

Metlan työraportteja 25: 25–32

Männyn puurajan muutokset viimeisen 400 vuoden aikana ja metsänraja-puuraja vaihettumisyöhykkeen ikärakenne

Vesa Juntunen, Seppo Neuvonen ja Raimo Sutinen

1 Johdanto

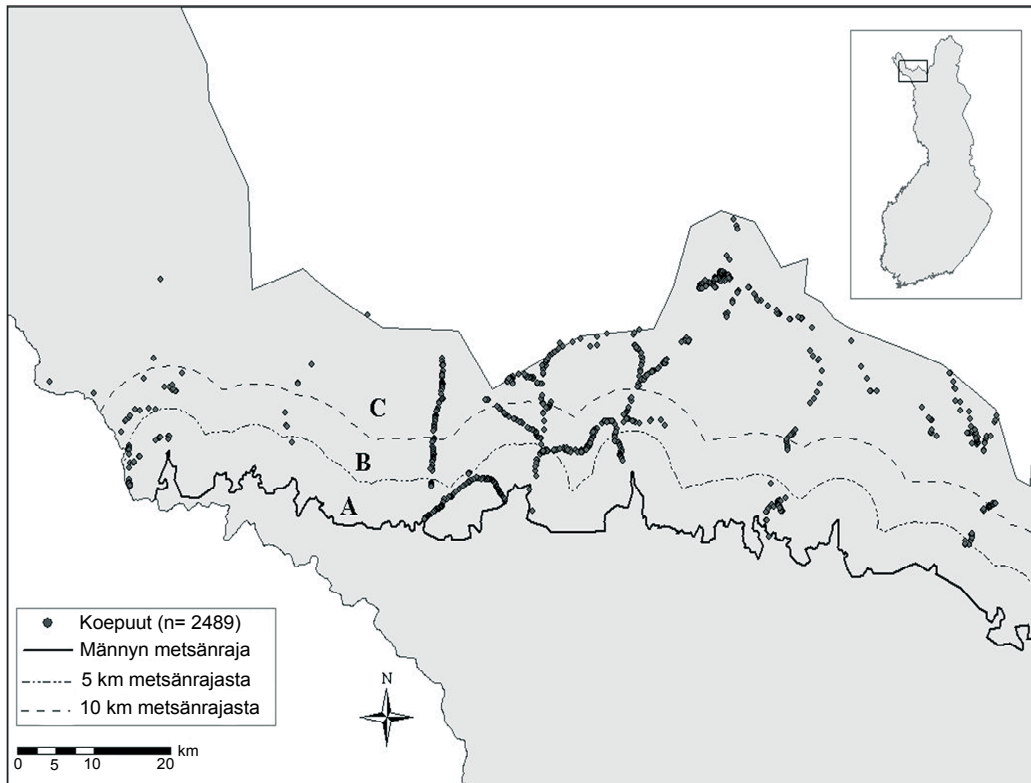
Maapallon ilmasto on lämpenemässä nopeasti. 1900-luku oli vuosituhannen lämpimin vuosisata (Mann ym. 1998, Briffa 2000, Jacoby ym. 2000, IPCC 2001), ja useat tutkimukset osoittavat, että ilmaston lämpeneminen on jo vaikuttanut arktisten ja subarktisten ekosysteemien rakenteeseen. Metsänraja-alueilla voimistunut metsien uudistuminen on johtanut rajojen siirtymiseen pohjoisemmaksi ja vuorten rinteillä ylemmäksi niin Amerikassa (Payette ja Filion 1984, Luckman ja Kavanagh 2000, Sturm ym. 2001, Cuevas 2002) kuin Euraasiassakin (Holmgren ja Tjus 1996, MacDonald ym. 1998, Kremenetski ym. 1999, Kullman 2001). Fennoskandiassa aiemmat tutkimukset ovat kohdistuneet ensisijaisesti alpiinisen metsän- tai puurajan dynamiikkaan. Pohjoisen puurajan siirtymistä sekä puurajadynamiikkaa kontrolloivia tekijöitä on tutkittu vähemmän.

