

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppiseaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Taavi Reinthal

Ilmastikutingimuste mõju hariliku kuuse tüve kasvudünaamikale

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse eriala

Juhendaja: kaasprofessor Arvo Tullus

Tartu 2021

Infoleht

Ilmastikutingimuste mõju hariliku kuuse tüve kasvudünaamikale

Harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H. Karst.) on üks levinuim okaspuuliik Eestis ja Euroopas. Globaalne soojenemine põhjustab temperatuuri ja sademete muutusi kogu kuuse areaali piires. Bakalaureusetöö eesmärk on anda teaduskirjanduse põhjal ülevaade sademete ja temperatuuri mõjust hariliku kuuse tüve kasvudünaamikale ja ehitusele nii vegetatsiooniperioodi siseselt kui ka aastate lõikes.

Märksõnad: harilik kuusk, okaspuud, tüve kasv, tüve stuktuur, õhutemperatuur, sademed

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Impact of weather conditions on dynamics of stem growth of Norway spruce

Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) has one of the widest distributions among conifers in Estonia and Europe. Global warming causes changes in temperature and precipitation across the whole distribution range of spruce. The aim of this Bachelor's thesis is to give an overview, based on scientific literature, of impacts of precipitation and temperature on intra- and interannual growth dynamics and stem structure of Norway spruce.

Keywords: Norway spruce, conifers, stem growth, stem structure, air temperature, precipitation

CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Botaaniline iseloomustus.....	6
2.1. Kuuse levik ja ökoloogia.....	6
2.2. Tüve ehitus ja talitlus	8
2.2.1. Tüve uurimine	10
3. Ilmastikutingimuste mõju.....	12
3.1. Tingimuste üldiseloomustused.....	12
3.1.1. Õhutemperatuur.....	12
3.1.2. Sademed	12
3.1.3. Tingimused kuuse levilas	13
3.2. Mõjud tüve jämeduskasvule.....	14
3.2.1. Ksüleemi tootmise alguse ajastus.....	15
3.2.2. Kambiaalse tegevuse kestus ja lõpp	16
3.2.3. Kliimategurite mõju kuuse füsioloogiale	18
3.2.4. Koore kasvu dünaamika	20
3.3. Mulla soojusrežiimi muutumise mõju kuuse kasvule	21
3.3.1. Mulla soojenemine	21
3.3.2. Mulla külmumine	22
Kokkuvõte.....	24
Summary	26
Kasutatud kirjandus.....	28

1. Sissejuhatus

Taimeriigi esindajate kasvu suunavad idanemisest hukkumiseni eriilmelised abiootilised ja bioloogilised tegurid. Bioloogilised ehk biootilised mõjurid lähtuvad teistest organismidest, kaasaarvatud sama liigi isenditest. Muutlikest abiootilistest teguritest on olulisemad temperatuur ja sademed, mis avaldavad otsesest mõju taimorganismi eri osade kasvule või mõjutavad kasvukohaomadusi nt läbi mullatekkeprotsesside (Pihelgas 1983). Pärilikkusinfos peitub geneetiline informatsioon organismi ülesehituseks, mis seab muuhulgas ka piirid tervikliku isendi ja tema erinevate osade võimekusele reageerida pidevalt muutuvatele keskkonnatingimustele (Schweingruber 1996).

Sattudes kasvama piisavalt optimaalsete tingimustega keskkonda, areneb mitmeaastastel puittaimedel tüvi, mis teiskasvu käigus aastast aastasse pidevalt jämeneb. Tüve peamiseks ülesanneteks on olla ühenduslüli juurte ja lehtede vahel ning olla tugistruktuuriks teistele maapealsetele taimeorganitele (Kukk 1996; Saaramn & Veibri 2006). Tüve kaudu transporditakse mullast vett ja toiteelemente lehtedeni ja lehtedest fotosünteesi saadusi teistesse taimeosadesse (Evert & Eichhorn 2013). Taimerühmiti ja liigiti varieerub tüvepuut oma ehituselt ja mitmete omaduste poolest, mille määrab genotüüp koostoimes keskkonnatingimustega (Schweingruber 1993; Saarman & Veibri 2006).

Muutuvate kliimaolude kontekstis on tõstatunud küsimused metsaökosüsteemide ja nende osade, sh puude, kohanemisvõime kohta. Kohastumused varem esinenud tingimustele ei pruugi aidata hakkama saada uutes oludes või mõjuvad isegi negatiivselt. Näiteks kasvu vale ajastamine, ulatuslikud ekstreemsed ilmastikuolud (sh pikaaegsed põuad), koostoimes seen- ja putukkahjuritega, võivad põhjustada mastaapseid puude ja puistute hukkumisi (Lévesque *et al.* 2013).

Erandiks ei ole ka mure paljasseemnetaimede hõimkonda, männiliste (*Pinaceae*) sugukonda kuuluva hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) H. Karst.) hakkamasaamise üle. Mitmed kasvuprognoside ja -mudelite pakutud tulevikustsenaariumid erinevad üksteisest suures ulatuses, mistõttu on hädavajalik arvestada võimalikult paljude aspektidega (Huang *et al.* 2021). Kuusk on Põhja-Euroopas oluline puuliik nii majanduslikult kui ka ökoloogiliselt ja seega on kõrgendatud huvi ootuspärane. Majanduslik olulisus seisneb eelkõige hrl kuuse tüvepuudu mitmekülgses kasutamises, puidutööstus ja metsandussektor pakub tööd paljudele Põhja-Euroopa ja Baltimaade elanikele. Tüvest saadav kuusepuut on tänu liigi laialdasele levikule (vt pkt 2.1.) ja kergele töödeldavusele leidnud minevikus ja leiab tänini ulatuslikku

kasutust sae- ja mööblitööstuses, paberi- ja keemiatööstuses, ehitiste konstruktsioonides jm ning oma heade resoneerimisomaduste poolest ka muusikapillide valmistamisel (Laas 2004; Saarman & Veibri 2006).

Bakalaureusetöö eesmärgiks on anda kirjandusel põhinev ülevaade hariliku kuuse tüve erinevate osade reageerimisest ilmastikutingimustele. Teaduskirjanduse otsimiseks kasutati peamiselt andmebaasi Scopus. Teostati otsingupäringuid, mis hõlmasid eelkõige harilikku kuuske, aga juhul kui temaatilisi artikleid ei leitud, laiendati otsingut perekonna, sugukonna ja vajadusel ka klassi tasemini. Okaspuid puudutavad teatmeteosed saadi Tartu Ülikooli Raamatukogust. Järgnevates alapeatükkides leiab käsitlust hariliku kuuse botaaniline iseloomustus, sademete ja temperatuuri mõju tüvekomponentide omadustele, kasvukiirusele ning kasvufenoloogiale aastasisesel (ühe vegetatsiooniperioodi jooksul) ja aastatevahelisel ajaskaalal.

2. Botaaniline iseloomustus

2.1. Kuuse levik ja ökoloogia

Harilik kuusk eelistab viljakaid parasniiskeid kasvukohti. Sõltuvalt kasvukoha mullast kujuneb välja hrl kuuse juurestik. Hea vee- ja õhuläbilaskvuse korral areneb sügavale ulatuv ning kehvemates oludes pinnapealne juurte süsteem (Laas 2004). Püsivalt liigniisketes kui ka läbikuivavates põuakartlikes muldades on kuuse kasvamine tugevalt häiritud, kuna liigne vesi põhjustab hüpoksiat ja veepuudus häirib eluprotsesse (Evert & Eichhorn 2013). Ainult väga hea läbilaskvusega muldadel, kus on kerge lõimis ja paks mullakiht, arenevad sügavale tungivad ankurjuured, mistõttu on hrl kuusk üks altimaid puuliike tuulekahjustustele, peamiselt tormiheitele (Tjoelker *et al.* 2007; Laas *et al.* 2011).

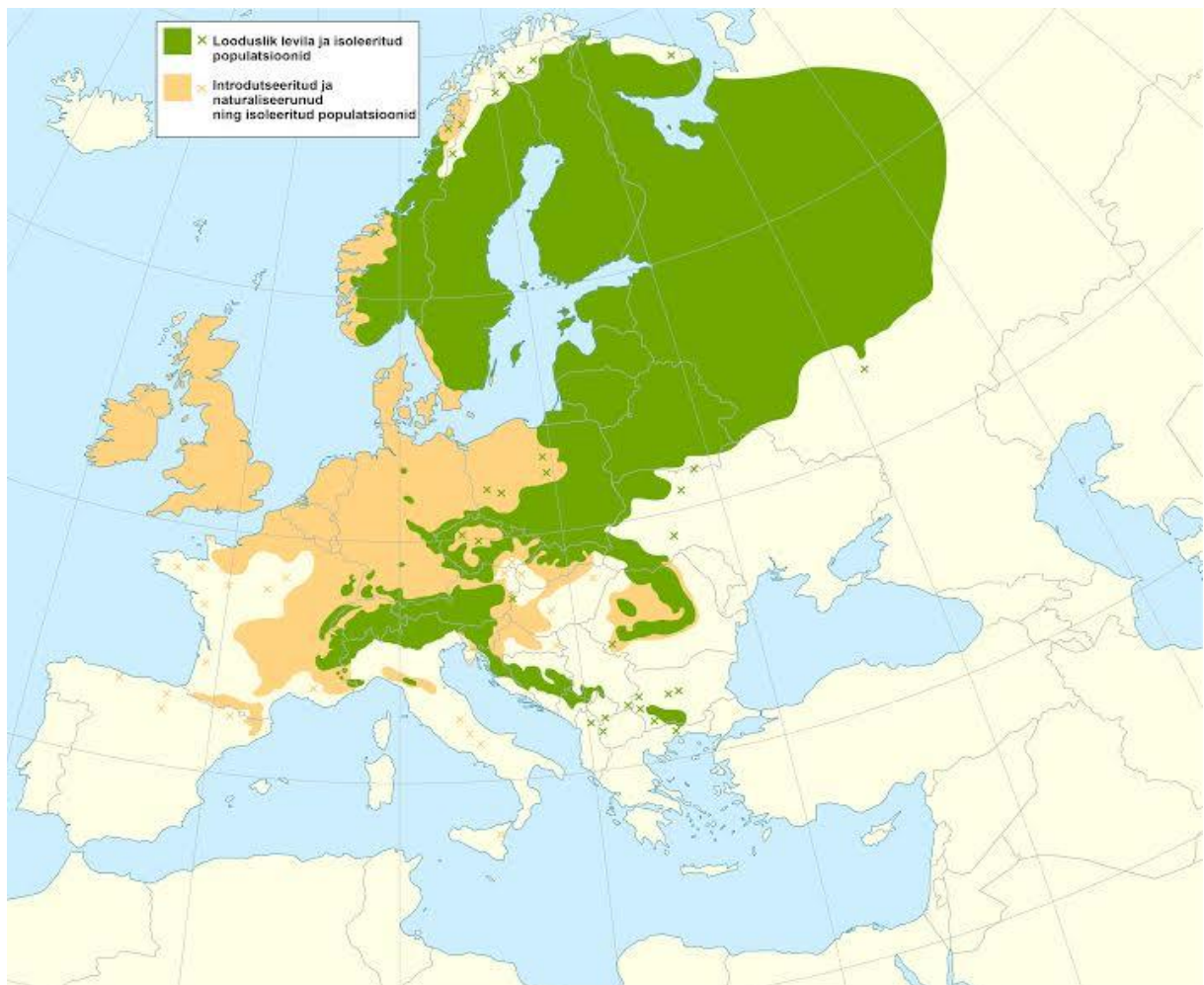
Harilik kuusk kasvab looduslikult boreaalsetes ja hemiboreaalsetes metsades Fennoskandias, Baltimaades, Valgevenes ja Venemaal, Lõuna- ja Kesk-Euroopas hõlmab areaal peamiselt (subalpiinseid) mäestikupiirkondi. Kultiveerituna aga kasvab peaaegu kõikjal Euroopa parasvöötmes, samuti teistes maailmajagudes (Laas 1987; Laas 2004; Caudullo & Tinner 2016) (vt Joonis 1). Vanimate teadaolevate liigiesindajate vanus, kes kasvavad Lõuna-Norras, küündib üle 530 aasta (Castagneri *et al.* 2013), kuid juba üle 250-aastased puud on päris haruldased (Laas *et al.* 2011).

