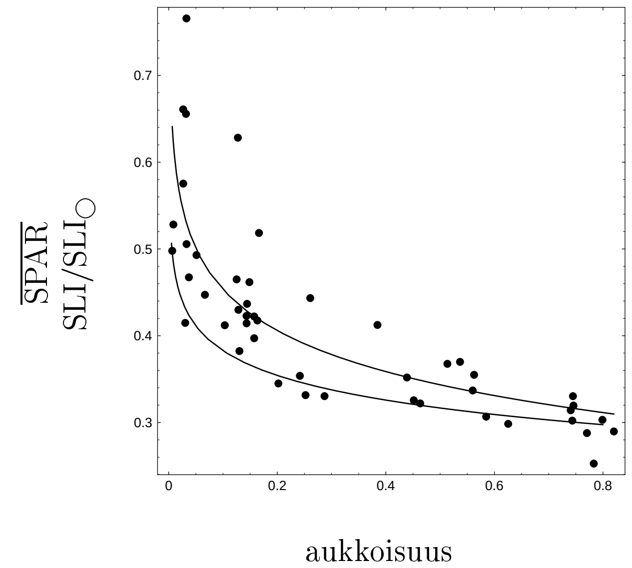
Verson valonsidonnan tehokkuutta kuvaava $\mathrm{SLI/SLI_{\bigcirc}}$ vaihteli kaikkiaan välillä 0,25... 0,76 valoversoista varjoversoihin, eli kolminkertaisesti (kuva 4.9). Jos sekä versoa ympäröivä säteilykenttä että verson silhuettiala olisivat tasaisesti jakautuneita, olisi verson $\mathrm{SLI/SLI_{\bigcirc}}$ yhtä kuin verson SPAR (seuraa kaavoista 2.6 ja 2.10). $\mathrm{SLI/SLI_{\bigcirc}}$ oli kuitenkin keskimäärin 15% suurempi kuin $\overline{\mathrm{SPAR}}$. Tämä johtuu ilmeisesti siitä että versojen silhuettiala on suuntautunut ei-tasaiseen säteilykenttään tasaista jakaumaa optimaalisemmin.

4.3 Valon ja typen jakauma

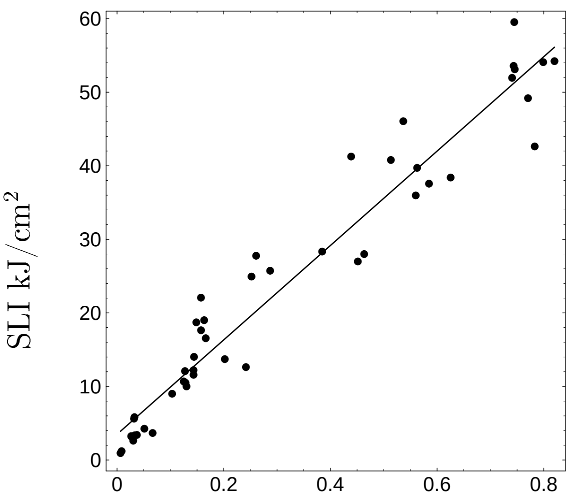
Viiden varjoisimman verson SLI:n keskiarvo oli 2,23 kJ/cm^2, ja viiden aurinkoisimman 54,1 kJ/cm^2, eli 24-kertainen. Kaikkiaan SLI vaihteli välillä



Kuva 4.8: A. Neulasten projisoitu ominaispinta-ala aukkoisuuden funktiona. B. Verson keskimääräinen silhuettiala ($\overline{\mathrm{SSA}}$) kuivapainoyksikköä kohden aukkoisuuden funktiona.



Kuva 4.9: SLI:n suhde SLI$_{\bigcirc}$:on aukkoisuuden funktiona. Tämä kuvaa verson valonsidonnan tehokkuutta suhteessa pallonmuotoisen yksikköpinnan tehokkuuteen. Alempi viiva on $\overline{\mathrm{SPAR}}$:n vaihtelu kuvasta 4.6



Kuva 4.10: SLI aukkoisuuden funktiona. Regressioyhtälö: $y = 34,9 + 64,1\,x$; $r^2 = 0,94$.

