

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

Taavi Reinthal

**Hariliku kuuse kasvu ja vaiguvoolu seosed viljakates kasvukohatüüpides**

Magistritöö (30EAP)  
Bioloogia ja ökoinnovatsioon

Juhendajad: kaasprofessor Arvo Tullus  
kaasprofessor Priit Kupper

Tartu 2024

## INFOLEHT

### **Hariliku kuuse kasvu ja vaiguvoolu seosed viljakates kasvukohatüüpides**

Harilik kuusk on ökoloogiliselt ja majanduslikult oluline puuliik Põhja-Euroopas, kelle esmast kaitset tagavat mehhanismi – vaiguvoolu, on erinevates tingimustes vähe uuritud. Kahes viljakas metsakasvukohatüübis (jänese kapsa ja sinilille) uuriti erinevate keskkonnategurite (sh segametsa) potentsiaalset mõju vaiguvoolu kujundavatele teguritele ning kasvu ja vaiguvoolu seostele. Selgus, et puude kasv on otseselt seotud vaiguvooluga peamiselt läbi vaigukäikude produktsiooni. Suuremad, kiiremini kasvavad puud toodavad rohkem ja suurema läbimõõduga vertikaalseid vaigukäike; erinevates puistutes on seosed sarnased. Samas esineb tugev aastatevaheline erinevus nii vaigukäikude arvus kui puude juurdekasvus, olles ilmselt enim mõjutatud põuast. Vaiguvoolu hulk ja seos vaigukäikudega erineb rohkem puistute vahel ja erinevused seletuvad tõenäoliselt puude kasvutingimuste ja kasvukäiguga.

Märksõnad: harilik kuusk, *Picea abies*, vaigukäik, vaiguvool, radiaalne juurdekasv

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia, B430 Metsakasvatus, metsandus, metsandustehnoloogia

### **Relationships between growth and resin flow of Norway spruce in fertile site types**

The Norway spruce is an ecologically and economically important tree species in Northern Europe, whose primary defense mechanism—resin flow—has been little studied under different conditions. In two fertile site types (*Oxalis* and *Hepatica*), the potential influence of various environmental factors, including the impact of mixed forests, on factors shaping resin flow, as well as the relationship between growth and resin flow, were investigated. Growth was found to be directly related with resin flow primarily through the production of resin ducts. Larger and faster-growing trees produce more and larger diameter vertical resin ducts, and the relationships are similar across different stands. However, there is a significant year-to-year variation in both the number of resin ducts and tree growth, likely being most affected by drought. The amount of resin flow and its relationship with resin ducts varies more between stands, and these differences are likely explained by the growth conditions and growth history of the trees.

Keywords: Norway spruce, *Picea abies*, resin duct, resin flow, radial increment

CERCS code: B270 Plant ecology; B430 Silviculture, forestry, forestry technology

## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	4
1.1. Kuusikud ja kliimamuutus .....	5
1.2. Kaitse ja vaigutalitlus .....	6
1.3. Magistritöö eesmärgid .....	9
2. Metoodika.....	10
2.1. Proovialad-puistud ja nende üldiseloomustus; puistutes tehtud mõõdistustööd .....	10
2.2. Vaigukorje .....	12
2.3. Kasv ja vaigukäigud puursüdamikelt .....	14
2.4. Dendrokronoloogilised näitajad .....	16
2.5. Andmeanalüüs .....	17
2.6. Töö autori roll.....	17
3. Tulemused .....	18
3.1. Analüüsipuude kasvunäitajad .....	18
3.2. Vaiguvool ja seda määravad tegurid.....	22
3.3. Vaigukäikude omadused.....	24
3.3.1. Vaigukäikude varieeruvus aastati .....	24
3.3.2. Vaigukäikude omadusi määravad tegurid.....	25
4. Arutelu .....	28
4.1. Vaigukäike mõjutavad tegurid .....	28
4.2. Vaiguvoolu erinevused puistute vahel .....	29
Kokkuvõte .....	32
Summary .....	33
Tänuavaldused.....	34
Kasutatud kirjandus.....	35

# 1. Sissejuhatus

Pikaealiste organismidena peavad puud kasvamiseks ja järglaste andmiseks edukalt toime tulema mitmete eriilmeliste biotiliste ja abiotiliste teguritega. Näiteks ilmastikutingimused mõjuvad otseselt füsioloogilistele protsessidele ja koos kasvukohatingimustega mõjutavad kasvuks vajalikku vee ja toiteelementide kättesaadavust läbi soojus- ja niiskusrežiimi (Pihelgas 1983; Schweingruber 1996). Mõjud erinevad seejuures tugevuselt kui ka suunalt nii aastasisesel kui aastatevahelisel skaalal. Samal ajal peavad puud konkureerima samasse või eri liiki kuuluvate puistunaabritega ressursside üle ja kaitsma ennast patogeensete organismide ja herbivooride eest (Pihelgas 1983).

Taimedel on kaitseks välja arenenud kaks peamist mehhanismi – konstitutsionaalne ja indutseeritud (traumaatiline). Konstitutsionaalne (loomuomane) kaitse on pidevalt olemas ja selle osadeks on nt mehaaniline barjäär ja erinevad ühendid, mis heidutavad potentsiaalseid kahjustajaid, takistades mehaanilise vigastuse korral nende levikut. Kui sellest ei piisa ja kahjustus süveneb, rakenduvad indutseeritud mehhanismid, nt spetsiifilisema keemilise koostisega ainete süntees ning eritüüpi kudede arenemine (Franceschi *et al.* 2005 ; War *et al.* 2012). Kaitse alalhoidmiseks ja efektiivseks reageerimiseks on tarvilikud nii fotosünteesi saadused kui toiteelemendid, mistõttu võib teatud olukordades esineda kaitse ja kasvu vahel lõivusuhe (He *et al.* 2022).

Kliimamuutuste tulemusel pikeneva vegetatsiooniperioodi (Kollo *et al.* 2023; Szyga-Pluta *et al.* 2023) üheks negatiivseks ilminguks on putukkahjustajate suurenenud surve, kellel areneb varasemast rohkem põlvkondi ja kelle ainevahetus ja seetõttu ka kahjustusvõime on suurem (Hamann *et al.* 2021). Samal ajal sagenevad ekstreemsused, nt põuad (Suarez-Gutierrez *et al.* 2023), nõrgestavad taimorganismi ja mõju võib olla pikaajaline, mistõttu kahjustustele vastuvõtlikkus omakorda suureneb (Hamann *et al.* 2021). Seega tõenäoliselt muutub esmane kaitsevõime kliimamuutuste süvenedes järjest olulisemaks ning selle efektiivsusest sõltub edasiste mehhanismide aktiveerumine, puude ja puistute käekäik.

Tulevikupuistute rajamisel ja kujundamisel tuleb silmas pidada, et kasvama hakkavad puud peavad suutma toime tulla eritasandiliste muutustega, mis mõjutavad nii kasvu kui kaitsevõimet. Teadmised kasvu ja kaitse omavahelistes seostest erinevates kasvukoha- ja keskkonnatingimustes annavad alust ka ökoloogiliselt ja majanduslikult parimateks metsade majandamisotsusteks.

## 1.1. Kuusikud ja kliimamuutus

Kliimamuutusest tulenevate häiringute tõttu, nt põuakahjustused, putukkahjustajate laiem levik, on enim kannatada saanud okaspuud ja -puistud üle maailma (Salomón *et al.* 2018; Steel *et al.* 2023). Põhja-Euroopa okaspuudest kõige suuremaid probleeme, mis päädib areaali taandumisega, prognoositakse laialt levinud, majanduslikult ja ökoloogiliselt olulisele harilikule kuusele (*Picea abies* (L.) Karst) (Kellomäki *et al.* 2018; Huang *et al.* 2021). Samas laiapõhjaline dendroklimatoloogiline uuring Leedus on näidanud kuuse radiaalse juurdekasvu suurenemist viimastel aastakümnetel, mis võib olla tingitud sademete suuremast hulgast kasvuperioodi algul (Augustaitis *et al.* 2018). Eestis on kuusk levinud peamiselt viljakates kasvukohtades, enim laanemetsades - jänese kapsa (JK) ja sinilille kasvukohatüübis (SL) (Lõhmus 2004; Valgepea *et al.* 2023).

Harilik kuusk on pinnalähedase juurestikuga liik, kes on seetõttu eriti mõjutatud põuepisoodidest (Laas 2004). Seejuures on ohustatud ka märjemates kasvukohtades kasvavad puud, kui püsivas liigniiskuses arenenud juurestik jääb veepuudusesse tulenevalt tavapärase veetaseme langusest (Mathiesen 1940). Samal ajal mõjutab juurestiku tööd metsades laialt levinud seenpatogeen kuuse-juurepess (*Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen), kes levib tüves talitluse kaotanud lülipuidu osas ja seega puu võib veel elada aastakümneid peale nakatumist (Õunap & Hanso 2016). Juurepessu nakkus vähendab veelgi madalat tormikindlust ja ebasoodsate olude kokkulangemisel on tagajärjeks tormiheited, mis loob soodsad tingimused sekundaarsete kahjustajate masspaljunemisteks, kellest ulatuslikuima mõjuga on kuusekooreürask (*Ips typographus*) (Etverk 1974; Laas 2004; Õunap & Hanso 2016). Kuusikute võrdlemisi halba sanitaarset seisundit, tulenevalt juuremädanikest ja ürasekirüüstetest, võrreldes teiste enamuspuuliikide puistutega on täheldatud läbi ajaloo (Etverk 1974).

Soojemas kliimas on ka üraseki perekonna liikidel, sh kuusekooreüraskil järjest rohkem põlvkondi ühe vegetatsiooniperioodi jooksul, kuuse areaali lõunapoolsetes osades nt kolm põlvkonda (Jakoby *et al.* 2019). Eestis on viimastel aastakümnetel soojadel aastatel sagedaseks muutunud kaks põlvkonda. Kui kattuvad ürasekile sobivad ja puudel stressiseisundit esile kutsuvad olud, nt pikalt vältavad põuad, võivad kahjustused ilmned ka tavalisel aastal vastupidavatel puudel. Seejuures võivad olla rohkem ohustatud keskealised puistud, kellele on põua mõju ulatuslikum ja kauakestvam (Õunap & Hanso 2016; Salomón *et al.* 2018; Ait & Orumaa 2022) ja ürasekikahjustus võib toimuda ajalise nihkega (Kärvemo *et al.* 2023).

Arvatakse, et segametsas kasvades on kuused ürasekitest vähem mõjutatud, kuna ruumiliselt hajutatud puud takistavad ürasekitel kiiresti ja efektiivselt puid asustada ja ürasekile olulised lõhnasignaalid ei ole enam nii hästi leitavad (Laas *et al.* 2011, Õunap & Hanso 2016). Samas võivad lähinaabruses olevad heitlehised lehtpuud soosida kahjustust läbi soojemate kuuse tüvede üraseki esimese põlvkonna ajal (Huo *et al.* 2024). Mitmekesisema struktuuriga segapuistus valitsevad olud võivad samal ajal ka kuuskede produktsiooni suurendada (Pretzsch *et al.* 2010).