Havupuiden uudistumisen onnistumista kontrolloi ensisijaisesti kesälämpötila, sillä niin uudistumissilmujen muodostuminen kuin siemenen tuleentuminenkin ovat voimakkaasti kesälämpötiloista riippuvaisia (Tranquillini 1979, Holtmeier ym. 2003). Metsänrajapopulaatioiden ikärakenne on osoittanut, että menneinä vuosisatoina männyn uudistuminen on ollut hyvinkin episodimaista, keskimäärin 3–5 uudistumisvuotta vuosisadassa (Henttonen ym. 1986, Steijlen ja Zackrisson 1986, Kullman 1992, 1996, Sirén 1993, Holtmeier ja Broll 2005). On kuitenkin selkeitä viitteitä, että 1900-luvun lämpöjakson myötä uudistumisvuodet ovat yleistyneet niin, että paikoin voidaan puhua jo ”jatkuvasta” uudistumisesta (Holtmeier ym. 1996, MacDonald ym. 1998, Stöcklin ja Körner 1999, Luckman ja Kavanagh 2000). Täten kesälämpötilat eivät enää olisikaan metsänrajan asemaa ensisijaisesti kontrolloiva tekijä.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää, kuinka männyn puurajan sijainti ja puurajavyöhykkeen populaatorakenne ovat muuttuneet Länsi-Lapissa ilmaston lämpenemisen myötä viimeisten 400 vuoden aikana. Männynsi laskettiin kaikki yksilöt koosta riippumatta, joten tässä yhteydessä puurajalla tarkoitetaan itse asiassa puulajirajaa. Lisäksi regressioanalyysin avulla tarkasteltiin ikärakenteeseen vaikuttavia tekijöitä.

2 Aineisto ja menetelmät

Tutkimusalueena oli Enontekiön kunta Länsi-Lapissa (kuva 1). Aluetta luonnehtii topografinen vaihtelevuus korkeimpien tunturihuippujen noustessa yli 700 metriä m.p.y. ja laaksojen sijaitessa noin 300 m m.p.y. Alavat alueet ovat usein soistuneita. Tuntureiden ohella vaihtelevuutta maanpinnan muotoihin tuovat paikoin hyvinkin jyrkkärinteiset hiekkaharjut sekä erityisesti pohjoisosissa hiekkadyynit.



Kuva 1. Tutkimusalue, vyöhykejako ja mäntyjen sijainnit.

Mänty on ainoa havupuu alueella ja männyn pohjoinen metsänraja rajoittuu yleisesti tunturikoivuvyöhykkeeseen. Männyt esiintyvät tunturikoivuvyöhykkeen sisällä joko yksittäisinä puina tai pieninä puuryhminä, jolloin vanhojen mäntyjen ympärillä esiintyy useita nuorempia yksilöitä. Pöyrisjärven pohjoispuolella tunturikoivuvyöhyke rajoittuu puuttomaan tundraan, jossa yhä esiintyy yksittäisiä mäntyjä. Mänty näin ollen muodostaa paikoin absoluuttisen puurajan. Männyn metsänraja-puuraja-tundra-vaihtumisvyöhykkeen leveys tutkimusalueella vaihtelee välillä 20–35 kilometriä.

Maastotyöt suoritettiin kesinä 2000 ja 2001. Tutkimuslinjastoiksi valittiin kaikki männyn pohjoiselta metsänrajalta pohjoiseen suuntautuvat tai puurajavyöhykkeellä sijaitsevat mönkijällä kuljettavat kulku-urat. Otantamenetelmänä oli ns. totaaliotanta eli kulku-urien varrelta kaikki havaitut männyt (koosta riippumatta) sisällytettiin tutkimusaineistoon. Kaikkiaan linjastojen yhteispituus oli noin 275 kilometriä. Puiden ikä määritettiin laskemalla vuosilustojen (puut) tai oksakiehkuroiden (taimet) lukumäärä. Kunkin puun sijainti määritettiin GPS:llä ja tästä sijainnista laskettiin lyhin etäisyys männyn metsänrajaan, joka määritettiin Metsähallituksen luontotyyppi-inventoinnin

GIS-tietokannasta. Kullekin puulle määrättiin lisäksi korkeus merenpinnasta ja keskimääräinen lämpösumma (1961–1990) käyttäen Ojansuu ja Henttonen (1983) kehittämää ohjelmaa paikallisten lämpötila-arvojen johtamiseksi Ilmatieteen laitoksen mittaustiedoista.