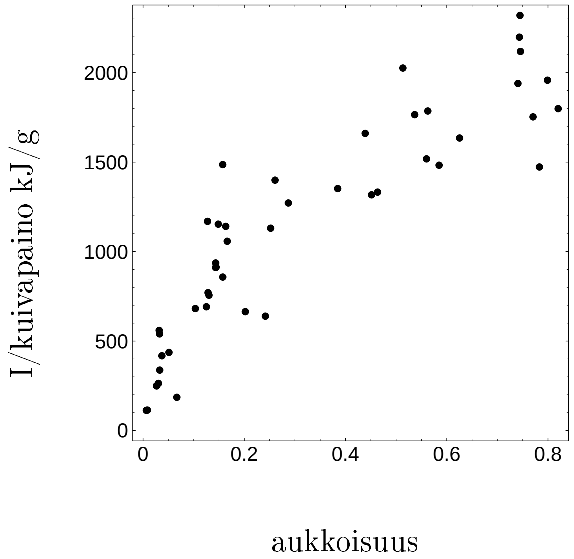
0,94...59,5 kJ/cm^2, eli 63-kertaisesti. SLI:n ja aukkoisuuden välillä oli vahva korrelaatio ($r^2 = 0,94$, kuva 4.10). Vielä hieman vahvempi korrelaatio oli SLI:n ja SLI$_{\bigcirc}$:n välillä ($r^2 = 0,97$, havaintoja ei esitetty).

Jakamalla verson sitoma säteily verson kuivapainolla (tai kertomalla SLI verson ominaispinta-alalla) saatiin yhden kuivapainogramman sitoma säteily (kuva 4.11). Tämän suureen keskiarvo viidelle varjoisimmalle versolle oli 198 kJ/g, ja viidelle aurinkoisimmalle 2010 kJ/g, eli 10-kertainen. Kaikkiaan suure vaihteli välillä 112...2320 kJ/g, eli 21-kertaisesti.

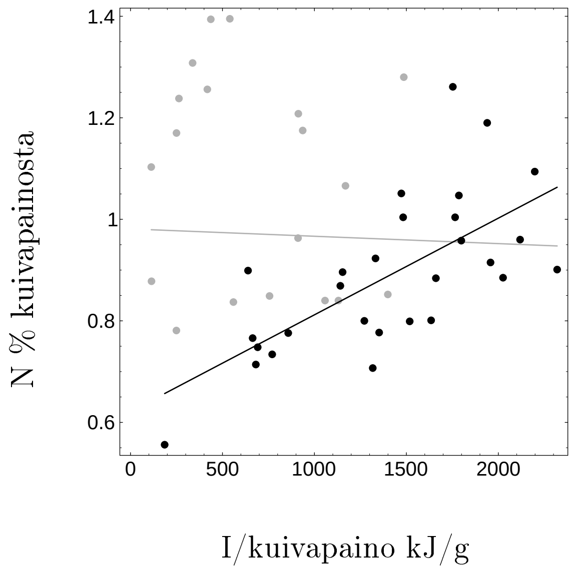
Päävaltapuiden ja lisävaltapuiden neulasten typpipitoisuus kasvoi kuivapainogrammaa kohti sidotun säteilyn kasvaessa, mutta aluspuiden ja välipuiden versoissa oli niin suuri typpipitoisuus, että koko aineistossa typpipitoisuuden ja kuivapainogrammaa kohti sidotun säteilyn välillä ei ollut korrelaatiota (kuva 4.12). Kun tarkastellaan ainoastaan päävaltapuiden ja lisävaltapuiden versoja, viiden varjoisimman verson typpipitoisuuden keskiarvo oli 0,69% ja viiden valoisimman 1,13%, eli 1,6-kertainen. Kokonaisuudessaan päävaltapuiden ja lisävaltapuiden versojen typpipitoisuus vaihteli välillä 1,26...0,56%, eli 2,3-kertaisesti.

Yhtä milligrammaa typpeä kohden sidottu säteilyenergia (kuva 4.13) vaihteli välillä 10,2 ...257 kJ/mg, eli 25-kertaisesti. Viiden varjoisimman verson keskiarvo oli 19,6 kJ/mg ja viiden valoisimman 200 kJ/mg, eli 10-kertainen.