## 1.2. Kaitse ja vaigutalitlus

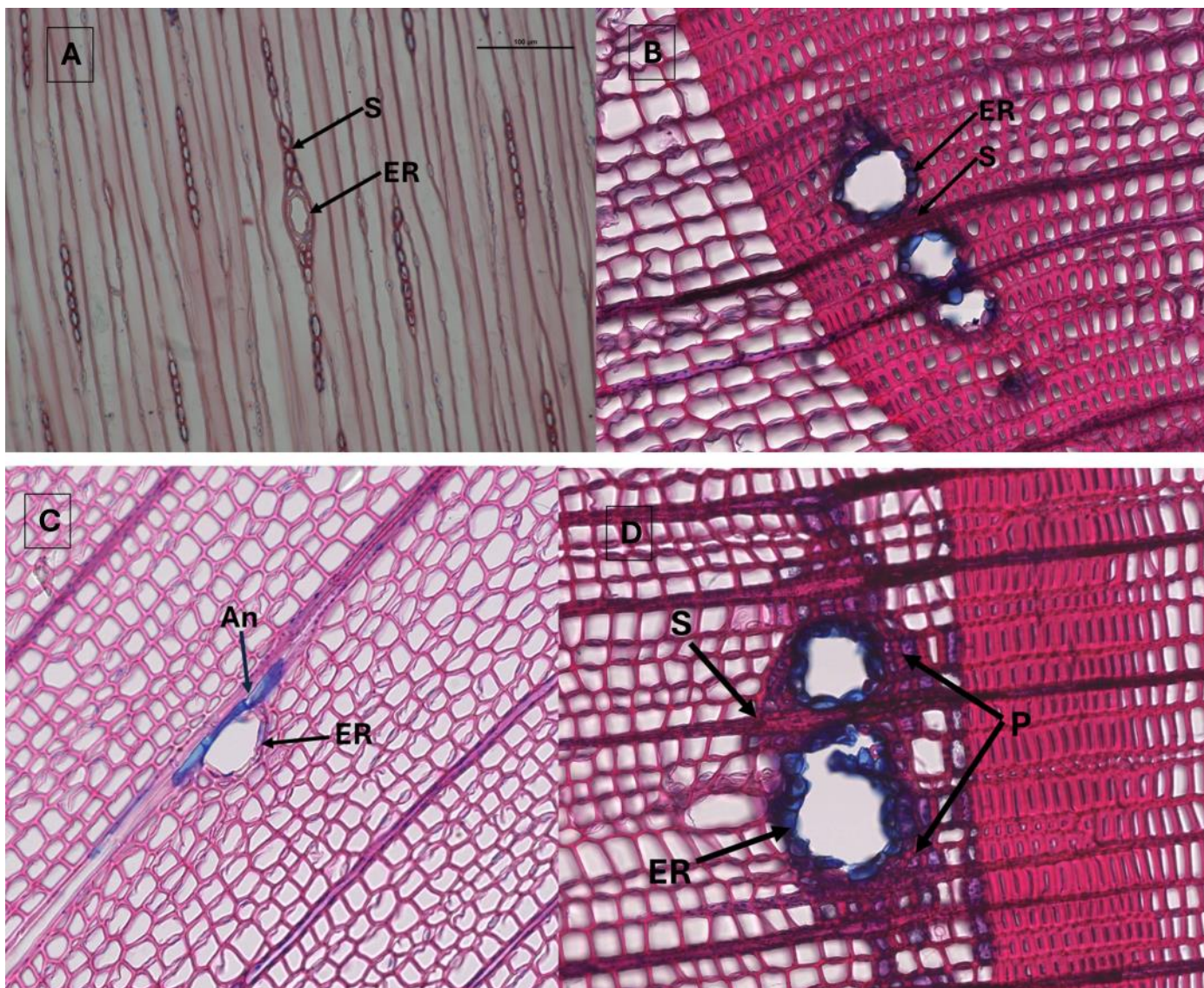
Enamus männiliste, sh kuuse perekonna liikide üheks olulisimaks kaitsemehhanismiks on vaik, mis toimib ühtaegu nii mehaanilise- kui keemilise kaitkena. Vaik toodetakse selleks spetsiaalselt väljakujunenud struktuuris – vaigukäikudes (Lorio 1994; Cabrita 2018). Männiliste sugukonnast on kõige täiuslikumalt vaigul põhinev kaitstesüsteem välja arenenud perekondades mänd (*Pinus*), kuusk (*Picea*), lehis (*Larix*) ja ebatsuuga (*Pseudotsuga*), kelle esindajatel esinevad puiduosas nii vertikaalselt kui horisontaalselt paiknevad vaigukäigud (Bannan 1936; Wu & Hu 1997). Olles ühenduses anastomooside kaudu, moodustub läbi mitme aastarõnga kulgev laiaulatuslik vaigukäigustik (Bosshard & Hug 1980) (Joonis 1).

Vaigukäik paikneb trahheiidide vahel ja koosneb mitmest eri tüüpi ja talitlusega rakkudest – epiteelirakkudest, vaigukäigu parenhüümist ja vaigukäigu trahheiididest (Wiedenhoeft & Miller 2002). Vaik sünteesitakse vaigukäigu valendikku epiteelirakkude poolt, mis püsivad kõige kauem elus perekonnas mänd, kuuse vaigukäikude järk-järguline lignifitseerumine, millega kaasneb talitluse kadumine, võib alata juba tekkeaastal (Wu & Hu 1997). Samas vanemate puude tüvepuidu vaigukäike on peetud võrdlemisi pikaalistsiks, üle poolte elab mitmeid aastaid (Bannan 1936). Täpsemaid uurimusi selle kohta magistritöö autorile teada ei ole.

Vaigu süntees põhjustab vaigukäigus rõhu tõusu (vaigurõhk), mille tõttu vaigukäigustiku osade kahjustumisel voolab vaik iseeneslikult kahjustuskohta radiaalsuunaliselt (Cabrita 2018). Hariliku männi vaigurõhku käsitlevates uurimustes on näiteks näidatud vaigurõhu dünaamika sõltuvust puu veetalitlusest. Paremini veega varustatud puudel on vaigurõhk kõrgem ehk veestressi tingimustes see langeb, mis põhjustab vaigu väljutamisvõime olulist langust (Rissanen *et al.* 2021). Seetõttu võivad veestressis puud olla putukkahjustajatele vastuvõtlikumad. Vaiguvool sõltub aga ka nt temperatuurist – kõrgem temperatuur langetab

viskoossust, mis läbi vaigu eritumine võib suurendada (Lorio 1994; Cabrita 2018; Rissanen *et al.* 2021).

Kuusel eristatakse kahte erineva tekkepõhjusega vaigukäikude tüüpi – konstitutsionaalsed ja traumaatilised (ehk indutseeritud). Konstitutsionaalsed vaigukäigud on valdav enamus kooses ja ksüleemis säsiikiirte vahel paiknevaid horisontaalseid ehk radiaalseid vaigukäike ning ksüleemis paiknevaid vertikaalseid vaigukäike, mis tagavad esmase kaitse (Larson 1994; Krokene 2015). Kui ilmneb laialdane kahjustus, nt ürasekirünne või mehhaaniline vigastus, siis aktiveeruvad erinevad ainevahetusrajad ja kambium saab signaali vaigukäikude tootmiseks, vahendajaks erinevad taimhormoonid, nt metüül-jasmonaat ja etüleen. Tulemuseks on paralleelselt aastarõngapiiridega paiknevad ja rohke parenhüümiga traumaatiliste vaigukäikude read (Nagy *et al.* 2000; Martin *et al.* 2002; Krokene 2015).



**Joonis 1.** Hariliku kuuse vaigukäigustik tüve ksüleemis; A) horisontaalsed vaigukäigud säsikiirte vahel, tangentsiaallõige; B) konstitutsionaalsed vertikaalsed vaigukäigud trahheidide vahel JK kuusel, ristlõige; C) vertikaalse ja radiaalse vaigukäigu ühendus (anastomoos), ristlõige D) traumaatilised vaigukäigud aastarõnga alguses koos rohke parenhüümiga SL kuusel, ristlõige; ER – epiteelirakk, P - vaigukäigu parenhüüm, S - säsikiir, An – anastomoos

Vaigukäik areneb, kui kambiaalne tsoon lülitub trahheidide tootmisest ümber vaigukäigu koosseisu kuuluvate rakkude tootmisele (Bannan 1936; Larson 1994; Nagy *et al.* 2000). Seejuures signaali saamisest vaigukäigu arenemisse võib kuluda nädalaid, st vaigukäigud arenevad teatava viibega (Nagy *et al.* 2000; Gärtner & Heinrich 2009).

Tulenevalt kuuse perekonna liikide konstitutsionaalsete vaigukäikude hulkade varieeruvusest aastatevahelisel skaalal - mõnel aastal moodustub neid hulgi, teisel aastal mitte ühtegi ja kitsast vahemikust aastarõnga sees paiknemisel (Thomson *et al.* 1925; Bannan 1936; Wimmer *et al.* 1999; Ott *et al.* 2021), on erinevaid vaigukäikude produktsiooni iseloomustavaid karakteristikuid kasutatud dendroklimatoloogilistes uurimustes (Wimmer & Grabner 1997; Wimmer *et al.* 1999). Neis on leitud kasvuperioodi algul esinevate temperatuuride oluline positiivne mõju vertikaalsete vaigukäikude produktsioonile. Sarnaste tulemusteni on jõutud ka nt hrl männi (Rigling *et al.* 2003) ja erinevate Vahemere mändide dendroklimatoloogilistes uuringutes (Vázquez-González *et al.* 2020). Seega samamoodi kui aastarõngastes talletub kasvukäik, eristuvad kuusel ksüleemis nähtavad vaigukäigud - okaspuude üks olulisemaid kaitsemehhanisme biotiliste tegurite vastu. Ehk puursüdamikelt peegelduvad ka kaitsevõime ajalised muutused (Vázquez-González *et al.* 2020). Autorile teadaolevalt puuduvad täielikult vertikaalsetest vaigukäikudest lähtuva konstitutsionaalse vaiguvoolu olemust käsitlevad uurimused harilikul kuusel. Samuti ei ole teada, kuidas mõjutab nt puude kasvukiirus vaigukäikude arengut ja vaigu sünteesi neisse ning kuidas väljenduvad seosed eriilmelistes metsaökosüsteemides, sh segametsas.



### 1.3. Magistritöö eesmärgid

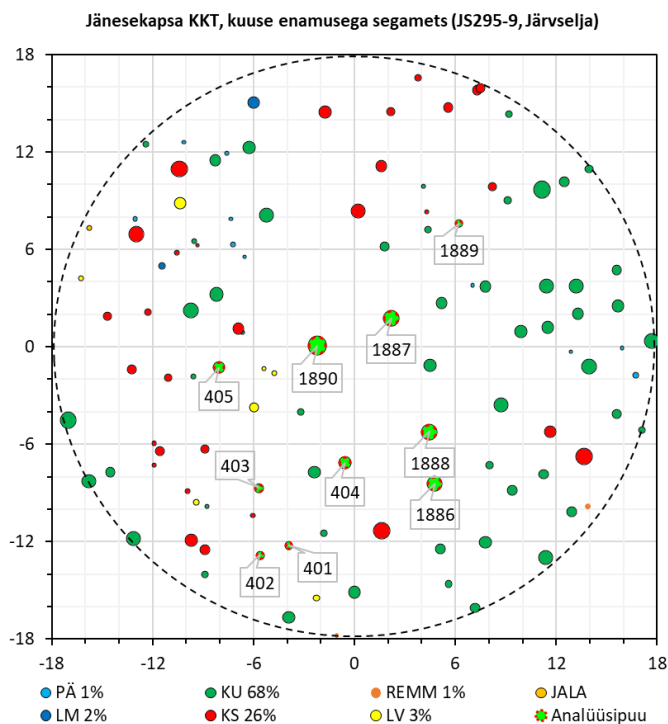
Käesoleva magistritöö peamiseks eesmärgiks oli leida seosed kasvu ja vaiguvoolu iseloomustavate näitajate vahel harilikul kuusel (*Picea abies* (L.) Karst.) kahes viljakas, kuid eriilmelises kasvukohatüübis – jänese kapsa ja sinilille. Mõlemas kasvukohatüübis koguti mõõtmisandmed kuuse puht- ja kuuse-lehtpuu segapuistutest. Vaiguvoolu komponentideks loeti puudel mõõdetud vaiguvool ja puursüdamikelt nähtavad vertikaalsed vaigukäigud. Otsiti vastuseid küsimustele:

- a) Kuidas on omavahel seotud kasvu ja puursüdamikelt mõõdetavad-hinnatavad vaigukäikude parameetrid aastatevahelisel ajaskaalal?
- b) Kuidas vertikaalsete vaigukäikude näitajad peegeldavad vaiguvoolu?