Eestis leiab enamuspuuliigina kuuske kasvamas peamiselt mineraalmuldadel viljakates laanemetsades jänesekapsa ja sinilille kasvukohatüübis, palumetsades jänesekapsa-mustika kasvukohatüübis, salumetsades naadi kasvukohatüübis, moodustades nii puhtkuusikuid kui kasvades segus näiteks hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) ja arukasega (*Betula pendula* Roth), teistes tüübirühmade kasvukohatüüpides on kuuse osakaal väiksem. Turvasmuldadel moodustab kuusk puistuid peamiselt jänesekapsa-kõdusoo kasvukohatüübis (Lõhmus 2004; Valgepea *et al.* 2019). Oma suure varju talumise võime tõttu on kuusk üks väheseid puuliike, mis moodustab siinsetes metsades II rinnet (Lõhmus 2004; Laas *et al.* 2011). Suurim Eestis kasvamas leitud hrl kuusk oli 48,6 m kõrge (Riigimetsa Majandamise Keskus 2015), kuid on teateid ka üle 50 meetristest langetatud puudest (Laas 2004).

Laialdase levila piires on harilikul kuusel välja kujunenud kohalikele oludele vastupidavad populatsioonid ja geneetiline mitmekesisus on piisavalt suur nii populatsioonisiselt kui populatsioonide vahel (Goncharenko *et al.* 2004), millest annab tunnistust paljude eristatavate kuusevormide, nt vara- ja hiljapuhkevad, ja teisendite olemasolu (Laas 2004; Tjoelker *et al.* 2007). Samas võivad geneetiliselt vähe erinevad puud erinevates kasvukohtades olla fenotüübilt

suuresti eriilmelised (Rungis *et al.* 2019). Kuusikute rajamisel ja uuendamisel on esinenud ja esineb tänapäevalgi kohalikele oludele mitte sobivat paljundusmaterjali, mis võib negatiivselt mõjuda genofondidele ja vähendada vastupidavust erinevatele teguritele ning seetõttu pärssida pikemas plaanis tüve kasvu (Kurm *et al.* 2003).

Olenevalt vanusest ja üldisest kasvuseisundist mõjutavad puude kasvu otseselt mitmed seenpatogeenid ja herbivoorid, nt kuuse-juurepess (*Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen), külmaseen (*Armillaria* spp.) ja kuuse-kooreürask (*Ips typographus*) võivad põhjustada kuusikute ulatuslikku hukkumist (Hanso & Hanso 1999; Laas *et al.* 2011). Ulukitest kahjustab keskealisi kuuski neid koorides kõige rohkem põder (*Alces alces*), mis mõjutab edasist kasvu negatiivselt ja halvendab puidu kvaliteeti (Randveer & Tõnisson 2003). Seejuures võib biotiliste tegurite surve ja ulatus omakorda sõltuda temperatuurist ja vee kättesaadavusest.



Joonis 1. Hariliku kuuse levikukaart (European Union 2017 järgi)

2.2. Tüve ehitus ja talitus

Mitmeaastase okaspuu tüve ristlõikes on tuvastatavad üksteisest ehituselt ja funktsioonilt eristuvad üksused. Keskosas paikneb säsi, millele järgnevad puiduosa (ehk ksüleem), kambiaalne tsoon, niineosa (floem) ja tüve katavad felloderm, fellogeen (korgikambium) ja felleem (korkkude) (Kukk 1996; Eichhorn & Evert 2013) (vt Joonis 2). Kolme viimast nimetatakse peridermiks ning periderm ja niineosa moodustuvad kokku osa, mida kutsutakse ka kooreks, teatud eas moodustub surnud kooreosadest nähtav korp. Radiaalselt lähtuvad puidu- ja niineosas säsikiired (Kukk 1996; Laas *et al.* 2011). Varres võib esineda teiste struktuuride vahel horisontaalseid ja/või vertikaalseid vaigukäike olenevalt taksonoomilisest kuuluvusest (Lin *et al.* 2002).

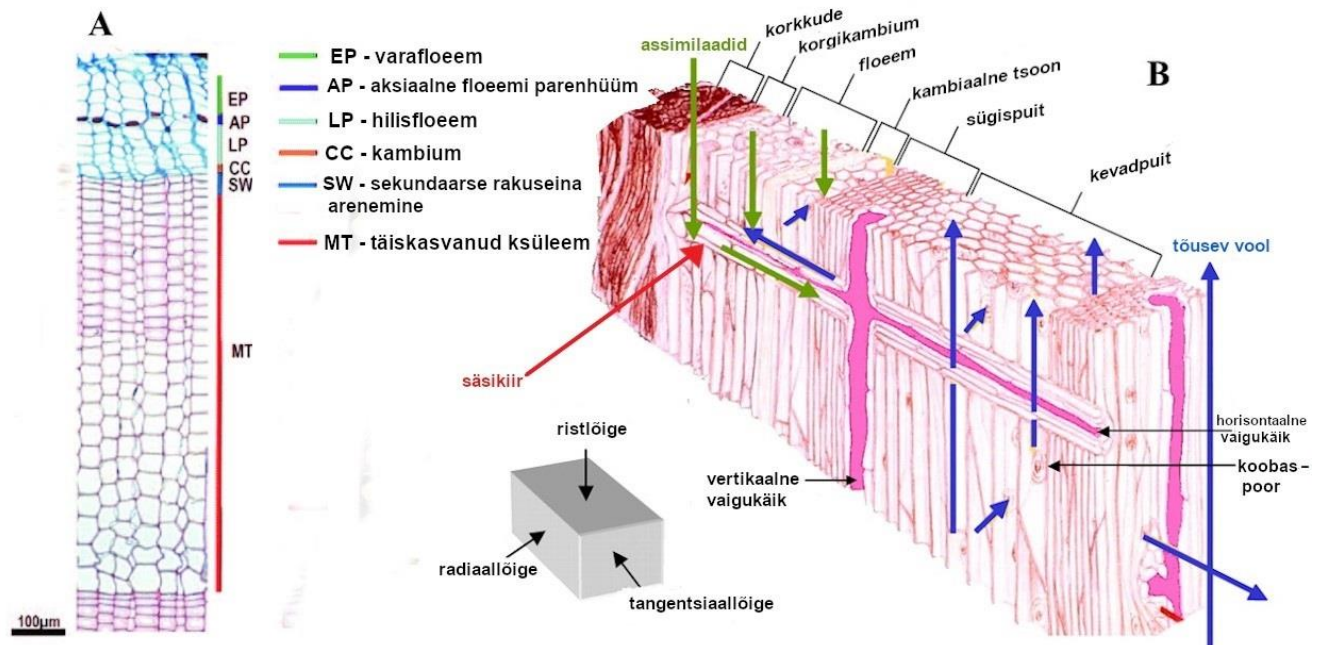
Suurima mahuga on tüves puiduosa ehk teisksüleem, mida kambium toodab vertikaalselt paiknevate initsiaalrakkude (algkoerakud) jagunemise teel säsi poole (Kukk 1996; Evert & Eichhorn 2013). Jagunemise järgselt rakud suurenevad, moodustuvad sekundaarsed rakuseinad ja ligniin kuhjub rakuseintesse, peale mida rakud surevad (Plomion *et al.* 2001). Kujunevad seest õõnsad otstest teritunud trahheiidid, mis on kuni 6 mm pikad ja läbimõõduga kuni 0,07 mm. Trahheiidid on üksteisega ühenduses horisontaalselt radiaalseintes asuvate koobaspooride abil, läbi mille toimub veetransport ühest trahheiidist teise. Koobaspoorid on ehituselt keerukad, koosnedes toorusest (keskosas) ja seda ümbritsevast margost (läbilaskev) (Saarman & Veibri 2006; Sperry *et al.* 2006).

Klassikalises mõttes koosnevad aastarõngad ühe vegetatsiooniperioodi jooksul moodustunud trahheiididest. Ühe aastarõnga sees on võimalik eristada kasvuperioodi alguses moodustuvat kevad- ehk varapuitu ja lõpupoole tekkivat hilis- ehk sügispuitu (vt Joonis 2b ja 3). Varapuidu rakkudel on rakukestad õhemad ja valendik suurem kui hilispuidul. Kevadpuidus toimub veevool, sügispuut täidab suures osas tugifunktsiooni. Vett transportivaid ja seega füsioloogiliselt aktiivseid aastarõngaid hõlmavat tüveosa nimetatakse maltspuiduks, kus paiknevates säsikiirtes toimub muuhulgas varuainete säilitus (Saarman & Veibri 2006; Evert & Eichhorn 2013). Teatud tingimustes hakkab funktsionaalsus kaduma ja moodustub väheaktiivne tüveosa ehk lülipuit. Lülipuidu moodustumine ja omadused on suures osas liigispetsiifilised (Taylor *et al.* 2002).

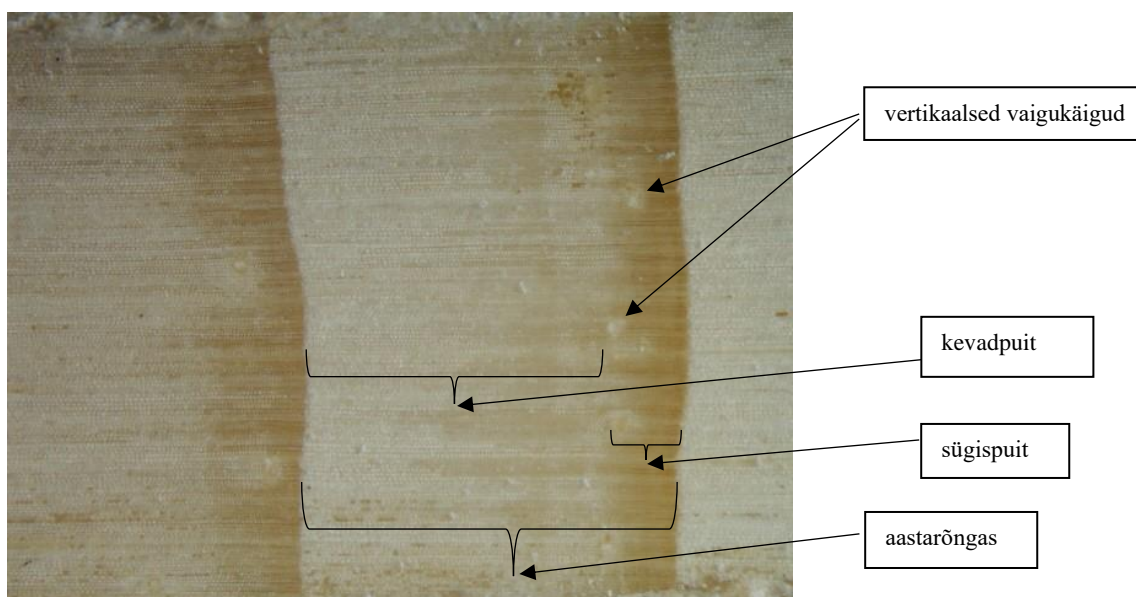
Väliskeskkonna (väljapoole) suunas toodetakse kambiumis teisfloemielemente, milleks on sõelrakud, parenhümaalsed albumiimirakud, lisaks leidub aksiaalselt (vertikaalselt) paiknevat floemi põhikudet. Sõelrakkudes toimub fotosünteesi produktide transport, mida albumiimirakud abistavad. Mõlemad rakutüübid funktsioneerivad elusalt vähe aastaid (Kukk

1996; Evert & Eichorn 2013). Sarnaselt vara- ja hilispuidule eristuvad rohkem või vähem selgelt kasvuperioodi alguses moodustunud varafloem ja hilisemas järgus toodetud hilisfloem (Schweingruber 1996; Gričar & Čufar 2008). Säsikiired, mis koosnevad elusatest parenhüümirakkudest, on ühenduslüliks floemi ja ksüleemi vahel (Evert & Eichorn 2013).