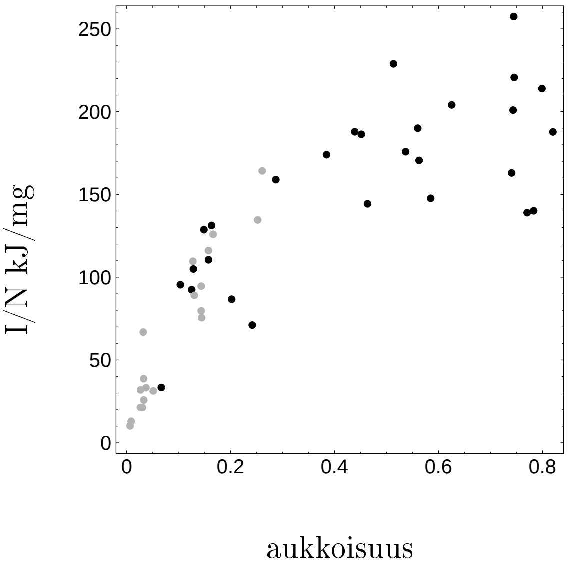
Tarkasteltaessa ainoastaan päävaltapuiden ja lisävaltapuiden versoja, vaih-



Kuva 4.11: Verson sitoma säteily, I, yhtä verson kuivapainogrammaa kohti aukkoisuuden funktiona.



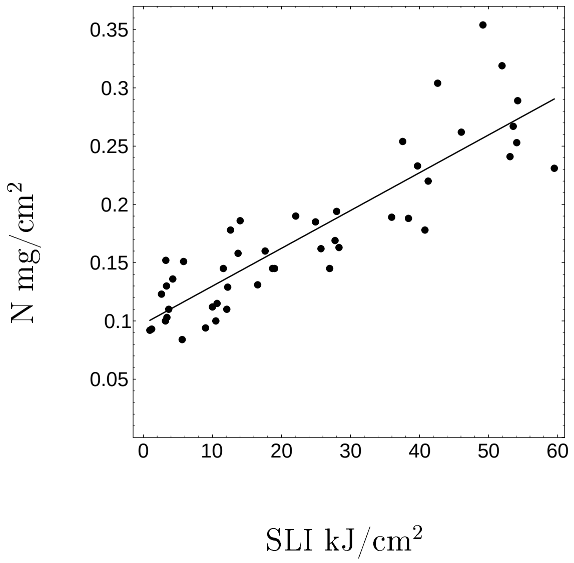
Kuva 4.12: Typpipitoisuus (% kuivapainosta) verson kuivapainogramman sitoman säteilyn funktiona. Harmaat pisteet kuvaavat aluspuita ja välipuita. Harmaa viiva kuvaa regressiota kaikkien pisteiden suhteen ($r^2 = 0,002$). Mustat pisteet kuvaavat lisävaltapuita ja päävaltapuita, ja musta viiva regressiota vain niiden suhteen ($r^2 = 0,46$).



Kuva 4.13: Verson sitoma säteily, I, yhtä verson typpimilligrammaa kohti aukkoisuuden funktiona. Mustat pisteet kuvaavat päävaltapuita ja lisävaltapuita, harmaat pisteen kuvaavat välipuita ja aluspuita.

teluväli oli 33,3. . . 187 kJ/mg, eli vaihtelu oli 5,6-kertaista. Pää- ja lisävaltapuiden versoista viiden varjoisimman keskiarvo oli 75,8 kJ/mg ja viiden aurinkoisimman keskiarvo oli 225 kJ/mg, eli 3-kertainen. Pää- ja lisävaltapuiden versojen $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$ vaihteli välillä 8,2. . . 187 kJ/cm^2, eli 23-kertaisesti. Viiden varjoisimman keskiarvo oli 22,6 kJ/cm^2 ja viiden aurinkoisimman 178 kJ/cm^2, eli 8-kertainen.

Tarkasteltaessa tilannetta pinta-alan eikä tilavuuden perusteella, typen määrä projisoitua neulaspinta-alaa kohden riippui lineaarisesti projisoidun neulaspinnan sitoman säteilyn määrästä, eli SLI:stä (kuva 4.14). Regressiosuora leikkasi kuitenkin pystyakselin selvästi positiivisesta kohdasta (p-arvolla $< 10^{-15}$), joten typen määrä projisoitua neulaspinta-alaa kohti ei kuitenkaan ollut suoraan verrannollinen SLI:hin.



