



EESTI MAAÜLIKOOL
Metsandus- ja maaehitusinstituut

BRIT-EDY PÄRNA

**HARILIKU KUUSE EELUENDUSE KOHANEMINE JA
KASVUDÜNAAMIKA MUUTUVATES TINGIMUSTES**
ACCLIMATION AND GROWTH DYNAMICS OF NORWAY
SPRUCE ADVANCE REGENERATION UNDER CHANGING
CONDITIONS

Magistritöö
Loodusvarade kasutamise ja kaitse õppekava

Juhendaja: Marek Metslaid, *PhD*

Tartu 2017

Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Magistritöö lühikokkuvõte	
Autor: Brit-Edy Pärna		Õppekava: Loodusvarade kasutamine ja kaitse	
Pealkiri: Hariliku kuuse eeluenduse kohanemine ja kasvudünaamika muutuvates tingimustes			
Lehekülgi: 33	Jooniseid: 8	Tabeleid: 4	Lisasid: -
Osakond:	Metsabioloogia		
Uurimisvaldkond:	Metsandus		
Juhendaja:	Marek Metslaid		
Kaitsmiskoht ja aasta:	Tartu, 2017		
<p>Magistritöö eesmärgiks oli uurida hariliku kuuse eeluenduse kohanemist ja kasvudünaamikat muutuvates tingimustes. Selleks valiti ajavahemikul 2008-2010 igal aastal SA Järvelja Õppe- ja Katsemetskonna territooriumil (Kvartal JS272) vana metsa varjus kasvanud hariliku kuuse eeluenduse hulgast 30 puud, fikseeriti algsituatsioon ja istutati seejärel ümber endisele põllumaale rajatud katsealale.</p> <p>Keskenduti valguse mõju analüüsile, milleks pooltele puudele seati varjestus ja pooled puud jäeti kasvama täisvalguse kätte. Põhjalikumalt uuriti eeluenduse puude kasvu iseloomustavaid näitajaid (keskmist kõrgust, keskmist diameetrit, ladvavõrse pikkust, külgvõrse pikkust, külgvõrse okkamassi ja külgvõrse okaste arvu ning külgvõrse okaste keskmist pikkust). Katsealal teostati mõõtmisi ajavahemikul 2008-2015, igal aastal vegetatsiooniperioodi lõpus. Andmete analüüs, joonised ja tabelid on koostatud eelnevate näitajate põhjal.</p> <p>Andmete analüüsist selgus, et varjestus mõjus hariliku kuuse eeluendusele positiivselt. Tulemustest on näha, et varjestusel on statistiliselt oluline mõju eeluenduse kõrgusele ja ladvavõrse pikkusele. Samas ei ole varjestusel statistiliselt olulisust mõju diameetri kasvule. Samuti ilmses varjestuse positiivne mõju külgvõrse pikkusele, mis omakorda mõjutab okaste arvu külgvõrsel. Lisaks oli varjestusel statistiliselt oluline mõju külgvõrse okkamassi ja külgvõrse pikkuse vahelisele suhtele.</p> <p>Töö tulemuste põhjal võib järeldada, et vana metsa alt endisele põllumaale ümberistutatud hariliku kuuse eeluendus on võimeline näitama head kohanemist ja kasvu muutuvates tingimustes ning varjestatud puudel on kohanemine uute kasvutingimustega parem.</p>			
Märksõnad: eeluendus, harilik kuusk, kasv, kohanemine, valgus			

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Master Thesis	
Author: Brit-Edy Pärna		Speciality: Natural Resources Management	
Title: Acclimation and growth dynamics of Norway spruce advance regeneration under changing conditions			
Pages: 33	Figures: 8	Tables: 4	Appendixes: -
Department:		Forest biology	
Field of research:		Forestry	
Supervisor:		Marek Metslaid	
Place and date:		Tartu, 2017	
<p>The aim of this Master thesis was to study acclimation and growth dynamics of advance regeneration of Norway spruce in changing conditions. For this purpose, during the period of 2008-2010, each year in Järvelja Training and Experimental Forest Center (Compartment JS272) it was selected 30 advance regeneration trees that were grown in the shade of old forest, it was fixed the initial situation and after that trees were transplanted on former agricultural field.</p> <p>The focus was on the analysis of the effects of light, therefore shading was set for half of the trees and half of the trees were left to grow in full light. It was studied in detail the growth characteristics of advance regeneration trees (height, diameter, top shoot length, lateral shoot length, needle mass and number of needles, and average length of needles). Measurements were carried out during the period of 2008-2015, each year at the end of vegetation period. Data analysis, figures and tables are compiled based on previously mentioned tree characteristics.</p> <p>The results of data analysis showed that shading had a positive effect on advance regeneration of Norway spruce. The results also show that shading had statistically significant impact on advance regeneration height and top shoot length. At the same time, shading did not have statistically significant impact on diameter growth. It also appeared that shading had a positive impact on lateral shoot length, which in turn affects the number of needles on lateral shoot. In addition, shading had statistically significant impact on the ratio between lateral shoot needle mass and lateral shoot length.</p> <p>Based on the results of this study, it can be concluded that advance regeneration from the shade of old forest and transplanted on former agricultural field is able to show good growth response and acclimation in changing conditions, and shaded trees adapt better to new growing conditions.</p>			
Keywords: acclimation, advance regeneration, growth, light, Norway spruce			

SISUKORD

SISSEJUHATUS	5
1. HARILIK KUUSK	7
2. SÜSINIKU TASAKAAL JA ÖKOSÜSTEEM	9
2.1. SÜSINIKURINGE	9
2.2. FOTOSÜNTEES, HINGAMINE JA LEHE SÜSINIKU TÕUS/TARVE	10
2.3. VALGUS	10
2.4. TEMPERATUUR	10
3. MATERJAL JA METOODIKA	12
3.1. KATSEALA KIRJELDUS JA VÄLITÖÖD	12
3.2. LABORTÖÖD	13
3.3. ANDMETÖÖTLUS	14
4. TULEMUSED	15
4.1. PUUDE KESKMINE DIAMEETER	17
4.2. PUUDE KESKMINE KÕRGUS	18
4.3. KÕRGUSE JA DIAMEETRI VAHELINE SEOS	19
4.4. LADVAVÕRSE PIKKUS AASTATE LÕIKES	20
4.5. KÜLGVÕRSE PIKKUS	21
4.6. KÜLGVÕRSE OKKAMASS	22
4.7. KÜLGVÕRSE PIKKUSE JA OKASTE KESKMISE PIKKUSE VAHELINE SEOS	23
4.8. KÜLGVÕRSE OKASTE ARV	24
5. ARUTELU	25
6. KOKKUVÕTE	28
7. KASUTATUD KIRJANDUS	29

SISSEJUHATUS

Tänapäeva metsanduse eesmärgiks on mitmekülgne metsakasutus, selle säästlik majandamine ja bioloogilise mitmekesisuse säilitamine. Loodusvarade kasutamisel ja majandamisel on oluline tegutseda nii, et see tagaks ökoloogilise tasakaalu. Stabiilset ökoloogilist seisundit saab kirjeldada loodusressursside varude, taastumisvõime, loodusvaradele seatud regulatsioonide olemasolule ja nende täitmise korrektsusele (Metsanduse jätkusuutlikkuse hindamine 2009).

Metsa peamiseks põhiväärtuseks on tema kasvamine – võime uueneda ja muutuda. Hooldus ja uuendusraiate kasutamine, mis on metsamajanduse üks osa, loob eelduse kasutada metsamaad taastuva loodusvara – puidu – tootmiseks (Eesti metsanduse arengukava aastani 2020, 2010).

Lageraie on üks uuendusraie meetod, mille tegemisel säilitatakse seemnepuud ning järelkasv metsauuenemise soodustamise eesmärgil ning säilikpuud või jalalseisvad kuivanud puud (vähemalt 5 tm/ha) bioloogilise mitmekesisuse säilitamise eesmärgil (Metsaseadus 2006, § 29 lg 1). Metsaseaduse kohaselt võib Eestis teostada lageraiet 80–120-aastates kuusikutes või küpsusdiameetri saavutamisel (Metsaseadus 2006, § 29 lg 5).

Eeluuendus jäetakse kasvama laigeraietel, arvestades hinnangut ja arenguperspektiive, mis on loodulikule uuendusele antud (Riigimetsa hea metsamajanduse tava 2002/2003). Varasemates uuringutes on leitud, et kasvus kinni jäänud kuuse eeluuenduse raiejärgseks toibumiseks kulub ligikaudu viis aastat (Koistinen, Valkonen 1993, Metslaid et al. 2005a). See on aeg mille jooksul varjuokkad vahetuvad valgusokaste vastu. Samas võib eeluuenduse kohanemine uute kasvutingimustega võtta kauem aega ja kiire kasvu saavutamiseks kuluda 7–10 aastat (Girona et al. 2016). Samas praktikute arvates suudab kuuse järelkasv sarnastes tingimustes kasvava kuuse kultuuriga saavutada samaväärse juurdekasvu 15 aasta jooksul (Riigimetsa hea metsamajanduse tava 2002/2003).

Laialt levinud on arvamus, et alusmetsa kuused (*Picea abies* (L.) Karst), millel on “vihmavarju” kujuline võra, ei ole peale lageraiet võimelised edukalt kohanema muutunud

valgustingimustega (Laas 2001). Eeluuenduse puude kasvu kohta on tehtud eelnevaid uurimistöid, kuid valguse olulisust ja sellega kaasnevaid muutusi pole piisavalt uuritud, need parameetrid annavad olulisi teadmisi puude kasvudünaamika kohta lageraie järgselt. Seoses sellega pole ühest kriteeriumi, millised puud raiealale kasvama jäetakse.