Tutkimusalue jaettiin kolmeen vyöhykkeeseen perustuen etäisyyteen nykyisestä männyn pohjoisesta metsänrajasta: A-vyöhyke (alle 5 kilometriä), B-vyöhyke (5–10 kilometriä) ja C-vyöhyke (yli 10 kilometriä) (kuva 1). Ikärakennetta tarkasteltiin erikseen kullakin vyöhykkeellä. Mäntyjen (tietynä vuonna syntyneet) lukumäärän vaihtelua analysoitiin regressioanalyysillä, jossa selittävinä muuttujina olivat vuosi sekä seuraavat lämpötilamuuttujat: kesälämpötilojen (kesä–elo) keskiarvo itämistä ja itämistä edeltäneinä neljänä vuotena (ST–), kesälämpötilojen keskiarvo itämistä seuraavina viitenä vuotena (ST+) sekä talvilämpötilojen (marras–maaliskuun) keskiarvo itämistä seuraavina viitenä vuotena (WT+). Analyysissä käytettiin Karesuvannon meteorologisen aseman ilmastodataa ajanjaksolta 1890–1999 (NORDCLIM). Kyseiset lämpötilamuuttujat valittiin, koska ilmasto vaikuttaa ikärakenteeseen sekä uudistumisen että (taimi)kuolleisuuden kautta. Uudistumisessa itämistä edeltävät kesälämpötilat ovat ratkaisevan merkityksellisiä, kun vastaavasti taimien elossa säilymiseen vaikuttavat ensisijaisesti ensimmäisten elinvuosien aikana vallitsevat ilmasto-olot. Vuosimuuttujan valitseminen analyysiin on perusteltua, sillä on todennäköistä, että kasvavissa populaatioissa populaatiotiheys ja erityisesti siemenpuiden määrä vaikuttaa vuosittain syntyvään taimimäärään kumulatiivisesti. Myös regressioanalyysi suoritettiin kullekin vyöhykkeelle erikseen.

3 Tulokset ja pohdinta

3.1 Puurajan ja populaatiotiheyden muutokset

Tutkimusaineistomme vanhin mänty ajoitettiin syntyneeksi vuonna 1638, mutta yleisesti yli 100-vuotiaat männyt olivat harvassa (taulukko 1). Ainoastaan 41 mäntyä ajoitettiin syntyneeksi ennen 1800-lukua ja 111 mäntyä ennen 1900-lukua. Yli 100-vuotiaat männyt esiintyivät säännöllisesti alle 8 km:n etäisyydellä nykyisestä metsänrajasta.

Taulukko 1. Mäntyjen kappalemäärät eri etäisyysvyöhykkeillä itämivuoden mukaan.

Itämivuosi	0-5 km	5-10 km	10-15 km	15-20 km	20-25 km	25-30 km	30-35 km
1601–1800	24	27	0	0	0	0	0
1801–1900	30	30	5	0	0	0	0
1901–1950	122	295	86	71	32	31	0
1951–1999	787	646	165	79	25	31	4
Yhteensä (1600–1999)	963	998	256	150	57	62	4