Kuva 4.14: Typen määrä projisoitua neulaspinta-alaa kohden SLI:n funktiona. Regressioyhtälö: $y = 0,097 + 0,0032\,x$; $r^2 = 0,78$.

Luku 5

Tulosten tarkastelu

5.1 Valonsidonnan tehokkuus

Säteilyenergian saatavuus suureella $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$ kuvattuna vaihteli tutkitussa kasvustossa hieman yli 40-kertaisesti (kuva 4.4). Versojen valonsidonnan tehokkuutta kuvattiin suhteella $\mathrm{SLI}/\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$, joka vaihteli yli 2-kertaisesti (kuva 4.9). Vaihtelu valonsidonnan tehokkuudessa aiheutui pääasiassa noin 1,5-kertaisesta vaihtelusta versojen $\overline{\mathrm{SPAR}}$:ssa (kuva 4.6). Lisäksi tehokkuuteen vaikutti versojen selvästi satunnaista jakaumaa optimaalisempi asento (SSA:n suuntajakauma) suhteessa niiden kohdalla vallitsevaan säteilykenttään (kuva 4.9). Nämä mukaumat vähensivät yli 40-kertaisen vaihtelun säteilyn saatavuudessa noin 23-kertaiseksi vaihteluksi projisoitua neulaspintaa kohden sidotussa säteilyenergiassa. Mukautumat neulasten paksuudessa (kuva 4.5) johtivat siihen, että varjoversot saivat samalla kuivapainolla noin 2,5 kertaa enemmän projisoitua neulaspintaa kuin valoversot. (kuva 4.8). Kaikenkaikkiaan varjoversot saivat samalla kuivapainolla lähes viisi kertaa enemmän keskimääräistä silhuettialaa ($\overline{\mathrm{SSA}}$:ta) kuin valoversot (kuva 4.8). Näin noin 23-kertainen vaihtelu projisoidulle neulaspinnalle tulevassa säteilyssä tasoittui noin 10-kertaiseksi vaihteluksi säteilyssä neulasten kuivapainoyksikköä kohden (kuva 4.11). Yhteenveto yllämainittujen suureiden vaihtelusta on esitetty taulukossa 5.1.

Kasvuston yläosissa on yleensä tarjolla enemmän valoa kuin tehokas fotosynteesi edellyttäisi. Valoversojen heikko valonsidonnan tehokkuus on hyödyllistä sillä se vähentää mahdollisuutta ylittää fotosynteesin saturaatiopiste ja pienentää valoversojen haihdutuskustannuksia. Lisäksi tehoton valonsidonta kasvuston yläosissa päästää enemmän valoa kasvuston alaosiin. Kun varjoversojen valonsidonnan tehokkuus kasvaa valon saatavuuden vähetessä, saadaan aikaan huomattavasti tasaisempi jakauma sidotussa kuin tarjolla ole-

Taulukko 5.1: Valogradienttia kuvaavien suureiden vaihtelu. Kullekin suureelle on esitetty ensin kokonaisvaihteluväli ja suhteellisen vaihtelun suuruus. Lisäksi on esitetty suureen vaihtelu viiden varjoisimman verson (pienin $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$) ja viiden valoisimman verson (suurin $\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$) keskiarvojen välillä sekä tämän vaihtelun suhteellinen suuruus. Typpi %:n kokonaisvaihtelu on sulkeissa sillä se ei vaihtele valogradientin mukana, vaan vaihtelu on suurinta varjoversojen kesken (katso kuva 4.13).