Erinevad keskkonna- ja mullastikutingimused (valgus, toitained, vesi) mõjutavad eeluuenduse kasvu. Põllumullad on puittaimede kasvuks sobivad, seetõttu on varasematel aastakümnetel nende metsastamisega kujunenud enamasti puistud boniteediga I ja Ia. Põllumaale on võimalik kultiveerida praktiliselt kõiki peamisi kodumaiseid puuliike ja samuti mõningaid võõrliike (Asi et al. 2004). Kuuskede kohanemine uutes kasvutingimustes sõltub ka puude varasematest kasvu iseloomustavatest näitajatest, näiteks nagu puu kõrgus, diameeter, ladvavõrse pikkus, külgvõrse pikkus ja okkamass. Mitmetes varasemates uurimistöodes on leitud ka varasema kasvukiiruse positiivne mõju, vana metsa all head kasvu näidanud puud suudavad lageraie järgselt paremini kohaneda (Ruel et al. 2000, Metslaid et al. 2007).

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida vana metsa varjust endisele põllumaale ümberistutatud hariliku kuuse eeluuenduse kohanemist ja kasvudünaamikat. Keskenduti valguse mõju analüüsile, milleks vaadeldi varjestuse mõju hariliku kuuse eeluuenduse kasvule ja kohanemisele uutes kasvutingimustes.

Tänuavaldus

Autor tänab Eesti Maaülikooli vanemteadur Marek Metslaidi juhendamise ja koostöö eest, mis aitasid koostada käesolevat magistritööd. Andmeanalüüsile oli suureks abiks, aitas mõtete ja näpunäidetega professor Andres Kiviste.

1. HARILIK KUUSK

1.1. Perekond kuusk

Perekond kuusk (*Picea* A. Dietr.) kuulub männiliste (*Pinaceae*) sugukonda. Mitukümmend puuliiki, mis kuuluvad *Picea* perekonda, on olulised metsapuud. Täpne liikide arv ei ole teada, kuna kuused on väga varieeruvad ja võimelised moodustama vahetaksoneid. Hinnanguliselt on kuuse perekonnas umbes 45 liiki (Laas 1987).

Hariliku kuuse areaal ulatub tänu laialdasele looduslikule levimisele Põhja-Skandinaaviast Siberini ja Lõuna-Euroopani. Perekonna leviala ulatub 71°N laiuskraadist Põhja-Ameerikas kuni 32°N laiuskraadini Euraasias ja 23°N laiuskraadini Kagu-Aasias (Boratynska 2007).

Perekond kuuse liigid on enamasti koonusjad, kuid võivad esineda kuhikjas, sammasjas ja kerajas võra. Üksikult kasvavatel puudel ulatub võra peaaegu maapinnani, mistõttu alumised oksad võivad juurduda (Laas 1987). Puudel asetsevad oksad männasjalt. Okkad kasvavad juurde kogu eluea vältel. Okstel asetsevad okkad üksikult ja kinnituvad spiraalselt väikestele padjaksetele.

Kuused on ühekojalised puud ja nende õied on ühesugulised. Nii isas- kui ka emasõisikud on võimelised tootma jätkusuutlike õisikuid. Isasõisikud asuvad eelneva aasta võrsete okaste vahel, emasõisikud eelneva aasta võrsete tipuosas. Käbid valmivad õitsemisaasta sügisel, jäädes pärast seemnete valmimist puule (Laas 1987). Isaskäbid koosnevad soomustest – mikrosporofüllidest, mis asetsevad ümber käbitelje. Soomusja lehekese alumisel küljel areneb kaks tolmukotti (Reier, Selling 2008).

Vaigukäike esineb puidus, koores ja okastes. Koor on suhteliselt õhuke ja kestendav, kuid puu vananedes muutub tugevamaks ja paksemaks. Samuti sõltub koore paksus puu kasvukeskkonnast. Suurema jämedusega puid võib leida aladelt, kus puudub populatsioonidevaheline ristumine (Eremin 1977).

1.2. Harilik kuusk

Pärast viimast jääaega levis harilik kuusk vabanenud aladele. Füsioloogilisest aspektist on harilikku kuuske peetud jõulise kasvuga, rikkalike seemnete, hea loodusliku uuenemise, biootilistele ja abiootilistele faktoritele tolerantse ja pika elueaga puuks (Modrzynski 2007).

Harilikul kuusel esineb kahte erinevat tüüpi okkaid – valgus- ja varjuokkad. Okkad on läbilõikelt rombikujulised, umbes 25–35 mm pikad ja 1 mm läbimõõduga. Okaste eluiga ulatub 4 aastani, kõrgematel laiuskraadidel kuni 5 aastani (Przybylski 2007). Samuti on leitud, et 152-aastaselt kuusel oli ligikaudu 25 miljonit okast, mille kogu lehepind on 1410 m² ja mass 290 kg (Przybylski 2007). Energia, gaasi ja vee talletamisel on lehepinna indeksil metsa ökosüsteemis oluline osa (Bolstad, Gower 1990). Lisaks on puistus kasvavatel harilikel kuuskedel suhteliselt kõrge lehepinna indeks (LAI) (puistu suhe lehepinna indeksi kohta) (Bolstad, Gower 1990).

Hariliku kuuse pungad on koonusjad, tipust teravnevad, kaetud punakaspruunide kattuvate soomustega. Pungade keskmine pikkus on 2 cm. Juba noortel võrsetel on hästi arenenud okaste alused (padjakesed), mis püsivad veel aastaid peale okaste varisemist. Esmalt on padjakesed punakaspruunid, kuid hiljem muutuvad need hallikaks. Võrse värvus sõltub päritolust. Madalamatel aladel kasvavate populatsioonide võrsed säilitavad pruunikat värvust pikemat aega kui kõrgematel aladel kasvavad puud. Sealsete puude võrsed on hallikama koorevärvusega (Przybylski 2007).

Hariliku kuuse koor on küllaltki õhuke, kuid saavutab paksuse vaid kolme aastaga (Przybylski 2007). Põhjapoolsetel aladel esineb peamiselt hallikas koore värvus, muutudes läänepoolsetel ja madalamatel aladel pruunikaks (Laas 2004).

Harilikul kuusel puudub peajuur, kuid tema juured hargnevad külgedele ja on suhteliselt pinnalähedased ning ulatuvad umbes 40 cm sügavusele. Harilik kuusk on pinnase suhtes küllatki tundlik, eelistades jahedamat ja niiskemat kasvukeskkonda (Przybylski 2007).

Harilik kuusk on võimeline kasvama tihedas puistus, metsa turbe all teises rindes, samas säilitades tiheda võrastiku ja koonusja kuju, näidates kuuse võimekust taluda varju (Metslaid 2008). Hariliku kuuse võrsed ja okkad suudavad ellu jääda vähemalt 3–4% valguse juures (Modrzynski 2007).

2. SÜSINIKU TASAKAAL JA ÖKOSÜSTEEM

2.1. Süsinikuringe

Metsa ökosüsteem katab maakera maismaast ainult 21%, kuid see kujutab endast väga suurt taime massi (75%), mille aastane kasv on *ca* 37% (Barnes *et al.* 1998). Umbes poole puitunud taime kuivmassist moodustab süsinik. Suur osa süsiniku tootmisest sõltub paljuski inimtegevusest (raied, vegetatsiooni muutused) ja sellel on märkimisväärne mõju nii regionaalsele kui ka globaalsele süsinikuringele (Laas *et al.* 2011a).

Osa taime omastatud süsinikust tagastatakse atmosfääri läbi taimede hingamise (kiiresti) ja lagunemise (aeglaselt), kuid enamik süsinikust siiski seotakse. Selleks, et mets hakkaks peale raiet uuesti süsinikku siduma tuleb raiesmik asendada uue metsapõlvkonnaga. Huvitav oleks jälgida, kas 21. sajandi keskel suudavad metsad endiselt süsinikku varuda või muutuvad erinevate stressifaktorite (nt temperatuur, niiskus, valgus) all kannatades hoopis süsinikku eraldavaks ressursiks.

Taimede kasv ja süsiniku tasakaal on seotud CO₂, mida seotakse fotosünteesi käigus läbi taime hingavate kudede. Roheliste taimede poolt kasutatakse ära väga väike osa maale kiirgavast energiast (2%), mida seotakse CO₂ orgaanilisteks ühenditeks. Selliseid ühendeid kasutatakse uute taimekudede moodustamiseks, lisaks olemasolevatele kudedele. Puude kasv on võimalik kui fotosünteesi käigus varutud süsiniku hulk on suurem kui taime eraldatud süsinik lehtede, okste ja juurte kaudu. Süsinik pole ainuke, mis mõjutab fotosünteesi, ökoloogiliselt on väga oluline ka fotosünteesi ja hingamise tasakaal (Ceulemans, Saugier 1991). Taimed, mis seovad võimalikult palju süsinikku on teiste faktorite (valgus, vesi, toitained) vaeguse all kannatavate taimede ees konkurentsivõimelisemad.

2.2. Fotosüntees, hingamine ja lehe süsiniku tõus/tarve

Fotosüntees ja hingamine toimub kogu taime ulatuses, mõlemad protsessid mõjutavad lehe süsiniku tootmist. Fotosünteesi käigus eraldavad taimed süsinikku atmosfääri ning seotud süsinik vabastatakse hingamise käigus CO₂-na. Fotosünteesi, hingamist ja süsiniku sisaldust lehtedes mõjutavad valgus, temperatuur, vaba vesi, toitained ja eriti lämmastik (N). Erinevate keskkonnafaktorite (valgus, temperatuur, muld, vesi) suhtes pole maksimaalne fotosünteesi võimekus tihtipeale suhtelises seoses metsades olevate puude süsinikuga (Ledig, Perry 1969). Varjataluvus on üks paljudest omadustest, mis aitab puudel elada ilma valguseta.