Kuusepuit on värvuselt kollakasvalge, selgelt nähtavate aastarõngastega, kuna üleminekul hilis- ja varapuidu vahel on kontrastsed. Säsikiiri pole võimalik palja silmaga tuvastada (Schweingruber 1993; Saarman & Veibri 2006). Vara- ja hilisfloemi eraldab parenhüümikiht (Gričar & Čufar 2008). Esinevad horisontaalsed ja vertikaalsed vaigukäigud puiduosas ning horisontaalsed vaigukäigud niineosas (Lin *et al.* 2002). Malts- ja lülipuitu on üksteisest keeruline visuaalselt eristada. Esineb siiski lisaks maltspuidule ka sisemine väheaktiivne puiduosa, mida kuuse puhul nimetatakse küpspuiduks ja hrl kuuske kutsutakse seetõttu küpspuiduliseks puuliigiks (Schweingruber 1993; Saarman & Veibri 2006; Laas *et al.* 2011). Lisaks füsioloogilistele aspektidele on malts- ja lülipuit eristavad ka keemilise koostise poolest (Bertaud & Holmbom 2004). Kuusel sõltub maltspuidu ja lülipuidu proportsioon suuresti kasvuklassist, vanusest ja kasvukiirusest (Sellin 1996). Konkurentsias naaberpuudele allajäänud ja aeglasemalt kasvavatel puudel on maltspuidu osakaal väiksem kui valitsevatel. Vanematel puudel on lülipuitu rohkem, samas maltspuitu hõlmatavate aastarõngaste arv on ajas püsiv, olles täiskasvanud puudel 40 ringis (Sellin 1992, 1994).



Joonis 2. A – kuuse tüve ristlõige (1 aasta) (Useros *et al.* 2017 järgi), B – okaspuu tüve ehitus merimänni (*Pinus pinaster*) näitel (Plomion *et al.* 2001 järgi)



Joonis 3. Kuusepuidu ristlõige valgusmikroskoobi (suurendus 10x) all (Foto: Maris Hordo)

2.2.1. Tüve uurimine

Puude aastarõngastes sisalduva kliimainformatsiooni uurimise ja tõlgendamisega tegeleb dendrokronoloogia ja selle allharud, nt dendroklimatoloogia ja -ökoloogia. Selleks mõõdetakse juurdekasvuproovide ehk nn puursüdamikke erinevaid parameetreid ning analüüsitakse nende seoseid valitsenud ilmastikutingimustega (Schweingruber 1996). Enamasti on mõõdetavateks suurusteks aastarõngalaiused ja puidutihedus (hilispuidu). Piisavalt suurte andmehulkade olemasolul (lisaks elavatele puudele surnud tüved nt ehitistest) koostatakse ristdateerimise põhimõtte ja statistiliste meetodite alusel kronoloogilisi aegridu (Schweingruber 1988). Näiteks Eestis koostatud kuusekronoloogia hõlmab aastaid 1576–2009 (Läänelaid & Eckstein 2012; Läänelaid *et al.* 2015). Samas tuleb arvestada, et selliselt koostatud andmerekad ei pruugi anda informatsiooni puude populatsioonide reageeringutest (Timonen *et al.* 2012; Rabbel *et al.* 2018), kuna valimisse kuuluvad sageli äärmuslikemas oludes kasvavad isendid, kel on kliimasignaalid paremini eristatavad (Schweingruber 1996).

Puistutes kasvavate puude reageeringute ja aastasiseste tüves toimuvate muutuste uurimiseks kasutatakse enamasti dendromeetreid (Joonis 4), mikropuursüdamikke ja nõelastamist (*pinning*) (Mäkinen *et al.* 2008). Dendromeetritest saadav tüve ümbermõõdu või diameetri muutumise teave ei pruugi näidata korrektselt nt trahheiidide moodustumist (Mäkinen *et al.* 2003b), mistõttu ühildatakse erinevaid meetodeid, lisaks võidakse uurida puidulõikeid (Bouriaud *et al.* 2005).

Teatud keskkonnateguritele reageerimise ulatuse kindlaks tegemiseks on erinevate puuliikidega, sh hariliku kuusega läbi viidud mitmeid keskkonnatingimustega manipuleerimise eksperimente, nt mullasoojenemisega Põhja-Rootsis Flakalidenis (Strömngren & Linder 2002; Ryan 2013), mullakülmumisega Soomes (Jyske *et al.* 2012) ja Kesk-Euroopas indutseeritud põudadega (Gryc *et al.* 2012). Alates aastast 2020 on kuusk uurimise all ka metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise katses (FAHM) Eestis (Tullus *et al.* 2021).



Joonis 4. Näiteid dendromeetritest. Vasakul jämedatele tüvedele mõeldud lintdendromeeter DRL26C (Kucera) harilikul haaval (*Populus tremula*) ja paremal peenematele tüvedele paigaldatav dendromeeter DD-S2 (Ecomatik) hübriidhaaval (*P. tremula* × *P. tremuloides*), (Fotod: Arvo Tullus)

3. Ilmastikutingimuste mõju

3.1. Tingimuste üldisloomustused

3.1.1. Õhutemperatuur

Soojushulka, mida puittaimed vajavad arenguks, väljendatakse mitmeti. Kasutatakse peamiselt positiivsete temperatuuride summat ($>0^{\circ}\text{C}$) ja vegetatsiooniperioodi temperatuuride summat ($>5^{\circ}\text{C}$), mille korral liidetakse lävendi ületanud temperatuurid (Laas *et al.* 2011). Samuti on kasutusel efektiivsete temperatuuride summa mõiste, kus efektiivseks temperatuuriks loetakse lävendit (peamiselt 5°C) ületanud keskmise ööpäevase õhutemperatuuri ja bioloogilise miinimumtemperatuuri (tihti lävendi) vahet (Aruksaar *et al.* 1964; Pihelgas 1983). Eelnevaga sarnaselt leitakse ka kraadpäevade summa, kus lävendiks võetud temperatuuriväärtus lahutatakse ööpäevasest keskmisest ja saadud tulemid liidetakse kindla perioodi kohta (Kalliokoski *et al.* 2012). Ööpäevase keskmise leidmiseks lahutatakse näiteks minimaalne temperatuur maksimaalsest ja jagatakse kahega (Gričar *et al.* 2014).

Mitmeaastaste puittaimede arengus on vegetatsiooniperioodi jooksul vaadeldavad mitmed fenoloogilised sündmused. Harilikul kuusel on silmaga nähtavateks näideteks pungade puhkemine, käbide moodustumine, tolmlimine jm, mis algavad, kui keskmine ööpäevane õhutemperatuur saavutab kindla väärtuse (bioloogiline miinimumtemperatuur), intensiivistudes teatud piirini (optimum), peale mida protsessid aeglustuvad ja lakkavad. Väärtuseid, mille juures võivad ilmned pöördumatud kahjustused, nimetatakse kriitilisteks temperatuurideks. Nähtavate muutuste põhjuseks taimorganismis on erinevate füsioloogiliste ja biokeemiliste protsesside dünaamiline toimumine, mis vajab kindlat hulka soojust (Pihelgas 1983; Schweingruber 1996; Laas *et al.* 2011).

3.1.2. Sademed

Veel põhinevatest sademetest on sagedasemad vihm üle ja lumi alla 0°C temperatuuride korral. Vesi on üks kahest peamisest lähteühenditst fotosünteesis, lisaks on vesi oluline rakurõhu e turgori säilitamisel ja erinevates biokeemilistes protsessides. Vedelad sademed loovad aluse ka mullatekkeprotsessideks ja mulla veevarud ehk mullaniiskus on omakorda seotud otseselt mullaomadustega (Pihelgas 1983; Schweingruber 1996; Astover *et al.* 2012).

Puittaimede kasvuks ja elutegevuseks vajalik vesi omastatakse enamuses juurte abil ja jõuab läbi tüve ksüleemiosa lehtedeni, kus kasutatakse fotosünteesiks või aurustub päikeseenergia toimel atmosfääri ehk transpireerub, seejuures kantakse veevoolus kaasa taime toiteelemente. Sellist veevoolu nimetatakse tõusvaks vooluks ehk transpiratsioonivooluks. Kohesiooni-pinge

teooria kohaselt liigub vesi kõrgema veepotentsiaaliga alalt madalama potentsiaaliga alale. Kuna mullas on veepotentsiaal madalam kui ksüleemis ja okastes omakorda madalam kui tüveksüleemis, siis toimub iseeneslik veevool, millele taim energiat ei kuluta. Kui õhuniiskus on kõrge, siis ka veepotentsiaal õhus on kõrgem, mistõttu tõusev vool tüves aeglustub (Evert & Eichhorn 2013).

Mullaniiskus väheneb kõrgemate temperatuuride korral, kuna aurumise intensiivsus on otseses seoses temperatuuriga. Samuti kiireneb transpiratsioon, mis omakorda vähendab vee hulka mullas. Teatud veesisalduse piirist alates pole enam võimalik mullast vett omastada ja õhulõhed sulguvad, mistõttu on eluprotsessid häiritud (Pihelgas 1983; Laas *et al.* 2011). Mulda jõudvate sademete hulka mõjutab ka puistu tihedus, kuna suurema liituvuse ja tihedama võrastiku korral takerduvad vihm ja lumi okstes ja lehtedes (Pihelgas 1983). Näiteks Tšehhi kuusikus läbiviidud katsetes leiti, et kolmandik vihmast jääb võrrasse kinni ja ei jõua seega maapinnale (Dohnal *et al.* 2014). Suurema tihedusega puistus on ka transpireerivaid puid rohkem, mistõttu mulla veevaru väheneb kiiremini ja mullaniiskus hakkab varem kasvu limiteerima (Gebhardt *et al.* 2014).

3.1.3. Tingimused kuuse levilas

Päikesekiirguse ebaühtlase jaotumise tõttu maakeral koostoimes aluspinnaga on välja kujunenud erinevates piirkondades olukord, kus aastakümnete keskmisena esineb iseloomulik ilmastikurežiim: sademete, temperatuuride jm sesoonsed muutused, ehk kliima (Jaagus 2014). Seejuures arvestatakse nii kõige tihedamini esinevaid ilmastikutingimusi kui ka äärmuslike olude esinemistõenäosust (Aruksaar *et al.* 1964; Ahrens 2009).

Erinevate õhumasside perioodilise muutumise järgi eristatakse Allisovi klassifikatsiooni alusel kliimavöötmel, mille täpsustuseks on kliimatüüp. Hariliku kuuse levilas (vt ptk 2.1.) on tegemist parasvöötme mandriikliima, läänerannikukliima ja üleminemikukliimaga, kus valitseb vastavalt kontinentaalne, mereline ning kontinentaalne ja mereline õhumass (Jaagus 2014). Neist parasvöötme mandriikliimas, mis hõlmab okaspuuvööndit, ja üleminekukliimas, mis hõlmab ka segametsi, esineb harilikult, läänerannikukliimaga aladele on kuusk peamiselt introductseeritud (Gaudullo *et al.* 2016). Mandriikliimas on suved soojemad ja talved külmemad: juuli keskmine õhutemperatuur võib küündida 25°C-ni ja jaanuaris olla -40°C, ka aastane sademete hulk on madalam: 200–600 mm. Kõige soojem ja sajusem on keskmiselt aasta lõikes läänerannikukliimas, kus suvel küündib keskmine õhutemperatuur +20°C ja jääb

ka talvel üle 0°C ning sajab 600–1500 mm. Üleminekukliimas on keskmiseks juuli õhutemperatuuriks +15...+20°C ja jaanuaris 0...15°C (Ahrens 2009; Jaagus 2014).

Üksikasjalikuma Köppen-Geigeri kliimaklassifikatsiooni järgi, mis põhineb keskmisel õhutemperatuuril ja sademetel, levib kuusk looduslikult lume- ja metsakliimas. Külmina kuu keskmine õhutemperatuur jääb alla -3°C ja kõige soojemal kuul üle +10°C (sellist omadust tähistatakse tähega D). Aasta ringi on ühtlaselt niiske ehk keskmiselt on igal kuul piisavalt sademeid (f), lisaks esineb soe suvi (kõige soojemal kuul on temperatuur alla +22°C) (b) või jahe ja lühike suvi (keskmine temperatuur tõuseb üle +10°C vähem kui kolmel kuul) (c) (Ahrens 2009; Jaagus 2014). Ehk esinevateks alltüüpideks on Dfb (peamiselt lõunapoolne Soome, osa Rootsist, Baltimaad, osa Poolast, Valgevene, Ukraina, Slovakkia, Kesk-Euroopa kõrgustikud) ja Dfc (Kesk-, Ida-, Kesk- ja Põhja-Soome, Kesk- ja Põhja-Rootsi, Kesk- ja Põhja-Norra).