Suure	Kokonaisvaihtelu		Varjo ka. – valo ka. vaihtelu	
	min. . . max	suht.	min. . . max	suht.
$\mathrm{SLI}_{\bigcirc}$	1,88. . . 187 kJ/cm^2	100	4,2. . . 179 kJ/cm^2	43
$\overline{\mathrm{SPAR}}$	0,561. . . 0,262	2,1	0,424. . . 0,281	1,5
SLI	0,94. . . 59,5 kJ/cm^2	63	2,23. . . 54,1 kJ/cm^2	24
Omin. ala	123. . . 33 cm^2/g	3,7	94. . . 37 cm^2/g	2,5
I/kuivap.	112. . . 2320 kJ/g	21	198. . . 2010 kJ/g	10
Typpi %	(0,56. . . 1,4 %)	2,5	1,03. . . 1,03 %	1
I/typpi	10,2. . . 257 kJ/mg	25	19,6. . . 200 kJ/mg	10

vassa valossa. Havainnot sopivat hyvin yhteen Stenbergin (1996b) esittämien teoreettisten ennusteiden kanssa.

5.2 Typen jakauman optimaalisuus

Typpipitoisuuden (% kuivapainosta) jakauma kasvustossa oli kokonaisuutena varsin tasainen (kuva 4.12). Pääasiallinen mekanismi sidotun säteilyjakauman tasoittamiseksi näytti olevan verson ja neulasten morfologinen mukautuminen, joten säteilyn jakauma typen suhteen oli suunnilleen sama kuin säteilyn jakauma kuivapainon suhteen.

Typpipitoisuus näytti olevan suurin alus- ja välipuiden versoilla. (kuva 4.12). Syy tähän jäi avoimeksi jatkotutkimuksille. Alus- ja välipuiden kaikki versot sijaitsivat valoisuusgradientin alaosassa, alle 30% aukkoisuuksilla (kuva 4.13). Näiltä puilta puuttui siis mahdollisuus allokoida typpeä kovinkaan vaihtelevassa valaistuksessa, koska niiden kaikki versot olivat varjossa.

Pää- ja lisävaltapuiden versoista voitiin tehdä havaintoja koko valogradientin alueella. Niillä olikin havaittavissa noin 1,6-kertainen kasvu typpipitoisuudessa kuivapainoyksikköä kohti sidotun säteilyn kasvaessa (kuva 4.12). Näin heikko vaihtelu voi johtua eräänlaisesta mittausvirheestä: Valoisimmat versot yhteyttävät eniten, ja niiden kudokseen on varastoituna fotosynteesituotosta (sokereita ja tärkkelystä) suhteellisesti enemmän kuin varjoversoihin

(Sune Linder, suullinen tiedonanto). Tämä vähentää typpipitoisuudessa havaittavia eroja. Periaatteessa olisi siis verrattava typen suhdetta neulasten rakenteelliseen biomassaan ilman fotosynteesituotoksen varastoinnista syntyvää lisää. Käytännössä tämä on hyvin vaikeaa, sillä fotosynteesituotos voi olla varastoitunut hyvin monenlaisina sokerirakenteina joiden kaikkien eristäminen ei tämän työn puitteissa ollut taloudellisesti mahdollista.

Fotosynteesin valovasteen konkaavisuudesta (kuva 1.1) seuraa, että voimakkaassa valossa kasvi hyödyntää valoa suhteellisesti tehottomammin kuin heikossa valossa. Fotosynteesin valovasteen jyrkästi nousevan osan kohdalla toimittaessa sama määrä valoenergiaa johtaa suurempaan tuotokseen kuin valovasteen saturoituneessa päässä. Yläoksien sitoma valo ei siis välttämättä ole kasville yhtä "arvokasta" kuin alaoksien sitoma valo. Täten "efektiivisen valon" vaihtelu voi kasvin kannalta olla hieman pienempi kuin mitattavissa oleva valon absoluuttinen vaihtelu. Lisäksi edellä kuvatun typpipitoisuuden mittausongelman ratkaiseminen voisi lisätä typpipitoisuudessa havaittavia eroja. Kumpikin näistä tekijöistä vaikuttaisi siihen suuntaan, että havaittavan typen jakauma näyttäisi enemmän suoraan verrannolliselta valon jakaumaan, eli kasvattaisi kuvien 4.12 ja 4.14 regressiosuorien kulmakerrointa. Kuitenkaan suoran kulmakertoimen lisääminen ei poista suoran positiivista leikkauskohtaa y-akselin kanssa.