2.3. Valgus

Fotosüntees varieerub tulenevalt valguse intensiivsusest. Kuigi varjuokkad fotosünteesivad vähem kui valgusokkad, suudavad nad toota kogu puu võrastikust *ca* 40% süsinikku (Schulze *et al.* 1977). Taimede intensiivne hingamine seostub taime kudedega, mis sisaldavad suurel hulgal metaboolselt aktiivseid ensüüme (Amthor 1984). Selline hingamine on vajalik, et vahetada ja taastada ensüüme. Väritingimustes on maksimaalne fotosüntees harv nähtus, sest valgus, mulla toitained ja vesi on tihti lühiajaliselt kättesaadavad. Kehvades tingimustes kasvades suudab hingamine anda kogu fotosünteesist 10–20 % okas- ja lehtpuumetsade arenemiseks (Ryan *et al.* 1994).

Fotosüntees sõltub valguse intensiivsusest, samal ajal kui hingamist ei toimu suudavad liigid tänu füsioloogilistele protsessidele jääda ellu ka vähese valgusega keskkonnas.

2.4. Temperatuur

Fotosünteesi ja hingamise oluliseks mõjutajaks on õhutemperatuur, mis kontrollib lehtede süsiniku tarvet. Parasvöötme metsades võib erinevus nende kahe füsioloogilise protsessi vahel tõusta maksimaalselt kuni 15–25 °C (Kozłowski, Keller 1966, Mooney 1972).

Samuti kasvab temperatuuri tõustes hingamise intensiivsus, kuni saavutab maksimaalse taseme ning hakkab seejärel temperatuuri suurenemisega märgatavalt vähenema. Hingamise suurenemisega hakkab omakorda vähenema fotosüntees. Süsiniku tarve jääb stabiilseks kui temperatuur on vahemikus 35–43 °C. Alla 43 °C juures, kus toimub kiire hingamine koos aeglase fotosünteesiga, saavutatakse negatiivne süsiniku tasakaal ja lehtedest eraldub sidumata jäänud süsinik. Temperatuuri muutused fotosünteesile ja hingamisele mõjutavad suuresti süsiniku tarvet (Berry, Bjorkman 1980, Berry Downton 1982).

3. MATERJAL JA METOODIKA

3.1. Katseala kirjeldus ja välitööd

Käesoleva magistritöö raames uuriti 2008. aasta mais Sihtasutuse Järvelja Õppe- ja Katsemetskonna, mis asub Kagu-Eestis, territooriumile rajatud Rõka katseala. Endisele põllumaale rajatud katsealal uuritakse vana metsa varjus kasvanud hariliku kuuse eeluuenduse kohanemist uute kasvutingimustega ümberistatusjärgselt. Selleks kasutati erineva kohastumusega eeluuenduspuude ümberistutamist ja varjestamist kolmel järjestikusel aastal (2008–2010), igal aastal 30 puud. Eeluuenduse puud olid pärit vana metsa turbe alt ning istutati põllumaale. Enne põllumaale ümberistutamist said välja valitud puud valgust keskmiselt 3%. Hinnang on saadud varasemalt teostatud poolsfääri fotode analüüsi tulemusena.

Algupärane hariliku kuuse eeluuendus asus kvartalis JS272, eraldisel 16. Eraldise üldpindala oli 1,1 ha, puistu koosseisu moodustas 65% arukaske (*Betula pendula*), 28% harilikku kuuske (*Picea abies*), 5% harilikku mäнди (*Pinus sylvestris*) ja 2% harilikku haaba (*Populus tremula*). Teise rinde ja järelkasvu moodustasid 100% kuused. Katseala kasvukohatüübiks on jänese kapsa-mustika ja kuulub I boniteediklassi. Antud eraldisel teostati diameetriküpsuse saavutanud keskealisele metsale lageraie 2011–2012. aastal. Eraldise tagavara oli 242 tm/ha.

Kõigepealt märgistati ja mõõdeti väljakaevatavad puud vana metsa all ning seejärel määrati valgustingimused. Algsituatsiooni fikseerimiseks pildistati katseks välja valitud puud nii põhja kui ka lõuna suunast. Võrastiku struktuuri (valgussituatsiooni) kirjeldamiseks kogutud pildimaterjali võimaldab analüüsida vana metsa turbe all tekkiva uuenduse dünaamikat. Puistu võrastiku struktuur mõjutab oluliselt vana metsa all olevat valgusrežiimi ja seeläbi loodusliku eeluuenduse tekkimist ja arengut.

Enne puude väljakaevamist ja ümberistutamist katsealale tehti vana metsa all digitaalsed poolsfääri fotod võrastiku läbipaistvuse nurkjaotuse analüüsiks. Võrastiku läbipaistvuse

nurkjaotuse põhjal tuletati fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse hulk, mis maapinnani jõuab ja lehepinna indeksit.

Katsealal paiknevad puud 4-meetrise vahekaugusega ridades ja puude omavaheline kaugus on 2 meetrit. Puud on istutatud homogeensele pinnasele nii, et nad üksteisele konkurentsi ei pakuks. Varjestus seati üles igale teisele proovipuule. 2008. aastal ümbersitutatud puudele seati varjestus ühte ilmakaarde (lõuna). 2009. ja 2010. aasta ümbersitutatud puudele seati kolmnurkne varjestus, mis varjestas kolme ilmakaart (ida, lõuna ja lää). Puudele millele seati kolmnurkne varjestus said 25% täisvalgusest.

Esimesed välitööd teostati 2008. aastal. Esimesel aastal välitööde käigus valiti välja ümbersitutamiseks sobivad puud, mis suudaksid olla elujõulised ka peale kasvukeskkonna vahetust. Aastatel 2008–2015 korrati mõõtmisi igal aastal peale vegetatsiooniperioodi lõppu. Välitööde käigus mõõdeti puude kõrgused, puu läbimõõt juurekaelalt kahes suunas ning laduvõrse pikkus. Vegetatsiooniperioodi lõpus valiti võra ülemisest kolmandikust külgvõrse, mida hiljem laboris analüüsiti. Lõigatud võrsed asetati paberkotidesse, mis vastavalt tähistati katseala nimetuse, puu numbri ja kuupäevaga. Suuremate puude kõrgused mõõdeti Vertex kõrgusmõõtja abil, madaldate puude mõõtmiseks kasutati 3-meetrist mõõdulatti. Puu läbimõõdud juurekaelalt mõõdeti klupiga, millimeetri täpsusega. Mõõtmised teostati 2008. aasta maist ja augustist kuni 2015. aasta aprilli ja septembrini. Järgnevate aastatel mõõdeti sama võrse viimase aasta juurdekasvu.

Käesoleva magistritöö autor osales välitöödel 2015. aasta sügisel (septembris) ja talvel (detsembris) puude kasvu iseloomustavate näitajate mõõtmisel ja hilisemate analüüside tegemisel. Välitööid aitas teostada Marek Metslaid ja andmeanalüüsi aitas läbi viia Andres Kiviste.

3.2. Labortööd

Morfomeetriliste andmete jaoks koguti igal aastal kasvuperioodi lõpus puude latvade ülemisest kolmandikust külgvõrsed. Samuti mõõdeti välja valitud võrse pikkus joonlauaga. Peale võrse pikkuse mõõtmist lõigati võrse puult. Labortööde käigus kuivatati võrsed

kuivmassi saavutamiseks 70 °C juures 72 tundi. Seejärel kaaluti okaste mass, mõõdeti võrse pikkused ja loendati nende arv võrsetel (v.a 2015. a sügisel). Elektroonilise nihkkaliibriga mõõdeti juhuslikult valitud viie okka pikkus ja kaaluti võrsel olevate okaste kogumass kaaluga, mille mõõtmistäpsus oli 0,01 grammi.

3.3. Andmetöötlus

Andmete sisestamiseks ja analüüsiks oli olemas eelnev andmebaas eelnevate aastate mõõtmisandmetega. Magistritöö autor lisas olemasolevale andmebaasile ise teostatud väli- ja labortööde andmed. Andmebaas loodi MS Excel'i programmi kasutades. MS Excel'i programm muudeti statistikaprogrammi R kasutajasõbralikuks, kus toimus edasine andmete analüüs ning jooniste loomine.

Andmetöölusel kasutati väli- ja labortööde käigus kogutud andmeid. Andmetöölusest jäeti välja need puud, mis vaatlusperioodi jooksul hukkusid ja 2008. aastal ümbersitutatud puud, mille varjestus oli 2009. ja 2010. aastal ümberistutatud puude varjetusest erinev. Lõplikus andmeanalüüsis kasutati kokku 52 puu andmeid. Statistilise olulisuse nivooks võeti 0,05.

4. TULEMUSED

Hariliku kuuse eeluenduse kohanemist uute kasvutingimustega kirjeldavad olulisemad puude kasvu ja külgvõrset iseloomustavad näitajad (tabel 1, 2, 3, 4). Valguse mõju erinevatele tunnustele mõõdeti 90 puul. Mõõtmisi teostati ajavahemikul 2008–2015 igal aasta vegetatsiooniperioodi lõpus.

Hariliku kuuse eeluenduse algsituatsiooni kirjeldamiseks mõõdeti kõikidel valitud puudel kasvu ja külgvõrset iseloomustavad näitajad, mis annavad aluse võrrelda järgnevatel aastatel saadud andmeid. Tabelis 1 ja 2 on välja toodud kolmel järjestikusel aastal vana metsa turbe all kasvavate puude üldised näitajad. Kõigil kolmel aastal on ümberistutamiseks välja valitud eeluenduse puude näitajad sarnased.