## 2. Metoodika

### 2.1. Proovialad-puistud ja nende üldiseloomustus; puistutes tehtud mõõdistustööd

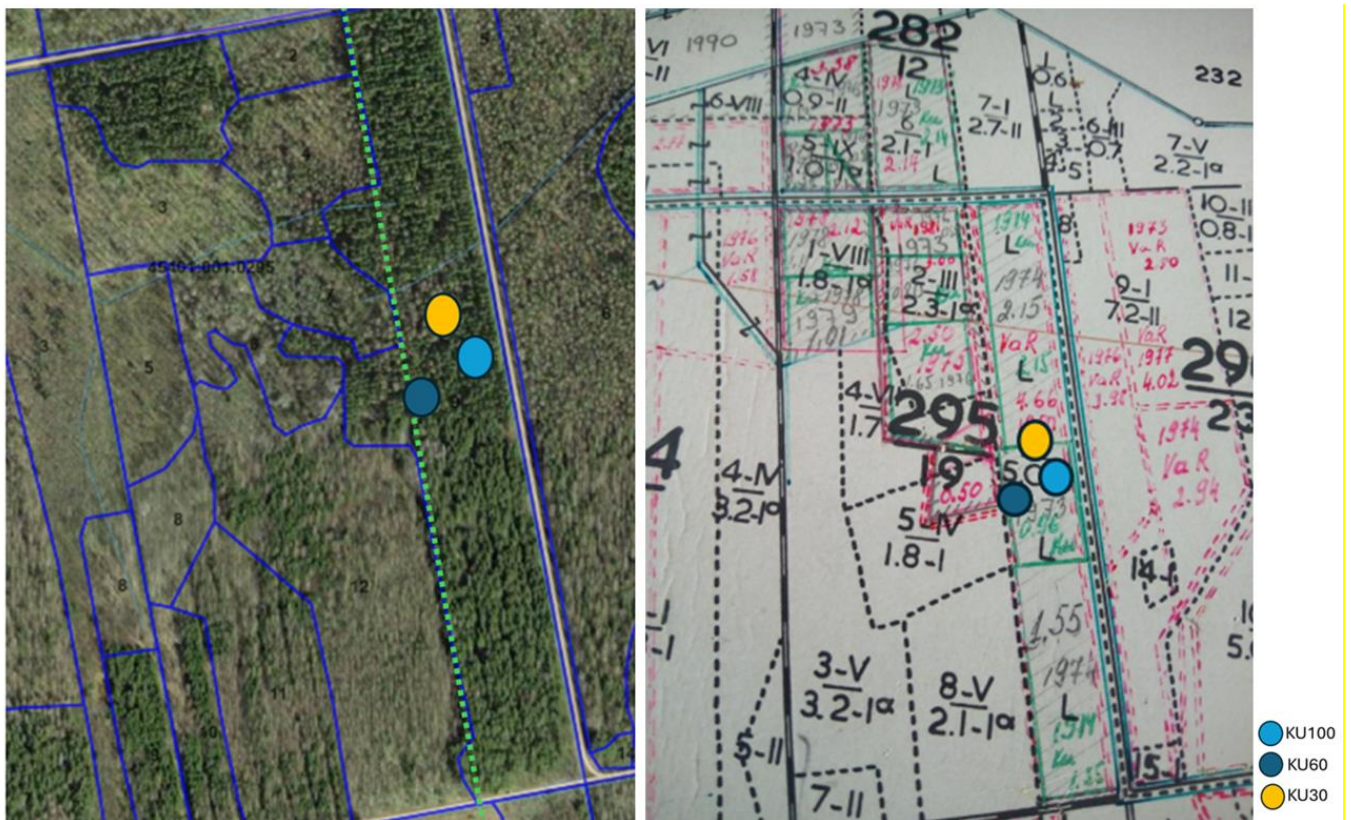
RMK teadusprojekti "Hariliku kuuse kaitsevõimet ja kasvu määravad tegurid puht- ja segapuistutes: kliimamuutuse ja kasvukoha mõju" raames rajati uuritavates kasvukohatüüpides kolm 0,1ha suurust (ring)proovitükki: 1) kuuse puhtpuistu (kuuse osakaal >85%; KU100), 2) kuuse enamusega segapuistu (kuuse osakaal 50-85%; KU60), 3) lehtpuu enamusega segapuistu (kuuse osakaal <50%; KU30). Igal proovitükil valiti juhuslikult kümme analüüsipuud puistupuude seast, kellel ei tuvastatud väliselt tüvevigastusi ega muid anomaaliaid. Analüüsipuud tähistati numeratsiooniga. Puistus mõõdeti puude peamised takseertunnused (kõrgus, tüve rinnasdiameeter, elusvõra pikkus ja diameeter) Vertex IV kõrgusmõõtja ja Haglöf DPII digiklupiga. Mõõdetud elusvõra näitajatest tuletati võra ruumala, lähendades selle koonusele, mille põhja diameeter vastab võra diameetrile ja kõrgus elusvõra pikkusele.



**Joonis 2.** Näide ühest proovitüki skeemist jänese kapsa kasvukohatüübis kuuse enamusega segapuistus.

Jänese kapsa kasvukohatüübi proovialad asuvad Tartumaal, Järvelja Õppe- ja Katsemetskonna poolt majandatavas kvartalis JS295, viimase metsakorralduse (2016. a) järgi 5,5ha suurusel eraldisel 9, mis hõlmab tervet kvartali kirdepoolset osa (Metsaportaali, Joonis 3). Enne praegust puistut oli antud kvartali piirkond jagunenud mitmeks, peamiselt liigilise koosseisu poolest

eristatavaks eraldiseks. Näiteks 1962. a metsakorralduse järgi oli praegune üksus jaotatud neljaks: kolm kase ja üks kuuse enamuspüüliigiga puistu (JS Takseerraamat 1962). Peale 1972. aasta lageraiet ja kuuse istutamist 1973. ja 1974. aastal majandati antud kvartali piirkonda ühtse üksusena (JS Takseerraamat 1972, Joonis 3). Proovitüki KU100 kõik puud hakkasid kasvama 1973. a istutuse tulemusel, varasemalt kasvasid takseerikirjelduse järgi valdavas osas kuused, aga osalt ka kased. Proovitüki KU60 piirkond asub alal, kus enne lageraiet kasvas kuusik ja kuhu istutati nii 1973. a kui 1974. a kuused. Antud proovitüki piirkond jäi edaspidi eraldise piirialale, ei saa välistada, et läänepoolne osa paiknes osaliselt naabereraldisel, mida majandati üldjoontes sarnaselt. KU30 piirkonnas kasvas varasemalt ühel osal proovitükist kase enamusega lehtmets ja teisel kuusik, sarnaselt KU60ga jäi piirkond kahel üksteisele järgneval aastal moodustunud “istutusala” piirile. Nii (varasemate) eraldiste piirialal paiknemine kui ka mitmes järgus puude istutamine võib seletada praegu esinevat eraldise koosseisu ebaühtlust.



**Joonis 3.** Jänese kapsa kasvukohatüübi proovitükkide paiknemine A) praeguse metsakorraldussüsteemi alusel (Metsaportaal); heleroheline katkendjoon tähistab ajaloolist piiri; B) 1972. aasta metsakorralduse järgi (plansett, Järvelja ÕKM arhiiv)

Sinilille kasvukohatüübi puistud paiknevad Lääne-Virumaal, Vinni vallas, Koeravere külas. Kuuse puhtpuistu proovitükk paikneb kvartalis SM289, eraldisel 9, mis enne taasiseseisvumist kuulus E. Vilde nimelise kolhoosi koosseisu. 1983. aasta kolhoosimetsade inventuuri järgi paiknes praegusel SM289-9 alal 80. aastane kuuse enamusega segamets koosseisuvalemiga 40%KU30%MA30%KS (1983 a. Vilde kolhoosi inventuur). Peale taasiseseisvumist oli tegemist reformimata riigimaaga, mis hiljem liikus Suurekivi LKA koosseisu. Järgmine ja praeguseks viimane takseerikirjeldus koostati 2015. aastal, milles märgitakse tekkeaastaks 1975 ja –viisiks seemneline uuendus (Metsaportaal). Siiski, puursüdamike andmed näitavad ühtlast vanuselist koosseisu ja teket umbes 1986. aastal ning puistus nähtavad selged istutusread annavad märku istutamisest. Seega toimus varasema metsa raie vahemikus 1983-1985 ja praegu kehtiv takseerikirjeldus on ekslik.

Segametsa proovitükid paiknevad naaberkvartali SM186 eraldisel 9, mis oli ajalooliselt Sõmera metskonna haldusalas. Praeguste proovitükkide piirkonda istutati 1976. aastal männikultuur, varasemalt kasvas seal kuusik (SM Takseerraamat 1981). Seevastu 1991. a takseerraamatust selgub, et kultuur kannatas tugeva põdrakahjustuse käes ja tekkinud oli kuuse looduslik uuendus ning antud eraldist majandati edasi kuuse segametsana. Puursüdamike andmed kinnitasid teket peale 1976. aastat (Tabel 1).

Kuna mõlemas kasvukohatüübis on segapuistu proovitükid sarnase majandamisajalooga, siis käsitleti antud töös neid ühe üksusena (puistutüüp: sega). Jänesekapsa kasvukohatüübi segapuistus on kuuse osakaal puistu ristlõikepindalast keskmiselt 59% ja sinilille kasvukohatüübi segapuistus 50,5%. Seega, kokku võrreldakse töös nelja puistut: JK puht, JK sega, SL puht, SL sega. Kuna segapuistutes ei ole kaskede ja kuuskede paiknemine ruumiliselt ühtlane, siis kasutati naabruses paiknevate leht- ja okaspuude potentsiaalsete mõjude hindamiseks igast analüüsipuust 6m raadiuses kasvavate kuuskede rinnaspindalade suhtelist osakaalu kõigi antud raadiuses kasvavate puude rinnaspindalade summast (KU%).

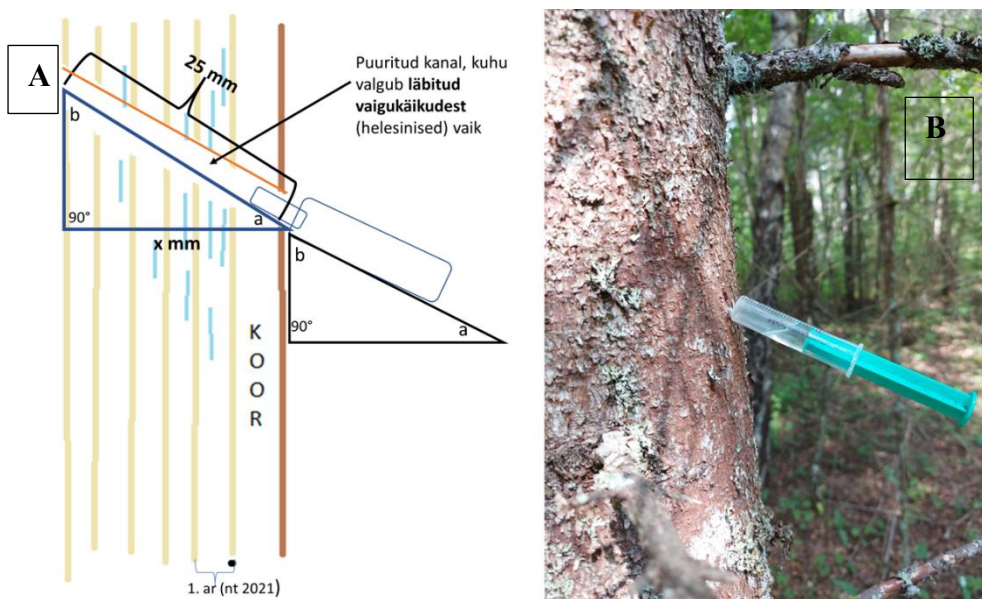
## **2.2. Vaigukorje**

Vaigu kogumiseks puuriti tüve lõunapoolsesse külge 1,6-1,8 m kõrgusele 3,5 mm läbimõõduga ja 25 mm sügavune auk, kuhu paigutati 5 ml nõelata süstal. Süstla ja tüve vaheline nurk oli ligikaudu 55°, mis läbi puurimisega hõlmati horisontaalsuunas tüvest ca 20,5 mm ulatuses koort ja aastarõngaid. Selline nurk võimaldas süstlal jääda tüvesse koore toel stabiilselt püsima (Joonis 4).

Igal puurimiskorral jälgiti, et puurauk ei tekiks eelnevatele vaigusüstla kinnituskohdade lähemale kui 5 cm nii horisontaal- kui vertikaalsuunaliselt, et vältida vaiguvoolu samadest vaigukäikudest ja minimeerida katsetegevuse tagajärjel tekkida võivat traumaatilist vaigukäikudest lähtuvat vaiguvoolu. Lisaks hoiduti vaigu kogumisel oksakohtade, -männaste ligidusest.

Vaigukorjet alustati 2022. aastal 1. juunil, mil installeeriti vaigukorje süstlad paralleelselt kõigis puistutes. Juunikuu jooksul toimus neli nädalast korjet, installeerimised-kogumised leidsid aset ennelõunasel ajal. Vaigusüstlad kaaluti 0,001g täpsusega. Kuused puhkesid ja alustasid antud aastal intensiivset kasvu juuni I ja II dekaadil (Sellin *et al.* 2024). Kuna pole teada erinevate fenofaaside mõju h. kuuse vaiguvoolule, siis kasutati antud töös juunikuu nelja nädala keskmist konstitutsionaalset vaiguvoolu (mg/päevas) perioodist, mil kuuskede kasv oli kõige intensiivsem.