Merkittävä männyn puurajan eteneminen tapahtui 1920-luvulla, jolloin se työntyi 28 kilometrin päähän nykyisestä metsänrajasta ja uusia yksilöitä ilmestyi aiemmin puuttomalle tundralle ja tunturikoivuvyöhykkeelle. Sekä lustoanalyysit että instrumentaalimittaukset osoittavat, että 1920-luvulla niin Pohjois-Suomen (Tuomenvirta ja Heino 1996, Lee ym. 2000) kuin koko pohjoisen pallonpuoliskonkin ilmasto lämpeni merkittävästi (Jacoby ja D'Arrigo 1989, MacDonald ym. 1998, Briffa 2000, Lloyd ja Fastie 2002). Pohjois-Suomesta tunnetaan 1920-luvulta yleisesti männyn siemenvuodet 1920–1921 ja 1926–1927 (Hustich 1948, Sirén 1993). Myös 1930-luvun lopun lämpökausi näkyy aineistossa, sillä suuri osa kaikkein pohjoisimmista männystä ajoittui tuolle

ajalle. Vastaavia kyseisen lämpöjakson seurauksena tapahtuneita metsän- ja puurajan etenemisiä on havaittu myös muualla Fennoskandiassa ja Pohjois-Amerikassa tehdyissä tutkimuksissa (Hustich 1948, Holtmeier 1974, Payette ja Filion 1984, Steijlen ja Zackrisson 1987, Kremenetski ym. 1999, Kullman 1992, 2001, Sirén 1998, Luckman ja Kavanagh 2000).

1930-luvun jälkeen puuraja ei tutkimusalueellamme ole juurikaan edennyt pohjoisemmaksi. Pohjoisimmat yksilöt, noin 33 km nykyisestä metsänrajasta, ovat itäneet 1950-luvulla. Säännöllisen uudistumisen seurauksena puurajavyöhykkeen populaatio on kuitenkin tihentynyt. Kun tutkimusaineiston männyistä 111 oli itänyt ennen 1900-lukua, oli 1900–1950 välillä itäneitä jo 637 ja vuoden 1950 jälkeen itäneitä 1737 yksilöä (taulukko 1). Yli 15 kilometrin etäisyydellä nykyisestä metsänrajasta ei ennen 1900-lukua esiintynyt lainkaan mäntyjä, mutta 1900-luvulla itäneitä oli jo 273 yksilöä.

Vaikka 1920- ja 1930-luvun jälkeen puurajan siirtyminen pohjoiseen on ollut hidasta, on puuraja siirtynyt tunturien rinteillä jatkuvasti yhä ”arktisempaan” suuntaan. Kun tutkimusalueen metsänrajalla keskimääräinen lämpösumma on 591 d.d., sijaitsivat ennen 1800-lukua syntyneet männyt alueella, jolla lämpösumma oli vähintään 565 d.d. 1920-luvulla mäntyjä syntyi lämpösumma-alueelle 510 d.d. ja 490 d.d. saavutettiin 1930-luvulla. ”Arktisimmat” yksilöt (428 d.d.) ovat syntyneet 1980- ja 90-luvun vaihteessa.