Tabel 1. Vana metsa turbe all olevate puude üldised näitajad aastate kaupa.

Varjestatud									
Aasta	Dmin	Dkesk	Dmax	Hmin	Hkesk	Hmax	LVmin	LVkesk	LVmax
2008	0.8	1.4	2.2	36	68.1	102	1	2.47	8
2009	0.8	1.0	1.3	39	54.9	83	0.5	2.07	5
2010	0.6	1	2.1	27	45.8	79	1	3.33	6
Varjestamata									
2008	0.6	1.2	1.8	38	59.9	83	1	2.2	4
2009	0.7	1.1	1.7	30.5	52.8	68	0.5	1.5	3
2010	0.6	1.2	1.8	26	58.2	86	1	3	5

Tabel 2. Vana metsa turbe all olevate puude külgvõrsete üldised näitajad aastate kaupa.

Varjestatud												
Aasta	Lmin	Lkesk	Lmax	Omin	Okesk	Omax	Mgmin	Mgkesk	Mgmax	Ntkmin	Ntkkesk	Ntkmax
2008	3.1	5.3	8.6	6.8	9.2	12.2	0.05	0.1	0.2	52	89.1	153
2009	2.2	4.1	6.1	5.2	8.4	10.5	0.02	0.09	0.2	38	76.1	144
2010	3.7	5.6	7.4	9.2	10.6	12.6	0.04	0.1	0.2	44	88	134
Varjestamata												
2008	3	5.3	7.4	7.11	9.8	11.6	0.04	0.11	0.2	50	86.7	130
2009	2.6	3.7	4.8	7.24	8.7	10.9	0.03	0.07	0.1	47	71.7	106
2010	4	5.8	8.7	8.24	10.3	12.0	0.06	0.12	0.3	61	96.1	156

Tabelites 1 ja 3 on välja toodud eeluenduse kasvu iseloomustavad näitajad, kuid tabelites 2 ja 4 on esitatud endisele põllumaale ümberistutatud puude külgvõrse näitajad, mis annab ülevaate eeluenduse puude arengust alates algsituatsioonist.

Tabel 3. Põllumaale ümberistutatud puude üldised näitajad aastate kaupa.

Varjestatud									
Aasta	Dmin	Dkesk	Dmax	Hmin	Hkesk	Hmax	LVmin	LVkesk	LVmax
2008				37	70.5	105	1	1.7	3
2009	0.9	1.6	3.1	35	62.8	104	1	4.2	10
2010	1.2	2.3	4.6	27	68.7	125	2	12.9	38
2011	1	2.4	5.9	38	88.7	188	1	22.7	71
2012	1.3	3.3	7.5	63	133.0	269	20	44.3	85
2013	1.9	4.6	10	80	194.8	404	14	61.8	135
2014	2.7	5.9	12.4	120	254.4	450	32	63.1	85
2015	3.8	8.2	16.6	185	336.5	550	55	87.6	120
Varjestamata									
Aasta	Dmin	Dkesk	Dmax	Hmin	Hkesk	Hmax	LVmin	LVkesk	LVmax
2008				40	62.1	84	1	1.2	2
2009	0.8	1.4	2.8	30	58.2	89	1	3.8	10
2010	0.7	1.9	3.9	24	63.6	105	0.1	9.6	30
2011	0.8	2.1	4.9	33	81.1	142	2	18.0	50
2012	1.1	2.9	6.2	51	118.2	222	10	37.5	92
2013	1.9	4.2	8	69	172.6	315	9	54.4	94
2014	2.2	5.7	10.1	104	231.6	370	26	63.1	100
2015	3.5	8.0	12.5	155	310.6	460	43	83.3	130

Tabel 4. Põllumaale ümberistutatud puude külgvõrsete üldised näitajad aastate kaupa.

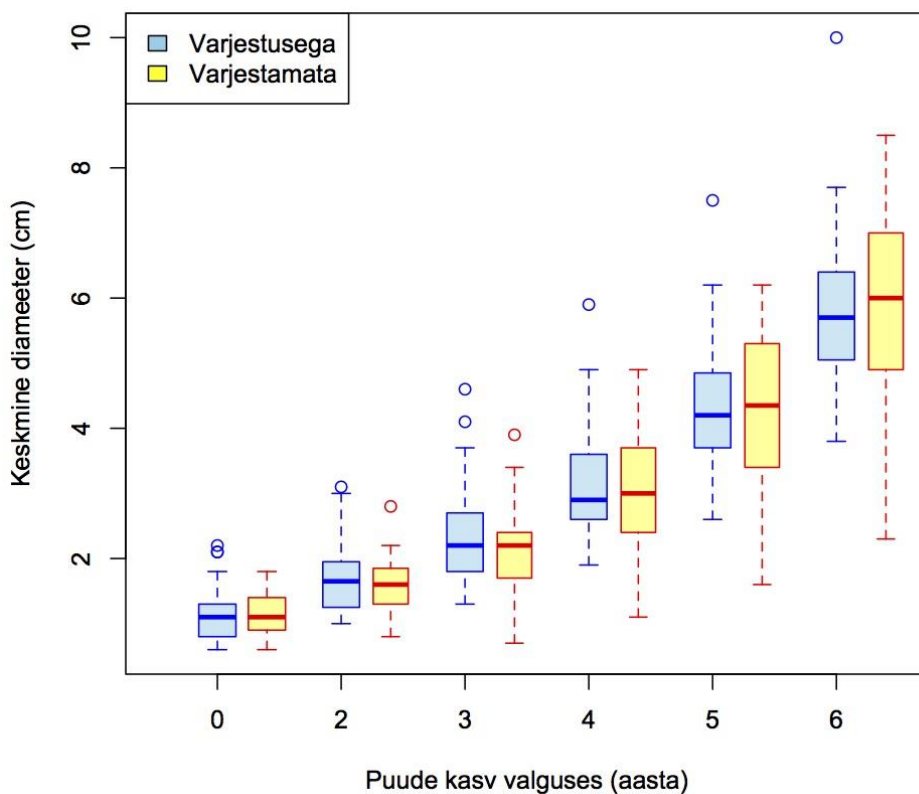
Varjestatud												
Aasta	Lmin	Lkesk	Lmax	Omin	Okesk	Omax	Mgmin	Mgkesk	Mgmax	Ntkmin	Ntkkesk	Ntkmax
2010	5.4	11.5	18.7	8.78	11.98	15.5	0.09	0.33	0.7	72	167.8	297
2011	6.2	12.9	28.2	9.92	13.5	19.9	0.11	0.48	2	142	273.4	392
2012	10.8	21.4	38.9	9.17	13.3	17.1	0.24	0.85	2.0			
2013	13.4	25.0	42.8	11.23	14.6	18.2	0.49	1.43	3.5			
2014	18	32.6	50.6	9.72	14.6	17.9	0.29	1.57	4.2			
2015	27.4	39.2	54.5				0.8	1.99	3.1			
Varjestamata												
Aasta	Lmin	Lkesk	Lmax	Omin	Okesk	Omax	Mgmin	Mgkesk	Mgmax	Ntkmin	Ntkkesk	Ntkmax
2010	6.1	9.7	17.2	8.4	11.3	15.2	0.16	0.3	0.6	82	149.1	235
2011	2	10.5	25.8	10.58	13.3	16.3	0.08	0.4	1.4	73	229.8	346
2012	8	18.9	33.7	8.86	13.0	17.8	0.29	0.8	1.7			
2013	7.3	23.6	38.2	8.87	14.0	17.0	0.23	1.3	2.7			
2014	14	32.0	54.9	8.45	14.7	21.5	0.32	1.6	3.1			
2015	16.1	39.0	61.9				0.82	2.0	4.0			

Tabelist 3 on näha, kuidas diameetrite näitajad erinevates valgussituatsioonides (varjestatud ja varjestamata) kasvavatel puudel ei ole kuigi erinevad. Samas on varjestatud puud mõnevõrra suurema diameetriga kui varjestamata puud. Sama hinnangut ei saa tulemuste põhjal anda keskmise kõrguse kohta. Hariliku kuuse eeluuenduse puude kasvule avaldab varjestus positiivset mõju, millest annab tunnistust varjestatud puude suurem keskmine laduvõrse pikkus võrreldes varjestamata puudega.

Külgvõrse pikkuse, külgvõrse okaste keskmise pikkuse ning külgvõrse okkamassi ja külgvõrse okaste arvu kohta annab ülevaate tabel 4. Aastal 2015 okaste keskmist pikkust ei arvatatud, kuid järeltõuse okaste kasvust on võimalik teha eelnevate aastate kohta.

