



Kan skillnader i bladarea, biomassa och kväveförklara produktionsskillnader mellan tall (*Pinus sylvestris*) och gran (*Picea abies*)?

*Can differences in leaf area, biomass and nitrogen content explain the production differences between Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*)?*



Martin Goude

Handledare: Urban Nilsson

Sveriges lantbruksuniversitet

Examensarbete nr 253

Institutionen för sydsvensk skogsvetenskap

Alnarp 2016



Kan skillnader i bladarea, biomassa och kväveförklara produktionsskillnader mellan tall (*Pinus sylvestris*) och gran (*Picea abies*)?

*Can differences in leaf area, biomass and nitrogen content explain the production differences between Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*)?*



Martin Goude

Handledare: Urban Nilsson, SLU, Inst. för sydsvensk skogsvetenskap

Examinator: Eric Agestam, SLU, Inst. för sydsvensk skogsvetenskap

Sveriges lantbruksuniversitet

Examensarbete nr 253

Institutionen för sydsvensk skogsvetenskap

Alnarp 2016

Examensarbete i skogsskötsel/skogshushållning ingående i
Jägmästarprogrammet SY001, SLU kurskod EX0766, 30hp, Avancerad nivå A2E

FÖRORD

Idén för examensarbetet kom redan under hösten 2014 då jag tog kontakt med Urban Nilsson, professor vid inst. för sydsvensk skogsvetenskap, angående examensarbete och idén kring en jämförande studie mellan tall och gran kom då upp. Båda var intresserade att titta närmare på detta och under 2015 formulerades en tydligare idé och plan för hur studien skulle utformas. Studien syftar till att öka förståelsen kring skogens produktion och tillväxt och hur trädens egenskaper inverkar på detta. Jag vill tacka min handledare Urban Nilsson som hjälpt mig med idéer kring vad arbetet skulle innehålla och med statistik och beräkningar. Jag vill också tacka Ida Manfredsson i Vindelns försökspark. Hennes erfarenhet och kunskap kring skörd och bearbetning av biomassa har varit oumbärlig och utan hennes hjälp hade arbetet inte blivit så bra som det blev.

Alnarp, Februari 2016

Martin Goude

SAMMANFATTNING

I Sveriges boreala vegetationszon domineras skogen av tall och gran och produktionen begränsas av tillgången på kväve. Tillgängligt kväve tas upp genom rötterna och koncentreras till trädets aktiva delar som t.ex. barr, grenar och bark. Kvävet påverkar fotosyntes och tillväxt och har en positiv korrelation med bladarean och bladens fotosyntetiserande kapacitet. Få studier har jämfört produktionen mellan tall och gran men de som gjorts har visat på en likvärdig eller högre produktion för tall i den boreala zonen. I denna studie undersöktes skillnader i biomassa, bladarea och kväveinnehåll för att kunna förklara de produktionsskillnader som kunnat ses mellan trädslagen. Studien är baserad på data som samlats in från ett långtidsförsök i Flakaträsk under hösten 2015. Med hjälp av det insamlade datamaterialet och tidigare inventeringar jämfördes olika egenskaper mellan trädslagen. Resultaten visade att tall hade större biomassa i stam och grenar medan gran hade större barrvikt. Tillväxt var högre för tall mellan 1991 -2010 men ingen signifikant skillnad i tillväxt kvarstod under period 2011-2015. Det var signifikant lägre bladarea (LAI) för tall men ingen skillnad i specifik bladarea (SLA) och generellt var bladarean låg för båda trädslagen. Det totala kväveinnehållet var större för tall och skillnaden i koncentration var i barr där tall hade en större kvävekoncentration. Kvävehalterna i båda trädslagen var låga. Eftersom tillväxten under den senaste tillväxtperioden var den samma för båda trädslagen kunde inte de skillnader som fanns förklara den tidigare stora tillväxtskillnaden. Den låga bladarean och kvävehalten för båda trädslagen hänger inte ihop med den höga tillväxten. En förklaring kan vara hög allokering av tillväxt till stamtillväxt men det behövs ytterligare studier som tittar på detta för att kunna ge ett svar. Ytterligare studier behöver också titta mer på bladareans samband med produktion och hur detta ser ut på andra lokaler.

Nyckelord: LAI, SLA, Bladarea, Kväve, Biomassa, Fotosyntes, Produktion

SUMMARY

In Sweden's boreal vegetation zone, Scots pine and Norway spruce dominate the forest and production is limited by the availability of nitrogen. Available nitrogen is absorbed and transported through the roots and concentrated in the active parts such as needles, branches and bark. Nitrogen affects photosynthesis and growth and have a positive correlation with leaf area and photosynthetic capacity. Few studies have compared the production of pine and spruce, but those made have shown a similar or higher production for pine in the boreal zone. This study looks at differences in biomass, leaf area and nitrogen content in order to explain the production differences that can be seen between the species. This study is based on data collected from a long-term experiment in Flakaträsk in autumn 2015. With the help of the collected data and previous inventories different characteristics were compared between pine and spruce. The results showed that pine had greater biomass in the stem and branches while spruce had higher needle weight. Growth was higher for pine between 1991 -2010, but no significant difference remained in the period 2011-2015. It was significantly lower leaf area index (LAI) for pine but no difference in specific leaf area (SLA) and a generally low LAI for both species. The nitrogen content was low for both species. The total nitrogen content was higher for pine and the largest difference in concentration of nitrogen was in the needles where pine had a higher concentration. As the growth in the recent period was the same for both tree species the earlier large difference in growth could not be explained by the results in this study. The low leaf area and nitrogen content of both tree species do not fit together with the high growth. One explanation may be high allocation of growth to stem growth but more studies are needed in order to give an answer. Further studies also need to look at the correlation between leaf area and production and how the relationships apply to other sites.

Keywords: LAI, SLA, Leaf area, Nitrogen, Biomass, Photosynthesis, Production

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Förord.....	3
Sammanfattning.....	4
Summary	5
Innehållsförteckning.....	6
Inledning.....	7
Bakgrund	7
Hypotes	9
Syfte och mål.....	9
Material och metoder	10
Lokalen	10
Fältarbete	11
Labbarbete	12
Bladareamätning	13
Bearbetning av datamaterialet och statistisk analys	14
Resultat.....	16
Biomassa.....	16
Marklunds biomassafunktioner	18
Tillväxt	19
Bladarea.....	20
Kväve	21
Diskussion.....	23
Biomassa.....	23
Tillväxt	23
Bladarea.....	24
Kväve	25
Felkällor och förbättringar	26
Slutsatser	27
Referenser	28

INLEDNING

Bakgrund

Sveriges är ett skogsrikt land där 57 % (23,2 miljoner hektar) av landareal täcks av produktiv skogsmark. Denna skogsmark domineras av i huvudsak två trädslag, tall (*Pinus sylvestris*) och gran (*Picea abies*). Dessa två arter utgör 39 respektive 42 % av den produktiva skogsmarksarealens totala volym (Skogsstyrelsen 2014). Tallen är klassad som ett pionjärträdslag som etablerar sig efter störning. Jämfört med gran har tall snabb ungdomstillväxt och en tillväxt som kulminerar jämförelsevis tidigt. Tall anses växa bättre än gran på torrare och mindre näringsrika marker (Ekö m fl. 2008, Heiskanen & Mäkitalo 2002). Gran klassas i sin tur som ett sekundärt trädslag som har en lägre tillväxt i ungdomen och en senare kulmination av tillväxten i jämförelse med pionjärträdslag som tall (Engelmark & Hytteborn 1999). Gran anses generellt sätt växa bättre på mer bördig och fuktig mark (Ekö m fl. 2008, Heiskanen & Mäkitalo 2002).

Norra och mellersta Sverige tillhör den boreala vegetationszonen som i söder gränsar till den hemiboreala vegetationszonen vid den 60:e breddgraden. I nordvästra delen av landet gränsar den mot den alpina zonen. Det som utmärker den boreala zonen är en naturlig dominans av barrträd och en markvegetation som domineras av ris-vegetation från Ericaceae-familjen och gräs som kruståtel (*Deschampsia flexuosa* L.) (Hedwall m fl. 2013). Produktionen av skog i boreala ekosystem är till största del begränsad av tillgången på kväve. Att lätta på den begränsningen genom att tillföra kväve ökar tillväxten för de allra flesta arter i den boreala zonen (Tamm 1991).

Kväve tas upp av träden i form av mineraliserat ammonium och nitrat, men kan även tas upp i form av enklare organiska molekyler. Vissa arter (t.ex. al) har också förmågan att binda kväve direkt från luften (Tamm 1991). Tillgängligt kväve för växter finns naturligt till största delen bundet i organiskt material i förna och humus, men även en del i organiskt material i mineraljorden (Tamm 1991, Nykvist 1977). Den största delen av markens kväve finns i form av svårnedbrytbara organiska humusämnen. Det lättillgängliga kvävet utgör en liten del av det totala kväveförrådet i marken eftersom när det frigjorts genom nedbrytning av organiskt material, tas det snabbt upp av växternas rötter. En ståndorts naturliga kvävetillgång bestäms därför inte direkt av markens kväveinnehåll utan av nedbrytningshastigheten av det organiska materialet (Magnusson 2015). Fördelningen av kväve inom en ståndort skiljer sig beroende på ståndortsfaktorer och trädslag. En tallhed har ett totalt kväveinnehåll som är förhållandevis lågt med en stor del bundet i mineraljorden och immobiliserat i trädens biomassa. I mer fuktiga och bördiga granskog där det är ett större förnafall och mer organiskt material finns betydligt mer kväve totalt sätt och en större andel är bundet i organiskt material i mårлагret (Nykvist 1977). För en tallhed i Vindeln mättes fördelningen av kväve (kg/ha) inom en ståndort och man kom fram till att 120 kg/ha fanns i träd och stubbe, 12 kg/ha i stubbe och grova rötter, 340 kg/ha i måren och finrötter och 2400 kg/ha i mineraljorden (Egnell m fl. 1991). För en granskog i Garpenberg var fördelningen i träd och stubbe 370 kg/ha, 45 kg/ha i stubbe och grova rötter, 1150 kg/ha i mår och finrötter och 2750 kg/ha i mineraljorden (Nykvist 2000). Den största delen av kvävet finns i mineraljorden men det är inte tillgängligt i det korta perspektivet på grund av att det till mesta delen består av svårnedbrytbara humusämnen som tar väldigt lång tid att bryta ner. Det som är relativt lättillgängligt är istället det som finns i den färskare förnan där delar av det organiska materialet snabbt kan brytas ner och på så sätt frigöra kväve (Nykvist 2000, Tamm 1991).