3.2. Mõjud tüve jämeduskasvule

Kasvuperioodil on dendromeetriliste uuringutes (vt ka ptk 2.2.1.) tuvastatavad tüve pöörduvad ja pöördumatud (püsivad) muutused. Pöörduvad sündmused väljenduvad tüve paisumises ja kahanemises ehk raadiuse ja übermõõdu ajutises suurenemises või vähenemises (Mäkinen *et al.* 2003b; Deslauriers *et al.* 2007). Paisumine on täheldatav peamiselt öösel ja niiskel perioodil, nt vihmasadude ajal, mil transpiratsioon on aeglustunud või seiskunud ja vett on seetõttu erinevates tüveosades (floemis jm) rohkem varus. Päeval ajal, kui vesi väljub trahheiidide ja okaste kaudu atmosfääri, kahaneb tüvi radiaalselt (Herzog *et al.* 1995; Zweifel *et al.* 2000; Zweifel & Häsler 2001). Samal ajal muutub hüdrokoopse ja elastse kooreosa paksus ööpäeva lõikes kooskõlas suhtelise õhuniiskusega, mis on sajuta päeval ajal kõrgem kui öösel, ja seetõttu ei pruugi kahanemise-paisumise sündmused väljendada muutusi ksüleemi ja floemi vedünaamikas (Gall *et al.* 2002). Näiteks Klippel *et al.* (2017) on tuvastanud Saksamaal seose tüve ööpäevaste muutuste ja suhtelise õhuniiskuse vahel. Seega mõjutab tüve ajutisi radiaalsuunalisi muutusi nii temperatuur kui ka sademed läbi koguaaurumise dünaamika (vt ka ptk 3.1.2.).

Pöördumatu tüve übermõõdu, läbimõõdu ja mahu kasv (e teiskasv) on lateraalsete meristeemide (kambium ja korgikambium) töö tulem, kui moodustuvad ajas püsivad struktuurid: trahheiidid, floemielemendid ja periderm (Evert & Eichorn 2013; vt ka ptk 2.2.). Puiduosa moodustub pidevalt kasvuperioodi jooksul kui olemasolevale kihile lisanduvad uued

ehk kasv on kumuleeruv, mistõttu dendromeetritelt eristub selgelt kasvuaasta juurdekasv (Mäkinen *et al.* 2003b; Deslauriers *et al.* 2007; Vitas 2011; Dzenis *et al.* 2017).

Üks pikemaajalisi dendromeetrilisi uuringuid on hrl kuusel läbi viidud kontinentaalse kliimaga (Köppeni Dfb) Kirde-Leedus perioodil 1976–2010. Selle järgi algas tüve suurenemine keskmiselt 6. mail ja lõppes 30. augustil. Seejuures aastatevaheline võrdlus näitas, et pikim ja lühim kasvuperiood erinesid üksteisest 43 päeva võrra, olles vastavalt 38 ja 95 päeva (Vitas 2011). Lätis algas aastal 2013 radiaalne kasv dendromeetri järgi mai teises pooles (Dzenis *et al.* 2017), samas kui aastal 2001 oli Lõuna-Soomes olulist tüve kasvamist märgata juba aprilli lõpus (Mäkinen *et al.* 2003b), Leedus oli selleks samuti aprilli lõpp-mai algus (Vitas 2011). Suurem osa vastavasisulistest uurimustest on väldanud mõni aasta, mistõttu on keeruline üldistada, milline on kliimatingimuste mõju hariliku kuuse kasvule tulenevalt näiteks laiuskraadist.

3.2.1. Ksüleemi tootmise alguse ajastus

Rossi *et al.* (2008) leidsid, et okaspuude, sealhulgas hrl kuuse, ksüleemi moodustumiseks on vajalik ööpäevane keskmine temperatuur vähemalt 4–5°C nii Itaalias, Soomes kui ka Kanadas. Soojuse olulisust kambiumi tööle demonstreeriti ka Sloveenias, kui puhkeseisundis oleva tüve soojendamine tõi kaasa kambiumi tegevuse varasema aktiveerumise, rakkude jagunemise ja diferentseerumise, seejuures soojenemise mõju jäi tüves lokaalseks (Gričar *et al.* 2006). Tüve soojendamine terve kasvuperioodi jooksul kiirendas ja suurendas puidurakkude produktsiooni eriti vegetatsiooniperioodi alguses, samas kui jahutamine mõjus aeglustavalt (Gričar *et al.* 2007).

Jyske *et al.* (2014) näitasid, et suurematel laiustel (Põhja-Soomes) kasvavatel kuuskedel, kus keskmine aasta temperatuur on madalam, algas trahheiidide moodustumine hiljem ja lõppes varem kui väiksematel laiustel (Lõuna-Soomes), seejuures vajalik soojushulk kambiumi aktiveerumiseks statistiliselt oluliselt ei erinenud. Useros *et al.* (2017), kes analüüsisid varem ilmunud töid, sh Jyske *et al.* (2014), jõudsid samuti järeldusele, et kasvuperioodi pikkus ja seega toodetud ksüleemi koguhulk on eelkõige mõjutatud laiuskraadist.

Näiteks Lõuna-Soomes algas mitme aasta keskmiselt trahheiidide moodustumine (vähemalt üks trahheiid moodustumise etapis), kui kraadpäevade summa (lävend 5°C) ületas 103, mis leidis keskmiselt aset mai viimasel dekaadil. Kõige varasemalt oli mai alguses, aga jaheda mai korral toimus see juuni keskpaigas (Mäkinen *et al.* 2018). Gričar *et al.* (2014) tuvastasid aga, et suurematel kõrgustel vajasisid kuusepuud rakkude tootmiseks kambiumis väiksemat soojushulka

(kraadpäevade summa 100 ringis), kui seda oli merepinnale lähemal (200 ringis), mis võib olla seotud kuuse eri vormide esinemisega (vt ka ptk 3.2.3.). Samas, Lõuna-Soomes läbiviidud päritolukatsetes, kuhu oli kaasatud lisaks Soome kuuskedele ka Saksamaa ja Ungari omad, ei tuvastatud erinevat päritolu puude vahel statistiliselt olulisi erinevusi aastasisese radiaalse juurdekasvu ajastuse varieeruvuses ehk soojusvajadus oluliselt ei erinenud (Kalliokoski *et al.* 2012).

Dendrokronoloogilistes uuringutes on kogu aastarõngalaiuse ja mai-juuni temperatuuri positiivset seost esinenud eelkõige areaali põhjapoolsemates piirkondades, nii Lõuna- kui Põhja-Soomes (Mäkinen *et al.* 2000; Mäkinen *et al.* 2001 Mäkinen *et al.* 2003a) ja Põhja-Rootsis (Kullman 1991), mis annab samuti tunnistust sellest, et külmematel aladel mõjutab kuuse tüve mahu suurenemist eelkõige kasvuperioodi algusaeg (vt ka 3.3.2). Teistes piirkondades, kus temperatuur on taimekasvuks soodsam, ei ilmne enam sedavõrd suurt sõltuvust korrelatsioonidest, kuna määravamaks saavad teised faktorid kasvuperioodi jätkudes.

3.2.2. Kambiaalse tegevuse kestus ja lõpp

Kui kambium vajab tegevuse alustamiseks piisavat hulka soojust, siis maksimaalne trahheiidide tootmise kiirus (leitakse enamasti Gompertzi funktsiooni abil) on Rossi *et al.* (2006) andmetel suurim suvisel pööripäeval ehk maksimaalse toodangu ajastamine võib olla pigem seotud fotoperioodi pikkusega, mis on aastate lõikes stabiilne ja seetõttu sesoonses kliimas kasvavatele okaspuudele usaldusväärne pidepunkt. Mitmed varasemad ja hilisemad uurimused on seda ka kinnitanud, kui intensiivseim trahheiidide tootmine ühes ajaühikus toimus juuni lõpus/juuli alguses nii Kesk-Euroopas (Gryc *et al.* 2011; Gryc *et al.* 2012; Vavřík *et al.* 2013) kui ka Põhja-Euroopas, olenemata laiuskraadidest (Mäkinen *et al.* 2003b; Mäkinen *et al.* 2008; Jyske *et al.* 2014).

Samas lõunapool, Sloveenias, on maksimaalne tootmiskiirus saavutatud juuni alguseks ehk veidi varem kui külmemates piirkondades (Gričar *et al.* 2014; Useros *et al.* 2017). Kuid erinevus võib tuleneda kambiumi aktiivsuse algusaja määramise meetodikate erinevustest, nt Gričar *et al.* (2014) lugesid kambiumi aktiivsuse alustatuks kui tuvastati jagunenud rakke suuremas koguses, aga Soomes (Kalliokoski *et al.* 2012) ja Tšehhis (Vavrcik *et al.* 2013), siis kui oli märgata laienemise faasis trahheide. Laienemine leiab aset peale jagunemist ja kuna kõigil puhkudel leiti maksimaalne kiirus Gompertzi funktsiooni abil (Rossi *et al.* 2003), võidigi saada erinev tulemus. Võimalik, et Sloveenias on mõjutajaks ka näiteks vee kättesaadavus ehk potentsiaalne kiiruse maksimum ei realiseerugi, kuna Gričar *et al.* (2014) andmetel oli kasvuperioodi pikkus seotud jaanuari-aprilli sademetega, mis viitab mulla veevarude

olulisusele. Trahheidide tootmise peatumine on samuti temperatuurist vähe sõltuv, kuna peatumine toimub ajal, kui on veel olemas piisaval hulgal soojust augustis-septembris (Gričar *et al.* 2007; Kalliokoski *et al.* 2012; Jyske *et al.* 2014). Ka sügispuidu tootmine kevadpuidu asemel aastate lõikes algas ühes kasvukohas samal ajaperioodil (nt kõigil aastatel juuli algus), kuid kõikus nädalate kaupa kasvukohati, mis viitab erinevatele kohastumustele (Gričar *et al.* 2021).

Mäkinen *et al.* (2018) leidsid, et veepuudus juulis võis kaasa tuua varasema ksüleemi tootmise lõppemise. Jyske *et al.* (2009) leidsid põuakatses Lõuna-Soomes, et kasv peatus varem, mistõttu nii kevadpuitu kui sügispuitu oli aastarõnga sees vähem. Olulisi erinevusi trahheidide diameetris ei tuvastatud, kuid suurenes nii vara- kui hilispuidu rakuseinte paksus. Ka Norras läbiviidud mulla varjutamise katse järel ei leitud vastupidiselt uurijate ootustele erinevusi trahheidide omadustes (Hacura *et al.* 2015). Tšehhis ilmnes, et põuastressi ulatus, mis põhjustas aeglasemat juurdekasvu ja samuti varasemat kasvupeatumist, sõltus ka genotüübist (Gryc *et al.* 2012). Tugev põud kasvuperioodi alguses ja eelnenud perioodil, millele järgnevad soodsad niiskuse ja temperatuuriolud, võivad põhjustada vääraastarõngaste tekke, mille morfoloogia tuleneb sellest, et kevadpuidu rakud jäävad ootamatult väiksemaks ja kasvuks sobivate olude taastumisel toodetakse jälle õhukesekestalisi ja suure valendikuga rakke (Bouriaud *et al.* 2005).

Siiski on esinenud põuaperioode, mis on saanud kuuskedele saatuslikeks. Arend *et al.* (2021) tuvastasid, et 2018. aastal Kesk-Euroopas väldanud pika põuaperioodi tõttu vähenes kiiresti ja ulatuslikult kuuskede ksüleemi veejuhtivus, mistõttu olid trahheidid täielikult õhuga (e embolitega) täidetud (vt ka ptk 3.3.2.). Samas tulenevalt koobaspooride ehitusest, isoleeritakse tavaliselt emboliseerunud trahheidid, mistõttu ulatuslik juhtsüsteemi õhuga täitumine peaks olema üsnagi erandlik (Evert & Eichorn 2013). Lisaks võib esineda trahheidide kokku kukkumist, kui trahheidi seinad on varasematel kasvuperioodidel esinenud ebasoodsate tingimuste tõttu (nt korduvad põuaperioodid) ulatuslikult nõrgenenud ehk ebasoodsate olude mõjud kuhjuvad (Rosner *et al.* 2018).