4.1. Puude keskmine diameeter

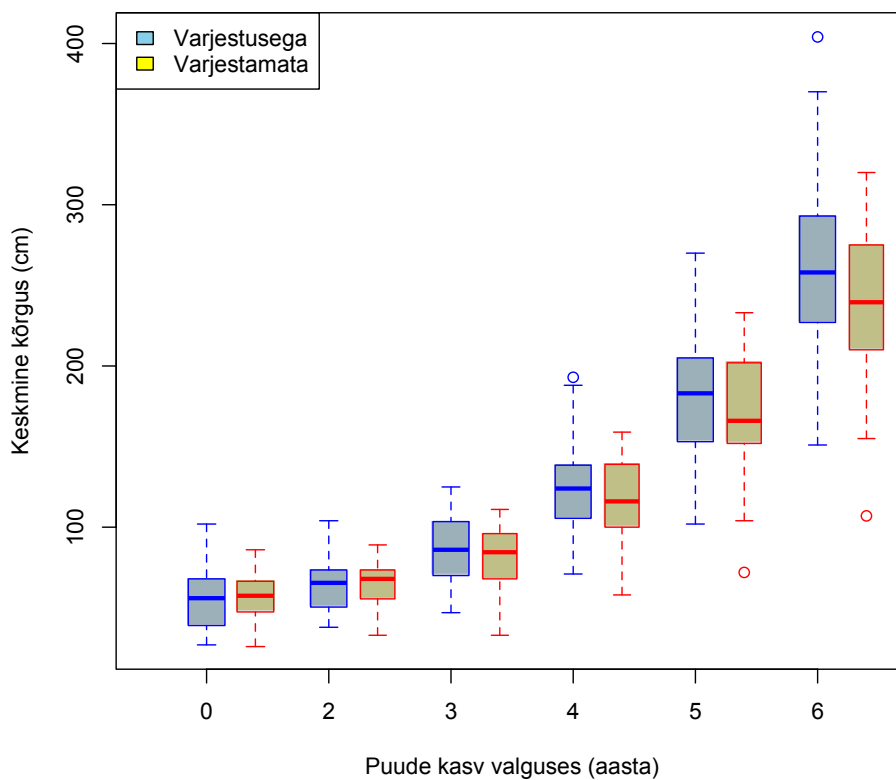
Esimestel aastatel on näha ümberistutatud puude keskmise diameetri suurenemist (joonis 1). Valgustingimustega kohanemisel on varjestusega puudel mõnevõrra kiirem diameetri kasv, ületades teisel aastal varjestamata puude diameetrit. Vaatlusperioodi alguses on varjestatud ja varjestamata puude keskmine diameeter võrdne, hiljem on see näitaja varjestamata puudel suurem. Ümberistutatud varjestusega ja varjestuseta puude võrdlusest selgus, et puude vahel statistiliselt oluline erinevus puudub ($p=0,3962$).



Joonis 1. Varjestuse mõju keskmise diameetri (cm) kasvule aastate lõikes.

4.2. Puude keskmine kõrgus

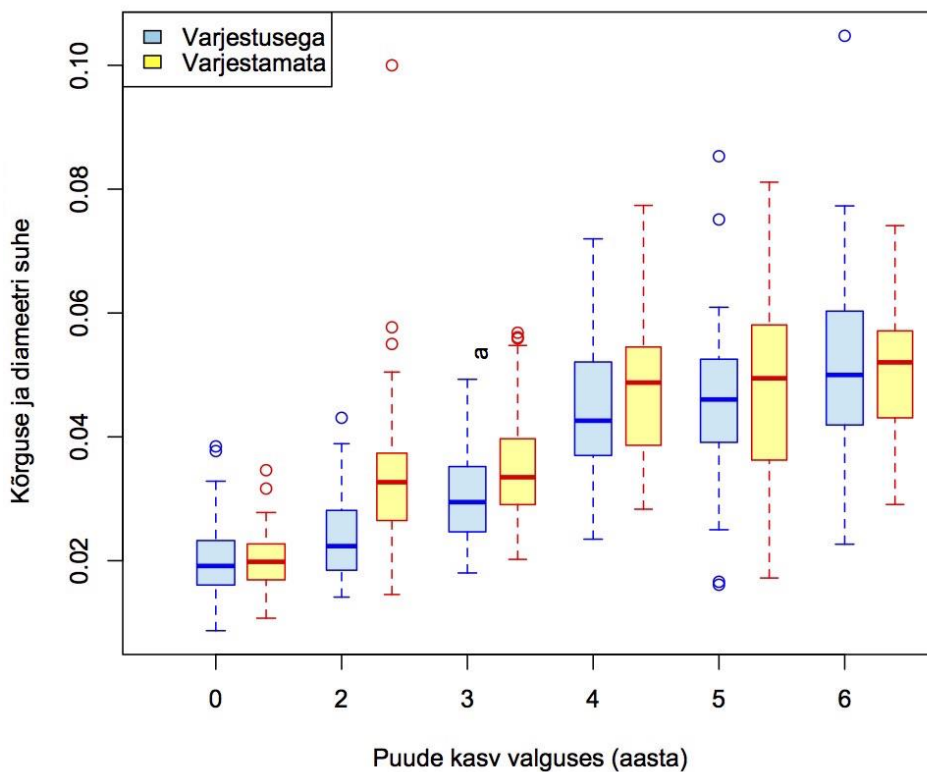
Joonis 2 kirjeldab puude keskmise kõrguse kasvu. Esimestel aastatel on kasv aeglane, kuid kohanedes uute kasvutingimustega hakkavad puud jõudsamalt kõrgusesse kasvama. Varjestatud puud hakkavad neljandal aastal oma ressursse kõrguskasvu suunama. Kasv tõusis viiendal aastal märkimisväärselt, jätkates samasugust kasvu kuuendal kasvuaastal. Varjestusel on statistiliselt oluline mõju eeluuenduse kõrguskasvule ($p=0,0053$).



Joonis 2. Varjestuse mõju keskmise kõrguse (cm) kasvule aastate lõikes valguses käes.

4.3. Kõrguse ja diameetri vaheline seos

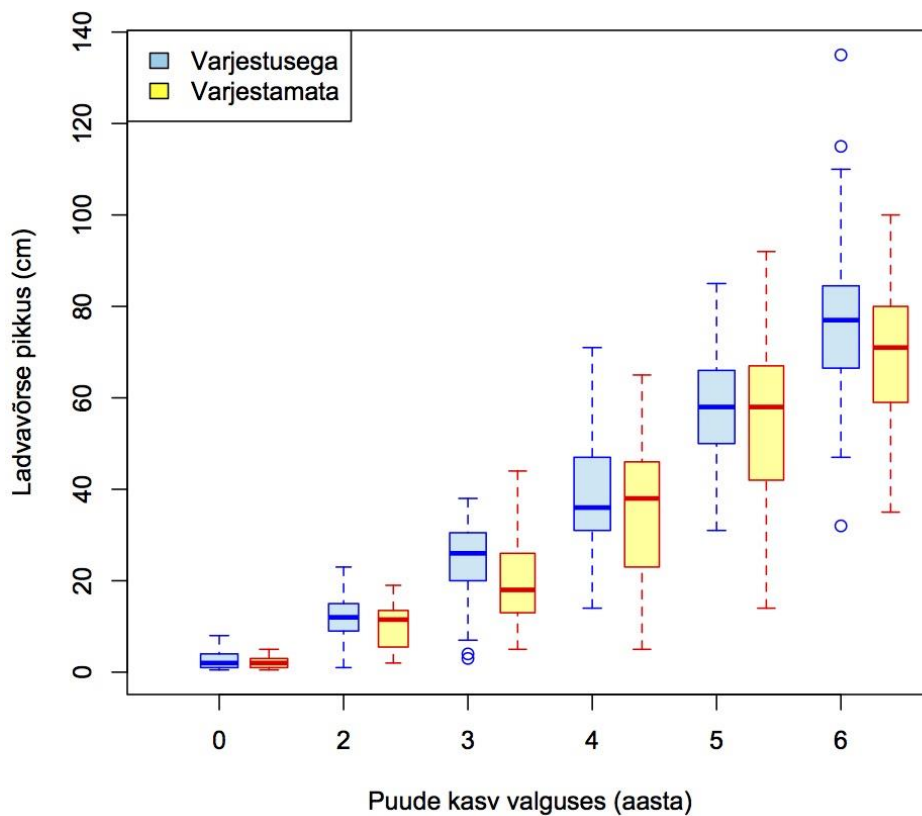
Kõrguse ja diameetri vahelise seose leidmiseks jagati omavahel kõrguse ja diameetri väärtused ning uuriti kuidas on antud suhe aastate lõikes muutunud. Jooniselt 1 ja 2 on näha kuidas reageerivad varjestatud ja varjestamata puud uutele kasvutingimustele ja valgusele. Jooniselt 3 on näha kuidas muutub kõrguse ja diameetri vaheline seos. Vaatlusperioodi vältel on kõrguse ja diameetri suhe varjestamata puudel suurem. Statistiliselt varjestus kõrguse ja diameetri vahelist seost ei mõjuta ($p=0,4688$).



Joonis 3. Varjestuse mõju kõrguse ja diameetri vahelisele seosele aastate lõikes. valguse käes.