Koore paksused mõõdeti 2022. a sügisel kolmandikul puudel igas kasvukohatüübis. Lähtudes seaduspärasusest, mille kohaselt on sama vanuseklassi puudel peamiseks koore paksust määravaks teguriks kasvukiirus, st kiirekasvulistel on ka paksem koor (Etverk 1963), leiti ülejäänud vaatluspuudel koorepaksus, kasutades regressioonvõrrandeid, kus x on 2021. aastal mõõdetud rinnasdiameeter: jänesekapsa kkt-s  $y=0,1767x+0,9207$  ( $R^2=0,85$ ) ja sinilille kkt-s  $y=0,0958x+2,2419$  ( $R^2=0,55$ ). Vaigu kogumisel läbitud aastarõngaste arv leiti, kui 20,5 mm-st lahutati koore paksus ja saadud pikkus kõrvutati läbipuuritud aastarõngaste laiustega.



**Joonis 4.** Vaigukogumises kasutatud süstla paiknemine tüves. A) Süstla paiknemise skeem,  $b= 55^\circ$  B) Puistus tüvesse kinnitunud süstal, kuhu on voolanud nädalaga vaik.

### 2.3. Kasv ja vaigukäigud puursüdamikelt

Puursüdamikud koguti 1,3m kõrguselt 5,15 mm juurdekasvupuuriga (Haglöf, Rootsi) 2022. a veebruaris (pooltelt puudelt) ja 2023. a aprillis (ülejäanud puudelt). Puuriti läbi terve tüve põhja-lõunasuunaliselt ehk puurproov hõlmas tervet diameetrit. Juhul kui tüvi oli nähtavalt N-S suunas kaldu, võeti proov risti kaldesuunaga, et vältida reaktsioonipuitu ja sellesse puurimist. Puursüdamikud hoiustati plast- või pappkõrtes sügavkülmas (-20°C) kuni edasiste analüüsideni. Juurdekasvupuuriga proovide kogumine on puudele ohutu meetod saamaks tüvest väärtuslikku informatsiooni (Portier *et al.* 2024).

Juurdekasvuproovid töödeldi spetsiaalselt täispikkuses puursüdamike jaoks konstrueeritud kelkmikrotoomiga *WSL Core microtome* (Gärtner & Nievergelt 2010), et aastarõngaste piirid muutuksid selgemini eristatavamaks. Aastarõnga laiused mõõdeti puursüdamike mõlemalt poolt 0,01 mm täpsusega EMÜ Metsakorralduse töörühma dendrokronoloogia laboris kasutades stereomikroskoobiga ühendatud LinTab mõõtelauda ja programmi TSAPWin Scientific Version 4.81c (Rinntech, German). Aastarõnga-read ristdateeriti visuaalselt, täpsust ja seeriade kattuvust kontrolliti programmiga COEFCHA (Holmes 1983). Edasistes analüüsides kasutati iga puursüdamiku kahe poole (N ja S suunalise) keskmisi aastarõnga laiuseid.

Tulenevalt kuusepuidu küpsuidulisusest, kus füsioloogiliselt talitlev maltspuit ja talitluse kaotanud lülipuit ei ole visuaalselt lihtsasti eristatavad, kasutati nende vahelise piiri leidmiseks paralleelselt diferentsiaalse läbipaistvuse ja aniliinpliatsi meetodit (Sellin 1991, 1996). Seda tehti kui puursüdamikud olid üles sulanud ja nende pinda oli paar korda mikrotoomiga siledamaks lihvitud. Maltspuidu aastarõngad loendati puursüdamiku mõlemal poolel ja kahe poole keskmine loeti puu maltspuidu aastateks. Aastarõnga laiuste põhjal leiti radiaalsuunaline maltspuidu pikkus (MP\_pikkus), millest tuletati pindala (MP\_S):

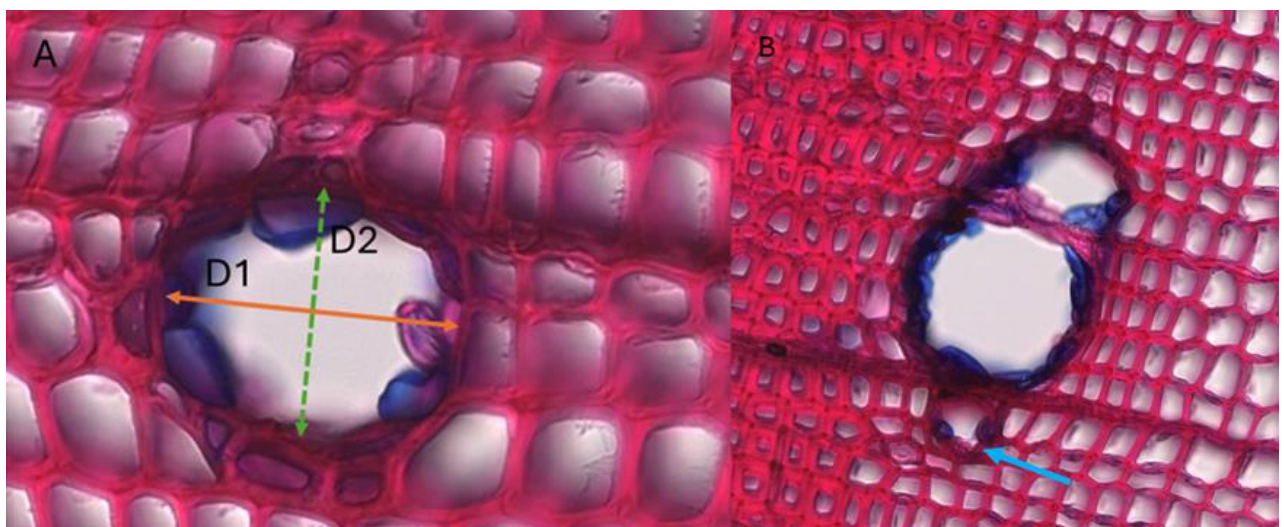
$$MP\_S = \pi * (DBH/2)^2 - \pi * ((DBH/2) - MP\_pikkus)$$

Männi puursüdamike analüüsiks loodud standardne meetod (Hood *et al.* 2020), mis sisaldab lihvitud puursüdamike jäädvustustelt (mikrofotod, skaneeringud) vaigukäikude parameetrite mõõtmist-hindamist, osutus hariliku kuuse vaigukäikude jaoks liiga ebatäpseks. Samamoodi esines olulist alahinnangut stereomikroskoobiga juurdekasvuproovidelt vaigukäikude loendamisel. See on seletatav kuuse vaigukäigustiku eripäradega võrrelduna männi perekonna esindajatega (nt suurus, hõre paiknemine). Ilmnes, et kõige täpsemini saab koguda vaigukäikude kohta infot puursüdamikest tehtud mikrolõikudelt. Selleks lihviti kelkmikrotoomiga peale aastarõnga laiuste mõõtmist proovikeha umbes 4,5 mm laiuseni ja tehti



30-50 µm paksune lõik. Selline vahemik võimaldas saada tervet südamikku hõlmava tervikliku lõigu, kus vaigukäigud on säilitanud oma loomupärase väljanägemise (epiteelirakud võimalikult vähe irdunud). Lõigud värviti Safranini ja Astra-blue segulahusega (1:1), mida kasutatakse puiduanatoomilistes uurimustes ja mis võimaldab eristada lignifitseerunud rakud (nt trahheiidid) osaliselt või mitte-täielikult puitunud rakkudest (nt epiteelirakud) (Gärtner & Schweingruber 2013). Lahust hoiti lõikudel 4-6 minutit ja üleliigne värv pesti välja destilleeritud vee ja 70% etanooliga. Vaigukäigud loendati valgusmikroskoobiga Olympus CX31, millega oli ühendatud DS-Fi2 kaamera (loendussuurendus 20x-40x), üles märgiti nende hulk aastarõnga kohta. Seejärel mõõdeti lõigu laius 0,01 mm täpsusega kümnest juhuslikust kohast.

Välitööde teise etapi ajal (2023. a) kogutud proovide puhul loendati vaigukäigud sarnaselt varasemaga. Lisaks tehti lõikudest püsipreparaadid: lõik dehüdreeriti 70% ja 96% etanoolis, kanti peale Eukitti (Sigma-Aldrich) ja asetati peale katteklaas. Püsislaidid skaneeriti slaidiskanner LEICA SCN400ga, resolutsiooniks 0,5 µm/pixel, mis vastab 20x suurendusele ja mis on sobilik okaspuude puidu anatoomilisteks uurimusteks (Von Arx *et al.* 2018). Skaneeringutelt mõõdeti täies ulatuses nähtavate vaigukäikude läbimõõt kahes suunas: paralleelselt säsiikiirtega (D1) ja risti säsiikiirtega (paralleelne aastarõnga piiriga, D2). Diameetrid mõõdeti epiteelirakkude trahheiidide-parenhüümi poolsest otsast (Joonis 5). Mõõtmised teostati programmis Aperio Imagescope (Leica, v 12.4) Analüüsisides kasutati D1 ja D2 keskmist.



**Joonis 5.** A) Selgelt eristuv vaigukäik (sinilille kkt puistu, 2012. a), kus on näha terviklikud epiteelirakud, diameetrid D1 (paralleelne säsiikiirtega) ja D2 (risti säsiikiirtega); B) tõenäoliselt vaigukäigu lõpuosa (sinise nool), mida ei mõõdetud; ülevalpool kaks terviklikku vaigukäiku.

Tulenevalt vaigu radiaalsuunalise voolamise põhimõttest, kasutati uuritavate seoste leidmiseks puurimisel läbitud vaigukäikude arvu. Need leiti, kui loendatud vaigukäikude arv jagati lõigu laiusaga (vk/mm) ja korrutati 3,5 mm-ga ehk standardiseeriti puurkanali järgi. Vaigukäikude analüüsid kasutati juurdekasvu puursüdamiku kahe poole keskmist. Seda nii läbitud aastate summana kui konkreetsete aastate kohta. Kasutades vaateväljas nähtavate vaigukäikude summat konkreetsete aastarõngaste kohta on vaiguvooluga parimad seosed välja tulnud näiteks kollasel männil (Hood & Sala 2015).

## 2.4. Dendrokronoloogilised näitajad

Aastarõnga laiuste põhjal leiti mitmed dendrokronoloogias üldkasutatavad karakteristikud: juurdekasvuindeksid, näitaastad ja vastupanuvõime indekseid. Dendrokronoloogiliste karakteristikute puhul vaadati 10 aastast perioodi (2021-2012), kuna tõenäoliselt sellel perioodil esinenud kasvutingimused ja -häired mõjutasid ka vaiguvoolu. Kuna vanus ja puude kasvupotentsiaalid erinevad, siis kasutati aastatevahelise kasvu varieerumise kindlaks tegemiseks juurdekasvuindekseid. Juurdekasvuindeksites on eemaldatud vanuseline trend ja eelnevate kasvuaastate mõju ja neis peegelduvad seega peamiselt abiootilistest teguritest põhjustatud "signaalid", nt ilmastikutingimuste mõjutused (Schweingruber 1996). Juurdekasvuindeks = 1 tähendab seda, et kasv on normaalne (mudeli prognoosile vastav), <1 puhul on kasv oodatust kehvem ja >1 puhul parem. Standardiseerimiseks sobitati vastav "spline" funktsioon.

Näitaastaks loetakse aastat, mil teatud sündmus, mis erineb keskmisest aastast, peegeldub suuremal osal puistupuude aastarõngastes samalaadselt- ja suunaliselt, nt kitsas/lai aastarõngas, palju vaigukäike jms (Schweingruber 1996). Aastarõnga laiuste näitaastate leidmiseks ja defineerimiseks kasutati Cropper'i meetodit, mille kohaselt vaadatakse nn libisevas aknas iga aastarõngale eelnevaid ja järgnevaid aastaid. Näitaastaks loetakse aasta, mil Cropper'i väärtus  $\geq 0,75$  (Jetschke *et al.* 2019). Jetschke *et al.* (2019) soovitude kohaselt kasutati 75% lävendit ja juurdekasvuindeksite seeriaid.

Uurimaks kahe viimasel viiel aastal üle-eestilise põua mõju kuuskede jooksva aasta juurdekasvule, kasutati vastupanuvõime indeksit (VPI), mis indikeerib valitud aastal kasvu langust (alla 1) või kasvu tõusu (>1) võrreldes eelnevate aastatega. Võrreldi eelnevat nelja aastat (Lie *et al.* 2023).

$$VPI = \text{ar.laius} / (\text{ar.laiuste keskmine neli aastat enne})$$



Vastavad näitajad leiti dendrokronoloogilisteks uurimusteks välja arendatud pakette kasutades R-Studio keskkonnas (R Core Team 2023). Aastarõngaseeriade koostamiseks ja standardiseerimiseks kasutati paketti dplR (Bunn *et al.* 2023), näitaastate ja vastupanuvõime indeksite leidmiseks ja defineerimiseks kasutati pointRes paketti (van der Maaten-Theunissen *et al.* 2015).