Kuna intensiivseim puidurakkude tootmine toimub seega juunis-juulis, siis on veekättesaadavus määrava tähtsusega juurdekasvule (Peters *et al.* 2021), mis väljendub positiivses seoses juunikuu sademete ja aastarõngalaiuste vahel näiteks Lõuna-Soomes õhukestel muldadel (Mäkinen *et al.* 2001), Eestis (Läänelaid *et al.* 2015), seejuures eriti Lääne-Eestis (Helema *et al.* 2016), ja Kirde-Leedus mineraalmuldadel (Augustaitis *et al.* 2018). Samas

turvasmuldadel Lõuna-Soomes (Mäkinen *et al.* 2001) ja Leedus (Augustaitis *et al.* 2018) sellist seost ei leitud, mis viitab mulla veehoiuvõime tähtsusele veega varustatuses. Prognooside kohaselt peaks Eestis suvekuude sademete hulk tulevikus suurenema (Luhamaa *et al.* 2014), mis võiks seega soodsalt mõjuda ka kuuskede kasvule. Viimaste aastakümnete jooksul on juba sademete hulk Eestis suurenenud, mis väljendub dendrokronoloogilise korrelatsiooni vähenemises ehk aastarõngalaiust hakkavad mõjutama teised (kliima)tegurid (Läänelaid *et al.* 2015). Leedus on seejuures samuti sademetehulgad kasvuperioodi algusfaasis suurenenud ja vegetatsiooniperiood pikenenud (Vitas 2011), mistõttu on täheldatud radiaalse juurdekasvu olulist suurenemist (Augustaitis *et al.* 2018).

3.2.3. Kliimategurite mõju kuuse füsioloogiale

Kuuse trahheiidide rakuseinad koosnevad kolmest põhilisest polüsahhariidist – tselluloosist, hemitselluloosist ja ligniinist. Kevadpuidus esineb sügispuidust proportsionaalselt teiste komponentidega rohkem ligniini, mis annab vastupidavust muutuvale veevoolule ja kõikuvatele rõhkudele (Bertaud & Holmbom 2004; Saarman & Veibri 2006; Fedriksson *et al.* 2018). Kogu puidu tihedus, mis hrl kuusel on 15% niiskuse juures 450–470 g/cm² (Saarman & Veibri 2006), sõltub seejuures rakukestade paksusest, koostisest ja trahheiidide valendike läbimõõdust. Kuna kevadpuidu rakuvallendikud on suuremad ja seega panustavad tihedusse võrreldes sügispuiduga oluliselt vähem, vähendab suurem hulk kevadpuitu ka kogu aastarõnga tihedust. Seetõttu on puidutihedus ja aastarõngalaius omavahel tihedas korrelatsioonis (Bouriaud *et al.* 2005; Jyske *et al.* 2008; Sopushynskyy *et al.* 2017). Seega kõrgem temperatuur kasvuperioodi alguses ja piisavalt sademeid kasvuperioodi jooksul suurendavad kevadpuidu osakaalu, mistõttu puidu tihedus väheneb.

Hölttä *et al.* (2010) koostatud mudeli järgi on okaspuude kambiumi aktiivne tegevus mõjutatud nii assimilaatide kui vee kättesaadavusest ja suhkrute transpordist kambiaalsesse tsooni. Kuna öösel on transpiratsioon peatunud, siis suunatakse fotosünteesi saadustest karbohüdraate jagunevate ja laienevate rakkude tsooni, mistõttu alaneb veepotentsiaal ja vesi liigub sinna ning turgori kasvades moodustuvad laiema valendikuga trahheiidid. Seejuures on vanematel puudel tüves süsivesikuid ja vett rohkem varus, mistõttu kambiumi tegevus sõltub kasvuperioodi algul vähem esinevatest ilmastikutingimustest.

Winkler & Oberhuber (2017) leidsid noorte puude koore rõngastamise katses, et ülalpool rõngastust rakuseina paksus eriti varapuidus suurenes, kuna juurtesse, kus samuti läheb kasvuks vaja polüsahhariide, floemivool ei jõudnud ja seetõttu kasutati oletatavasti rohkem assimilaate tselluloosi, hemitselluloosi ja ligniini tüve rakuseinte sünteesiks. Osaliselt sellele katsele

tuginedes pakkusid Carteni *et al.* (2018) välja, et kevadpuidu ja sügispuidu talitluslik ja ehituslik erinevus tuleneb vähemalt osaliselt vähesest karbohüdraatide kättesaadavusest kasvu alguses, mistõttu rakuseinte moodustumine on aeglane ja rakkude laienemine on võimalik, mistõttu moodustub ka suurem trahheiidi valendik. Kasvuperioodi teises pooles, kui sahhariide on piisavalt, on vastav protsess kiirem ja seetõttu toodetakse paksema seinaga trahheiide. Samas võivad veel nt ligniini ladestumise etapis ebasoodsad temperatuurid esile kutsuda protsesside peatumise, mistõttu aastarõnga viimaste sügispuidu trahheiidide seinte paksus ja sellest tulenev tihedus võib kõikuda aastate lõikes võrreldes teiste osadega kõige rohkem (Cuny & Rathgeber 2016), mis väljenduvad tavapärasest heledamas sügispuidus. Ka keskmisest jahedama ja sajusema kasvuperioodi jooksul võib terve aastarõnga värvus olla heledam (Schweingruber 1996).

Rakkude laienemise reguleerimises on vajalikud erinevad taimehormoonid, enim uuritud on auksiinid, mida toodetakse arenevates pungades ja võrsetes ning transporditakse arenevatesse taimeosadesse (Anfodillo *et al.* 2012; Evert & Eichhorn 2013). Perin *et al.* (2017) leidsid, et musta kuuse (*Picea mariana*) erinevate vormide (vara- ja hiljapuhkevad) kambiumi aktiivsus on seotud pungade puhkemisajaga ehk hiljapuhkevadel kuuskedel on ka kambiumi aktiivsuse algus hilisem võrreldes varapuhkevatega. Võimalik, et selline seos on seotud ka nt auksiini sünteesi ja transpordi dünaamikaga. Samas on autorile teadaolevalt taimehormoonide rolli nii hariliku kuuse kui okaspuude tüve kasvamises vähe uuritud.

Kuigi harilikku kuuske loetakse täiesti külmakindlaks liigiks, mis talub -35°C kuni -50°C (Laas 1987), siis võivad mais esinevad hiliskülmad oluliselt kahjustada nooremate puude võrseid, kuna maapinna lähedal langeb temperatuur madalamale ja seega on suuremad isendid vähem ohustatud. Kahjustused ilmnevad $-3..-5^{\circ}\text{C}$ (kriitilised temperatuurid) juures ja peamiselt varapuhkevatel puudel, kuna hiljapuhkevatel pole võrsete kasv alanud (pungad puhkenud) (Pihelgas 1983; Repo 1992; Laas 2004). Hävinud võrsete asendamine nõuab nn tavalise aastaga võrreldes kokkuvõttes märgatavalt rohkem ressursi ja selle arvelt väheneb ka radiaalne juurdekasv (Laas *et al.* 2011; Svystun *et al.* 2021). Kuid kuna oht sellistele sündmustele on suurem kuusepuu eluetapi alguses ning ei esine igal aastal ja tervel populatsioonil, siis on hiliskülmade mõju juurdekasvu ja nt maikuu temperatuuri korrelatsioonile väike (Suvanto *et al.* 2017). Svystun *et al.* (2021) on välja pakkunud, et kuigi hiliskülmade toimumise sagedus kliimasoojenemisega väheneb, muutuvad kuused tulenevalt pungade varasemast puhkemisest rohkem haavatavamaks ja seda eriti teistest piirkondadest pärineva paljundusmaterjali puhul.

Järglaskonna suurendamiseks hädavajalikud käbiaastad korduvad kuusel teatud intervallidega: 4(5)–6(9) aasta tagant. Seejuures moodustuvad käbid korraga suuremal osal puudel, mistõttu võib esineda pikki perioode, mil peaaegu ükski puu seemneid ei tooda (Laas 2004; Laas *et al.* 2011). Seemnete tootmine on ressursimahukas ja seepärast esineb tüve radiaalse kasvu märgatav langus (Mencuccini & Piussi 1995). Zamorano *et al.* (2018) järgi on käbikandvus positiivselt seotud kahe eelneva aasta temperatuuridega ehk mida kõrgemad on eelkõige eelnenud suve temperatuurid, seda tõenäolisem on käbiaasta. Kuna tüve kasv ei ole reproduktiivse tegevuse pärast igal aastal häiritud, siis ka dendrokronoloogilistes analüüsides on selle mõjusid keeruline leida (Schweingruber 1996). Samas kõrgemad temperatuurid eelmise vegetatsiooniperioodi juulis ja septembris mõjusid positiivselt juurdekasvule Kirde-Leedus, kuid nende mõju oli seotud sama kasvuaasta suurema hulga juunikuu sademetega (Augustaitis *et al.* 2018), mis viitab pigem kambiumi aktiivsuseks vajalike tingimuste olemasolule juunis ja juulis ja varuainete kogumisega septembris, mis kasvatab potentsiaalselt järgmise aasta kasvu (vt ka ptk 3.2.2.).

Seega on tüve radiaalne juurdekasv ja tüveomadused mõjutatud ka teiste taimorganite füsioloogiast ja fenoloogiast, mis on omakorda otseselt või kaudselt seotud nii sademete kui temperatuuriga.

3.2.4. Koore kasvu dünaamika

Paralleelselt trahheididele toodab kambium floeemielemente (vt ptk 2.2.). Kuigi suurem osa uurimusi on keskendunud ksüleemi moodustumise lahtimõtestamisele, sest valdav osa tüvest moodustub puiduosa (>90%) (Saarman & Veibri 2006), siis mõningad teadustööd (peamiselt Kesk-Euroopas) on keskendunud ka floeemi kasvule.

Floeemis algab uute sõelrakkude areng ksüleemist varem ja on võrreldes puiduosaga ühtlasem aasta ja aastate lõikes. Varafloeem hõlmab alla kuut kihti sõelrakke ja paksus on konstantne ning erinevused eri isendite vahel on minimaalsed, hilisfloemi hulk on samas suurusjärgus (Gričar *et al.* 2006; Gričar & Čufar 2008; Gričar *et al.* 2014). Samas tüvesoojendamine kasvatas hilisfloemi hulka mõne kihi võrra (Gričar *et al.* 2007). Swidrak *et al.* (2014) leidsid, et kui toimus ksüleemiosa hulga vähenemine põua tõttu, vähenes ka osaliselt floeemi hulk. Samas Miller *et al.* (2020) ei leidnud floemirakkudel otsest sõltuvust veedefitsiidist Edela-Saksamaal. Sarnaselt ksüleemile on maksimaalne (hilis)floemi rakkude moodustumise kiirus pigem sõltuvuses nt fotoperioodist (Gričar *et al.* 2006; Gričar *et al.* 2007; Miller *et al.* 2020). Seega on floeemi moodustumine arvatavasti minimaalselt mõjutatud ilmastikutingimustest, mis on

taimorganismi seisukohalt loogiline, kuna sõelrakud funktsioneerivad vähe (harva üle ühe) aastaid ja seetõttu on oluline tagada stabiilsus.

Teadustöid peridermi ja selle osade kasvudünaamika sõltuvusest ilmastikutingimustest pole autorile teada, kuid võib oletada, et nende tüveosade kasv on sarnaselt floemile ajas suhteliselt püsiv ja võib sõltuda teistest mõjutajatest.

3.3. Mulla soojusrežiimi muutumise mõju kuuse kasvule

3.3.1. Mulla soojenemine

Metsamulla soojusrežiimi iseloomustab ühtlasem temperatuur aastaringelt, hilisem mulla külmumine ja sulamine võrreldes lagendikega. Mullatemperatuuri mõjutab kõdukiht, puistu tihedus, koosseis jm. Samamoodi, nagu kuuse maapealsed osad, vajavad piisaval hulgal soojust ka juured, mullaelustik, sh kuusega sümbioosis olevad mükoriisaseened, mis aitavad taime toiteelementidega varustada (Laas *et al.* 2011; Astover *et al.* 2012). Mullaelustiku ja juurte elutegevuse tagajärjel vabaneb mullast CO₂, sellist protsessi nimetatakse mullahingamiseks. Mullahingamises kuusikutes on tuvastatav hooajalisus, mis on sõltuvuses mullatemperatuurist ehk kõrgemate temperatuuride korral, nt suvel, vabaneb CO₂ rohkem (Buchmann 2000; Kukumägi *et al.* 2011).