När träden tagit upp kvävet fördelar det sig runt om i alla delar. Fördelningen är inte jämn över hela trädet utan kvävet allokeras i huvudsak till vissa delar. Generellt kan man säga att de högsta koncentrationerna av kväve återfinns i de mer aktiva delarna där tillväxt eller andra aktiva processer sker. De största kvävekonzentrationerna hittas därför främst i blad, bark, rötter, unga grenar och årsskott där blad har de högsta koncentrationerna. Koncentrationerna är betydligt lägre i de mer inaktiva delarna av trädet som stammen, grova grenar och grova rötter (Alriksson & Eriksson 1998, Ingerslev 1999, Ingerslev & Hallbäcken. 1999, Palviainen & Finér 2012, Hellsten m fl. 2013). Kvävemängderna i trädet skiljer sig mellan gran och tall, vilket till viss del kan förklaras med att trädslagen fördelar tillväxten av biomassa olika. Gran har ofta en större krona och har då mer biomassa i form av barr och grenar än tall. Detta har som resultat att gran ofta innehåller mer kväve totalt sätt i jämförelse med tall. Men sett generellt över trädet har man tidigare inte sett några skillnader i koncentrationerna av kväve per viktenhet (Merilä m fl. 2014, Palviainen & Finér 2012). Kväve påverkar inte bara tillväxten utan har också visat sig kunna påverka hur tillväxten fördelar sig i trädet genom att en ökad kvävetillgång ger en minskad rottillväxt och rotutbredning. Istället satsar då trädet på mer koncentrerade rotsystem och på tillväxt ovanjord, då i första hand kronan som i sin tur leder till en ökad stamtillväxt (Wilson 1988, Ingestad & Ågren 1991).

Kvävetillgång och trädens kväveinnehåll är en viktig produktionsfaktor då högre kvävekonzentrationer i trädet tyder på god kvävetillgång och hög tillväxt (Tamm 1991). En annan viktig faktor för produktionen som är kopplad till kvävetillgången är mängden barr. Vid ökad tillgång på kväve ökar mängden barr och deras förmåga till fotosyntes. Detta gör att trädet får en ökad förmåga att omvandla solljus, CO₂ och vatten till kolhydrater som kan användas till att växa (Lim m fl. 2015, Vose & Allen 1988, Albaugh m fl. 1998, Zha m fl. 2002). Mängden barr benämns ofta i form av bladarea (hur stor yta bladen täcker) som i sin tur är en del i termen bladareaindex (Leaf Area Index; LAI). LAI beskriver krontäckning och är ett mått på hur mycket bladarea ett bestånd eller en skog har per enhet markyta (t.ex. m²barr/m² markyta). LAI har en skala som går från 0 (vid barmark) till ca 10 (för väldigt täta barrskogar) (Chen m fl. 1997). För att få fram LAI måste man oftast först ta fram specifik bladarea (Specific Leaf Area; SLA) vilket beskriver förhållandet mellan bladarean och bladens torrsvikt (cm²/g). SLA kan användas som indikator för barrens och trädets förmåga till fotosyntes då låga SLA värden indikerar hög kapacitet (Hager & Sterba 1985, Weiskittel m fl. 2008). SLA påverkas av trädart, ljusförhållande, ålder på bladen, ålder på trädet, position i kronan, vattentillgång och kvävetillgång (Hager & Sterba 1985, Marshall m fl. 2003, Weiskittel m fl. 2008, Xiao m fl. 2006, Zha m fl. 2002).

LAI är en av de viktigaste faktorerna som påverkar skogsproduktionen och beståndsdynamik då det påverkar ljusförhållandena på marknivå (Amponsah m fl. 2005, McCarthy m fl. 2007). Ur produktionssynpunkt är bladarea en av de viktigaste faktorerna då det är i bladen som träden producerar all sin energi som används vid tillväxten och en ökad bladarea ger en ökad tillväxtpotential (Albrektson m fl. 2012, Chen m fl. 1997, Gower m fl. 1999). Mängden tillgängligt kväve ger som sagt en ökad potentiell tillväxt, men det är fler faktorer som spelar in i trädens bladarea och beståndets LAI. Det påverkas också av beståndsegenskaper, skötsel, klimat, sjukdomar och ståndortsfaktorer (Amponsah m fl. 2005, Bond-Lamberty m.fl. 2002, Hager & Sterba 1985, Xiao m.fl. 2006). De flesta skogar når inte sin potentiellt maximala bladarea, främst på grund av vatten- och/eller kvävebrist (McCarthy m fl. 2007).

Men hur står sig produktionen mellan de två viktigaste trädslagen i Sverige? Trots att tall och gran har dominerat skogsbruket i Sverige under lång tid och en hel del forskning gjorts på dem enskilt har få studier utförts som jämför produktionen av de båda trädslagen. En studie som gjort detta är från 2008 (Ekö m fl. 2008) där data från riksskogstaxeringen användes för

att få den potentiella tillväxten av tall, gran och björk i hela landet genom att jämföra ståndortsindex och olika ståndortsfaktorer. Det man kom fram till var att tallens tillväxt i södra Sverige var 60 % av granens medan i norra Sverige var produktionen jämförbar.

Runt 1970 etablerades de första långtidsförsöken där produktionen för gran och tall skulle jämföras. En studie som undersökte detta utfördes 2001 (Jonsson 2001). Här studerades volymtillväxten på gran- och talltor i Främlinghem, Gävleborg, vid 43 års ålder (halva omloppstiden). Det man kom fram till var att tall hade en högre volymproduktion än gran och generellt sett ett högre ståndortsindex. En ytterligare studie som tittade på produktionsskillnader genomfördes 2012 (Nilsson m fl. 2012). Här studerades 12 lokaler med tall och gran på samma ståndort där volymtillväxten jämfördes 50-70 år efter plantering. Ytorna var spridda över inre delarna av norra Sverige på olika ståndorter. Resultaten visade på en högre produktion för tall på de flesta av ytorna, utom de mest bördiga där gran hade en likvärdig produktion som tallen. Denna studie visade på att tall har högre produktionspotential än gran även utanför de mer traditionella tallmarkerna.

Det har som sagt gjorts få studier på skillnader i produktion mellan gran och tall på samma lokal. De som gjorts har tydligt visat på en högre produktion för tall jämfört med gran i norra och mellersta Sverige. Liknande resultat har visat sig vid inventeringar gjorda på flera lokaler, bland annat den som den här studien är utförd på. Men vad är det då som gör att de olika trädslagens tillväxt skiljer sig åt? I den här studien kommer jag att titta på skillnader i olika egenskaper hos träden för att kunna hjälpa till att förklara varför trädslagets tillväxt skiljt sig så mycket som det gjort på den här lokalen. De egenskaper som jämförs i studien är trädens biomassa, kväveinnehåll och bladarea.

Hypotes

1. Biomassan är högre för tall och därmed är också bladareaindex (LAI) större för tall än för gran. Produktionsskillnaden mellan trädslagen förklaras av skillnad i bladarea eftersom bladareaindex är starkt kopplat till produktion.
2. Tall har högre totalt innehåll av kväve än gran vilket kan förklara skillnaden i tillväxt då kväveinnehåll är kopplat till produktion.

Syfte och mål

Syftet med studien var att med hjälp av statistiska analyser av data insamlat under hösten 2015 studera tre olika egenskaper hos tall och gran. Egenskaperna var fördelning av biomassa, samt fördelning och mängd kväve och bladarea. Detta gjordes för att få fram eventuella skillnader mellan trädslagen som sedan kunde hjälpa till att förklara varför tallen har haft en högre produktion än granen på den aktuella lokalen. Studien kan förhoppningsvis hjälpa till i förståelsen kring vad det är som gör att tall och gran växer olika vid samma utgångsläge och hur det hänger ihop med de tre egenskaper som studeras. Eftersom det gjorts få liknande jämförande studier tidigare kan den här öppna upp för framtida studier som går in mer på djupet i någon av faktorerna som studerats eller tittar på andra möjliga förklaringar.

MATERIAL OCH METODER

Lokalen

Datamaterialet som studien bygger på är inhämtat från försök 2458 – Flakaträsk nära Lycksele i Västerbotten (64°16'19.446"N, 18°30'9,849"E). Försöket anlades år 1968 av Vadim Söderström och Nils Nykvist och försöket är uppdelat på två lokaler. En är placerad i Flakaträsk och den andra är placerad i Getmossen nära Garpenberg i södra Dalarna. Lokalen i Flakaträsk ligger på den 64:e breddgraden med en altitud på 420-450 m (Nykvist 2000). Klimatet på lokalen är ett inlandsklimat med en årsmedeltemperatur på ca 1 °C (SMHI 2015). Årsnederbörden ligger normalt på mellan 500-600 mm (SMHI 2015). Jordarten är en sandig-moig-morän och jordmånen är en järnpodsol. Marken har en frisk markfuktighet och markvegetationen är ristyp (Nykvist 2000).

Syftet med försöket var att studera planteringsresultat vid plantering med eller utan markberedning där ytan antingen hade:

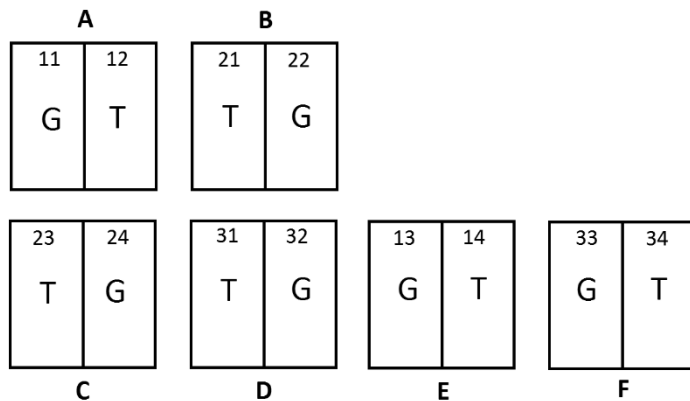
1. Hyggesavfallet kvarlämnat (parcell A och E)
2. Hyggesavfallet borttaget (parcell B och C)
3. Hyggesavfallet bränt (parcell D och F)

Det var anlagt som ett randomiserat parcellförsök med de tre behandlingarna i två upprepningar, vilket ger totalt sex parceller där varje parcell är 50x50 m (Fig. 1). Vid plantering delades parcellerna in i avdelningar (25x50 m), där ena avdelningen planterades med gran och den andra med tall. Nettoytan där träden mätts var olika för de olika avdelningarna (Tabell 1).

Tabell 1 Nettoytans area (ha) för de 12 avdelningarna i försöket.

Table 1 Net surface area (ha) of the 12 departments in the experiment.