## 2.5. Andmeanalüüs

Lineaarse segamudeliga selgitati vaiguvoolu iseloomustavate tunnuste sõltuvust kasvukohatüübist (JK, SL), puistutüübist (puht, sega), proovitükk loeti juhuslikuks faktoriks. Dendrokronoloogiliste andmestike puhul kasutati korduvmõõtmiste mudelit, lisades eelnevalt kirjeldatud segamudelisse juhusliku faktorina ka analüüsipuu numbri. Andmeanalüüs teostati R Studio abil, kasutades pakette lme4, lmerTest, emmeans (R Core Team 2023). Mudeli eeldusi kontrolliti mudeli jääkide alusel visuaalselt (jääkide histogramm ja empiiriliste-teoreetiliste kvantiilide graafik). Tunnuste omavahelisi seoseid analüüsiti Pearsoni korrelatsioonikordajate abil, kus tunnuste normaaljaotusele vastavust kontrolliti Shapiro-Wilk'i testiga. Vajadusel kasutati logaritmt teisendust, et andmed saada normaaljaotusele lähemale. Lisaks testiti sõltumatute muutujate multikollineaarsust (VIF). Parimate mudelite leidmiseks kasutati samm-sammulist mudeli liikmete valikut AIC'i kriteeriumi põhjal, alustades kõiki tunnuseid sisaldavast mudelist (*backward stepwise*). Sobivaimaks mudeliks valiti madalaima AIC väärtusega mudel. Kõigis testides loeti statistilise olulisuse piiriks  $p < 0,05$ .

## 2.6. Töö autori roll

Magistritöö autor osales algandmete kogumisega seotud välitöödel, mille käigus mõõdeti hariliku kuuse analüüsipuude vaiguvoolu ja koguti juurdekasvu puursüdamikud. Laboris teostas autor puursüdamike ettevalmistamise, dendrokronoloogilised mõõtmised ning vaigukäikude mõõtmised 2022. aasta augustis ja 2023. aasta suvel. Koostöös EMÜ dendrokronoloogia labori teadlastega töötati välja sobivaimad meetodid nendeks protseduurideks. Andmeanalüüsi ja tulemuste tõlgendamise teostas autor koostöös juhendajatega.

### 3. Tulemused

Analüüsitud 60 hariliku kuuse puu hulgast tuvastati kokku kaks traumaatilise vaiguvooluga puud: üks jänesekapsa (JK) kkt ja teine sinilille (SL) kkt segapuistust. Kahelt JK segapuistu puult ei olnud võimalik saada puursüdamike purunemiste tõttu viimaste aastate kasvu- ja vaigukäikude andmeid. Sellised puud jäeti analüüsides välja ja seega kuulus edasisse valimisse: JK puht – 10, JK sega – 17, SL puht - 10, SL sega – 19 puud (v.a vaigukäikude diameetrite mõõtmisel, mil analüüsiti ½ proovipuudest ). SL segapuistus leidis väliselt tervete puude seas kaks tüvemädanikuga puud, mädanikuga oli hõlmatud lülipuidu osa, mis viitab juurepessu kahjustusele. Need puud ei erinenud märkimisväärselt vaiguvoolu, vaigukäikude ega ka kasvunäitajate poolest puistunaabritest, mistõttu ei olnud põhjust neid analüüsides välja jätta.

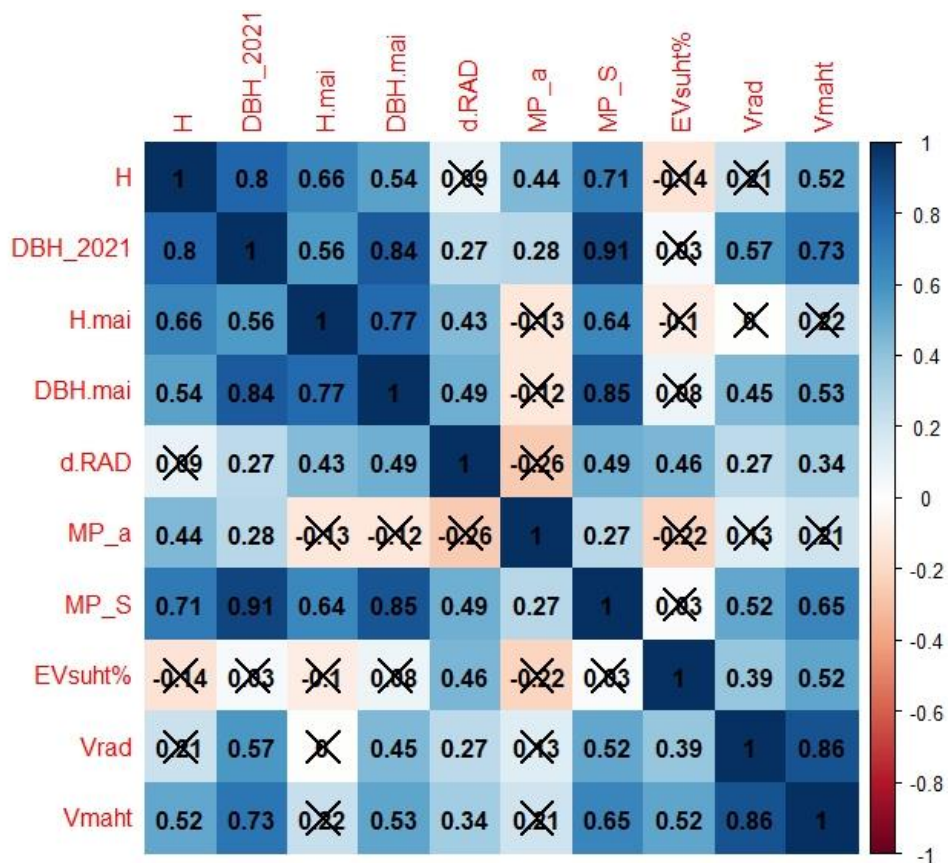
#### 3.1. Analüüsipuude kasvunäitajad

Puistus mõõdetud ja puursüdamikelt kogutud kasvuandmed ja neist tuletatud elu- ja kasvukäiku iseloomustavad näitajad on esitatud tabelis 1. Tunnuste omavahelised seosed on esitatud joonisel 6. Kõrgus erines statistiliselt oluliselt kasvukohatüüpide vahel, olles suurem JK puudel. Mõlemas kkt-s olid puhtpuistu puud kõrgemad kui segapuistus. Sarnased trendid ilmsesid ka 2021. aasta rinnasdiameetriga, seejuures on kõrgus ja DBH omavahel tugevas korrelatsioonis. Nii keskmine aastane kõrguse kui radiaalne juurdekasv erinesid puistutüüpide vahel, olles suuremad puhtpuistutes. Keskmine aastane kõrguse juurdekasv erines oluliselt ka kkt-de vahel, olles suurem SL puudel. Samal ajal viimase viie aasta radiaalses juurdekasvus olulisi erinevusi ei ilmnenu.

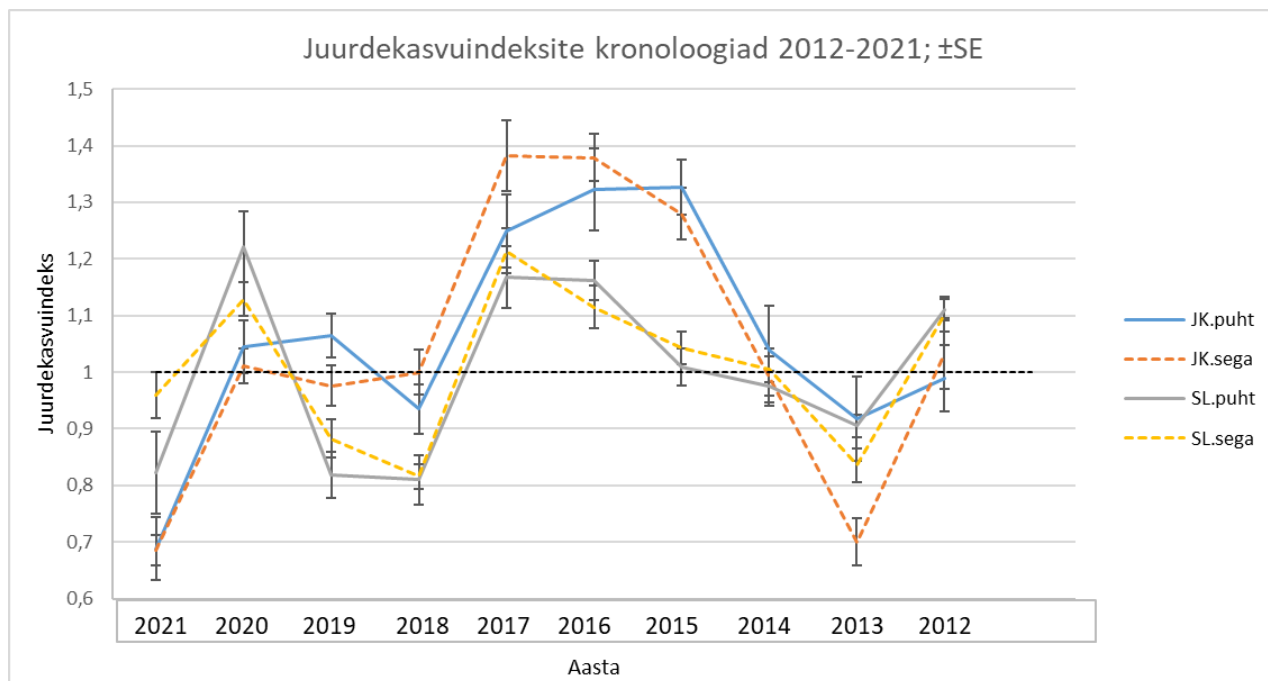
Elusvõra suhteline pikkus erines statistiliselt oluliselt puistute vahel, segapuistus oli võra suhteliselt pikem kui puhtpuistus. Samas võra ruumalaindeks erines kasvukohatüüpide vahel, olles keskmiselt 64% suurem JKs. Võra suurem ruumala tuleneb nii JK puude suurematest tüvemõõtmetest kui ka suuremast võra läbimõõdust. Maltspuidu poolt hõlmatud aastarõngaid oli oluliselt rohkem JK puudel, samuti esineb puistutüübi mõju. Maltspuidu pindala erines oluliselt puistutüüpide vahel, olles suurem puhtpuistus. Maltspuidu pindala oli tugevas seoses puu suurust iseloomutavate näitajatega. KKT ja puistu koosmõju ei osutunud statistiliselt oluliseks ühegi näitaja puhul.

**Tabel 1.** Analüüsi puude olulisemad kasvunäitajad uuritud kasvukoha- ja puistutüüpides (keskmine ± standardviga); koosmõjuga mudel; DBH – rinnasdiameeter, H.mai - kõrguse aastane juurdekasv, Δrad - raadiuse juurdekasv, MP – maltspuit, EVsuht – elusvõra suhteline osakaal, Vrad - võra raadius, Vmaht - võra ruumalaindeks, ns – statistiliselt mitteoluline

Tunnus	Puistu	KKT		Faktorite mõju olulisus ( <i>p</i> -väärtus)		
		JK	SL	KKT	Puistu(tüüp)	KKT×Puistu
Vanus (a)	Puht	47	36±0,6	<0,001	ns	ns
	Sega	47	36,5±0,8			
Kõrgus (m)	Puht	24,72±0,61	20,67±0,38	0,003	<0,001	ns
	Sega	21,59±0,90	18,45±0,81			
DBH_2021 (cm)	Puht	29,67±1,95	24,61±1,32	0,007	0,006	ns
	Sega	24,49±1,57	21,0±1,04			
H.mai (m/a)	Puht	0,526±0,013	0,575±0,014	0,02	0,001	ns
	Sega	0,459±0,019	0,505±0,021			
DBH.mai (cm/a)	Puht	0,626±0,041	0,676±0,037	ns	0,004	ns
	Sega	0,516±0,033	0,568±0,029			
Δrad (2017-2021) (mm)	Puht	8,16±0,75	10,51±0,87	ns	ns	ns
	Sega	9,11±0,57	9,91±0,99			
MP aastad	Puht	19,9±0,4	15,7±0,4	<0,001	0,014	ns
	Sega	18,4±0,5	14,5±0,5			
MP S (cm <sup>2</sup> )	Puht	335,97±42,91	297,35±30,27	ns	0,015	ns
	Sega	256,92±33,46	213,51±21,59			
EVsuht %	Puht	55,6±3,2	55,6±1,6	ns	0,008	ns
	Sega	65,1±1,8	60,9±2,8			
Vrad (m)	Puht	2,40±0,14	2,13±0,11	0,04	ns	ns
	Sega	2,47±0,08	2,25±0,11			
Vmaht(m <sup>3</sup> )	Puht	91,52± 8,07	56,14±6,28	<0,001	ns	ns
	Sega	93,16±14,7	63,43±6,98			