Süsihappegaas (CO₂) on vee kõrval teine fotosünteesi lähteühend, mille hulga suurenemist atmosfääris peetakse globaalse kliimasoojenemise üheks põhjuseks (Ahrens 2009). Seega mullahingamise intensiivistumine temperatuuritõusu tõttu kasvatab omakorda õhus oleva CO₂ hulka, mis võiks viia produktsiooni suurenemiseni ja ka kuuse tüve kasvu tõusule. Mulla kunstlikul soojendamisel kuue aasta vältel Rootsisis koos niisutamisega, et vältida mulla läbikuivamist, ilmnes oluline positiivne mõju juurdekasvule, mida seletati osaliselt ka lämmastiku intensiivistunud aineriingega (Strömngren & Linder 2002). Seevastu kui kasutati tervet puud hõlmavat kambersüsteemi ja suurendati õhutemperatuuri ning CO₂ hulka õhus, ei ilmnenud mõju radiaalsele juurdekasvule, kuid tõusis kevadpuidu rakuseinte paksus, millega kasvas ka puidu üldtihedus, ja hilispuidu trahheidide läbimõõt, mis viitab süsiniku suurenenud kättesaadavusele tüve ehitamiseks (Kostiainen *et al.* 2009) (vt ka ptk 3.2.3.). Statistiliselt olulised mõjud ilmnesid tüve juurdekasvule alles siis, kui lisati väetamise teel toitaineid (Sigurdsson *et al.* 2013). Seega ei pruugi CO₂ ja temperatuuri tõus olulist positiivset mõju hrl kuuse juurdekasvule avaldada, samas võib mullatemperatuuri tõusuga elavneda mullaelustik ja aineriinge, mistõttu paraneb ka toitainete kättesaadavus ja seega ka hrl kuuse kasv (Ryan 2013).

3.3.2. Mulla külmumine

Levila põhja- ja idaosa kontinentaalse kliimaga aladel esinevad talvekuudel tavaliselt külmakraadid ja sademetest esineb lumi (vt ka ptk 3.1.2. ja 3.1.3.). Kui mulda ei kata lumikate, mis toimib isolaatorina, võib muld külmuda ja mõjutada puude kasvu läbi erinevate mehhanismide (Pihelgas 1983). Noortele, hiljuti istutatud taimedele, võivad mulla külmumine ja sulamine mõjuda hukatuslikult, kuna juured ei pruugi olla veel mulda piisavalt kinnitunud. Raskema lõimisega mulla või turvasmulla külmumisel toimub paisumine, kuna nende muldade veesisaldus on kõrge, taimed kerkivad ja võivad jääda liiga mullapinna lähedale, mille tagajärjel hukkuvad veepuuduse, päikesekiirguse jm toimel (Laas 2004; Laas *et al.* 2011). Selline sündmus mõjutab seega puude ellujäämist, kuid ei oma tüvede kasvu seisukohalt erilist tähtsust.

Ida-Soomes (parasvöötme mandrikliima, Dfc, vt ptk 3.1.3.) läbiviidud katsetes, kus hoiti maapind lumevaba, et võimaldada mullakülmumist, ei leitud mõju kambiumi aktiveerumise algusajale (Repo *et al.* 2007). Samas Jyske *et al.* (2012) leidsid, et kontrollvariandist kaks kuud kauem külmunud mulla puhul viibis ksüleemi moodustumise algus nädala võrra, kuid seda ühel katseaastal (2006). Järgneval aastal erinevusi ei tuvastatud ja kasvuperioodi pikkus oli seotud eelkõige õhutemperatuuri ja sademetega. Kuigi pikendatud mullakülmumise mõjud radiaalsele juurdekasvule olid järgnenud vegetatsiooniperioodil minimaalsed (Repo *et al.* 2007; Jyske *et al.* 2012), siis ilmselt statistiliselt oluline juurdekasvu vähenemine kolm aastat pärast katsete lõppu võrreldes kontrollvariandiga (Repo *et al.* 2021). Bioloogiline tagapõhi pole lõpuni selge, kuid põhjuseks võib olla külmumise ja ülessulamise mõju nii peenjuurtele kui ka näiteks mükoriisaseentele (Repo *et al.* 2021). Saksamaal läbiviidud uurimuses tuvastati, et peenjuurte suremus suureneb mulla külmumise tõttu, mistõttu vabaneb muuhulgas ka rohkem süsinikku ja lämmastikku mulda (Gaul *et al.* 2008). Samas Repo *et al.* (2014) ei tuvastanud Ida-Soomes kuuskedel olulist juurte suremust külmunud mulla korral, vaid nende eluiga hoopis pikenes ja seetõttu võib süsiniku- ja lämmastikuvoog juurevarise läbi väheneda.

Jaanuarikuu sademete positiivset mõju aastarõngalaiustele on täheldatud Ida-Eesti kuuskedel (Helema *et al.* 2016) ja Lõuna-Soome kuusepuudel (Mäkinen *et al.* 2001). Jaanuaris jõuavad sademed tavaliselt Eestis ja Soomes maapinnale lumena ja tekib lumikate, mistõttu aeglustub või peatub mulla külmumine (Rimkus *et al.* 2018). Varasemalt on nt Põhja-Rootsis seostatud kitsamaid aastarõngaid hilise mulla ülessulamisega kevadel, varasuvel (Kullman 1991), kuid see võib olla tingitud trahheidide tootmise alguse viibimisest tulenevalt õhutemperatuuri mõjust kasvu algusele (vt ptk 3.2.1.). Seega võib kuusekronoloogiates märgatav seos

jaanuarikuu sademetega olla kooskõlas Ida-Soomes tuvastatud mullakülmumise mõjudega, kuid ei saa välistada ka teisi tegureid, nt mulla veevaru täienemine lumesulamisveest.

Igihalja puuna võib kuusk fotosünteesida ja seega transpireerida veel $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ juures (Pihelgas 1983). Kuid kui muld on külmunud ja vee kättesaadavus on piiratud, siis võib esineda füsioloogiline ehk talvine põud, mille nähuks on nt võra kuivamine (Laas *et al.* 2011). Harilikul kuusel talvise põua uurimusi pole autoril teada, kuid hariliku männi puhul leidsid Sevanto *et al.* (2006), et fotosüntees algab, kui õhutemperatuur küündib $3\text{--}4\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ni ja lõpeb seejuures kuusest hiljem ehk $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ juures. Seejuures vajalikku vett fotosünteesiks ja transpiratsiooniks tarvitatakse alguses tüve veevarude arvelt, hiljem võib alata mullast vee ammutamine. Näiteks Loode-Läti kuusikus kiirenes tüvedes tõusev vool temperatuuritõusuga ka talvel, kui puud olid nõ puhkeseisundis (Matisons *et al.* 2017). Võrade kuivamist ja seeläbi tüve kasvu aeglustumist võib esile kutsuda trahheiidide täitumine õhuga ehk embolite teke tulenevalt just raskustest vett mullast omastada, mistõttu veesammas katkeb ja kaob veejuhtivus sarnaselt suvisele põuale (vt ptk 3.2.2.). Alptide metsapiiri kuuskedel on leitud, et embolite teke on seotud ka külmumise ja sulamisega tüves, mistõttu võib juhtivuse kadu olla tüves täielik. Samas on puud võimelised juhtivust suures osas taastama ja trahheiidid uuesti veega täitma (Mayr *et al.* 2007; Mayr *et al.* 2020). Võimalik, et sellised protsessid leiavad aset ka boreaalsetes okasmetsades, kuid oletatavasti leidub sarnaseid kohastumusi, mis väldivad tüvede tugevat kahjustumist.

Mäkinen *et al.* (2001) tuvastasid statistiliselt olulise negatiivse korrelatsiooni juurdekasvu ja veebruari temperatuuri vahel ehk mida kõrgem temperatuur, seda väiksem oli kuuse juurdekasv Kesk- ja Põhja-Soomes. Kuna füsioloogilist põuda esineb eelkõige veebruaris ja märtsis (Sevanto *et al.* 2006; Laas *et al.* 2011), siis võib olla põhjuseks just suurenenud transpiratsioon, assimileerimine, rakuhingamine jm ebasoodsal ajal, mis kulutavad liigselt energiat, kuna fotosünteesi tõhusus on väike ning ka oht embolite tekkeks suur. Kuid leitud dendrokronoloogiline seos võib olla kunstlik või sõltuda teistest vähetuntud mõjutajatest (Mäkinen *et al.* 2001).

Seega võib hariliku kuuse juurdekasv väheneda, kui soojamad talvepäevad vahelduvad külmemate perioodidega, kui muld jõuab külmuda ja veevaru kättesaadavus väheneda (Luhamaa *et al.* 2014). Prognooside kohaselt väheneb ja on juba vähenenud lumikatte paksus ja kestus (Rimkus *et al.* 2018) ja seega võivad muutuva kliima kontekstis hakata kuuse kasvamist mõjutama järjest enam talveperioodil esinevad ilmastikutingimused.

Kokkuvõte

Euroopas laialt levinud ja ulatuslikku ökoloogilist ning sotsiaal-majanduslikku tähtsust omava hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) H. Karst.) kohanemisvõime kliimamuutustele on pälvinud viimastel aastakümnetel järjest enam teadlaste huvi ning kuusk on kaasatud mitmetes retrospektiivsetes uuringutes kui ka tänapäevastes kliimamanipulatsiooni katsetes. Kuuse eluiga võib küündida sadadesse aastatesse ja kõrgus ulatuda üle poolesaja meetri. Okaspuude, sh hariliku kuuse, teiskasvu jooksul kujuneb välja iseloomuliku ehitusega tüvi, kus on näha puiduosa (koosneb trahheiididest), kambiumi (kus moodustuvad uued puidu- ja koorerakud) ning kooreosa (floem ja periderm). Puiduosas, mis hõlmab valdava enamuse tüvest, on tulenevalt aastasisesest kasvudünaamikast eraldatavad heledam kevadpuit ja tumedam sügispuit, mis kokku moodustavad aastarõnga, mille omadused (laius, tihedus) sõltuvad kevadpuidu ja sügispuidu ehitusest ja osakaalust. Bakalaureusetöö eesmärgiks oli anda ülevaade temperatuuri ja sademete mõjust kuuse tüveosade kasvule.

Temperatuur määrab hariliku kuuse tüve kasvuperioodi alguse, mil piisava soojushulga toimel aktiveerub kambiumi tegevus ja hakatakse tootma trahheiide. Samas edasine kasv, st maksimaalne toodang, kevadpuidust sügispuiduks üleminek, on seadistatud fotoperioodi poolt ja pidepunktiks on arvatavasti suvine pööripäev. Temperatuuri ootamatu langus kasvuperioodi lõpul võib mõjutada sügispuidu trahheiidide seinte koostist, kui biokeemilised ja füsioloogilised protsessid takistuvad. Kuna kevadpuidu osakaal, mis määrab ära aastarõnga üldise tiheduse, sõltub tootmise algusest, on tüvepuidu tihedus väiksem eelkõige laiade aastarõngaste korral. Kuuse kasvu ei mõjuta ainult kasvuperioodi temperatuuriolud, vaid ka talvine temperatuur. Igihalja kuuse võime talvel soojemate ilmade korral fotosünteesida võib osutada kahjulikuks, kui soojade talvapäevade sagedus kasvab. Temperatuuri ja suureneva CO₂ kontsentratsiooni mõju kuuse kasvule on Põhja-Euroopa tingimustes soodne vaid siis, kui mullas suureneb piisavalt ka toitainete kättesaadavus.

Kuusk reageerib hästi suvistele sademetele ja näiteks kliima muutuse tulemusel prognoositav suvekuude sademete suurenemine võiks seega kuuse kasvule meie piirkonnas positiivselt mõjuda. Veepuudus intensiivseima kasvu ajal piirab oluliselt aastast juurdekasvu, mistõttu järjest sagedamad põuaepisoodid pärsivad samas tüve kasvu. Kuuse kasvule avaldavad positiivset mõju ka talvised (jaanuari, veebruari) tahked sademed, mis vähendavad maapinna külmumist ja parandavad kevadisi mulla veelusi.