Avdelning	Area nettoyta (ha)	Avdelning	Area nettoyta (ha)
11	0,0355	23	0,0378
12	0,037	24	0,0385
13	0,037	31	0,0383
14	0,0384	32	0,0381
21	0,0373	33	0,0375
22	0,0373	34	0,0353



Figur 1 Försöksupplägget i Flakaträsk med de sex parcellerna A-F och de 12 avdelningarna 11-14, 21-24 och 31-34. Man ser också vilket trädslag som är i vilken yta där G står för Gran och T står för Tall.

Figure 1 The experimental design in Flakaträsk with the six parcels A-F and the 12 departments 11-14, 21-24 and 31-34. You can also see which tree species that is in the department where G stands for Norway spruce and T stands for Scots pine.

Fältarbete

I september 2015 inhämtades biomassa från 8 granar och 8 tallar i Flakaträsk. De 16 träden fördelades på lokalens sex ytor. Träden valdes ut från en lista på alla träd i försöket efter på förhand uppställda kriterier. Träden skulle vara utspridda mellan alla ytor. De utvalda träden skulle också följa den diameterfördelning som fanns inom trädslaget och de fick inte ha skador, sprötkvistar, dubbeltoppar eller andra defekter som gjorde dem icke representativa. Med dessa kriterier lottades de 16 träden ut. Den framlottade trädlistan fick sedan korrigeras i fält och några träd fick bytas ut. De träd som byttes ut var sju tallar som inte gick att fälla utan att det blev för stora skador på träden eller kvarvarande bestånd. Träden kunde också ha en skada eller egenskap som missats under tidigare inventering och som gjorde dem icke representativt.

De biomassaprover som samlades in var stamtrissor, provgrenar och rottrissor. Samtliga delar av trädet vägdes i fält för att få en friskvikt på hela trädet. De mindre delarna vägdes på en 30 kg våg med en noggrannhet på 0,5 g och de stora delarna vägdes på en 100 kg våg som mätte med en noggrannhet på 10 g. Efter varje fältdag lades alla prover i frysar för att bevara färskheten.

Innan träden fälldes markerades norr på stammen med en nål för att man skulle veta väderstrecken på trädet även efter fällning. Längden på trädet mättes efter att trädet fällts för att få så noggrann längd som möjligt. Längden utgick ifrån att måttbandets 1,3 m satt på brösthöjdskorset (stammens 1,3 m). Krongräns och kronlängd mättes också för att kunna dela upp kronan i tre delar, stratum 1, 2 och 3 där stratum 1 var den nedersta tredjedelen på kronan och stratum 3 var den översta tredjedelen.

I varje kronstratum togs det ut fyra representativa provgrenar, sammanlagt 12 provgrenar per träd. Den första provgrenen skulle alltid (vid möjlighet) tas i nordlig riktning och resterande togs sedan i en "spiral" i högervarv längs stratumet så att grenar i alla riktningar kom med. Om detta inte gick klipptes fyra representativa provgrenar för stratumet. Stammen under den levande kronan sattes som stratum 0 och här togs fyra döda provgrenar på samma sätt som i

den levande kronans stratum. Efter att provgrenar valts ut klipptes samtliga grenar ner för att kunna väga hela kronan. Kronan vägdes i de stratum som mäts fram tidigare, stratum 0,1,2 och 3. De döda grenarna som ibland fanns i den levande kronans stratum vägdes separat för varje stratum.

Stamtrissor togs också ut från varje träd där varje trissa var ca 3-4 cm tjocka. Innan de sågades ut togs diameter och barkmått för varje trissa och längden på de tio senaste årsskotten mättes. Den första trissan togs vid fällskäret (vilket i verkligheten var mellan 5- 10 cm ovanför det riktiga fällskäret för att få en hel trissa), nästa vid 1,3 meters höjd (brösthöjd) och sedan vid varannan meter (2, 4, 6 m, osv). När stammen delats upp mättes diametern i topp och botten samt total längd på de kvarvarande stamdelarna mellan de uttagna trissorerna.

En rot per träd grävdes också fram så att diametern längst ut var ca 2 cm. Roten sågades sedan av så nära stubben som möjligt och fem trissor togs sedan ut från varje rot, jämnt fördelat för att få med ett representativ prov av roten.

Labbarbete

På labb togs torrvikter fram för alla delar av trädet som tagits med från fält. Alla delar av trädet separerades vilket gav ved, bark, grenar och barr för sig. Grenarna klipptes ner i mindre delar för att passa i de aluminiumformor som användes vid torkningen i torkskåp. Innan grenar och barr torkades togs ett barrprov ut för varje stratum på ca 80 barr (20 representativa barr från varje provgren). Dessa barr användas senare för bladareamätning (se nedan). Dessa frystes för att de inte skulle torka och krympa. Det togs också ut ett grenprov (en grenstump på ca 2-3 cm) från varje provgren som torkades separat. För att få med en spridning på storlekar togs grenproven på olika delar av grenarna, från tjockaste närmast stammen till smalare längre ut på grenen.

De nerklippta grenarna torkades i 70 °C i ett dygn. Därefter separerades barren från grenarna och ett torkat barrprov togs från varje stratum för kommande näringsanalyser (3 prover per träd). Mängden barr var ungefär 2-4 g. Allt utom barrproven fick sedan torka ytterligare ett dygn och sedan vägdes torrvikterna för varje del. Resultatet blev då en torrsvikt för varje stratum per träd vilket gav torrsvikten för grenar (exklusive barr) för stratum 1,2 och 3, torrsvikten för barr för stratum 1,2 och 3 samt torrsvikten för döda grenar för stratum 0.

För trissorerna togs torrvikter för ved och bark fram. Stam- och rottrissorerna behandlades på samma sätt. Barken separerades och vägdes för sig innan bark och ved fick torka i 70 °C i två dygn. Torrsvikten vägdes sedan för allt. Veden fick torka ytterligare några dygn beroende på storlek innan de var torkade. För att kontrollera att de torkat klart vägdes trissorerna efter varje ytterligare dygn och om ingen viktminskning skett jämfört mot den förra vägningen ansågs trissorerna torkade.

Efter att alla delar av trädet separerats och torkats togs det ut prover som analyserades för kväveinnehåll. Totalt åtta prover togs ut per träd, vilka var:

- Ett stamvedsprov
- Ett stambarksprov
- Ett rotvedsprov

- Ett rotbarksprov
- Ett grenvedsprov
- Tre barrprov (ett per strata)

För stamvedsproven togs det ut en tårtbit från alla de torkade trissorna. Detta gjordes för att slippa hantera hela trissor vid analysen men samtidigt få med en hel radie från märg till yttersta årsring. Detta gjordes inte för de mindre trissorna eller rötterna då de redan var små, lätthanterliga och inte gick att dela på så lätt. En triangulär tårtbit togs ut för att få med en representativ mängd av trissan. Ett prov togs från varje trissa och proverna lades sedan ihop till ett stamvedsprov per träd.

Barken togs ut på liknande sätt där en proportionell del av barken för varje trissa togs ut till ett gemensamt barkprov för hela trädet. För rötterna togs all rotbark till ett gemensamt rotbarksprov per rot för att det var så pass lite bark från början.

För den kemiska analysen skickades de uttagna proverna först till malning för att sedan analyseras. Analysen gjordes med en masspektrometer som genom förbränning omvandlar kolet och kvävet i proverna till CO₂ och N₂. Mängden av dessa gaser mäts sedan och efter omvandling och korrigering kommer resultaten ut i form av procent kol respektive kväve per mängden torr biomassa.

Bladareamätning

Bladareamätningen gjordes genom att scanna in barren och räkna ut barrrens area med hjälp av programmet ImageJ. För varje bild scannades ca 80 barr in med en upplösning på 800 dpi. Vid scanningen placerades barren ut över scannern så att inga eller så få barr som möjligt korsade varandra. Detta för att inte någon bladarea skulle försvinna. Tallbarren veks också ut för att tydliggöra det enskilda barret i barrparet. En linjal placerades ut i botten på varje bild för att få en referenslängd vid areamätningen. Efter scanning torkas barren (70 °C i ett dygn) för att få fram en torrsvikt per inskannat barrprov.

Vid bildanalysen i ImageJ mättes först referenslängden i bilden. Ett *Straight* segment gjordes för en känd längd på linjalen i botten på bilden. Sedan fördes referenslängden in: *Analyze* → *Set scale*. För att få fram själva arean markeras pixlarna i bilden som föreställer barren: *Image* → *Adjust* → *Threshold*. Programmet hittar själv var barren finns genom att se färgkontraster mellan de mörka barren och den vita bakgrunden. Skalan i *Threshold* anpassades tills de markerade pixlarna precis täckte barren. Det är dessa markerade pixlar som mäts och resultatet visades i form av bladarea (cm²) för barrprovet, *Analyze* → *Analyze Particles*. Innan analys kryssades rutan för *Summarize* i för att få en total area per bild. För att linjalens mörka ytor inte skulle komma med i analysen markeras bara ytan med barren som den yta där arean skulle räknas ut. Ytan markerades med verktyget *Rectangular*. För att få bort eventuellt brus i bilden som små partiklar som annars räknas med i arean skrevs ett krav in att partiklarna som analyseras måste vara minst 100 pixlar stora.

Bearbetning av datamaterialet och statistisk analys

Allt datamaterial som samlades in i fält och på labb fördes in i Excel. Det första som gjordes var att göra om alla vikter till samma enheter, i det här fallet till gram (g). Datat för biomassan användes för att räkna fram kvoter som i sin tur användes för att få fram totala torrvikter per träd. Som exempel togs kvoten för provgrenar fram genom att dividera provgrenarnas totala torrsvikt med provgrenarnas totala frisksvikt ($g \text{ torrsvikt}/g \text{ frisksvikt}$). Det gav då en kvot för hur mycket av frisksvikten som utgörs av ren torr biomassa. Kvoten multipliceras sedan med den totala frisksvikten för alla grenar i stratumet vilket resulterade i den totala torrsvikten för alla grenar i stratumet. När detta gjorts för samtliga stratum för ett träd summerades de ihop till ett totalvärde på grenarnas torrsvikt för hela trädet. Samma metod använd för att beräkna totala torrsvikten för barren, medan beräkningsgången för stammen var lite annorlunda. Kvoter togs fram för varje trissa genom att dividera trissans torrsvikt med frisksvikt ($g \text{ torrsvikt}/g \text{ frisksvikt}$). För att sedan få fram torrsvikten för varje del av stammen gjordes ett medelvärde av kvoten i botten och i toppen av stamdelen för att få fram en medelkvot per stamdel. Sedan multiplicerades denna nya medelkvot med stamdelen frisksvikt för att få fram torrsvikten. För den översta och nedersta stamdelen användes bara en kvot från den enda trissan de var i kontakt med. För att sedan få fram stammens totala torrsvikt summerades torrsviktorna för alla stamdelar med alla trissor vilket gav total torrsvikt per trädstam.