5.3 Lopuksi

Tässä työssä on esitetty tietääkseni ensimmäiset versojen kolmiulotteisen geometrian ja niitä ympäröivän säteilykentän muodon huomioonottavat arviot todellisten versojen kasvukauden aikana sitomasta säteilystä. Esitetyt SLI-arvot arvot kuvaavat kuitenkin vain verson projisoidun neulaspinnan keskimääräistä säteilynsidontaa, ja koko kasvukauden yli integroituna. Säteily ei kuitenkaan jakaudu verson pinnalle tasaisesti. Oker-Blom (1985) on mallintanut männyn (*Pinus sylvestris*) verson muodon geometrisesti ja tutkinut sen avulla valon jakaumaa versomallin pinnalla yksinkertaisissa säteilykentissä. Oker-Blom et al. (1992) ovat samalla lailla tutkineet säteilyn jakaumaa ei vain verson pinnalla vaan myös verson tilavuudessa, mutta edelleen vain yksinkertaisissa säteilykentissä. Jatkossa tulisi pyrkiä yhdistämään laskennalliset versomallit luonnossa esiintyvien säteilykenttien kanssa. Käsillä oleva aineisto versojen morfologiasta antaisi myös mahdollisuuden kehittää edelleen olemassaolevia versojen geometrian malleja.

Nykyään käytettävissä olevalla valokuvaus- ja tietotekniikalla on mahdollista muodostaa paljonkin tässä käytettyä 8×18 -jakoa tarkempia taivaankannen jaotuksia. Muodostettaessa tarkempia taivaalta tulevan säteilyn suuntajakaumia, pilvisyyden mallintaminen saattaa muodostua ongelmaksi. Tässä kohtaa tulisi selvittää minkä verran tietämystä aiheesta valmiiksi löytyy meteorologian ja ilmakehäfysiikan piiristä.

Kun nykyistä tarkempaan ja pienimuotoisempaan geometriaan perustuvat laskelmat ja mittaukset onnistutaan tekemään, tulisi ne yhdistää sopivaan fotosynteesin prosessimalliin (esim. Farquhar et al., 1980) fotosynteesin realistiseksi arvioimiseksi. Tällaisten ennusteiden validointi olisi kohtalaisen hyvin mahdollista, sillä jo nykyään käytettävissä olevilla kannettavilla kaasuanalysaattoreilla ja minikyveteillä pystytään mittaamaan vain muutaman neulasen fotosynteesiä ilman ympäröivien neulasten varjostusta. Verso- ja oksakyvetit sekä nykyiset kokopuukammiot tarjoavat mahdollisuuden saada vertailuhavaintoja sitä mukaa kun laskelmia kehitetään ottamaan huomioon yhä suurempia kokonaisuuksia. Lopullisena haasteena on edelläkuvattujen tulosten yhdistäminen tietämykseen muista fysiologisista prosesseista, ja skaalaaminen koko metsikön tasolle.

Kirjallisuutta

Bell, C. J. ja Rose, D. A., 1981: Light measurement and the terminology of flow. *Plant, Cell and Environment* 4: 89–96.

Ellsworth, D. S. ja Reich, P. B., 1993: Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96: 169–178.

Evans, J. R., 1993: Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. I. Canopy charasteristics. *Australian Jounal of Plant Physiology* 20: 55–67.

Farquhar, G. D., 1989: Models of integrated photosynthesis of cells and leaves. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 323: 357–367.

Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. ja Berry, J. A., 1980: A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* 149: 78–90.

Field, C. B., 1983: Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* 56: 341–347.

Field, C. B. ja Mooney, H. A., 1986: The photosynthesis-nitrogen relations in wild plants. Teoksessa: Givnish, T. (toim.), *On the Economy of Plant Form and Function.* Cambridge University Press, Cambridge, ss. 25–55.

Fritschen, L. J. ja Hsia, J., 1979: Estimation of hourly direct beam and diffuse solar radiation from global solar radiation measurements. Teoksessa: King, S. ja Killen, S. (toim.), *Proceedings of Solar '79 Northwest.* Solar 1979 Northwest, Seattle, WA.

Gates, D. M., 1980: *Biophysical Ecology.* Springer–Verlag, New York.

Hirose, T., Werger, M. J. A. ja van Rheenen, J. W. A., 1989: Canopy development and leaf nitrogen distribution in a stand of *Carex acutiformis*. *Ecology* 70(6): 1610–1618.