Kuigi osade tüves aset leidvate protsesside biokeemiline tagapõhi on veel lõplikult läbi uurimata, on selge, et nii vesi kui temperatuur on äärmiselt olulised tegurid erinevate protsesside jaoks. Valdav osa teadusuuringuid keskendub tüve puiduosale, mis omab selget majanduslikku väärtust. Märksa harvemad floemi käsitlevad uuringud on näidanud, et floemi areng on mõnevõrra vähem sõltuv nii sademetest kui temperatuurist, kuid kõrgem temperatuur soodustab temagi kasvu.

Tüve kasv on kompleksne ja dünaamiline protsess, mis varieerub nii aastasisesel kui aastatevahelisel ajaskaalal. Selleks, et saada täielikku ülevaadet muutuva kliima mõjust hariliku kuuse kasvule, tuleb arvesse võtta mõjusid nii vegetatsiooni- kui ka puhkeperioodil ja arvestada ka teiste taimeorganite reaktsioone.

Summary

Impact of weather conditions on dynamics of stem growth of Norway spruce

Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) has large distribution and large ecological and social-economical impact and therefore its adaptation capacity to climate change has received more and more attention from scientists. Spruce has been included in many retrospective studies and modern climate manipulation experiments. Lifetime of Norway spruce can reach to hundreds of years and height over 50 meters. The stem of conifers (including spruce) is formed during secondary growth. The main parts of stem are: visible xylem (consists of tracheids), cambium (where new xylem and bark cells are formed) and bark (phloem and periderm). In wood, which forms the major stem area, lighter early wood and darker late wood are distinguished. Those together form a tree ring, which properties (width, density) depend on early and late wood anatomy and their proportion. The aim of this Bachelor's thesis was to give an overview of impact of temperature and precipitation on growth of spruce stem and stem parts.

Temperature determines the onset of stem growth period of Norway spruce, when there is enough heat, the cambial activity starts and tracheids are produced. At the same time, the following growth (i.e. maximal growth rate, transition from early wood to late wood), is set by photoperiod, where an important milestone is probably the summer solstice. Sudden fall of temperature at the end of growth period can have an effect on composition of tracheids of late wood, if biochemical and physiological processes are barred. Density of tree ring is affected by proportion of early wood, which depends on initiation of growth, and hence density is smaller especially when tree rings are wide. Not only the growth season temperature regime has an effect on spruce growth, but winter temperature too. Evergreen spruce's ability to photosynthesize also in warm winter days can be harmful, when frequency of such days increases. Positive impact of increasing temperature and atmospheric concentration of CO₂ on spruce growth in North-Europe can be expected only when availability of nutrients increases as well.

Spruce reacts well to summer precipitation and prognosed increase in summer precipitation as a consequence of climate change could therefore affect growth of spruce positively. Water deficit during intensive growth period restricts annual increment considerably and therefore more frequent episodes of drought have negative effect on stem growth. Growth of spruce is influenced positively by winter (january, february) solid precipitation, which reduces soil freezing and improves soil water status in spring.

Biochemical background of some processes in stem is not yet entirely understood, but it is clear that water and temperature are very important factors for different physiological processes. The majority of research have focused on stem wood, which has clear economical value. Much less studies deal with phloem and it has been shown that development of phloem is somewhat less dependent from precipitation and temperature, but higher temperature promotes its growth too.

Growth of stem is complex and dynamic process which varies within the year and between the years. To get an exhaustive overview of impacts of climate change on spruce stem growth, the impacts during the vegetation period and during the dormant period as well as reactions of other parts of tree must be considered.

Kasutatud kirjandus

- Ahrens, C. D., 2009. Meteorology Today: An Introduction to Weather, Climate, and the Environment. Ninth Edition. USA: Brooks/Cole, Cengage Learning
- Anfodillo, T., Deslauriers, A., Menardi, R., Tedoldi, L., Petit, G., Rossi, S., 2012. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem. *Journal of Experimental Botany* 63(2), 837–845
- Arend, M., Link, R.M., Patthey, R., Hoch, G., Schuldt, B., Kahmen, A., 2021. Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *PNAS* 118(16), 1–6
- Aruksaar, H., Liidemaa, H., Martin, I., Mürk, H., Nei, I., Põiklik, K., 1964. Üld- ja agrometeoroloogia. Tallinn: Eesti Raamat
- Astover, A., Kölli, R., Roostalu, H., Reintam, E., Leedu, E., 2012. Mullateadus. Õpik kõrgkoolidele. Tartu: Eesti Maaülikool
- Augustaitis, A., Augustaitienė, I., Baumgarten, Bičenkienė, S., Girgžidienė, R., Kulbokas, G., Linkevičius, E., Marozas, V., Mikalajūnas, M. Mordas, G., 2018. Tree-ring formation as an indicator of forest capacity to adapt to the main threats of environmental changes in Lithuania. *Science of the Total Environment* 615, 1247–1261
- Bertaud, F., Holmbom, B., 2004. Chemical composition of earlywood and latewood in Norway spruce heartwood, sapwood and transition zone wood. *Wood Science and Technology* 38, 245–256
- Bouriaud, O., Leben, J.-M., Bert, D., Deleuze, C., 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology* 25, 651–660
- Buchmann, N., 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 1625–1635
- Carteni, F., Deslauriers, A., Rossi, S., Morin, H., De Micco, V., Mazzoleni, S., Giannino, F., 2018. The Physiological Mechanisms Behind the Earlywood-To-Latewood Transition: A Process-Based Modeling Approach. *Frontiers in Plant Science*, 1–12

- Castagneri, D., Storaunet, K-O., Rolstad, J., 2013. Age and growth patterns of old Norway spruce trees in Trillemarka forest, Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research* 28(3), 232–240
- Caudullo, G., Tinner, W., de Rigo, Daniele., 2016. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (eds.) *European Atlas of Forest Tree Species* (pp. 114–116). Luxembourg: Publication Office of the European Union
- Cuny, H. E., Rathgeber, C. B.K., 2016. Xylogenesis: coniferous trees of temperate forests are listening to the climate tale during the growing season but only remember the last words!. *Plant Physiology* 171: 306– 317
- Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., 2007. Dendrometer and intra–annual tree growth: What kind of information can be inferred?. *Dendrochronologia* 25, 113–124
- Dohnal, M., Černý, T., Votrubová, J., Tesař, M., 2014. Rainfall interception and spatial variability of throughfall in spruce stand. *Journal of Hydrology and Hydromechanics* 62(4), 277–284
- Dzenis, J., Krišā, O., Katrevič, J., Adamovičs, A., 2017. Intra-seasonal development of radial increment of *Picea abies* in Latvia. *Research for rural development* 1, 86–93
- European Union., 2017. Distribution map of Norway spruce in Europe. <https://ec.europa.eu/jrc/en/research-topic/forestry/qr-tree-project/norway-spruce> (vaadatud 22.05.2021)
- Evert, R., Eichhorn, S. E., 2013. *Raven Biology of Plants*. United States of America: W. H. Freeman and Company
- Fredriksson, M., Pedersen, N. B., Thygesen, L. G., 2018. The cell wall composition of Norway spruce earlywood and latewood revisited. *International Wood Products Journal* 9 (2), 80–85
- Gall, R., Landolt, W., Schleppei, P., Michellod, V., Bucher, J.B., 2002. Water content and bark thickness of Norway spruce (*Picea abies*) stems: phloem water capacitance and ylem sap lfow. *Tree Physiology* 22, 613–623

- Gaul, D., Hertel, D., Leuschner, C., 2008. Effects of experimental soil frost on the fine-root system of mature Norway spruce. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171, 690–698
- Gebhardt, T., Häberle, K-H., Matyssek, R., Schulz, C., Ammer, C., 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning. *Agricultural and Forest Meteorology* 197, 235–243
- Goncharenko, G., Kurm, M., Tamm, Ü., Maaten, T., Chevchenko, L., 2004. On genetic variability in Estonian and Byelorussian natural populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Metsanduslikud Uurimused* 40, 9–22
- Gričar, J., Čufar, K., 2008. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian Journal of Plant Physiology* 55, 538–543
- Gričar, J., Čufar, K., Eler, K., Gryc, V., Vavrčík, H., de Luis, M., Prislán, P., 2021. Transition Dates from Earlywood to Latewood and Early Phloem to Late Phloem in Norway Spruce. *Forests* 12, 1-14
- Gričar, J., Prislán, P., Gryc, V., Vavrčí, H., De Luis, M., Čufar, K., 2014. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiology* 34, 869–881
- Gričar, J., Zupančič, M., Čufar, K., Koch, G., Schmitt, U., Oven, P., 2006. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Botany* 97(6), 943–951
- Gričar, J., Zupančič, M., Čufar, K., Oven, P. 2007. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood Science and Technology* 41, 463–475
- Gryc, V., Hacura, J., Vavrčík, H., Gebauer, R., 2012. Monitoring of xylem formation in *Picea abies* under drought stress influence. *Dendrobiology* 67, 15–24
- Gryc, V., Vavrčík, H., Vichrová, G., 2011. Monitoring of Xylem Formation in Norway Spruce in the Czech Republic 2009. *Wood Research* 56(4), 467–478
- Hacura, J., Gryc, V., Vavrčík, H., Hozová, J., 2015. The effect of drought on cell wall thickness and radial dimension of tracheids of *Picea abies* (L.). *Wood Research* 60(2), 175-188

- Hanso, M., Hanso, S. 1999. On the root rot fungi in the forests of Estonia. *Metsanduslikud uurimused XXXI*, 141–161
- Helema, S., Läänelaid, A., Bijak, S., Jaagus, J. 2016. Contrasting tree-ring growth response of *Picea abies* to climate variability in western and eastern Estonia. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 98(2), 155–167
- Herzog, K.M., Häsler, R., Thum, R., 1995. Diurnal changes in the radius of Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* 10, 94–101
- Huang, W.; Fonti, P.; Ræbild, A.; Larsen, J.B.; Wellendorf, H.; Hansen, J.K., 2021. Variability among Sites and Climate Models Contribute to Uncertain Spruce Growth Projections in Denmark. *Forests*, 12 (1), 1–20
- Hölttä, T., Mäkinen, H., Nöjd, P., Mäkelä, A., Nikinmaa, E., 2010. A physiological model of softwood cambial growth. *Tree Physiology* 30(10), 1235–1252
- Jaagus, J., 2014. Atmosfäär. Raamatus: Mander, Ü., Liiber, Ü. (Toim.), Üldmaateadus (lk. 232–303). Tartu: Eesti Loodusfoto
- Jyske, T., Hölttä, T., Mäkinen, H., Nöjd, P., Lumme, I., Spiecker, H., 2009. The effect of artificially induced drought on radial increment and wood properties of Norway spruce. *Tree Physiology* 30, 103–115
- Jyske, T., Manner, M., Mäkinen, H., Nöjd, P., Peltola, H., Repo, T., 2012. The effects of artificial soil frost on cambial activity and xylem formation in Norway spruce. *Trees* 26, 405–419
- Jyske, T., Mäkinen, H., Kalliokoski, T., Nöjd, P., 2014. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland. *Agricultural and Forest Meteorology* 194, 241–254
- Jyske, T., Mäkinen, H., Saranpää, P., 2008. Wood density within Norway spruce stems. *Silva Fennica* 42(3): 439–455
- Kalliokoski, T., Reza, M., Jyske, T., Mäkinen, H., Nöjd, P., 2012. Intra-annual tracheid formation of Norway spruce provenances in Southern Finland. *Trees* 26: 543–555