För att kunna överföra detta på hela beståndet gjordes regressioner där trädets totala torrsvikter plottades mot diameter. Detta gjordes i Excel där Power-trendlinjer togs fram som gav en regressionsformel över hur vikten för de olika delarna förhåller sig till brösthöjdsdiametern på trädet. Denna typ av regression gjordes för barrvikten, grenvikten och stamvikten. När alla funktioner tagits fram togs alla vikter fram för samtliga träd i försöket genom att sätta in trädets diameter i funktionen. För barrvikten hos tallen sattes ett fixt värde på barrvikten (5,65 kg) vid en diameter på 180 mm och uppåt. Detta gjordes på grund av att barrvikten var konstant för träd grövre än 180 mm. För att få fram det slutgiltiga resultatet per trädslag summerades alla vikter till en totalvikt per del och trädslag. Denna räknades om till ton och dividerades med arean på trädslagets provytor för att få fram slutresultatet ton/ha.

Den inmätta biomassan per provträd jämfördes också mot biomassa framräknad med Marklunds biomassafunktioner (1988) för grenar, barr och stamved. Grenbiomassan från Marklund var inklusive barr och för att kunna jämföra med den insamlade subtraherades Marklunds biomassa för barr från Marklunds grenbiomassa för att få en skattning på grenbiomassa. De olika biomassorna plottades sedan mot brösthöjdsdiameter för att lättare kunna jämföras.

För bladarean togs också regressioner fram för att kunna applicera en bladarea för alla träd i försöket och sedan få fram gran- och tallarnas bladarea index (Leaf Area Index, LAI). För att få fram bladarean per träd beräknades först arean per viktenhet, Specific Leaf Area (SLA, cm^2/g). Den framtagna arean (cm^2) från ImageJ divideras med de inskannade barrrens torrsvikt. Detta värde användes sedan för att beräkna stratumets totala bladarea med hjälp av stratumets totala torrsvikt för barr genom att multiplicera SLA med stratumets torrsvikt ($LA = (\text{cm}^2/\text{g}) * \text{g}$). Sedan adderades bladarean för de tre stratumen och resultatet blev hela trädets totala bladarea (cm^2). Detta värde plottas mot trädets diameter (som för biomassan) för att beräkna en regressionsfunktion som användes för att beräkna bladarean för alla träd. Detta gjordes precis som vid beräkningarna med biomassan genom att använda funktionen med diametern för samtliga träd. LAI räknas sedan ut genom att dividera total bladarea för alla träd i ytan med försöksytans area, bladarea/markytans area ($LAI = m^2/m^2$).

Bearbetning av data från kväveanalyserna skedde på liknande sätt som ovan. Resultaten från analysen var i form av procent kväveinnehåll i proverna. Denna procent multiplicerades med provträdens totala biomassa för att få fram provträdens totala kväveinnehåll. Regressioner togs sedan fram där trädens kvävevikt plottades mot diameter. Regressionsfunktionerna användes sedan precis som beskrivits ovan i delarna om biomassa och bladarea för att få fram en total kvävevikt (kg) per hektar.

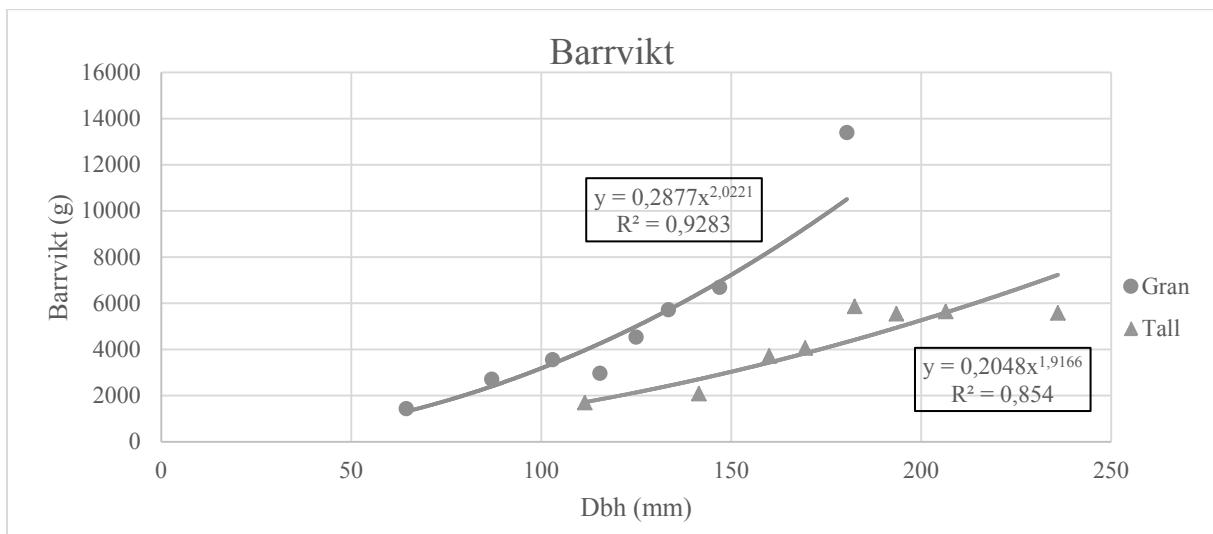
Tillväxten räknades ut för båda trädslagen genom att först räkna ut provträdens volym med hjälp av Brandels volymfunktioner (Brandel 1990). Dessa volymer plottades sedan mot diametern för att få fram sekundära volymfunktioner. Det togs fram tre funktioner per trädslag, en för varje inmätningstillfälle (1990, 2010 och 2015). Funktionerna applicerades sedan på samtliga inmätta träd och resultatet blev en volym per träd. Den totala volymen per avdelning jämfördes sedan för att få fram tillväxten mellan inmätningstillfällena. Man fick då fram en medeltillväxt (m³sk/ha, år) mellan perioden 1991-2010 och 2011-2015.

Statistiska analyser togs fram för resultaten med programmet R. I de statistiska analyserna sattes de sex parcellerna (A-F) som block och analyserna gjordes blockförsök. Analysen var en två-vägs Anova med faktorerna trädslag och block. Gränsen för statistisk signifikans sattes till $p < 0,05$.

RESULTAT

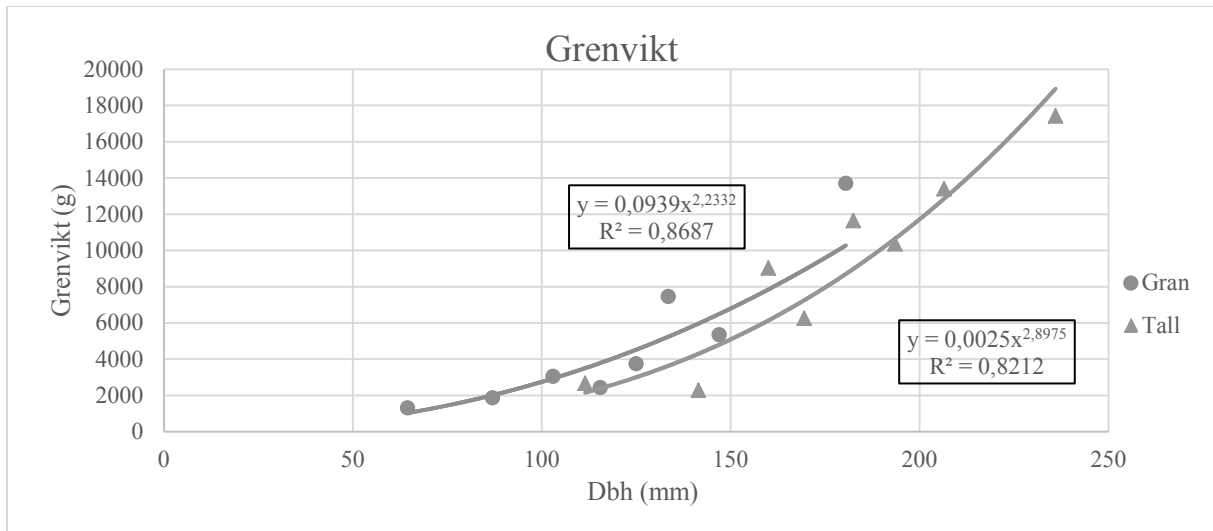
Biomassa

Regressionsfunktionerna som visar på förhållandet mellan vikten av barr, grenar och stam och brösthöjdsdiametern redovisas i figur 2 - 4. Gran hade en högre barrvikt vid samma diameter jämfört med tall (Fig. 2). I absoluta tal var denna skillnad större för grova träd än för klena. Också grenarnas biomassa var större för gran än för tall vid samma diameter men den absoluta skillnaden var oberoende av diameter (Fig. 3). Tall hade något högre stamvikt än gran vid samma diameter men den absoluta skillnaden påverkades inte av diameter (Fig. 4).



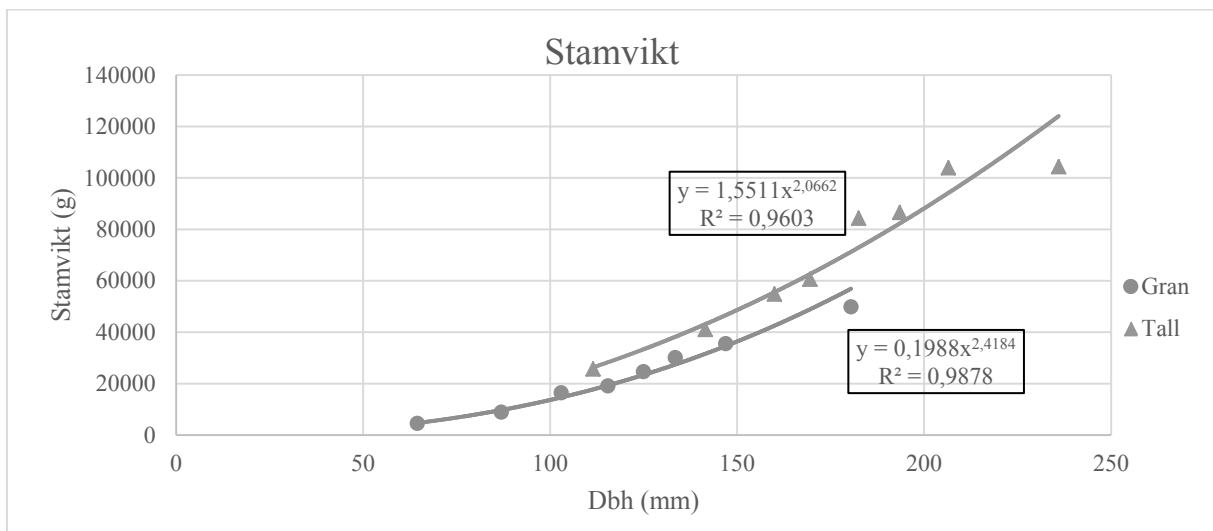
Figur 2 Förhållandet mellan trädens totala barrvikt (g) och Dbh (brösthöjdsdiameter, mm) för tall (Δ) och gran (\circ) samt de regressionsfunktioner som tillhör sambandet för varje trädslag.