4.4. Ladvavõrse pikkus aastate lõikes

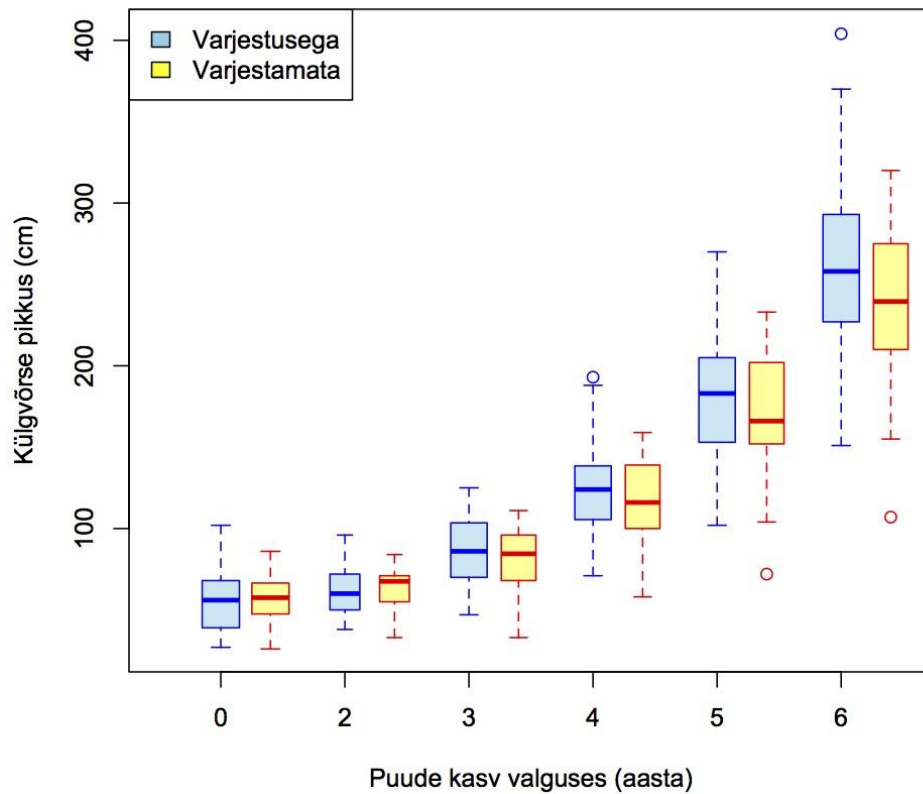
Joonisel 4 on esitatud ladvavõrse pikkuse muutust vaatlusperioodi jooksul. Varjestusega puudel on ladvavõrse kasv teisel aastal olnud võrdne varjestamata puudega. Kolmandal aastal on näha kuidas varjestusega puude ladvavõrse pikkus ületab varjestamata puude ladvavõrse pikkuse, kuid neljandal aastal jõuavad varjestamata puude ladvavõrse pikkused samale tasemele ja isegi mõnevõrra ületavad varjestatud puud. Sama tendents jätkub viiendal aastal. Kuuendal aastal on varjestusega puude ladvavõrse pikkus suurem võrreldes varjestamata puudega. Varjestusel on ladvavõrse pikkusele statistiliselt oluline mõju ($p=0,001184$).



Joonis 4. Ladvavõrse pikkus (cm) aastate lõikes.

4.5. Külgvõrse pikkus

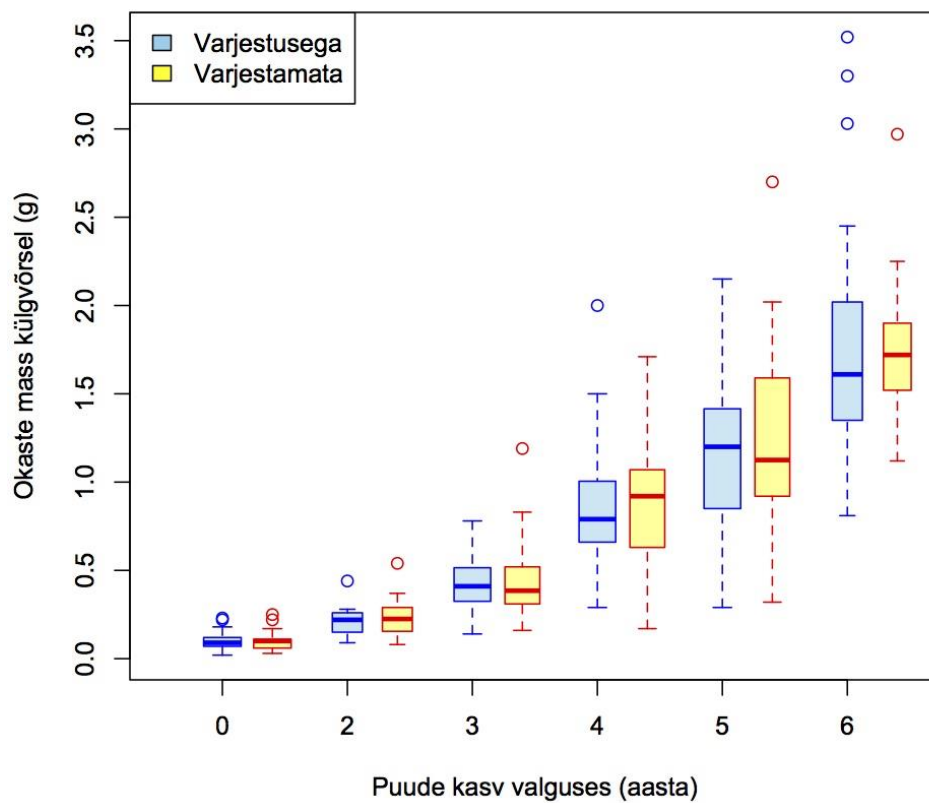
Joonisel 5 on kujutatud külgvõrse pikkuse muutumist aastate lõikes. Alates neljandast aastast hakkab varjestus puude külgvõrse pikkusele soodsat mõju avaldama, ületades varjestamata puude külgvõrsete pikkuseid. Statistiliselt on varjestusel külgvõrse pikkusele oluline mõju ($p=0,03165$).



Joonis 5. Varjestuse mõju külgvõrse pikkuse kasvule (cm) aastate lõikes.

4.6. Külgvõrse okkamass

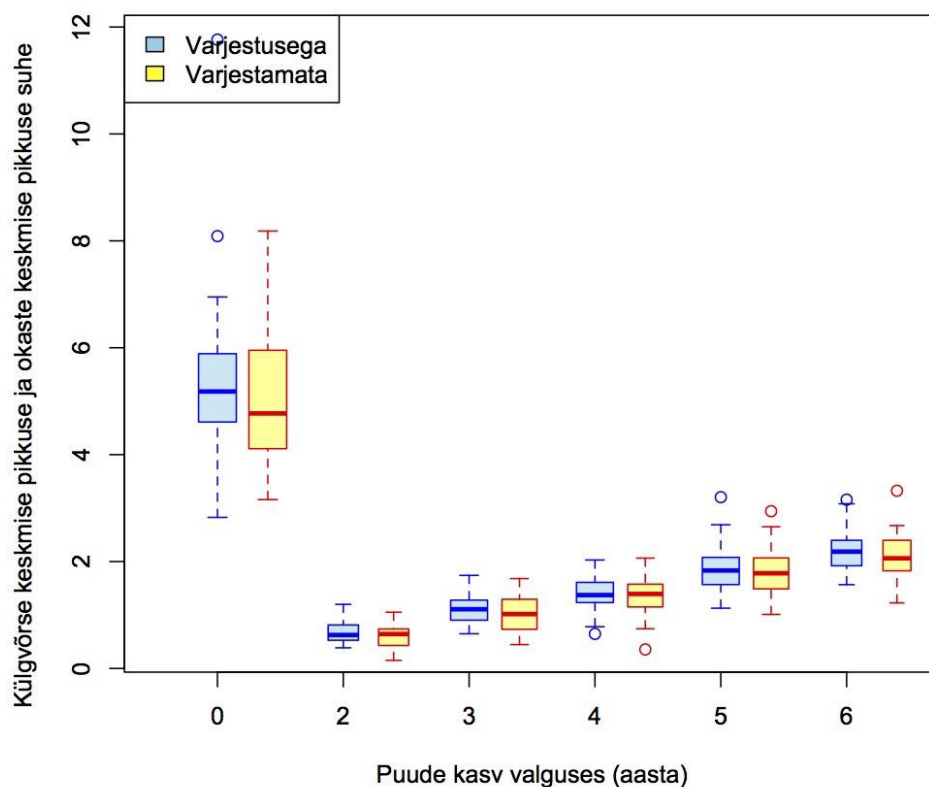
Joonisel 6 on esitatud külgvõrse okkamassi muutust aastate lõikes. Viiendal aastal on varjus kasvavatel puudel suurem kõlgvõrse okkamass võrreldes varjestamata puudega. Viimasel aastal ületab varjestamata puude külgvõrse okkamass varjustusega puude külgvõrse okkamassi. Varjestusel ei ole külgvõrse okkamassile statistiliselt olulist mõju ($p=0,9406$).



Joonis 6. Varjestuse mõju okkamassi (g) muutusele aastate lõikes.

4.7. Külgvõrse pikkuse ja okaste keskmise pikkuse vaheline seos

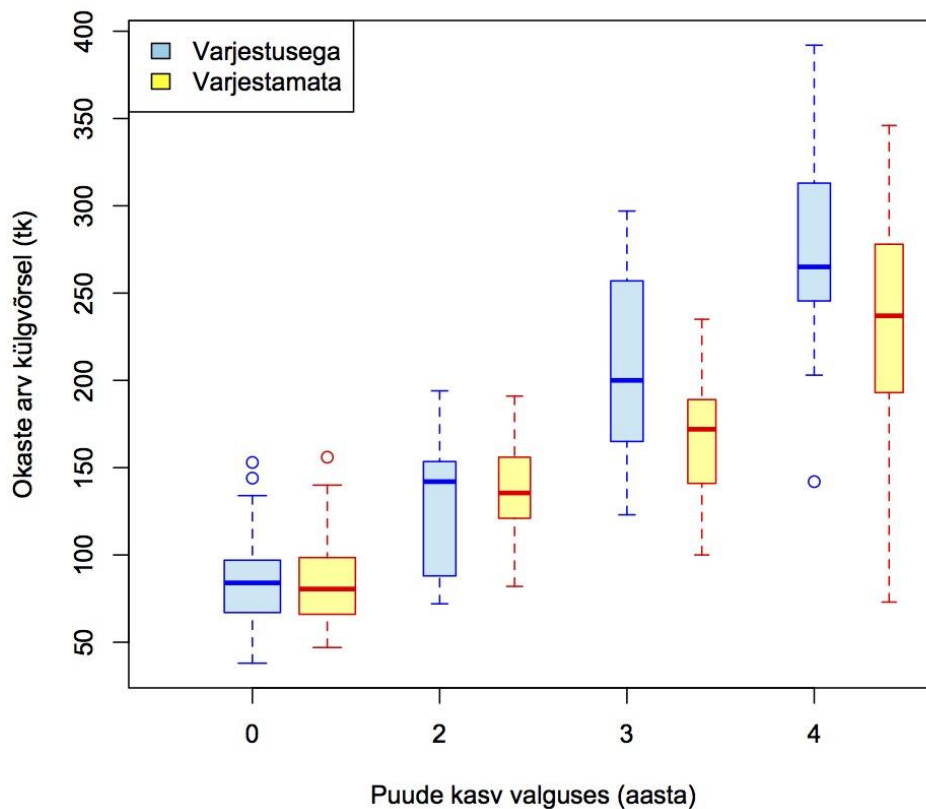
Varjus kasvavatel kuuskedel on viimase aasta okaste keskmine pikkus suurem (joonis 7). Okaste tihedus sõltub valguse ligipääsust puule. Jooniselt on nähtav, et vaatlusperioodi jooksul on varjestatud ja varjestamata puude külgvõrse pikkuse ja okaste keskmise pikkuse vaheline seos võrdne, ilma suurtemate muutusteta. Statistiliselt külgvõrse pikkusel ja okaste keskmisel pikkusel omavahel oluline seos puudub ($p=0,1005$).