- Klippel, L., Hartl-Meier, C., Linden, J., Kochbeck, M., Emde, K., Esper, J., 2017. Hourly Resolved Climate Response of *Picea abies* beyond its Natural Distribution Range. *Baltic Forestry* 23(3), 556–563
- Kostiainen, K., Kaakinen, S., Saranpää, P., Sigurdsson, B.D., Lundqvist, S-O., Linder, S., Vapaavuori, E., 2009. Stem wood properties of mature Norway spruce after 3 years of continuous exposure to elevated [CO₂] and temperature. *Global Change Biology* 15, 368–379
- Kukk, T., 1996. Soontaimede anatoomia väike praktikum. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus
- Kukumägi, M., Uri, V., Kull, O., 2011. Seasonal dynamics of soil respiration in a chronosequence of the Norway spruce stands. – *Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused* 54, 5–17
- Kullman, L., 1991. Ground frost restriction of subarctic *Picea abies* forest in northern Sweden. A dendroecological analysis. *Geografiska Annaler* 73 A, 167–178
- Kurm, M., Meikar, T., Tamm, Ü., 2003. The provenance of conifers in Estonia. *Metsanduslikud uurimused* XXXVIII, 19–45
- Laas, E., 1987. Dendroloogia. Teine, ümbertöötatud trükk. Tallinn: Valgus
- Laas, E., 2004. Okaspuud. Tartu: Atlex
- Laas, E., Uri, V., Valgepea, M., 2011. Metsamajanduse alused. Õpik kõrgkoolidele. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus
- Lévesque, M., Saurer, M., Siegwolf, R., Eilmann, B., Brang, P., Bugmann, H., Rigling, A., 2013. Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology* 19(1), 3184–3199
- Lin, J., Hu, Y., He, X., Ceulemans, R., 2002. Systematic Survey of Resin Canals in Pinaceae. *Belgian Journal of Botany* 135, 3–14
- Luhamaa, A., Kallis, A., Mändla, K., Männik, A., Pedusaar, T., Rosin, K. 2014. Eesti tuleviku kliimastenaariumid aastani 2100. Keskkonnaagentuur. https://www.envir.ee/sites/default/files/kliimastenaariumid_kaur_aruanne_ver190815.pdf (vaadatud 22.05.2021)

- Läänelaid, A., Eckstein, D., 2012. Norway Spruce in Estonia Reflects the Early Summer Weather in its Tree-Ring Widths. *Baltic Forestry* 18: 196–204
- Läänelaid, A., Helema, S., Eckstein, D., 2015. A 434-year tree-ring chronology of spruce (*Picea abies*) with indications of Estonian precipitation. *Dendrobiology* 73, 145–152
- Lõhmus, E., 2004. Eesti metsakasvukohatüübid, teine, täiendatud trükk. Tartu: Eesti Loodusfoto
- Matisons, R., Bardulis, A., Kanberga-Silina, K., Krisans, O., Jansons, A., 2017. Sap flow in xylem of mature spruce: a case study in northwestern Latvia during the season of 2014–2015. *Baltic Forestry* 23(2), 477–481
- Mayr, S., Cochard, H., Améglio, T., Kikuta, S.B., 2007. Embolism formation during freezing in the wood of *Picea abies*. *Plant Physiology* 143, 60–67
- Mayr, S., Schmid, P., Beikircher, B., Feng, F., Badel, E., 2020. Die hard: timerline conifers survive annual winter embolism. *New Phytologist* 226, 13–20
- Mencuccini, M., Piussi, P., 1995. Production of Seeds and Cones and Consequences for Wood Radial Increment in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Giornale Botanico Italiano* 129(3), 797–812
- Miller, T. W., Stangler, D. F., Larysch, E., Seifert, T., Spiecker, H., Kahle, H-P., 2020. Plasticity of seasonal xylem and phloem production of Norway spruce along an elevational gradient. *Trees*. 34, 1281–1297
- Mäkinen, H., Jyske, T., Nöjd, P., 2018. Dynamics of diameter and height increment of Norway spruce and Scots pine in southern Finland. *Annals of Forest Science* 75, 1-11
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Mielikäinen, K., 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] along a transect from central Finland to the Arctic timberline. *Canadian Journal of Forest Research* 30:769–777
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Mielikäinen, K., 2001. Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. *Trees* 15, 177–185

- Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H-P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., Spiecker, H., 2003a. Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and Northern Europe. *Trees* 17, 173–184
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Saranpää, P., 2003b. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiology* 23:959–968
- Mäkinen, H., Seo, J-W., Nöjd, P., Schmitt, U., Jalkanen, R., 2008. Seasonal Dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research* 127: 235–245
- Perin, M., Rossi, S., Isabel, N., 2017. Synchronisms between bud and cambium phenology in black spruce: early-flushing provenances exhibit early xylem formation. *Tree Physiology* 37, 593–603
- Peters, R.L., Steppe, K., Cuny, H.E., Pauw D.J.W., Frank, D.C., Schaub, M., Rathgeber, C.B.K., Cabon, A., Fonti, P. 2021. Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient. *New Phytologist* 229: 213–229
- Pihelgas, E., 1983. *Metsabioloogia*. Tallinn: Valgus
- Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiol.* 127(4), 1513–1523
- Rappel, I., Neuwirth, B., Bogena, H., Dieckrüger, B., 2018. Exploring the growth response of Norway spruce (*Picea abies*) along a small-scale gradient of soil water supply. *Dendrochronologia* 52, 123–130
- Randveer, T., Tõnisson, J. 2003. Moose and forest – relations through the times. – *Metsanduslikud uurimused XXXVIII*, 115–124
- Repo, T., 1992. Seasonal changes of frost hardiness in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 1949–1957
- Repo, T., Domisch, T., Kilpeläinen, J., Mäkinen, H., 2021. Soil frost affects stem diameter growth of Norway spruce with delay. *Trees* 35, 761–767
- Repo, T., Sirkiä, S., Heinonen, J., Lavigne, A., Roitto, M., Koljonen, E., Sutninen, S., Finer, L., 2014. Effects of frozen soil on growth and longevity of fine roots of Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 313, 112–122

- Repo, T., Sutinen, S., Nöjd, P., Mäkinen, H., 2007. Implications of delayed soil thawing on trees: A case study of a *Picea abies* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22, 118–127
- Riigimetsa Majandamise Keskus, 2015. Eesti uued rekordpuud, kõrgeim kuusk ja mänd hoiavad ühte. <https://www.rmk.ee/organisatsioon/pressiruum/uudised/uudised-2015/eesti-uued-rekordpuud-korkeim-kuusk-ja-mand-hoiavad-uhte> (vaadatud 22.05.2021)
- Rimkus, E.; Briede, A.; Jaagus, J.; Stonevicius, E.; Kilpys, J.; Viru, B., 2018. Snow-cover regime in Lithuania, Latvia and Estonia and its relationship to climatic and geographical factors in 1961–2015. *Boreal Environment Research*, 23, 193–208
- Rosner, S., Gierlinger, N., Klepsh, M., Karlsson, B., Evans, R., Lundqvist, S-O., Světlík, J., Børja, I., Dalsgaard, L., Andreassen, K., Solberg, S., Jansen, S., 2018. Hydraulic and mechanical dysfunction of Norway spruce sapwood due to extreme summer drought in Scandinavia. *Forest Ecology and Management*. 409, 527–540
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R., Borghetti, M., 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist* 170, 301–310
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gricar, J., Seo, J-W., Rathgeber, C. BK., Anfodillo, T., Morin, H., Leveanic, T., Oven, P., Jalkanen, R., 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* 17: 696–707
- Rossi, S., Deslauriers, A., Morin, H., 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia* 21(1), 33-39
- Rungis, D., Lībiete, Z., Korica, A., Katreviès, J., Jansons, Ā., Veinberga, I., and Jansons, J., 2019. Genetic Diversity and Differentiation of Even-aged Norway Spruce Stands in Latvia. *Baltic Forestry* 25(1): 45–51
- Ryan, M.G., 2013. Three decades of research at Flakaliden advancing whole-tree physiology, forest ecosystem and global change research. *Tree Physiology* 33(11), 1123–1131
- Saarman, E., Veibri, U., 2006. Puiduteadus. Tartu: Vali Press OÜ
- Schweingruber, F. H., 1988. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Holland: D. Reidel Publishing Company

- Schweingruber, F. H., 1993. *Trees and Wood in Dendrochronology*. Germany: Springer-Verlag
- Schweingruber, F. H., 1996. *Tree Rings and Environment. Dendroecology*. Berne: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP
- Sellin, A., 1991. Variation in sapwood thickness of *Picea abies* in Estonia depending on the tree age. *Scandinavian Journal of Forest Research* 6, 463–469
- Sellin, A., 1994. Sapwood heartwood proportion related to tree diameter, age, and growth-rate in picea-abies. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere* 24 (5), 1022–1028
- Sellin, A., 1996. Sapwood amount in *Picea abies* (L) Karst determined by tree age and radial growth rate. *Holzforschung* 50 (4), 291–296
- Sevanto, S., Suni, T., Pumpanen, J., Grönholm, T., Kolari, P., Nikinmaa, E., Hari, P. Vesela, T., 2006. Wintertime photosynthesis and water uptake in boreal forest. *Tree Physiology* 26, 749–757
- Sigurdsson, B.D., Medhurst, J. L., Wallin, G., Eggertsson, O., Linder, S., 2013. Growth of mature boreal Norway spruce was not affected by elevated [CO₂] and/or air temperature unless nutrient availability was improved. *Tree Physiology* 33(11), 1192–1205
- Sopushynskyy, I., Kharyton, I., Teischinger, A., Mayevskyy, V., Hrynyk, H., 2017. Wood density and annual growth variability of *Picea abies* (L.) Karst. growing in the Ukrainian Carpathians. *Eur. J. Wood Prod.* 75, 419–428
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J., 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93 (10), 1490–1500
- Strömgren, M., Linder, S., 2002. Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway stand. *Global Change Biology* 8, 1195–1204
- Suvanto, S., Henttonen, H. M., Nöjd, P., Helama, S., Repo, T., Timonen, M., Mäkinen, H., 2017. Connecting potential frost damage events identified from meteorological records to radial growth variation in Norway spruce and Scots pine. *Trees* 31, 2023–2034

- Svystun, T., Lundströmer, J., Berlin M., Westtin, J., Jönsson, A.M., 2021. Model analysis of temperature impact on the Norway spruce provenance specific bud burst and Associated risk of frost damage. *Forest Ecology and Management* 493, 1–16
- Swidrak, I., Gruber, A., Oberhuber, W., 2014. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought. *Trees* 28, 1161–1171
- Zamorano, J.G., Hokkanen, T., Lehtikoinen, A., 2018. Climate-driven synchrony in seed production of masting deciduous and conifer tree species, *Journal of Plant Ecology* 11(2), 180–188
- Zweifel, R., Item, H., Häsler, R., 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15, 50–57
- Zweifel, R., Häsler, R., 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology* 21, 561–569
- Taylor, A. M., Gartner, B. L., Morrell, J. J., 2002. Heartwood formation and natural durability—a review. *Wood and Fiber Science*, 34(4), 2002: 587–611
- Timonen, M., Mielikäinen, K., Helama, S., 2012. Timberline tree-ring statistics examined through chronology stripping. – *Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused* 56, 5–15
- Tjoelker, M. G., Boratynski, A., Bugala, W., 2007. *Biology and Ecology of Norway Spruce*. The Netherlands: Springer
- Tullus, A., Kupper, P., Rosenthal, K., Meier, R., 2021. Kuuse ja kuuse-kase puistute lisamine FAHM kliimamanipulatsiooni katsesse ning infrastruktuuri uuendamine. Lõpparuanne. Tartu: Tartu Ülikool
- Useros, F., Balzano, A., Prislan, P., de Luis, M., Gričar, J., Merela, M., Čufar., 2017. Wood formation in Norway spruce on a lowland site in Slovenia in 2015 and comparison with other conifers all over Europe. *Les/Wood*, 66(2), 15–27
- Valgepea, M., Raudsaar, M., Sims, A., Timmusk, T., Pärt, E., Suursild, E., Matson, T., 2020. Aastaraamat Mets 2019. Keskkonnagentuur
- Vavrčík, H., Gryc, V, Vichrová, G., 2013. Xylem formation in young Norway Spruce trees in Drahaný Highland, Czech Republic. *IAWA Journal* 34(3), 231–244

- Vitas, A., 2011. Seasonal Growth Variations of Pine, Spruce, and Birch Recorded by Band Dendrometers in NE Lithuania. *Baltic Forestry* 17(2): 197–204
- Winkler, A., Oberhuber, W., 2017. Cambial response of Norway spruce to modified carbon availability by phloem girdling. *Tree Physiology* 37, 1527–1535

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Taavi Reinthal,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Ilmastikutingimuste mõju hariliku kuuse tüve kasvudünaamikale“,

mille juhendaja on Arvo Tullus,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Taavi Reinthal

24.05.2021