Figure 2 The relationship between the total tree needle weight (g) and Dbh (diameter at breast height, mm) for Scots pine (Δ) and Norway Spruce (\circ) and the regression functions that belong to the relationship for each tree species.



Figur 3 Förhållandet mellan trädens totala grenvikt (g) och Dbh (brösthöjdsdiameter, mm) för tall (Δ) och gran (○) samt de regressionsfunktioner som tillhör sambandet för varje trädslag.

Figure 3 The relationship between the total tree branch weight (g) and Dbh (diameter at breast height, mm) for Scots pine (Δ) and Norway Spruce (○) and the regression functions that belong to the relationship for each tree species.



Figur 4 Förhållandet mellan trädens totala stamvikt (g) och Dbh (brösthöjdsdiameter, mm) för tall (Δ) och gran (○) samt de regressionsfunktioner som tillhör sambandet för varje trädslag.

Figure 4 The relationship between the total tree stem weight (g) and Dbh (diameter at breast height, mm) for Scots pine (Δ) and Norway Spruce (○) and the regression functions that belong to the relationship for each tree species.

Den totala barrvikten per ha var högre för gran än tall medan tall hade större biomassa i grenar, stam och total ovanjordsbiomassa (Tabell 2). Alla resultat är signifikanta med p-värden <0.001. Andel av biomassan som de olika fraktionerna utgjorde hos respektive

trädsdrag var för gran 70 % stam, 14 % grenar och 16 % barr. För tall var motsvarande fördelning mellan fraktionerna 84 % stam, 11 % grenar och 5 % barr.

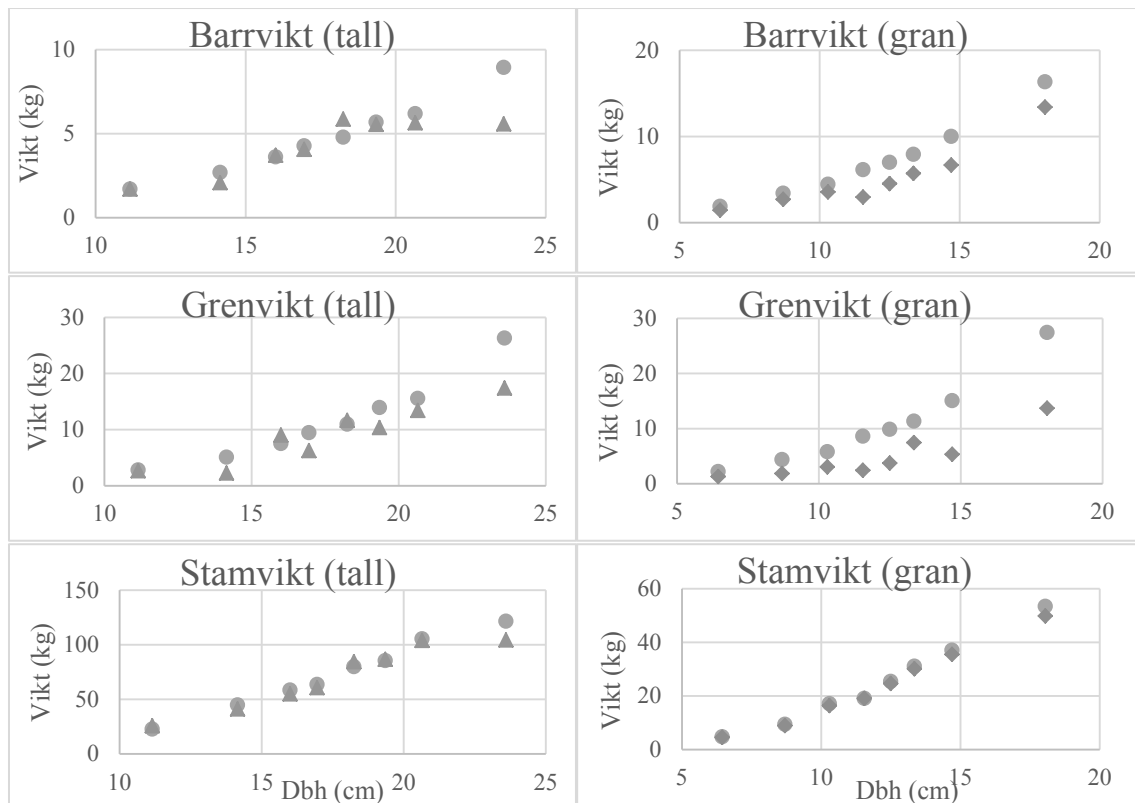
Tabell 2 Biomassan (ton/ha) för barr, grenar, stam och totalt. Vikterna per trädsdrag (tall och gran) och ett p-värde för den statistiska skillnaden mellan trädsdragen.

Table 2 The biomass (ton/ha) for needles, branches, stem and total. The weights per species (Scots pine and Norway spruce) and a p-value for the statistical differences between tree species.

Trädsdrag	Barrvikt (ton/ha)	Grenvikt (ton/ha)	Stamvikt (ton/ha)	Totalvikt (ton/ha)
Tall	6,9	13,6	109,2	129,7
Gran	9,1	8,2	41,2	58,5
P-värde	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

Marklunds biomassfunktioner

Barrvikt beräknat med data från biomassaskörden och med hjälp av Marklunds funktioner gav relativt likartade barrvikter för tall utom för det allra största trädet där barrvikten var betydligt lägre när den beräknades med hjälp av data från biomassaskörden. För gran var barrvikten beräknat med skördad biomassa lägre än när den beräknades med Marklunds funktioner för träd med brösthöjdsdiameter över 10 cm. För grenbiomassan var förhållandet liknande det för barrvikt, en mindre grenvikt beräknat med biomassadata för granen för träd med brösthöjdsdiameter större än 10 cm och för den allra grövsta tallen. Stamvikten var relativt lika för de två beräkningssätten för både gran och tall.

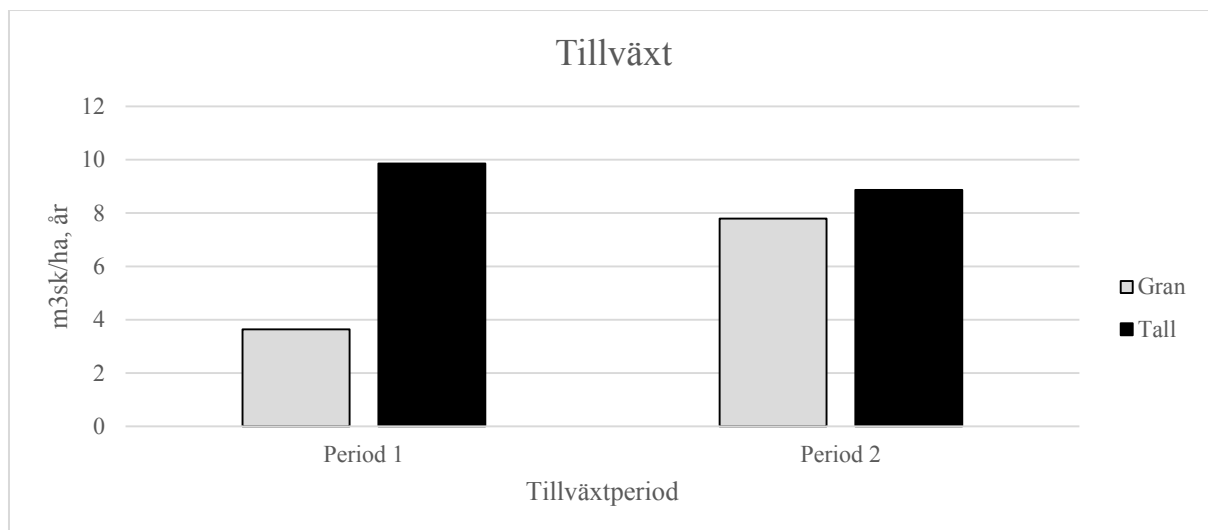


Figur 5 Jämförelse av biomassans (kg) förhållande till Dbh (brösthöjdsdiameter, cm) mellan inmätt biomassa för tall (Δ) och gran (\diamond) med uträknad biomassa med Marklunds biomassafunktioner (\circ). Jämförelsen är gjord för barrvikt, grenvikt och stamvikt.

Figure 5 Comparison of the relationship between biomass (kg) and Dbh (diameter at breast height, cm) between measured biomass for Scots pine (Δ) and Norway spruce (\diamond) with calculated biomass using Marklund's biomass functions (\circ). The comparison is done for needles, branches and stem.

Tillväxt

Den totala stamvolymen vid totalåldern 47 år (2015) var $312 \text{ m}^3/\text{ha}$ för tall och $128 \text{ m}^3/\text{ha}$ för gran och skillnaden var statistiskt signifikant ($p < 0.001$). Den årliga tillväxten mellan 1991-2010 var signifikant högre för tall än för gran ($p < 0.001$). Tillväxten för gran ökade med mer än 100 % under den andra tillväxtperioden (2011-2015) jämfört med den första. För tall var tillväxten något lägre under perioden 2011-2015 jämfört med tillväxten under perioden 1991-2010. Detta medförde att det inte var någon signifikant skillnad i tillväxt mellan gran och tall under perioden 2011-2015.



Figur 6 Tillväxten (m³sk/ha, år) för tall och gran under två tillväxtperioder, period 1 (1991-2010) och period 2 (2011-2015).

Figure 6 The growth (m³sk/ha, year) for Scots pine and Norway spruce during two growth periods, period 1 (1991-2010) and period 2 (2011-2015).

Bladarea

Det var ingen signifikant skillnad i specifik bladarea (SLA) mellan tall och gran (Tabell 4). SLA minskade med ökad höjd i kronan för både tall och gran och det var ingen skillnad mellan trädslagen i minskningstakt. (Tabell 3). Bladarean för enskilda träd var högre för gran än för tall vid samma brösthöjdsdiameter. Den absoluta skillnaden i bladarea mellan trädslagen var högre för grova träd än för klena träd (Fig. 7). Beståndets bladarea (LAI) var signifikant högre för gran än för tall (Tabell 4).