**Joonis 6.** Pearsoni korrelatsioonimaatriksi graafik, statistiliselt mitteolulised seosed on tähistatud ristiga (lühendite selgitused vt Tabel 1)

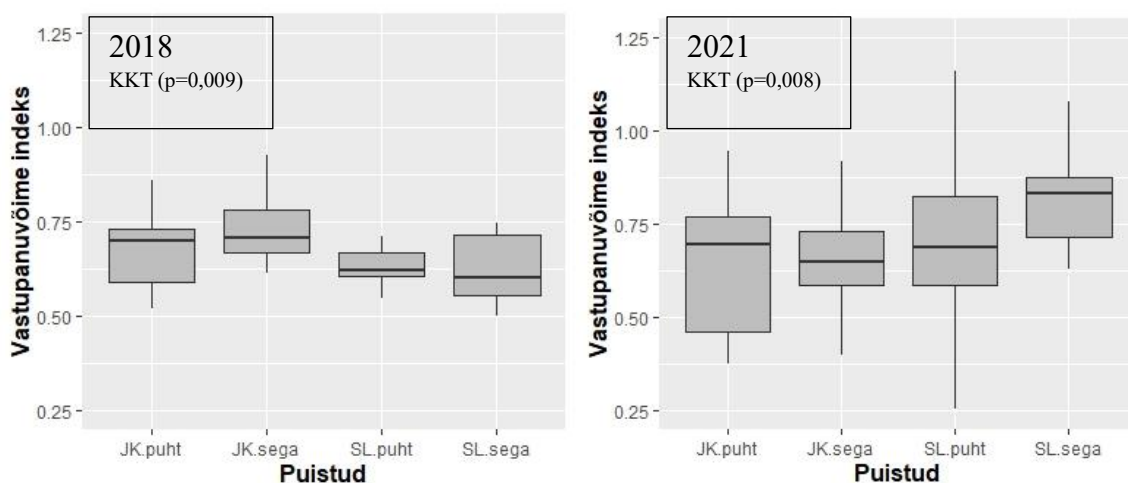


**Joonis 7.** Puude juurdekasvuindeksite kronoloogiad erinevates puistutes ajavahemikul 2012-2021; normaalset kasvu (indeks=1) tähistab horisontaalne katkendjoon.

Perioodil 2012-2021 (joonis 7) oli juurdekasvuindeks statistiliselt oluliselt ühest suurem (*one-sample t-test*) kõigis puistutes aastatel 2016 ja 2017. JK puistutes oli juurdekasvuindeks suurem ka aastal 2015, väiksem 2021, segapuistus väiksem 2013, teistel aastatel indeks ühest oluliselt ei erinenud. SL puistutes oli indeks 1st oluliselt väiksem aastatel 2019, 2018 ja 2013, puhtpuistus ka 2021; 1st suurem 2020 ja 2012. Negatiivseteks näitaastateks liigitusid Cropper'i meetoodika järgi JK puhtpuistus 2021 aasta, segapuistus nii 2021 kui 2013. a. Positiivseid näitaastaid ei ilmnenu. SL puhtpuistus oli negatiivseks näitaastaks 2021 ja positiivseteks 2020 ja 2012, segapuistus klassifitseerus negatiivseks näitaastaks 2013. a.

Puistute keskmiste juurdekasvuindeksite võrdluses korduvmõõtmiste ANOVAGA (sõltumatud muutujad: aasta, puistu, kasvukohatüüp, puistu\*KKT\*aasta) osutusid stat. oluliseks puistu ja aasta ( $p=0,006$ ) ning kasvukohatüübi ja aasta koosmõju ( $p<0,001$ ) ning aasta peamõju ( $p<0,001$ ) *Post-hoc* testide tulemustest lähtus, et JK puudel oli võrreldes SL puudega juurdekasvuindeks väiksem aastatel 2021, 2020, 2013, 2012 ja suurem 2019, 2018, 2017, 2016, 2015, erinevust ei ilmnenu 2014. Puistute erinevus ilmnenu 2021. a, kui segapuistute indeks oli keskmiselt puhtpuistust kõrgem ja 2013, kui olukord oli vastupidine.

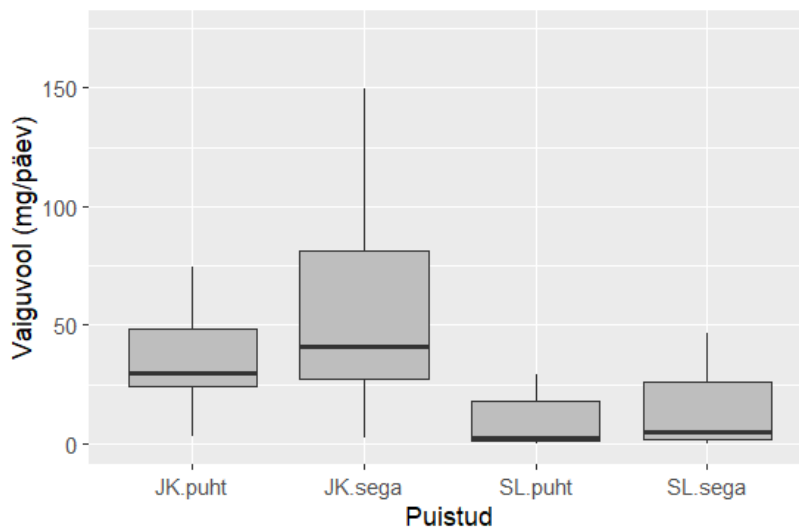
Vastupanuvõime indeks oli 2018. aastal JK puudel oluliselt suurem kui SL omadel, keskmised vastavalt  $0,707\pm 0,022$  ja  $0,627\pm 0,021$  ( $p=0,009$ ), puistu peamõju ei ilmnenu. Kolm aastat hiljem oli olukord vastupidine – SL puude keskmine indeks ( $0,768\pm 0,034$ ) oli JK omast ( $0,640\pm 0,034$ ) oluliselt ( $p=0,008$ ) kõrgem.



**Joonis 8.** Erinevate puistute vastupanuvõime indeksite karpdiagrammid. Keskel mediaan, karbi servad 25% ja 75% kvartiilid, “vurrud” max-min. Olulisuse tõenäosused on saadud segamudeli põhjal. KKT - kasvukohatüübi peamõju

### 3.2. Vaiguvool ja seda määravad tegurid

Konstitutsionaalne vaiguvool erines statistiliselt oluliselt ( $p < 0,001$ ) kasvukohatüüpide vahel: JK keskmine  $54,17 \pm 9,52$  mg/ööpäev ja SL keskmine  $20,21 \pm 5,93$  mg/ööpäev, puistutüübil olulist peamõju ei ilmnenud (Joonis 9). Seejuures esines vaigu eritumine kõigil puudel. Vaigukogumisel läbipuuritud aastarõngaste arv ei erinenud statistiliselt oluliselt puistute vahel, keskmiselt läbiti  $8,3 \pm 0,4$  aastarõngast.

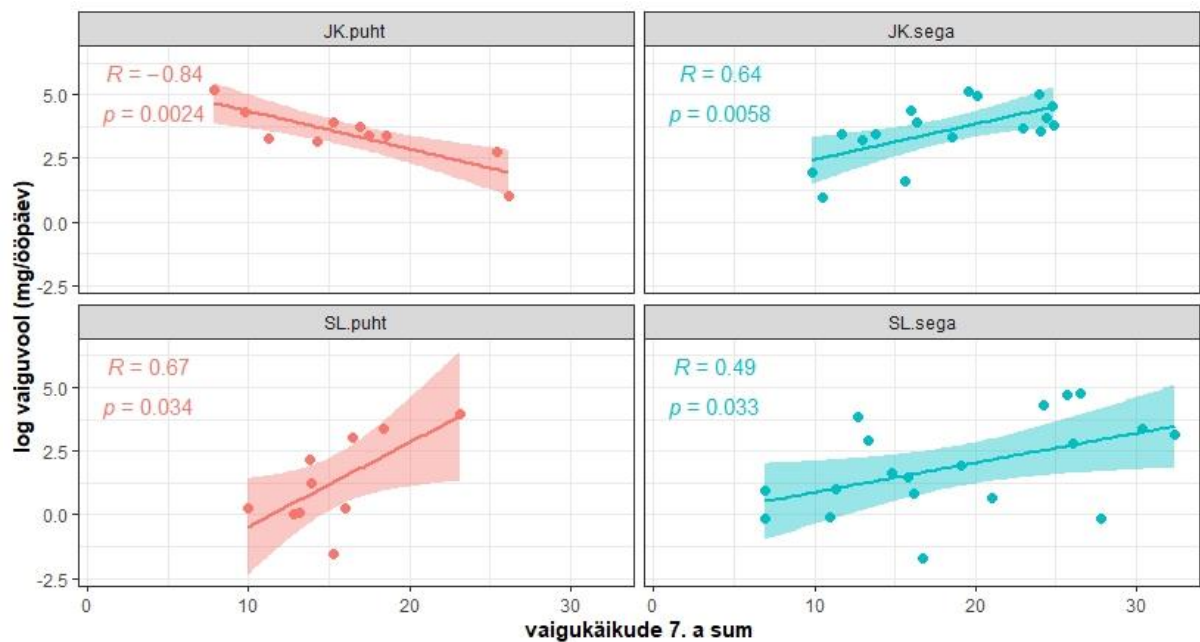


**Joonis 9.** Juuni keskmine vaiguvool puistute lõikes. Karpdiagrammid, kus keskmine horisontaaljoon on mediaan, alumine ja ülemine karbi serv näitavad 25% ja 75% kvartiile ja "vurrud" miinimum- ja maksimumväärtust.

Analüüsiks seoseid vaiguvoolu ja vaigukäikude vahel leiti esmalt korrelatsioonid igas puistus *log*vaiguvoolu ja puurimisel läbitud aastarõngaste vaigukäikude vahel (Tabel 2). JK puhtpuistus ilmnis statistiliselt oluline tugev negatiivne seos kahe kuni kümne aasta läbitud vaigukäikudega, segapuistus esines keskmise tugevusega korrelatsioon alates hetkest, kui kaasatud oli 2019. aasta. SL puistutes ilmnis keskmise tugevusega positiivne seos, kui analüüsi lisandusid aastad peale 2016. Puurimisega läbitud vaigukäikude arvuga ilmnis oluline seos SL segapuistus. Edasistes analüüsides kasutati seitsme aasta vaigukäikude summat (Joonis 10).

**Tabel 2.** Pearsoni korrelatsioonikordajad, vaiguvoolu ja puurimisel läbitud aastate vaigukäikude summadega. X.a\_sum=puurimisega vaigukäikude arv; nt 5a\_sum = 2017-2021 ar läbitud vaigukäikude summa; Seoste statistiline olulisus:  $p < 0,001$ \*\*\*;  $p < 0,01$ \*\*;  $p < 0,05$ \*

KKT-puistu	x.a_s um	1a_su m	2a_su m	3a_sum	4a_sum	5a_sum	6a_sum	7a_sum	8a_sum	9a_su m	10_su m	MP vk
JK puht	-0.574 ns	-0.578 ns	-0.85 ***	-0.875 ***	-0.909 ***	-0.884 ***	-0.893 ***	-0.839 ***	-0.842 ***	-0.818 ***	-0.755 **	-0.576 ns
JK sega	0.010 ns	0.3671 ns	0.429 ns	0.495 *	0.491 *	0.585 **	0.538 *	0.639 **	0.593 *	0.611 **	0.577 *	0.487 *
SL puht	0.543 ns	0.509 ns	0.675 *	0,40 ns	0,59 ns	0,536 ns	0,626 ns	0,67 *	0,61 ns	0,670 *	0,578 ns	0,563 ns
SL sega	0.561 *	0,06 ns	0,04 ns	0,26 ns	0,30 ns	0,34 ns	0,455 *	0,49 *	0,497 *	0,52 *	0,537 *	0,487 *



**Joonis 10.** Vaiguvoolu ja 2015-2021 moodustunud aastarõngaste vaigukäikude summa lineaarsed seosed erinevates puistutes.