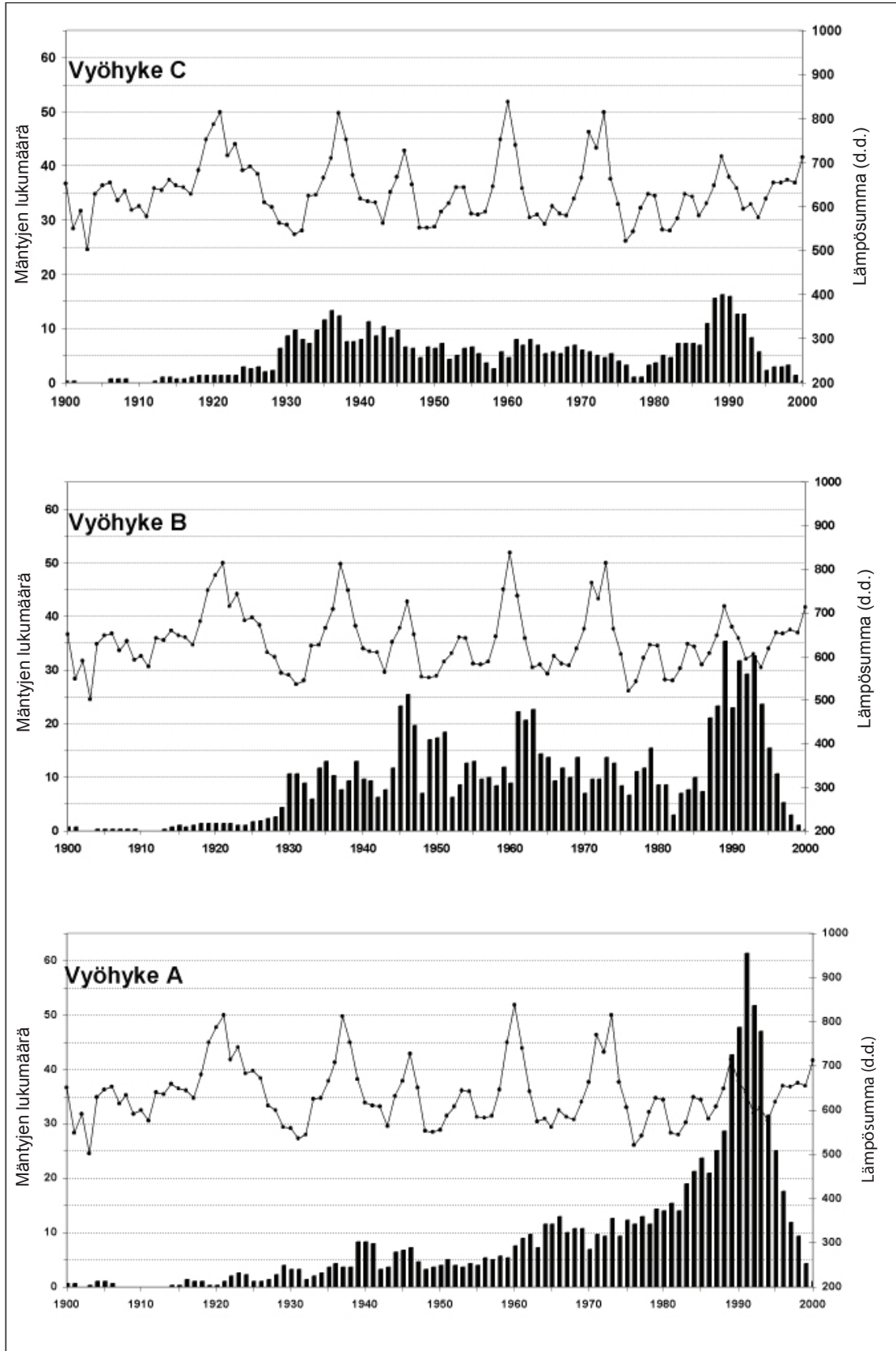
Tulostemme mukaan männyn puuraja on edennyt 1900-luvulla Länsi-Lapissa yli 30 kilometrin päähän nykyisestä metsänrajasta. Etenemisnopeus 1788-1973 oli täten 140 metriä vuodessa. Tämä nopeus vastaa myös muualla havaittuja puurajan etenemisnopeuksia (Payette ym. 2002, McLachlan ym. 2005). On kuitenkin muistettava, että eteneminen ei ole ollut tasaista, vaan tapahtunut suotuisten ajanjaksojen aikana ”hyppäyksittäin”, jolloin nopeus on ollut useita kilometrejä vuodessa. On myöskin huomioitava, että vaikka puuraja saattaa yhdenkin yksilön vaikutuksesta edetä kerralla pitkiäkin matkoja, ei ekosysteemin rakenteeseen vaikuttava metsänraja suinkaan kykene etenemään samalla nopeudella. Kauaksi metsänrajan taakse työntyvillä pioneeriyksilöillä on kuitenkin sukukypsyuden saavutettuaan merkittävä rooli uusien sukupolvien tuottajana ja sitä kautta populaatiotiheyden kasvattajana.

3.2 Ikäjakauma eri vyöhykkeillä

Männyistä 963 sijaitsi alle 5 kilometrin etäisyydellä metsänrajasta (vyöhyke A), 1000 etäisyydellä 5-10 kilometriä (vyöhyke B) ja 527 mäntyä yli 10 kilometrin etäisyydellä (vyöhyke C). Uudistusrakenteessa havaittiin selkeitä eroja vyöhykkeiden välillä.