Tabell 3 Medelvärde av SLA (Specific Leaf Area) för tre delar (stratum) av trädkronan, ST1 (nedersta delen), ST2 (mellersta delen) och ST3 (översta delen).

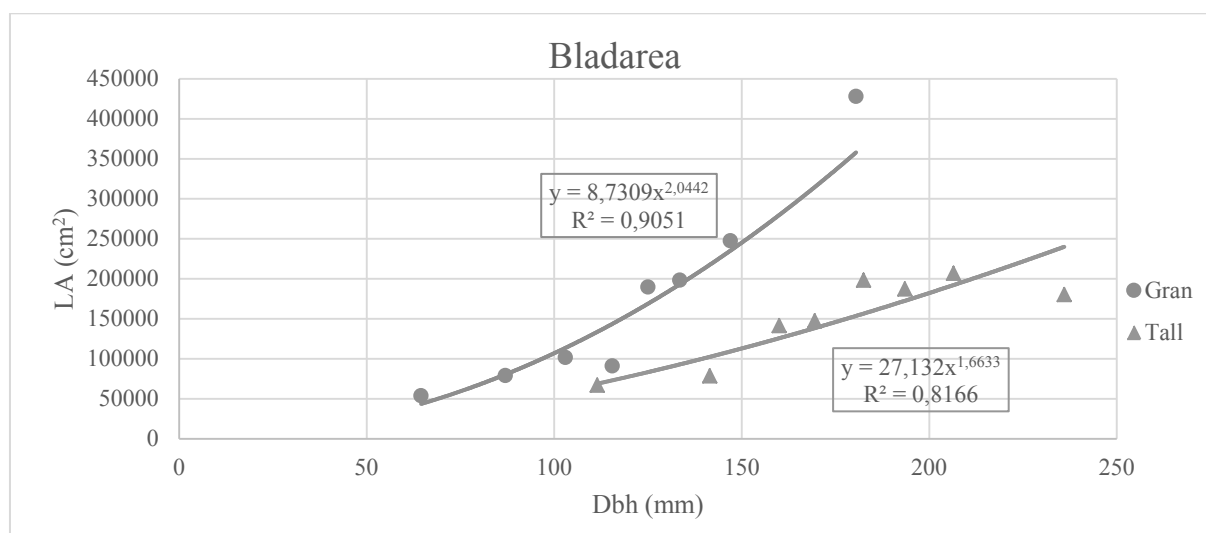
Table 3 Mean SLA (Specific Leaf Area) for the three parts (strata) of the tree crown, ST1 (the lower part), ST2 (the middle part) and ST3 (the upper part).

Trädslag	SLA (cm ² /g) ST1	SLA (cm ² /g) ST2	SLA (cm ² /g) ST3
Tall	42,3	35,8	31,3
Gran	40,4	33,3	32,0

Tabell 4 Medelvärde för SLA (Specific Leaf Area) och LAI (Leaf Area Index) för tall och gran samt p-värden för den statistiska skillnaden.

Table 4 Mean of SLA (Specific Leaf Area), and LAI (Leaf Area Index) of Scots pine and Norway spruce and the p-values for the statistical difference.

Trädslag	SLA (cm ² /g)	LAI
Tall	35,2	2,5
Gran	36,4	3,1
P-värde	0,57	0,004



Figur 7 Förhållandet mellan trädens LA (bladarea cm²) och Dbh (brösthöjdsdiameter, mm) för tall (Δ) och gran (\circ) och regressionsfunktioner som tillhör sambandet för varje trädslag.

Figure 7 The relationship between the tree LA (Leaf area, cm²) and Dbh (diameter at breast height, mm) for Scots pine (Δ) and Norway spruce (\circ) and the regression functions that belong to the relationship for each species.

Kväve

En signifikant skillnad fanns mellan trädslagen för grenar och rotbark där gran hade något högre halt samt för barr och stamved där tall hade högre halter av kväve (Tabell 5). Men även om skillnaden var signifikant var den numerära skillnaden obetydlig för stamved och rotbark. Det fanns ingen signifikant skillnad mellan trädslagen i kvävehalter för stambark och rotved.

Tabell 5 Kvävehalter i % N (kvävevikt/total provvikt) för stamved, stambark, grenar, rotved, rotbark och barr samt p-värden för den statistiska skillnaden mellan tall och gran.

Table 5 Nitrogen content in % N (nitrogen weight/total sample weight) for stem wood, stembark, branches, root wood, root bark and needles together with the p-values for the statistical difference between Scots pine and Norway Spruce.

Trädslag	Stamved (% N)	Stambark (% N)	Grenar (% N)	Rotved (% N)	Rotbark (% N)	Barr (% N)
Tall	0,062	0,32	0,25	0,07	0,33	1,11
Gran	0,060	0,33	0,30	0,08	0,34	0,85
P-värde	0,0172	0,705	0,0049	0,611	0,0087	0,001

Den totala kvävevikten per ha var signifikant större för tall än gran för stam, stambark och grenar (Tabell 6). För barr var den totala kvävevikten signifikant skild mellan trädslagen.. Totalt sätt hade tall ett signifikant högre kväveinnehåll än gran.

Tabell 6 Totalt kväveinnehåll i kg kväve per hektar (kg N/ha) för stamved, stambark, grenar, barr och totalt samt p-värden för den statistiska skillnaden mellan tall och gran.

Table 6 Total nitrogen content in kg nitrogen per hectare (kg N/ha) for stem wood, stembark, branches, needles and total together with the p-value for the statistical difference between Scots pine and Norway spruce

Trädslag	Stamved (kg N /ha)	Stambark (kg N /ha)	Gren (kg N /ha)	Barr (kg N /ha)	Totalt (kg N /ha)
Tall	64,7	31,22	28,25	72,33	196,5
Gran	28,03	23,1	24,44	77,55	153,12
P-värde	0,001	0,0032	0,0343	0,0174	0,003

DISKUSSION

Biomassa

När man tittar på resultatet för biomassan är det tydligt att tall har haft en högre produktion än gran sedan försöket startade 1968. Den totala trädvikten för tall var mer än dubbelt så stor som för gran vilket till största delen kommer av stamvikten där tall var mer än dubbelt så stor som gran. Även grenvikten var större hos tall medan gran hade högre barrvikt. För stam- och grenvikt hade båda trädslagen ungefär samma regressionskurva. Gran hade dock större barrvikt vid samma diameter och skillnaden mot tall var större för större träd. Granens försprång i barrvikt vid samma diameter och det högre stamantalet gjorde att det inte spelade någon roll att tallen hade fler träd med större diameter.

Tidigare forskning har visat att gran generellt har mer biomassa i kronan och tall har mer i stammen (Merilä m fl. 2014, Palviainen & Finér 2012). Fördelningen av den totala biomassan i försöket följde inte riktigt den här uppdelningen förutom att granen hade en större barrvikt. Detta beroende på att tallarna i försöket var generellt mycket större än granarna och hade då större total grenvikt. Däremot var fördelningen inom de enskilda träden samma som visats i tidigare studier då gran i försöket hade 30 % (14 % i grenar och 16 % i barr) av biomassan i kronan medan tall bara hade 16 % (11 % i grenar och 5 % i barr).

En jämförelse gjordes också av den inmätta biomassan mot beräknad biomassa med hjälp av biomassafunktioner (Marklund 1988). Jämförelsen visade att om man använt Marklunds funktioner för att skatta biomassan hade man överskattat granens biomassa då den avviker ganska mycket redan vid en diameter på 10 cm. En överskattning hade också skett för tall men troligtvis mindre då den inmätta biomassan inte avviker mycket annat än för de grövsta träden. Detta beror troligtvis på att ytorna i försöket var ogallrade och hade ett relativt högt stamantal. Funktionerna är framtagna för skog som sköts på ett normalt sätt och viss försiktighet bör iaktas när de används på skog vars skötsel till stor del avviker från rådande praxis (Marklund 1988). Det höga stamantalet gör att granens kronor konkurrerar mycket om det tillgängliga ljuset och dess krontillväxt begränsas. Tallytorna var också täta men det var ett betydligt lägre stamantal än på granytorna vilket gjorde att konkurrensen mellan träden var mindre och då begränsas inte krontillväxten på samma sätt. Stamvikten för båda trädslag stämmer väldigt bra ihop med den uträknade. Detta indikerar att stammens biomassa inte påverkas på samma sätt som barr- och grenvikt av beståndstätheten.

Tillväxt

Tillväxten skilde sig mycket mellan de olika tillväxtperioderna där tall mellan inventeringarna 1991 och 2010 hade mer än dubbelt så stor tillväxt som gran. Gran tog under period 2011 till 2015 igen det här och hade samma tillväxt som tall. Det är detta som avspeglas i hur beståndet ser ut idag och den biomassa som finns. Tall har vuxit mycket mer än gran och har därför också mycket högre volym idag. Gran där emot kom inte igång med tillväxten förrän ungefär 40 år efter etablering. Detta mönster följer det som skiljer trädslagen åt, att tall växer snabbt i ungdomen och den första delen av omloppstiden för att sedan börja avta (Ekö m fl. 2008, Heiskanen & Mäkitalo 2002). Gran är långsam i starten men kommer igång efter några decennier (Engelmark & Hytteborn 1999). Eftersom trädslagets tillväxt var densamma under senaste perioden kan den tidigare skillnad som observerats inte förklaras av resultaten från

denna studie då de data som denna studie bygger på kommer från ytor där tillväxten är lika. Eftersom tillväxten är lika stor för båda trädslagen måste båda hypoteserna, att skillnaden i tillväxt förklaras av skillnad i bladarea eller kväveinnehåll, förkastas.

Bladarea

Gran hade en större bladarea vilket gör att hypotes 1 måste förkastas. Bladarean stämde inte med hypotes 1 som säger att tallen som har haft en högre produktion borde haft en större bladarea. Anledningen till högre LAI för gran var att den hade mer biomassa i barr än tall. Det fanns ingen signifikant skillnad mellan trädslagens SLA vilket gjorde att det bara var barrvikten som skilde bladarean per träd för tall och gran. Eftersom det bara var barrvikten som skilde blev också förhållandet mellan bladarea och diameter (Fig. 7) väldigt likt förhållandet mellan barrvikt och diameter (Fig. 2). Eftersom gran hade högre bladarea vid samma diameter och fler stammar per hektar blev också LAI större för gran trots att tall hade större total biomassa.