Kasvunäitajate (Tabel 1) potentsiaalset mõju vaiguvoolule analüüsi lineaarsete segamudelitega. Sõltuvaks tunnuseks oli logaritmitud vaiguvool, sõltumatuteks kasvukohatüüp, puistutüüp ja seitsme aasta vaigukäikude summa ja kuhu lisati erinevaid kasvunäitajaid, testiti ka kolme või nelja faktori koosmõjusid. Parimaks osutus AIC kriteeriumite järgi mudel ilma kasvuandmeteta, kus ilmnes kolme faktori koosmõju (KKT:Puistutüüp:vk\_sum7a,  $p=0,002$ ), mis on seletatav tabelis 2 ja joonisel 10 nähtavate

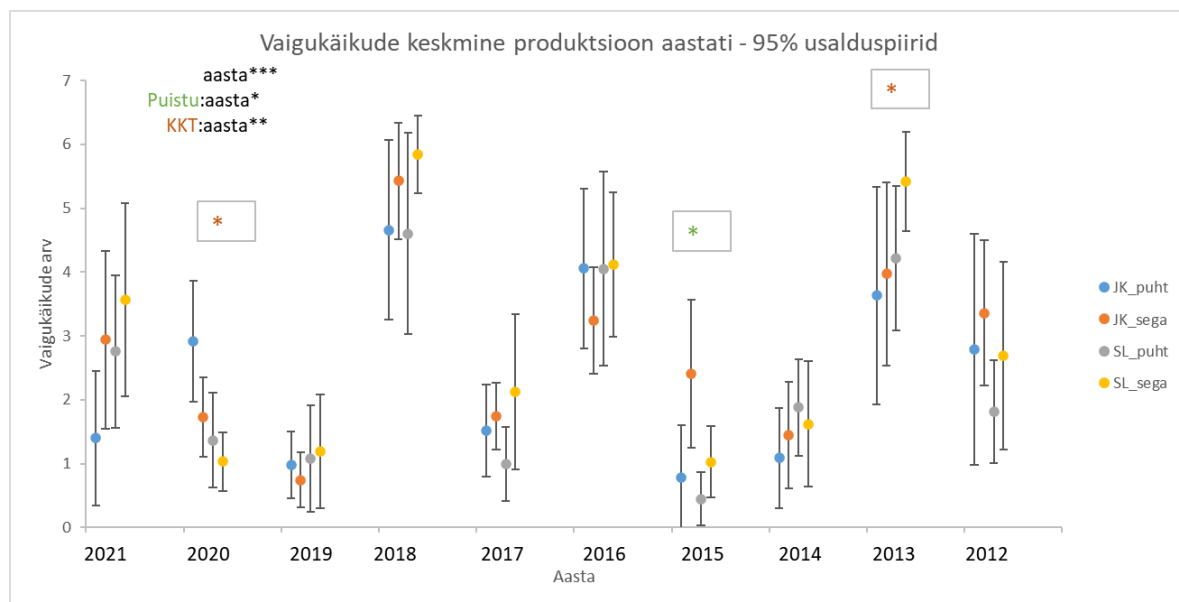
seostega. Lisaks osutusid olulisteks KKT ( $p<0,001$ ) ja vaigukäikude ( $p=0,006$ ) peamõjud. Ka igat puistut eraldi analüüsid ei ilmnud peale statistiliselt olulise vaigukäikude peamõju ühegi kasvukomponendi olulist mõju.

### 3.3. Vaigukäikude omadused

#### 3.3.1. Vaigukäikude varieeruvus aastati

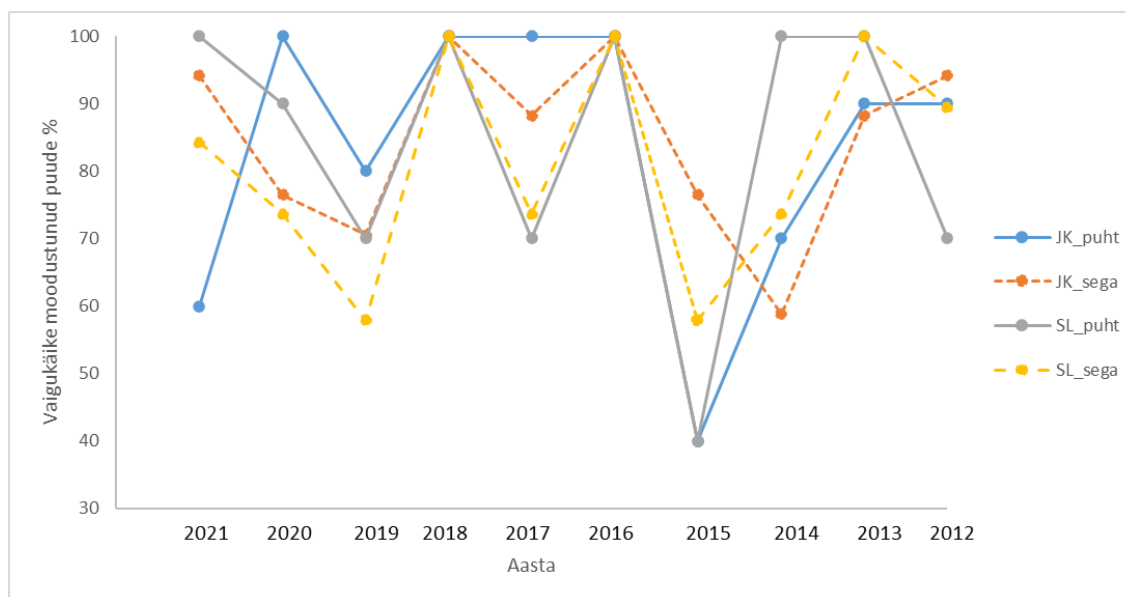
Vaigukäikude tootmises ilmnes korduvmõõtmiste mudeliga (sõltumatud muutujad: aasta, puistu, kasvukohatüüp, puistu\*KKT\*aasta) statistiliselt oluline aasta peamõju ( $p<0,001$ ), aasta ja puistutüübi koosmõju ( $p=0,016$ ) ning kasvukohatüübi ja aasta koosmõju ( $p=0,001$ ). *Post-hoc* testide tulemustest selgus, et aastal 2020 moodustus rohkem vaigukäike JK puudel, 2013. a SL omadel, teistel aastatel puistud oluliselt üksteisest ei erinenud. Puistutüüpide vaheline erinevus oli statistiliselt oluline 2015. a, kui segapuistud tootsid oluliselt rohkem vaigukäike. Enim vaigukäike toodeti aastatel 2018, 2016 ja 2013, kõige vähem 2019. a (Joonis 11).

Kõigi puistute analüüsipuudel moodustusid vaigukäigud aastatel 2018 ja 2016 (Joonis 12). JK puhtpuistus ka 2020. a ja 2017. a, SL puhtpuistus aastatel 2021, 2014 ja 2013, SL segapuistus samuti 2013. a. Sellised aastaid võib lugeda vaigukäikude näitaastateks. Alla pooltel puudel esines vaigukäike ainult 2015. a, mil nii SL kui JK puhtpuistutes esines neid 40% puudel.



**Joonis 11.** Vaigukäikude produktsioon aastati, puistute ja kasvukohatüüpide (KKT) võrdluses. Faktorite mõju olulisus:  $p<0,05^*$ ;  $p<0,01^{**}$ ;  $p<0,001^{***}$ . Hallides kastikes on indikeeritud antud aastal esinenud KKT (punane tärn) või puistutüübi (roheline tärn) oluline mõju.





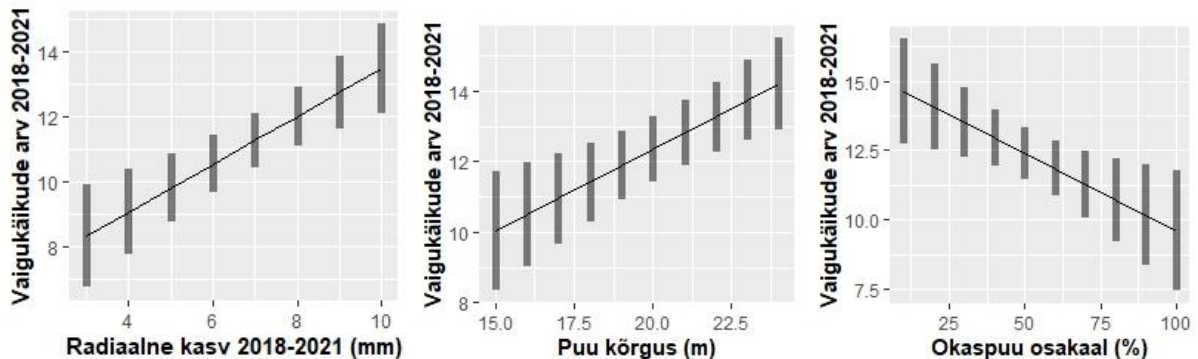
**Joonis 12.** Vaigukäike moodustunud puude osakaal kõigist analüüsipuudest erinevates puistu- ja kasvukohatüüpides aastatel 2012-2021.

### 3.3.2. Vaigukäikude omadusi määravad tegurid

Lineaarsete segamudelitega testiti, millist mõju avaldavad kasvutunnused vaigukäikude tootmisele. Sõltuvaks tunnuseks olid vaigukäikude hulk kindlal näitaastal (2018, 2016) ja sõltumatuteks kkt, puistutüüp ja vastav kasvunäitaja (DBH või H koos/ilma konkreetse aasta ar. laiusega). Selgus, et suuremad puud tootsid rohkem vaigukäike 2018. aastal. Statistiliselt oluliselt mõjutas vaigukäikude produktsiooni positiivselt nii DBH ( $p=0,001$ ) kui puu kõrgus ( $p<0,001$ ), aastarõnga laius olulist mõju ei avaldanud. Samas 2016. aastal ühegi kasvutunnuse statistiliselt olulist mõju toodetud vaigukäikude hulga ei ilmnenu.

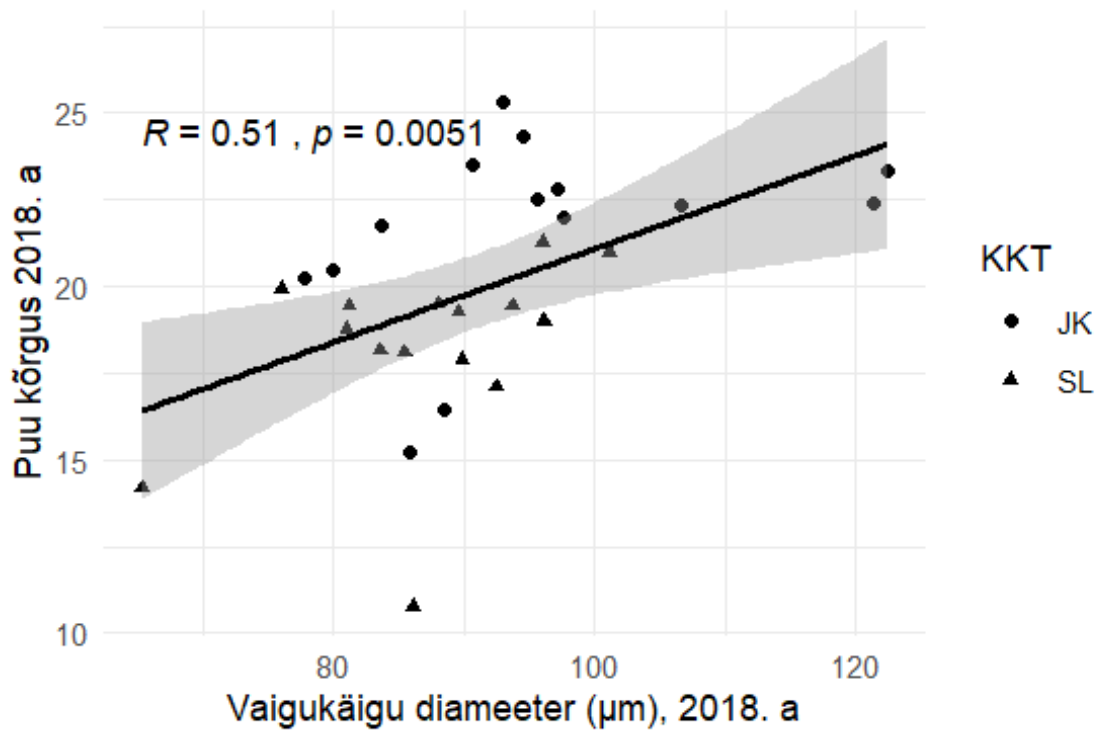
Testides mitme aasta summaarset efekti, kus sõltuvaks tunnuseks võeti 4, 5, 6 või 7 aasta vaigukäikude summad ja sõltuvaks tunnuseks vastava perioodi keskmine DBH, H ja/või radiaalsuunaline absoluutkasv, ilmnis kõigil kordadel väga oluline radiaalkasvu mõju ( $p<0,001$ ) ja oluline kõrguse mõju ( $p=0,01$ ). Mõlemad tunnused on mudelite kohaselt positiivselt seotud vaigukäikude summaarse produktsiooniga kõigis puistutes. Samuti osutus oluliseks ( $p=0,01$ ) puistutüübi peamõju – segapuistus oli stat. oluliselt rohkem vaigukäike, nt perioodil 2015-2021 oli puhtpuistus keskmiselt ( $\pm SE$ )  $14,6 \pm 0,9$  vaigukäiku ja segapuistus  $17,7 \pm 0,8$  vaigukäiku aastarõngaste kohta.