Lähinnä metsänrajaa olevalla A-vyöhykkeellä vanhimmat puut olivat yli 350-vuotiaita, mutta kaikkiaan ikäjakaumassa korostui voimakkaasti nuorten puiden, erityisesti 1980- ja 90-lukujen vaihteessa syntyneiden, osuus. Ikäjakauma muistutti J-muotoa, jossa lukumäärät kasvoivat eksponentiaalisesti nuorempia ikäluokkia kohti (kuva 2). Ikäjakauma heijastanee nuorempien vuosikertojen osalta paitsi voimakasta uudistumista, myös vähäistä kuolleisuutta.

B-vyöhykkeellä (5–10 km nykyisestä metsänrajasta) havaittiin vain hyvin vähän ennen 1930-lukua syntyneitä mäntyjä. Tämän jälkeen ikäjakauma on ”monihuippuinen”, jossa uudistumispiikit ajoittuvat ajanjaksoille 1930–1945, 1960-luvun alkupuoli ja 1985–1995 (kuva 2). Monihuippuisuus heijastaa uudistumisen episodimaisuuden ja siten ilmaston kontrollin lisääntymistä. C-vyöhykkeellä ikäjakauma on jo selkeästi kaksihuippuinen, jossa näkyy 1920- ja 30-luvun lämpökausi sekä 1980- ja 90-luvun vaihteen uudistumisjakso (kuva 2).



Kuva 2. Mäntypopulaation ikäjakauma (pylväät) ja lämpösumma (musta viiva) ajanjaksolla 1900–1990. Sekä mäntyjen lukumäärien että lämpösumman vuosittaisissa arvoissa on käytetty liukuvaa 5-vuotiskeskisarvoa.

Kaikkiaan 1600-luvulta aina 1900-luvulle saakka männyn puurajavyöhykkeen populaatiotiheys oli alhainen ja uudistuminen episodimaista. Vaikka intensiivistä männyn uudistumista ei tapahtunut ennen 1900-lukua, 35 mäntyä ajoitettiin syntyneeksi ajanjaksolla 1780–1810 ja 17 mäntyä 1847–1857. Yksittäisistä vuosista vuosi 1800 oli taimettumisen kannalta merkittävin (10 mäntyä). Tulokset tukevat havaintoja, että 1900-lukua edeltäneet vuosisadat olivat yleisesti kylmiä ja sisälsivät ainoastaan muutamia uudistumisen kannalta suotuisia ajanjaksoja vuosisadassa. Ikäjakamaa tarkasteltaessa ei kuitenkaan voida tehdä kovin tarkkoja johtopäätöksiä menneiden vuosisatojen uudistumisrakenteesta, sillä nykyinen ikärakenne ei heijasta ainoastaan siementuotannon ja uudistumisen vaihtelua vaan myös menneiden olosuhteiden aiheuttaman kuolleisuuden vaihtelua.

3.3 Ikäjakamaan vaikuttavat tekijät

Regressioanalyysissä A-vyöhykkeellä vuosi selitti vuosien välisen lukumäärän vaihtelusta peräti 82 %. Tulos ilmentää populaatiotiheyden merkitystä taimituotannolle alueilla, joilla populaatiotiheys on yhä alhainen. Vuosisadan alkupuoliskolla syntyneet yksilöt ovat jo saavuttaneet sukukypsyyden ja siten kykenevät tuottamaan uusia sukupolvia. Täten 1980-luvulla alueella on moninkertainen määrä siemenpuita 1900-luvun alkupuolella olevaan tilanteeseen verrattuna ja siten myös siemensadon ja syntyneiden taimien määrät ovat moninkertaistuneet.

Taimien vuosittaiset lukumäärät ja kesälämpötilat eivät A-vyöhykkeellä korreloi, eivätkä ilmastotekijät selitä lukumäärän vaihtelua regressioanalyysissä. Tulos indikoi sitä, että ilmaston merkitys uudistumista rajoittavana tekijänä metsänrajan läheisissä metsissä on vähentynyt. Kesälämpötilat ovat pysyneet korkealla verrattuna aiempiin vuosisatoihin ja siten uudistuminen on ollut säännöllistä vaikkakin vaihtelevaa. Täten voidaan olettaa, että uudistuminen on muuttunut 1900-luvun alussa episodimaisesta kohti jatkuvaa uudistumista.