LAI värdena var låga för båda trädslagen. Om man tittar på tidigare studier visar de på LAI värden som både tall och gran i den här studien tangerar men de ligger båda relativt lågt (Bond-Lamberty m.fl. 2002, Gower m fl. 1999, Lim m fl. 2015). Från tidigare studier kan stamvolymproduktionen antas vara positivt korrelerad med bladarea (Albrektson m fl. 2012, Chen m fl. 1997). Eftersom bladarean i de studerade bestånden var relativt låg skulle det indikera på låg produktion men de uppmätta tillväxtsiffrorna var relativt höga jämfört med andra bestånd i trakten. Att tillväxten var hög trots låg bladarea tyder på en hög effektivitet, dvs hög stamvolymtillväxten per bladarea. I ett gödslingsförsök i Flakaliden var LAI 8 när den löpande tillväxten var ca $20 \text{ m}^3/\text{ha}$, alltså ca $2,5 \text{ m}^3$ per bladareaenhet. Motsvarande siffra för gran i denna studie var ca $3,2 \text{ m}^3$ per bladareaenhet. Högre tillväxteffektivitet kan bero på ökad fotosynteseffektivitet, dvs ökad kolhydratproduktion per bladareaenhet. Men det kan också bero på skillnad i allokering, dvs att en högre andel av producerande kolhydrater allokeras till stamtillväxten. De data som denna studie bygger på kan dock inte utröna om någon av dessa faktorer är en förklaring till den höga produktionen trots den låga bladarean.

Även SLA-värdena var låga för båda trädslagen vid jämförelser med tidigare studier (Hager & Sterba 1985, Weiskittel m fl. 2008, Xiao m fl. 2006, Zha m fl. 2002). Låga SLA-värden betyder att i förhållande till bladarean väger barren mycket. Det som påverkar SLA är först och främst ljuset och då ljusförhållandena vid barrens bildande (Weiskittel m fl. 2008). Mer ljus ger ett lägre SLA vilket borde betyda att täta bestånd med mindre tillgängligt ljus borde få höga SLA värden. Men i denna studie är det tvärt om då SLA är lågt trots de relativt täta bestånden. Andra faktorer som spelar in förutom trädslag och ljusförhållande är vattentillgången och trädens vattenstress. Mindre tillgång till vatten ger högre SLA (Marshall m fl. 2003). Inga mätningar av vattentillgången gjordes för denna studie men lokalen är klassad som frisk och vattenbrist borde inte vara ett stort problem vilket också de låga SLA-värdena kan tyda på. Kapaciteten för fotosyntes hänger ihop med SLA och ett lågt SLA indikerar att kapaciteten för fotosyntes är hög. Barr med låga SLA väger mer och innehåller ofta mer kväve och andra ämnen som behövs för en hög fotosyntes (Weiskittel m fl. 2008). De låga SLA-värdena kan vara en del i förklaringen till den effektivare tillväxten som diskuteras tidigare. Bladarean var låg men på grund av en effektiv fotosyntes kunde tillväxten hållas hög. Eftersom SLA inte skiljer sig mellan tall och gran kan detta inte förklara den skillnad i stamtillväxt som tidigare fanns mellan trädslagen.

SLA inom träden var lägre längre upp i kronan (ST3) jämför med längre ner (ST1) för båda trädslagen. Den mätta arean på de barr som togs från ST3 var större än för barr som togs från ST1 men barren i ST3 vägde betydligt mer än barren längre ner i kronan. Det gjorde att SLA för ST3 blev lägre än ST1 på grund av den högre vikten. Detta stämmer väl överens med tidigare studier som också visat på ett högre SLA längre ner och längre in i kronan (Hager & Sterba 1985, Xiao m fl. 2006). Det beror på att barren längre upp och längre ut utsätts för mer solljus och har då en högre kapacitet för fotosyntes. De innehåller mer kväve och andra ämnen som ökar kapaciteten till fotosyntes vilket leder till en högre vikt (Marshall m fl. 2003, Weiskittel m fl. 2008). Barr längre upp är större än barren längre ner för att kunna fånga upp så mycket solljus som möjligt men på grund av den högre vikten blir SLA ändå lägre.

Gran har som diskuterats ovan högre bladarea än tall. Det finns inget synbart som granen gjort med den högre potential för tillväxt som den har. En förklaring kan vara att resurser och produktion lagts under marken. Genom att mäta markrespiration kan det ge en antydning om hur stor produktionen och den levande biomassan är under marken (Hanson m fl. 2000, Högberg m fl. 2002). Detta har gjorts på en del av lokalen och flera andra lokaler med samma produktionsskillnad mellan gran och tall under sommaren 2015. De preliminära resultaten visade på en markrespiration som var lika stor för båda trädslagen men om man jämförde respirationen mot volym ovanjord fick granen betydligt högre respiration vid samma ovanjordsbiomassa. En hög respiration tyder på en hög aktivitet i marken. Det här kan vara en antydning att en del av den högre potentialen till produktion som gran har hamnar under markytan. Med de data som samlats in i denna studie kan dock inga slutsatser dras kring eventuell aktivitet under markytan.

Kväve

Kvävekonzentrationerna skilde sig inte mellan trädslagen för stam eller rötter men det var en signifikant skillnad för barr där tall hade högre koncentrationer av kväve. Detta kunde varit en förklaring till den skillnad i produktion som tidigare har observeras mellan trädslagen. Högre kväveinnehåll i barren ger en ökad fotosyntetiserande förmåga vilket leder till ökad tillväxt (Vose & Allen 1988, Albaugh m fl. 1998, Zha m fl. 2002). Men eftersom tillväxten var lika under den senaste perioden var denna skillnad i kvävehalt troligen inte förklaringen till den tidigare skillnaden i tillväxt.

Den totala kvävevikten per ha följde förhållandena för total biomassa. Det var mycket mer stambiomassa hos tall vilket gjorde att den totala mängden kväve också var större när koncentrationerna per viktenhet var lika för båda trädslagen. Samma förhållande gäller för barken på stammen. Mängden kväve i grenarna var större för tall precis som för biomassa, trots att koncentrationerna var större i grangrenarna. Eftersom skillnaden i koncentration inte var så stor i jämförelse med skillnaden i biomassa, var ändå tallens totala kvävemängd i grenarna större. För mängden kväve i barren var det ett liknande samband då den större totala barrvikten gjorde att den totala kvävevikten i barr var större för gran trots att tall hade en högre koncentration. För total kvävemängd för hela trädet har tidigare studier visat att gran ofta har en högre total kvävemängd eftersom gran ofta har mer barr och grenar (Merilä m fl. 2014, Palviainen & Finér 2012). I denna studie är det tvärt om då tall hade en större total kvävemängd. Detta beror på det som diskuterats tidigare att eftersom skillnaden i koncentration var liten i jämförelse med skillnaden i biomassa fick tall också en större total mängd kväve. Hypotes 2 måste ändå förkastas trots att det finns en signifikant större kvävehalt eftersom tillväxten inte skiljer sig trots skillnaden i kväve.

Fördelningen av kväve i träden följde tidigare studier som visat att de högre koncentrationerna av kväve finns i de mer aktiva delarna (Alriksson & Eriksson 1998, Ingerslev 1999, Ingerslev & Hallbäcken. 1999, Palviainen & Finér 2012, Hellsten m fl. 2013). De högsta koncentrationerna återfanns i barr följt av bark och grenar. Lågst koncentrationer fanns som tidigare studier visat i veden, där rotveden hade en något högre koncentration. Detta var också förväntat då även grövre rötter har visat sig ha högre kvävekoncentrationer i veden eftersom det är i rötterna som allt kväve tas upp och transporteras till resten av trädet.

Om man jämför det totala kväveinnehållet med tidigare forskning är halterna låga (Egnell m fl. 1991, Nykvist 2000, Tamm 1991). Detta går inte ihop med den höga produktionen på ytorna. Låga kvävehalter borde betyda att tillväxten också är låg men som nämnts tidigare är tillväxten förhållandevis hög. Slår man ihop detta med faktumet att bladarean också var låg kommer frågan upp hur det kommer sig att tillväxten ändå är så pass hög som den är trots att resultaten pekar på att tillväxten borde vara lägre än vad den är? Några svar på detta kan inte denna studie ge men en förklaring skulle kunna vara det som nämnts tidigare att det på dessa ytor sker en förhållandevis hög allokering av tillväxtresurser till stammen och att det är därför som stamtillväxten är hög trots den låga bladarean och kvävehalterna.

Felkällor och förbättringar

En svaghet med studien är att den endast utfördes på en lokal. Ytterligare lokaler hade kunnat ge en bild av hur sambanden såg ut i en annan del av landet, under andra förutsättningar och vilka resultat som berodde på lokala faktorer och vad som var mer generella mönster. En ytterligare lokal fanns med i den initiala planeringen men det fick strykas på grund av tidsbrist. Försöket i Flakaträsk var omfattande i sig med många upprepningar vilket gjorde att de samband och skillnader som fanns var signifikanta. En ytterligare lokal eller fler träd hade troligtvis inte gett bättre resultat. Det visade sig dock att för gran kanske det saknades något provträd med brösthöjdsdiameter mellan 15 och 18 cm där det blev en lucka i provträdens diameterfördelning. Problemet var att det fanns få träd med lite större diameter än 15 cm vilket gjorde att det vid det slumpmässiga urvalet blev en lucka.

Spill av biomassa längs vägen var oundvikligt. Ute i fält skedde det största spillet vid och efter fällning då det var svårt att avgöra vilka grenar och delar av trädet som hörde till provträdet och vilka som hörde till träden omkring. På grund av de täta bestånden var det omöjligt att vid fällning inte också få med grenar och annat som tillhörde närstående träd. En subjektiv bedömning fick göras av vad som tillhörde vilket träd. Sätt över hela trädet rörde det sig inte om några större vikter och detta har troligtvis inte påverkat resultaten nämnvärt.

Något som måste tas i beaktande är mätningen av bladarea och urvalet av barr till detta. När barren valdes togs det 20 barr per provgren. Dessa skulle vara representativa men det var svårt att ta ut eftersom det kunde var stor skillnad vart på grenen barren satt och vilken ålder de hade. Här finns en risk att urvalet inte var helt representativt vilket kan ha påverkat resultatet för SLA och LAI. Även fast det finns en risk för att inte välja ut helt representativa barr är den direkta metoden att mäta bladarea bättre än den indirekt där en bild av hela kronan analyseras. Vid indirekta mätningar är risken att barr klumpar ihop sig i bilden och man kan missa stora delar av kronan. Den direkta mätningen kan mer ses som ett facit eftersom man mäter och väger hela kronan (Gower m.fl 1999). Nackdelarna är dock är att träd måste huggas ner vilket kräver mer tid och resurser men eftersom det ändå skulle göras i denna studie var den direkta metoden den rätta.