Joonis 7. Varjestuse mõju külgvõrse pikkuse ja okaste keskmise pikkuse vahelisele seosele aastate lõikes.

4.8. Külgvõrse okaste arv

Joonis 8 kirjeldab külgvõrse okaste arvu muutust. Vana metsa all kasvaval eeluendusel olid samasugused kasvutingimused, mistõttu on okaste arv külgvõrsel sarnane. Teisel aastal on märgata külgvõrse okaste arvu suurenemist. Kolmandal ja neljandal aastal ületab varjestusega puude külgvõrse okaste arv märgatavalt varjestamata puude okaste arvu. Varjestuse mõju külgvõrse okaste arvule on olemas, kuid statistiliselt ei ole see oluline ($p=0,08213$).



Joonis 8. Külgvõrse okaste arv (tk) aastate lõikes.

5. ARTELU

Töös uuriti vana metsa varjust endisele põllumaale ümberistutatud hariliku kuuse eeluuenduse kohanemist ja kasvudünaamikat uutes kasvutingimustes. Puude kasvu mõjutavad paljud tegurid, millest hariliku kuuse puhul üks olulisemaid on valgus. Valguse mõju uurimiseks eeluuenduse kasvule seati pooletele puudele varjestus ja pooled jäeti varjestamata.

Analüüsitud varjestusega puud said 25% täisvalgusest. Loodud tingimused on võrreldavad olukorraga, kus metsas on tehtud harvendus- või valikraie. Eeluuenduse kasvule ja arengule mõjub soodsalt tugev harvendusraie ja erinevate turberaieviiside rakendamine (Tullus 2002, Laas 2011b). Samas püsimeetsana majandamise puhul on risk juurepessu tekkeks suurem ja korduvate harvensuraiete käigus võib mehhaaniliste kahjustuste hulk samuti suurenedada (Nevalainen 2017).

Järelkasvu areng sõltub kasvuruumist maa peal ja all, st valgustingimustest ülarinde all ja vana metsa (ülarinde) puude juurte konkurentsist (Laas 2011b). Pinnalähedase juurestiku konkurents võib põhjustada kuusetõusmete ja järelkasvu hukkumist ning limiteerida olemasolevate puude arengut (Rebane 1975). Valgussituatsiooni paranedes ja vanade puude juurkonkurentsist vabanedes on hariliku kuuse eeluuendus peale lageraiet võimeline uute kasvutingimustega kohanema (Metslaid *et al.* 2005a, 2005b, Metslaid 2008).

Eelnevates uurimustes on leitud, et noore kuusiku eeluuenduse juurestik paikneb 53% A_0 horisondis kuni 4 cm ja 47% ligi 7 cm sügavusel (Rebane 1975). Varasemates uuringutes on leitud veel, et esmalt laiendab hariliku kuuse eeluuendus maa-alust osa (juurestik), kasutades ära vabanevat kasvupinnast ja kasvuks vajalikke toitaineid (Kneeshaw *et al.* 2002). Käesolevas töös leitud kiiret keskmise kasvu toetavad samuti varasemates uurimustes saadud tulemused (Lieffers *et al.* 1996, Metslaid *et al.* 2005a). Toiteelemendid mullas, mis limiteerivad järelkasvu on peamiselt lämmastik ja fosfor (Rebane 1975). Sarnaseid tulemusi varjestuse positiivsest mõjust külgvõrse kasvule on

näidanud teisedki uurimustööd (Niinemets 1997, Stenberg *et al.* 1998, 2001, Messier, Nikinmaa 2000).

Võrreldes harvendus- või lageraie järgset olukorda, pole põllumaale istutatud puudel maa-aluse konkurentsi pärast vaja muretseda, kuid lageraie järgselt alles jäävad säilik- ja seemnepuud pakuvad vähesel määral juurkonkurentsi. Samas on tiheda ülarinde all ja suurte puude konkurentsis kasvades eeluuenduse puud lisaks valgusele pidevas vee ja toitainete defitsiidis ning kasvutingimuste paranedes ei hakka puud kohe kõrgusesse kasvama.

Käesoleva töö analüüsist selgus, et varjestatud hariliku kuuse puud suunavad kõigepealt energia kõrgusesse ja võrsete kasvu. Varjestamata puud seevastu suunavad ressursid juurekaela diameetri suurendamisele. Analüüs näitab kõige tugevamat seost kõrguse ja diameetri korrelatsioonist, et kuuendal aastal peale ümberistutamist jõuavad varjestatud puud varjestamata puudele järele või isegi ületavad neid. Kõrguse kasv on üks lihtsamini mõõdetavaid tunnuseid, mis annab ülevaate kuuse eeluuenduse elujõulisusest ja kasvupotentsiaalidest.

Võrreldes kasega on kuuskedel fotosünteesi ligikaudu viis korda madalama intensiivsusega, kuid hektari kohta on nende kuivmassi osakaal võrdne (Laas 2011c). Antud võrdsus tuleneb ühe puu kuuseokaste suuremast assimilatsioonist pindala kohta ning vegetatsiooniperioodist, mis on kuusel pikem (Laas 2011c). Andmete analüüsist tulenevalt on hariliku kuuse eeluuendusele varjestus kasvuks sobilikum kui varjestamata. Sellest võib omakorda järeldada, et kuuse nimetamine varjataluvaks puuliigiks on igati õigustatud.

Kasvus kinni jäänud kuuse eeluuenduse toimumiseks kulub varasematele uuringutele tuginedes umbes viis aastat (Valkonen *et al.* 1998), kuni varjuokkad vahetuvad valgusokaste vastu, mille järel kulub elustamisajaks 7–10 aastat, mille möödudes eeluuenduse kõrguse juurdekasv saavutab kuusekultuuri juurdekasvuga sarnase kasvu (Laas 2011b). Kohanedes uute tingimustega hakkavad varjestusega puud kasvatama lapikuid varjuokkaid rohkem ja hõredamalt (Grassi ja Giannini, 2005). Greis ja Kellomäki (1981) leidsid oma uuringus, et kuuse okkad olid varjus kasvades paremad kui okkad mis said 25 % valgust. Varjestuseta puud ei pea valguse pärast konkureerima ja kasvatavad rombjad valgusokkaid, mis asetsevad võrsel tihedamalt (Metslaid *et al.*, 2007).

Kuuse eeluuenduse puhul, mis kasvab kehvades valgustingimustes ja tugevas juurkonkurentsis, võiks kasvutingimuste parendamiseks kaaluda enne lageraiet viimase harvendusraie või natuke hiljem kahejärgulise aegjärgse raie tegemist (Laas 2011b). Kuusikutes on soovitatav teostada harvendusraieid miinuskraadidega, et hoiduda juurepessu levimisest ja kändude nakatumisest (Laas 2011c).

6. KOKKUVÕTE

Harilik kuusk on üks varjataluvamaid puuliike, mis on võimeline andma looduslikku eeluuendust, mis omakorda suudab edukalt kasvada vähese valguse tingimustes teiste puude varjus. Samas pole varem põhjalikult uuritud valguse tegelikku mõju hariliku kuuse eeluuenduse kasvule, kas see on neile pigem soodne või eelistavad nad kasvada täisvalguses.

Käesoleva magistritöö raames uuriti SA Järvelja Õppe- ja Katsemetskonna territooriumil algselt vana metsa varjus kasvanud hariliku kuuse eeluuenduse kohanemist pärast ümberistutamist endisele põllumaale. Tulemused iseloomustavad vana metsa all välja valitud puude algsituatsiooni ning nende ümberistutamisejärgset kasvu ja arengut.

Puude kasvu mõjutavad paljud tegurid, sealhulgas valgus, mulla toitained ja mulla niiskus. Selles töös uuriti hariliku kuuse eeluuenduse kohanemist ja kasvudünaamikat muutuvates tingimustes. Keskenduti valguse mõju analüüsile, milleks pooletele puudele seati varjestus ja pooled jäeti varjestamata. Antud situatsioon on võrreldav olukorraga, kus metsas on tehtud harvendus- või valikraie.