B- ja C-vyöhykkeillä vuoden vaikutus vähenee ja ilmastotekijöiden merkitys lisääntyy, vaikkakin yhä vuosi on selkeästi paras yksittäinen lukumäärän vaihtelua selittävä tekijä (selitysaasteet: B ; 54 %; C; 44 %). B-vyöhykkeellä ilmastotekijät paransivat selitysaastetta 7 %-yksikköä (ST–, WT+) ja C-vyöhykkeellä 20 %-yksikköä (WT+, ST–, ST+). Tämä ilmentää ilmaston korostuvaa vaikutusta siirryttäessä metsänrajalta pohjoiseen. Lukumäärät eivät enää yksiselitteisesti lisääntyneet ajan myötä, vaan ikärakennetta kontrolloi yhä lisääntyvästi sekä siemenvuosien esiintyminen että taimikuolleisuus.

Ilmastotekijöistä itämistä edeltävät vuodet (uudistuminen) ovat B-vyöhykkeellä merkittävin lukumäärän vaihteluun vaikuttava muuttuja. C-vyöhykkeellä puolestaan itämistä seuraavat talvilämpötilat selittävät vaihtelusta suuremman osan kuin itämistä edeltävät tai sitä seuraavat kesälämpötilat. Tämä korostaa taimikuolleisuuden merkityksen lisääntymistä sitä enemmän, mitä pohjoisemmaksi siirrytään.

Todellisuudessa ilmastotekijöiden vaikutus on varmasti suurempi kuin analyysimme pystyi osoittamaan. Erityisesti kuolleisuuden merkityksen osoittaminen on ongelmallista, sillä kuolleisuus on usein seurausta lyhytkestoista ääreivistä ilmastojaksoista, eikä kuukausikeskiarvoista, joita analyysimme käsitteli. Lisäksi kuolleisuutta tapahtuu merkittävässä määrin myös viiden ensimmäisen elinvuoden jälkeenkin. Kuolleisuus on lisäksi yleensä seurausta useista eri ympäristötekijöistä, joiden yhteisvaikutusta on vaikea jäljittää. Tutkimusalueelta emme kuitenkaan löytäneet kuolleita mäntyjä.