Hollinger, D. Y., 1989: Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad leaved evergreen montane forest. *Functional Ecology* 3: 53–62.

Horn, H. S., 1971: *The Adaptive Geometry of Trees*. Monographs in Population Biology, numero 15, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Kalela, E. K., 1961: *Metsät ja metsien hoito*. WSOY, Porvoo.

Karttunen, H., 1998: Gravitaatiosta graafiseen almanakkaan. Teoksessa: Haataja, J. (toim.), *Alkuräjähdyksestä kännykkään – näkökulmia laskennalliseen tieteeseen*, luku 11. CSC – Tieteellinen laskenta Oy.

Karttunen, H., Donner, K. J., Kröger, P., Oja, H. ja Poutanen, M. (toim.), 1995: *Tähtitieteen perusteet*. Tähtitieteellinen yhdistys Ursa, Helsinki.

Kershaw, J. A. ja Larsen, D. R., 1992: A rapid technique for recording and measuring the leaf area of conifer needle samples. *Tree Physiology* 12: 411–417.

Kull, O. ja Niinemets, U., 1993: Variations in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula, Corylus avellana* and *Lonicera xylosteum*. *Tree Physiology* 12: 311–318.

Lappi, J. ja Oker-Blom, P., 1992: Characterizing photosynthetic radiation response or other output function as a mean of element responses. *Journal of Theoretical Biology* 154: 371–389.

Leverenz, J. W. ja Hinckley, T. M., 1990: Shoot structure, leaf area index, and productivity of evergreen conifer stands. *Tree Physiology* 6: 135–149.

List, R. J. (toim.), 1963: *Smithsonian Meteorogical Tables*. 6. painos. Smithsonian Institute, Washington, D. C.

Moon, P. ja Spencer, D. E., 1942: Illumination from a non-uniform sky. *Transactions Illuminating Engineering Society* 37: 707–712.

Oker-Blom, P., 1985: Photosynthesis of a Scots pine shoot: simulation of the irradiance distribution and photosynthesis of a shoot in different radiation fields. *Agricultural and Forest Meteorology* 34: 31–40.

Oker-Blom, P. ja Smolander, H., 1988: The ratio of shoot sihouette area to total needle area in Scots pine. *Forest Science* 34: 894–906.

Oker-Blom, P., Lahti, T. ja Smolander, H., 1992: Photosynthesis of a Scots pine shoot: a comparison of two models of shoot photosynthesis in direct and diffuse radiation fields. *Tree Physiology* 10: 111–125.

Rich, P. M., 1989: *A manual for analysis of hemispherical canopy photography.* Los Alamos National Laboratory, LA-11733-M. Los Alamos, New Mexico.

Smolander, H., 1984: Measurement of fluctuating irradiance in field studies of photosynthesis. *Acta Forestalia Fennica* 187: 1–56.

Sprugel, D., 1989: The relationship of evergreennes, crown architecture, and leaf size. *American Naturalist* 133: 465–479.

Sprugel, D., Brooks, J. R. ja Hinckley, T. M., 1996: Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16: 99–108.

Stenberg, P., 1996a: Simulations on the effects of shoot structure and orientation on vertical gradients in intercepted light by conifer canopies. *Tree Physiology* 16: 99–108.

Stenberg, P., 1996b: *Metsikön rakenne, säteilyolot ja tuotos.* Helsingin yliopiston metsäekologian laitos.

Stenberg, P., Linder, S. ja Smolander, H., 1995: Variation in the ratio of shoot silhouette area to needle area on fertilized and unfertilized Norway spruce trees. *Tree Physiology* 15: 705–712.

Stoer, J. ja Bulirsch, R., 1993: *Introduction to Numerical Analysis.* Springer Verlag.

Stone, J. F., 1983: On julian day notation for meteorological conditions. *Agricultural Meteorology* 29: 137–140.

Verhagen, A. M. W., Wilson, J. ja Britten, E. J., 1963: Plant production in relation to foliage illumination. *Annals of Botany* 27: 627–640.

Western Solar Utilization Network, 1980: *Washington Solar and Weather Information.* Western SUN, Portland Oregon.

Wolfram, S., 1996: *The Mathematica Book.* Wolfram Media. Luettavissa myös www:ssä; http://documents.wolfram.com/v4/.