Under bildanalysen av de inskannade barren kom också subjektivitet in som en felkälla. När bilderna analyserades i programmet ImageJ och man skulle bestämma när barren täcktes var det upp till den som tittade på bilden att avgöra när man tyckte att barren var täckta. Eftersom det fanns skuggor i bilden och lite överlappande barr fick den som analyserade bilden göra en bedömning av när täckningen var tillräcklig samtidigt som man tog hänsyn till detta. Detta gör att det var svårt för en oerfaren person att analysera bilderna. För att kontrollera rimligheten i resultaten analyseras några av bilderna av en person med mer erfarenhet av att mäta bladarea med ImageJ. Denna person fick ett resultat som var nära det som använts i studien vilket gör att risken för stora fel beroende på bildanalysen är relativt liten. Men man måste vara medveten om att den subjektiva bedömning som detta moment innebär.

Slutsatser

Eftersom stamtillväxten inte skilde sig mellan trädslagen under den senaste tillväxtperioden kan de skillnader som finns mellan trädslagen inte förklara den tidigare skillnaden i tillväxt. Detta gör att både hypotes 1 och 2 måste förkastas. Den lägre bladarean för tall och den lägre kvävehalten för gran verkade motverka varandra och gjorde att tillväxten ändå var likartad. Detta gjorde att denna studie inte kan svara på vad det var som gjorde att stamvolymen för gran tidigare var så pass mycket efter tall. Den stora frågan som kvarstår är istället hur det kommer sig att tillväxten är så pass hög som den är trots att bladarean och kvävehalterna är låga. Denna studie kan inte svara på varför men en möjlig förklaring kan vara en effektiv fotosyntes och/eller en allokering av tillväxten som ger hög stamtillväxt. Det behövs ytterligare studier som fortsätter titta på framför allt bladareans förhållande till träslag och produktion samt inverkan och samband med kväveinnehåll och biomassaproduktion. Man skulle också behöva titta närmare på allokeringen av tillväxt och om det kan vara en förklaring till den höga tillväxten. Det skulle vara intressant att också studera vad som händer under marken då det inte behandlats speciellt mycket i denna studie samtidigt som det är något som utgör en stor del av träden och deras tillväxt. För framtida studier skulle man även behöva titta på andra lokaler för att se vilka resultat som är mer generellt applicerbara.

REFERENSER

- Albaugh, T.J., Allen, H.L., Dougherty, P.M., Kress, L.W. & King, J.S. (1998). *Leaf area and above- and belowground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions*. Forest Science. 44: 317–328
- Albrektson, A., Elfving, B., Lundqvist, L. & Valinger, E. (2012). *Skogsskötselns grunder och samband*. Skogsskötselserien del 1. Tillgänglig på: www.skogsstyrelsen.se/skogsskotselserien
- Alriksson A. & Eriksson H.M. (1998). *Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden*. Forest Ecology and Management. 108: 261-273
- Amponsah I. G., Comeau P.G., Brockley R.P. & Lieffers V.J. (2005). *Effects of repeated fertilization on needle longevity, foliar nutrition, effective leaf area index, and growth characteristics of lodgepole pine in interior British Columbia, Canada*. Canadian Journal of Forrest Research. 35: 440–451
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower T. & Norman J. (2002). *Leaf area dynamics of a boreal black spruce fire chronosequence*. Tree Physiology. 22: 993-1001
- Brandel G. (1990). *Volymfunktioner för enskilda träd. Tall, gran och björk*. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skogsproduktion, rapport 26, 72 s., Garpenberg.
- Chen J.M., Rich M.R., Gower S.T., Norman J.M. & Plummer S. (1997). *Leaf area index of boreal forests- Theory, techniques, and measurements*. Journal of geophysical research. 102: 29,429-29,443
- Egnell, G., Albrektson, A., Örlander, G., Jansson, E. & Sjögren, H. (1991). *Hesselmanns helhackningsförsök på tallhed i Vindelns – tillväxt och näringsförhållanden 67 år efter markberedning*. SLU, institutionen för skogsskötsel. Arbetsrapporter nr 55
- Ekö, P.-M., Johansson, U., Petersson, N., Bergqvist, J., Elfving, B. & Frisk, J. (2008). *Current growth differences of Norway spruce (Picea abies), Scots pine (Pinus sylvestris) and birch (Betula pendula and Betula pubescens) in different regions in Sweden*. Scandinavian Journal of Forest Research. 23 (4): 307-318
- Engelmark, O. & Hytteborn, H. (1999). *Coniferous forests*. Acta Phytogeographica Suecica. 84: 55-74.
- Gower S. T., Kucharik C. J. & Norman J. M. (1999). *Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems*. Remote Sensing of Environment. 70: 29–51
- Hager H. & Sterba H. (1985). *Specific Leaf area and needle weight of Norway spruce (Picea abies) in stands of different densities*. Canadian Journal of Forest Research. 15: 389-392
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T. & Andrews J.A. (2000). *Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations*. Biogeochemistry, 48: 115-146

- Hedwall, P. O., Brunet, J., Nordin, A. & Bergh, J. (2013). *Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure*. Journal of Vegetation Science 24: 296–306
- Heiskanen, J. & Mäkitalo, K. (2002). *Soil water-retention characteristics of Scots pine and Norway spruce forest sites in Finnish Lapland*. Forest Ecology and Management, 162 (2-3): 137-152
- Hellsten S., Helmisaari H.S., Melin Y., Skovsgaard J.P., Kaakinen S., Kukkola M., Saarsalmi A., Petersson H. & Akselsson C. (2013). *Nutrient concentrations in stumps and coarse roots of Norway spruce, Scots pine and silver birch in Sweden, Finland and Denmark*. Forest Ecology and Management 290: 40–48
- Högberg P., Nordgren A. & Ågren G.I. (2002). *Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest*. Oecologia. 132: 579–581
- Ingerslev M. & Hallbäck L. (1999). *Above ground biomass and nutrient distribution in a limed and fertilized Norway spruce (Picea abies) plantation Part II. Accumulation of biomass and nutrients*. Forest Ecology and Management. 119: 21-38
- Ingerslev M. (1999). *Above ground biomass and nutrient distribution in a limed and fertilized Norway spruce (Picea abies) plantation Part I. Nutrient concentrations*. Forest Ecology and Management. 119: 13-20
- Ingestad T. & Ågren G.I. (1991). *The Influence of Plant Nutrition on Biomass Allocation*. Ecological Applications, Vol. 1 (2): 168-174
- Jonsson, B. (2001). *Volume yield to mid-rotation in pure and mixed sown stands of Pinus sylvestris and Picea abies*. Studia Forestalia Suecica. 211: 1-19
- Lim H., Oren R., Palmroth S., Tor-ngern P., Mörling T., Näsholm T., Lundmark T., Helmisaari H., Leppälammil-Kujansuu J. & Linder S. (2015). *Inter-annual variability of precipitation constrains the production response of boreal Pinus sylvestris to nitrogen fertilization*. Forest Ecology and Management. 348: 31–45
- Magnusson T. (2015). *Skogsbruk-mark och vatten*. Skogsskötselserien del 13. Tillgänglig på: www.skogsstyrelsen.se/skogsskotselserien
- Marklund L. G. (1988). *Biomassafunktioner för tall, gran och björk i Sverige*. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skogstaxering, rapport 45. 73 s. ISSN 0348-0496
- Marshall J.D., Monserud R.A. (2003) *Foliage height influences specific leaf area of three conifer species*. Canadian Journal of Forest Research. 33: 164-170.
- McCarthy H.R., Oren R., Finzi A.C., Ellsworth D.S., Kim H.-S., Johnsen K.H. & Millar B. (2007). *Temporal dynamics and spatial variability in the enhancement of canopy leaf area under elevated atmospheric CO₂*. Global Change Biol. 13: 1–19
- Merilä P., Mustajärvi K., Helmisaari H.S., Hilli S., Lindroos A.J., Nieminen T.M., Nöjd P., Rautio P., Salemaa M. & Ukonmaanaho L. (2014). *Above- and below-ground N stocks in coniferous boreal forests in Finland: Implications for sustainability of more intensive biomass utilization*. Forest Ecology and Management. 311: 17–28

- Nilsson, U., Elfving, B. & Karlsson, K. (2012). *Productivity of Norway spruce compared to Scots pine in the interior of Northern Sweden*. *Silva Fennica*, 46 (2): 197-209
- Nykvist N. (2000). *Effects of clearcutting, slash removal and prescribed burning on amounts of plant nutrients in biomass and soil*. *Studia Forestalia Suecica* 210: 43
- Nykvist, N. (1977). *Skogliga åtgärders inverkan på storlek och tillgänglighet av ekosystemets näringsförråd. I: Markvård. Skogsmarkens egenskaper och nyttjande*. Sveriges Skogsvårdsförbunds Tidskrift. 75: 167–178
- Palviainen M. & Finér L. (2012). *Estimation of nutrient removals in stem-only and whole-tree harvesting of Scots pine, Norway spruce, and birch stands with generalized nutrient equations*. *European Journal of Forest Research*. 131: 945–964
- Skogsstyrelsen. (2014). *Skogsstatistisk årsbok 2014*. Skogsstyrelsen, Jönköping
- Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut (SMHI) (2015). [Online] Tillgänglig: <http://www.smhi.se/klimatdata/meteorologi/nederbord> [2015-10-21]
- Sveriges Meteorologiska och Hydrologiska Institut (SMHI) (2015). [Online] Tillgänglig: <http://www.smhi.se/klimatdata/meteorologi/temperatur> [2015-10-21]
- Tamm C.O. (1991) *Nitrogen in terrestrial ecosystems*. Springer Verlag, Berlin
- Vose J.M. & Allen H.L. (1988). *Leaf area, stemwood growth, and nutrition relationships in loblolly pine*. *Forest Science*. 34: 547–563.
- Weiskittel A.R., Temesgen H., Wilson D. S., Maguire D.A. (2008). *Sources of within- and between-stand variability in specific leaf area of three ecologically distinct conifer species*. *Annals of Forest Science* 65: 103
- Wilson, J.B. (1988). *A review of evidence on the control of shoot: Root ratio, in relation to models*. *Annals of Botany*. 61 (4): 433-449
- Xiao C.W., Janssen I.A., Curiel Yuste J. & Ceulemans R. (2006). *Variation of specific leaf area and upscaling to leaf area index in mature Scots pine*. *Trees*. 20: 304–310
- Zha T., Wang K., Ryyppö A. & Kellomäki S. (2002). *Impact of needle age on the response of respiration in Scots pine to long-term elevation of carbon dioxide concentration and temperature*. *Tree Physiology*. 22: 1241-1248