Kirjallisuus

- Briffa, K. R. 2000. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews* 19: 87–105.
- Cuevas, J. G. 2002. Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 90: 52–60.
- Henttonen, H., Kanninen, M., Nygren, M. & Ojansuu, R. 1986. The maturation of *Pinus sylvestris* seeds in relation to temperature climate in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1: 243–249.
- Holmgren, B. & Tjus, M. 1996. Summer air temperatures and tree line dynamics at Abisko. *Ecological Bulletins* 45: 159–169.
- Holtmeier, F.-K. 1974. Geoökologische Beobachtungen und Studien an der subarktischen und alpinen Waldgrenze in vergleichender Sicht. *Erdwissenschaftliche Forschung* 8, Wiesbaden, 130 s.
- , Muterthies, A. & Stevens, G. E. 1996. Effektive Verjüngung und Zuwachs der Kiefer (*Pinus sylvestris*) und Fichte (*Picea abies*) an ihrer Höhengrenze in Finnish-Lapland während der letzten 100 Jahre. *Julkaisussa: Holmeier, F.-K. (toim.) Beiträge aus den Arbeitsgebieten am Institut für Landschaftsökologie. Institut für Landschaftsökologie, Westfälische Wilhelms-Universität: Band 1: 85–99.*
- , Broll, G. Muterthies, A. & Anschlag, K. 2003. Regeneration of trees in the treeline ecotone: northern Finnish Lapland. *Fennia* 181: 2:103–128.
- & Broll, G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14: 395–410.
- Hustich, I. 1948. The Scots pine in northernmost Finland and its dependence on the climate in the last decades. *Acta Botanica Fennica* 42: 1–74.
- IPCC. Watson, R. T. and the core writing team (toim.) 2001. *Climate change 2001: Synthesis report*. IPCC, Geneva, Switzerland. 184 s.
- Jacoby, G. C., Jr., & D'Arrigo, R. 1989. Reconstructed northern hemisphere annual temperature since 1671 based on high-latitude tree-ring data from North America. *Climatic Change* 14: 39–59.
- Jacoby, G., Lovelius, N., Shumilov, O. Raspopov, O. Kabainov, J. & Frank, D. 2000. Long-term temperature trends and tree growth in the Taymir region of northern Siberia. *Quaternary Research* 53: 312–218.
- Kremenetski, C., Vaschalova, T., & Sulerzhitsky, L. 1999. The Holocene vegetation history of the Khibiny Mountains: implications for the postglacial expansion of spruce and alder on the Kola Peninsula, northwestern Russia. *Journal of Quaternary Science* 14 (1): 29–43.
- Kullman, L. 1992. Climatically induced regeneration patterns of marginal populations of *Pinus sylvestris* in northern Sweden. *Oecologia Montana* 1: 5–10.
- 1996. Structural population dynamics of pine (*Pinus sylvestris* L.) during the past 500 years close to the tree-limit in northern Sweden. *European Palaeoclimate and Man*. 13: 75–82.
- 2001. 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. *Ambio* 30(2): 72–80.
- Lee, S. E., Press, M. C. & Lee, J. A. 2000. Observed climate variations during the last 100 years in Lapland, Northern Finland. *International Journal of Climatology* 20: 329–346.
- Lloyd, A. H. & Fastie, C. L. 2002. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climate Change* (52): 481–509.
- Luckman, B. H. & Kavanagh, T. 2000. Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies. *Ambio* 29(7): 371–380.
- MacDonald, G. M., Case, R. A. & Szeicz, J. M. 1998. A 538-year record of climate and treeline dynamics from the lower Lena river region of northern Siberia, Russia. *Arctic and Alpine Research* 30(4): 334–339.
- Mann, M. E., Bradley, R. S., & Hughes, M. K. 1998. Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. *Nature* 392: 779–787.
- McLachlan, J. S., Clark, J. S. & Manos, P. S. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86: 2088–2098.
- NORDKLIM. http://www.smhi.se/hfa_coord/nordklim/

- Ojansuu, R. & Henttonen, H. 1983. Kuukauden keskilämpötilan, lämpösumman ja sademäärän paikallisten arvojen johtaminen Ilmatieteen laitoksen mittaustiedoista. *Silva Fennica* 17(2): 143–160.
- Payette, S. & Fillion, L. 1984. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 241–251.
- , Eronen, M., & Jasinski, J. J. P. 2002. The circumboreal Tundra-Taiga interface: late Pleistocene and Holocene changes. *Ambio Special Report* 12: 15–22.
- Sirén, G. 1993. Pine seed year frequency in the subarctic of Finland: a pilot study. *World Resource Review* Vol. 5(1): 95–103.
- 1998. Results and conclusions of pine advance in subarctic Finland in the 20th century. Julkaisussa: Tasanen, T. (toim.). Research and management of the northern timberline region. Proceedings of the Gustav Sirén symposium in Wilderness Center Inari, September 4.–5.1997. The Finnish Forest Research Institute. *Research Papers* 677: 7–16.
- Steijlen, I. & Zackrisson, O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in a northern Swedish coniferous forest stand. *Canadian Journal of Botany* 65: 839–848.
- Sturm, M., Racine, C. & Tape, K. 2001. Climate change: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: 546–547.
- Stöcklin, J. & Körner, C. 1999. Recruitment and mortality of *Pinus sylvestris* near the nordic treeline: the role of climatic change and herbivory. *Ecological Bulletins* 47: 168–177.
- Tranquillini, W. 1979. *The Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, New York. 137 s.
- Tuomenvirta, H. & Heino, R. 1996. Climatic changes in Finland – recent findings. *Geophysica* 32(1–2): 61–75.