Käesoleva töö tulemuste põhjal võib järeldada, et vana metsa alt endisele põllumaale ümberistutatud hariliku kuuse eeluuendus on võimeline näitama head kasvu ja varjestatud puudel on kohanemine uute kasvutingimustega parem. Tulemustest selgub, et varjestus mõjub statistiliselt oluliselt puude kõrgusele ja ladvavõrse pikkusele. Samuti mängib varjestus rolli külgvõrse kasvule, mis omakorda mõjutab okaste arvu külgvõrsel.

Magistritöö tulemused on aktuaalsed, kuna looduslähedase metsamajandamise seisukohast on eeluuenduse kasutamine erinevate raieviiside korral üks võimalikke alternatiive metsauuendamisel. Saadud tulemused on huvitavad ja võimaldavad teha edasisi uurimustöid valguse ja selle tugevuse mõjust harilikule kuusele.

7. KASUTATUD KIRJANDUS

Amthor, J. S. (1984). The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell. Environ.* 7: 561-569.

Asi, E., Kõlli, R., Laas, E. (2004). Põllumaade metsastamine. Tartu: OÜ Paar. 83 lk.

Barnes, B. V., Zak, D. R., Deton, S. R., Spurr, S. H. (1998). *Forest Ecology* 4th edition. John Wiley & Sons, Inc, New York. 486–523

Berry, J., Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review. Plant Physiology.* 31: 491–543.

Berry, J., Downton, W. J. S. (1982). Environmental regulation of photosynthesis. *In* R. Govindjee (ed.), *Photosynthesis, Development, Carbon Metabolism, and Plant Productivity. Vol. 2.* Academic Press, New York. 580.

Bolstad, P., Gower, S. (1990). Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *In* *Tree Physiology.* 7 (1-4): 115–124.

Boratynska, K. (2007). Geographic Distribution. *In: Biology and Ecology of Norway Spruce.* Tjoelker, G. M., Boratynski, A., Bugala, W. s. l.: Springer, 23–36.

Ceulemans, R. J., Saugier, B. (1991). Photosynthesis. *In* A. S. Raghavendra (ed.), *Physiology of Trees.* John Wiley, New York. 351

Eesti metsanduse arengukava aastani 2020. (2010).

https://www.envir.ee/sites/default/files/elfinder/article_files/mak2020vastuvoetud.pdf

Eremin, V.M. 1977. Osobennosti anatomicheskogo stoenya kory razlichnykh form *Picea excels* LINK. *Lesn. Zh.* 1977 (5): 510. *Biology and Ecology of Norway Spruce.* Tjoelker, G. M., Boratynski, A., Bugala, W. s. l.: Springer.

- Girona, M. M., Morin, H., Lussier, J-M., Walsh, D.** (2016). Radial Growth Response of Black Spruce Stands Ten Years after Experimental Shelterwoods and Seed-Tree Cuttings in Boreal Forest. *Forests* 2016, 7(10), 240.
- Grassi, G. and Giannini, R.** (2005). Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. *Ann. For. Sci.* 62, 269-274.
- Greis, I., Kellomäki, S.** (1981). Crown structure and stem growth of Norway spruce undergrowth under varying shading. . *Silva Fennica* Vol. 15, 306–322.
- Kneeshaw, D.D., Williams, H., Nikinmaa, E., Messier, C.** (2002). Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Can. J. For. Res.* 32, 255–265.
- Koistinen, E., Valkonen, S.** 1993. Models for height development of Norway spruce and Scots pine advance growth after release in Southern Finland. *Society of Forestry in Finland. Silva Fennica* 27(3): 179-194.
- Kozlowski, T. T., Keller, T.** (1966). Food relations of woody plants. *Botanical Review.* 32: 293–382.
- Laas, E.** (1987). *Dendrologia*. Valgus. Tallinn 824 lk.
- Laas, E.** (2001). *Metsauuendamise ja metsastamine*. Tartu: Atlex.
- Laas, E.** (2004). *Okaspuud*. Tartu: Atlex. 359 lk.
- Laas, E.** (2011a). Raied metsa kasvatamisel. *Metsamajanduse alused*. Koost. E. Laas, V.Uri, M. Valgepea, toim. E. Laas. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus. lk 485–531.
- Laas, E.** (2011b). Metsa uuenemine ja uuendamine. *Metsamajanduse alused*. Koost. E. Laas, V. Uri, M. Valgepea, toim. E. Laas. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus. lk 416–471.
- Laas, E.** (2011c). Mets ja keskkond. *Metsamajanduse alused*. Koost. E. Laas, V. Uri, M. Valgepea, toim. E. Laas. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus. lk 79–165
- Ledig, F. T., Perry, T.O.** (1969). Net assimilation rate and growth in loblolly pine

seedlings. *Forest Science* 15: 431–438.

Lieffers, V.J., Stadt, K.J., Navratil, S. (1996). Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Can. J. For. Res.* 26: 1002–1007.

Messier, C., E. Nikinmaa. (2000). Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch and beech. *Ecoscience* 7:345–356.

Metsaseadus. (vastu võetud 07.06.2006, jõustumine 01.01.2007, osaliselt 01.07.2007. a). – *Riigi Teataja* [WWW] <https://www.riigiteataja.ee/akt/130122015032> (16.05.2017).

Metsanduse jätkusuutlikkuse hindamine. (2009). Tellija: Keskkonnaministeeriumi Metsakaitse- ja Metsauuenduskeskus. Täitja: Eesti Maaülikooli metsandus- ja maaehitusinstituut.

Metslaid, M. (2002). Hariliku kuuse eeluenduse okkamassi iseloomustus raialadel: Lõputöö. Eesti Põllumajandusülikool, metsandusteaduskond, metsakorralduse instituut, Tartu. 49 lk + lisad. (Käsikiri Eesti Maaülikooli metsakasvatuse osakonnas).

Metslaid, M. (2004). Hariliku kuuse eeluenduse kohanemine lageraie järgselt. Magistritöö. Eesti Maaülikool. Tartu. 57 lk. (Käsikiri Eesti Maaülikooli metsakasvatuse osakonnas).

Metslaid, M., Ilisson, T., Nikinmaa, E., Kusmin, J., Jõgiste, K. (2005a). The recovery of advance regeneration after disturbances: acclimation of needle characteristics in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 (Suppl. 6), 112–121.

Metslaid, M., Ilisson, T., Vicente, M., Nikinmaa, E., Jõgiste, K. (2005b). Growth of advance regeneration of Norway spruce after clear-cutting. *Tree Physiology* 25, 793-801.

Metslaid, M., Jõgiste, K., Nikinmaa, E., Moser, W. K., Porcar-Castell. (2007). Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250, 56-63.

- Metslaid, M.** (2008). Growth of advance regeneration of Norway spruce after clearcut (Hariliku kuuse eeluuenduse kasv lageraie järgselt). Doktoritöö. Eesti Maaülikool. Tartu. 99 lk.
- Modrzynski, J.** (2007). Outline of Ecology. In: *Biology and Ecology of Norway Spruce*. Tjoelker, G. M., Boratynski, A., Bugala, W. s. l.: Springer, 195–221.
- Mooney, H. A.** (1972). The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 3: 315–346.
- Nevalainen, S.** (2017). Comparison of damage risk in even- and uneven-aged forestry in Finland. *Silva Fennica* Vol. 51(3), 1741. 28 lk.
- Niinemets, Ü.** (1997). Acclimation to low irradiance in *Picea abies*: influences of past and present light climate on foliage structure and function. *Tree Physiology* 17, 723-732.
- Przybylski, T.** (2007). Geographic Distribution. In: *Biology and Ecology of Norway Spruce*. Tjoelker, G. M., Boratynski, A., Bugala, W. s. l.: Springer, 9–14.
- Rebane, H.** (1975). Vanade puude mõju kuuse looduslikule uuenemisele. *Metsanduslikud uurimused XII*. Tallinn: Valgus, 117–128.
- Reier, Ü., Selling, A.** (2008). Mõista, mõista, kes see on: tolmuterad on, aga õisi ei ole, seemned on, aga vilju ei ole? *Eesti Loodus*, Aasta puu EL 2008/12.
- Riigimetsa hea metsamajanduse tava.** (2002/2003). Riigimetsa Majandamise keskus. http://www.roheline.ee/files/mets/RMK_heatava.pdf
- Ruel, J.C., Messier, C., Doucet, R., Clavenau, Y., Comeau, O.** 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstorey removal in the boreal forest. *Forestry Chronicle* 76, 633-642.
- Ryan, M. G., Linder, S., Vose, J. M., Hubbard, R. M.** (1994). Dark respiration in pines. *Ecology Bulletins* 43: 50–63.

Schulze, E. D., Fuchs, M. I., Fulchs, M. (1977). Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a montane spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. *Oecologia*. 29: 43–61.

Stenberg, P., Smolander, H., Sprugel, D., Smolander, S. (1998). Shoot structure, light interception and distribution of nitrogen in an *Abies amabilis* canopy. *Tree Physiol.* 18, 759–767.

Stenberg, P., Palmroth, S., Bond, B., Sprugel, D., Smolander, H. (2001). Shoot structure and the photosynthetic efficiency along the light gradient in Scots pine canopy. *Tree Physiol.* 21, 805–814.

Tullus, H. (2002). The influence of intermediate cuttings on the growth of pine and spruce forests: silvicultural recommendations. – *Forestry Studies / Metsanduslikud uurimused*, lk. 126–135. ISSN 1406-9954.

Valkonen, S., Saksa, T., Saarinen, M. and Moilainen, M. (1998). Alikasvos vapauttamisen jälkeen (Advance growth after release). In: Moilainen, M., Saksa, T. (Eds.), *Alikasvokset metsänuudistamisessa. Varjosta valoon (Advance Growth in Forest Regeneration. From Shade to Light)*. Metsälehti Kustannus, pp. 33–53.