Lähinaabruses olevate okaspuude osakaalu negatiivne mõju (KU%) vaigukäikude produktsioonile ilmnes perioodil 2018-2021 ( $p=0,008$ ), kui nii kõrgusel ( $p=0,001$ ) kui raadiuse juurdekasvul ( $p<0,001$ ) ilmnes positiivne peamõju (Joonis 13).



**Joonis 13.** Vaigukäikude arvu lineaarne seos mudelisse kaasatud sõltumatute tunnustega kahe kasvukohatüübi segapuistutes; vearibad tähistavad 95% usalduspiire.

Vaigukäikude keskmiste diameetrite aastarõngaste vahelist erinevust korduvmõõtmiste mudeliga (KKT, puistutüüp, aasta) testides ilmnes aasta oluline peamõju ( $p=0,004$ ); ülejäänud faktorid ja koosmõjud oluliseks ei osutunud. *Post-hoc* testist selgus, et omavahel erinevad oluliselt aastad 2021 ja 2018, keskmised ( $\pm$  SE) vastavalt  $78,1 \pm 3,1 \mu\text{m}$  ja  $91,0 \pm 2,8 \mu\text{m}$ . Perioodi 2017-2021 kohta testiti erinevate kasvuparameetrite ja vaigukäikude läbimõõtude omavahelisi seoseid perioodi keskmisena ja eraldi aastal 2018, mil kõigil puudel moodustusid vaigukäigud. Puu suurust iseloomustavad tunnused (nii DBH kui H) olid vaigukäikude suurustega oluliselt seotud, suurematel puudel olid vaigukäigud suuremad, tugevamad korrelatsioonid ilmnesid puu kõrgusega (Joonis 14). Nii konkreetse aasta radiaalse juurdekasvuga kui ka 5-aastase perioodi juurdekasvuga olulisi seoseid ei ilmnenud.



**Joonis 14.** 2018. a keskmise vaigukäigu diameetri ja puu kõrguse lineaarne seos ( $N=29$ ).

## 4. Arutelu

### 4.1. Vaigukäike mõjutavad tegurid

Vaatluse all olnud puudest moodustused vaigukäigud kõigil puudel aastatel 2016 ja 2018, mil statistiliselt olulisi erinevusi puistute vahel ei ilmnud. Neil aastatel esinesid vegetatsiooniperioodil üle-eestilised põuaepisoodid. Kui 2016. a oli väga kuiv ja soe aprill-mai, aga sademete režiim normaliseerus juuni alguses (Loodla *et al.* 2017), siis 2018. a kestsid põuaused ja väga soojad olud kuni juuni viimase dekaadini (Loodla *et al.* 2018). Kuuskedel toimub intensiivseim radiaalne juurdekasv tavapäraselt suvise pööripäeva paiku (Vavrčík *et al.* 2013, Jyske *et al.* 2014), mistõttu eriti juunikuus esinevad põuaepisoodid peegelduvad aastarõnga laiustes (Länelaid *et al.* 2015, Augustaitis *et al.* 2018). 2016. a oli kõigis puistutes tavapärane või hea kasvuaasta (juurdekasvuindeks  $>1$ ), samas 2018. aastal mõjutas põud negatiivselt kasvu (indeks  $<1$ , kasvulangus keskmiselt 40%), olles suurema mõjuga sinilille kkt puistutes. Seega võib harilik kuusk toota rohkelt vaigukäike ka aastatel, mil ebasoodne mõju on lühiajaline või kambiaalse tsooni ümberlülitumiseks vajalikud protsessid on käivitunud, tõenäoliselt kõrgema temperatuuri mõjul (ptk 1.2) ja mis aga ei peegeldu kasvuandmetes.

Kõrgemate temperatuuridega kasvuperioodi algul võib osaliselt seletada ka segapuistute suuremat vaigukäikude produktsiooni kasvaks soodsal ja jahedapoolsel 2015. aastal (Kallis *et al.* 2016) ja naabruses kasvavate lehtpuude positiivset mõju vaigukäikude tekkele mitme aastarõnga summeeritud vaigukäikude puhul. Kuniks lehtpuud täielikult lehtivad, on segametsa kuuskede tüved tõenäoliselt võrreldes puhtkuusikutega suhteliselt soojemad, kuna valgusintensiivsus on suurem ühtlaselt igihaljaste võradega kuusikust. Näiteks Baltimaades lehtivad kased ajal (Kalvāns *et al.* 2014), mil efektiivsete temperatuuride summade põhjal (u 100 kraadpäeva) aktiveerub kuusel kambiaalne tegevus (Jyske *et al.* 2014). Seega võivad segametsa mikrokliimatilised erinevused soodustada kuuskedel baaskaitse komponentide arengut läbi soojuskiirguse erinevuste kasvuperioodi algul.

Ilmnes ka, et mõõtmelst suuremad ja suurema radiaalse juurdekasvuga puud toodavad väiksematest puudest absoluutarvus oluliselt rohkem vertikaalseid vaigukäike. Selline seaduspärasus vertikaalseid vaigukäike omavate männiliste kohta leiab ka märkimist Bannan'i (1936) töös ja sama on leitud ka nt kollasel männil (Hood & Sala 2015). Tõenäoliselt on suuremad ehk konkurentsivõimelisemad puud „reaktsioonivõimelisemad“ ehk suudavad rohkem vaigukäike toota, aga ka muutlikele tingimustele, sh vaigukäikude tootmist positiivselt mõjutavatele ilmastikutingimustele, vastuvõtlikumad.

Vaigukäikude läbimõõdu positiivne sõltuvus eelkõige puu kõrgusest ja oluliste erinevuste puudumine puistu- ja kasvukohatüüpide vahel võib viidata kambiumi tegevuse üldistele seaduspärasustele. Puu kõrguse kasvades toodetakse nt tüve alusel iga aastaga üha suuremaid trahheide (nii pikkuse kui valendiku suuruse poolest), mis on seotud hüdraulilise struktuuri ülesehitusega (Anfodillo *et al.* 2013). Võimalik, et ka vaigukäikude tootmises kehtivad sarnased mehhanismid. Nt Bannan (1936) väitel on täiskasvanud puude tüve allosas aksiaalsuunaliselt suuremad vaigukäigud kui ladvapoolses osas, olles kuni 70 cm pikad. Käesolevas töös mõõdetud vaigukäikude läbimõõdud (keskmiselt alla 100  $\mu\text{m}$ ) on kooskõlas kirjanduse andmetega (Larson 1994).

## 4.2. Vaiguvoolu erinevused puistute vahel

Tulemustest selgub, et kasvu parameetrid mõjutavad vaigutootmist ja -voolu peamiselt läbi vaigukäikude tootmisele avaldatava mõju. Jänsekapsa kkt segapuistus ja sinilille kkt puistutes esineb keskmise tugevusega positiivne seos vaigukäikude ja vaiguvoolu vahel. JK puhtpuistus mitte, olles tugevalt negatiivne. Olulised seosed ilmnevad sinilille kkt-s, siis kui kaasatud on umbes pool maltspuidu vaigukäikudest, st 6-7. aastarõnga vaigukäigud. Hood & Sala (2015) leidsid kollasel männil samuti tugevaimad korrelatsioonid vaiguvoolu ja viie kuni 10 aasta summeritud vaigukäikude vahel. Tulemus, et korrelatsioonid on üldjoontes tugevamad summeeritud, kindlate aastate vaigukäikudega, kui vaigupuurimisega läbitud vaigukäikude summadega, võib viidata geneetiliselt määratletud seaduspärasustele. Näiteks maltspuidu aastad varieeruvad puistu lõikes kitsastes piirides, mis on kooskõlas Sellin'i (1991) leitudga, et puu vanuse kasvades kasvab ka maltspuidu aastate arv kuni täiskasvanueani, mil maltspuidu hõlmatud aastad jäävad konstantseks (u 40 aastarõngast), ühtviisi nii valitsevatel kui kasvus allajäänud puudel. Samal ajal puude suurusnäitajad varieeruvad oluliselt rohkem ja sellega kooskõlas varieerub ka puurimisega läbitud vaigukäikude hulk.

Kuigi JK puht- ja segapuistud erinevad üksteisest vaigukäikude ja vaiguvoolu vahelise lineaarse seose suuna poolest, siis keskmises vaiguvoolus olulist erinevust ei ilmnenud, st kokkuvõttes toodavad puud enam-vähem sama koguse vaiku nii puht- kui segapuistus. Jänsekapsa kkt puud on istutatud ligikaudu samal ajal kuid puhtpuistu puud on oluliselt suuremad nii kõrguse kui jämeduse poolest ehk 47 aasta jooksul on puhtkuusikus olnud kasvuks soodsamad tingimused. Üheks põhjuseks võib siin olla kiirekasvuliste lehtpuude tugevam konkurentsiturve segapuistu kuuskedele noores eas. Samuti on juurdekasvuindeksite põhjal näiteks 2013. a põud (Kallis *et*

al. 2014) mõjutanud oluliselt tugevamini JK segapuistu puid, mis viitab segametsa mõnevõrra suuremale mõjutatusele ilmastikutingimuste poolt. Kuna mõlemas puistutüübis on puu suuruse (nii kõrgus- kui rinnasdiameeter) ja vaigukäikude produktsiooni seos samasuunaline ehk suuremad puud toodavad rohkem vaigukäike, siis seoste erinevus võib tulla osaliselt sellest, et suuremad puud ei suuna ressursse samas proportsioonis vaigu tootmisse. Sellele viitavad ka näiteks kasvuks soodsad aastad 2017 ja 2020, mil ainult JK puhtpuistus tootsid kõik puud vaigukäike. Näiteks harilikul männil on leitud, et aeglasema kasvukiirusega (nt konkurentsiallajäänud) puud suunavad CO<sub>2</sub> taseme tõstmisel lisandunud süsiniku vaigu tootmisse, kiirekasvulisemad puud seevastu mitte (Novick *et al.* 2012).

Vaigukäikude summade puhul, mis on füsioloogiliselt olulisemad näitajad, kasvukohatüüpide vahel erinevusi ei ilmnenu. Samas, SL puudel oli ligi kaks korda väiksem vaiguvool. SL puud on u 10 aastat nooremad ja Kiviste (1997) järgi on SL kkt puude kõrguse jooksev juurdekasv selles vanuses oluliselt suurem kui 10 aastat vanematel JK puudel, mis on kooskõlas ka antud töös tuvastatud kõrguse keskmise aastase juurdekasvu erinevustega. Ehk SL kkt kuuskedel toimub nii intensiivne kõrguse kui radiaalne juurdekasv ja ressursse võidakse suunata kaitse ühte komponenti vähem, mis on samuti kooskõlas Novick *et al.* (2012) leitunga. JK puudel on ka võra ruumalaindeks oluliselt suurem ja kui kõrgusekasvuks enam nii palju ressursse ei kulu või fotosünteesivõimekus on parem, siis võidakse assimilaadid suunata vaigu tootmisesse.

Samas SL kkt puude juurdekasvuindeksid erinevad aastati rohkem ühest, sh oli rohkem negatiivse trendiga aastaid, ehk abiootilised tegurid (ilmastikutingimused) mõjutavad kasvu rohkem (Schweingruber 1996). Soomes on harilikul männil leitud, et tingimustes, kus radiaalne juurdekasv on häiritud, kuid puude seisund ei ole halvanud kogu taimorganismi tööd, st nt fotosünteesivõimekus on säilinud, suunatakse assimilaate vaiguproduktsiooni rohkem kui nn tavalisel aastal (Rissanen *et al.* 2021). Kuna sinilille kasvukohatüübis on mullaniiskus väiksem, st puud kasvavad keskmiselt kuivemates tingimustes (Lõhmus 2004), siis võib olla, et veestress on mõjutanud neil aastatel ka füsioloogilisi protsesse, mis väljenduvad vähemas vaigu produktsioonis. Näiteks 2018. a põud mõjutas SL kkt puid rohkem kui JK puid, aga vaigukäikude tootmises olulisi erinevusi ei ilmnenu. Tõenäoliselt mõjutavad vaigukäigu täitumist ehk vaiguproduktsiooni enim tekkeasta olud, tulenevalt epiteelirakkude järkjärgulisest ja kiiremast lignifitseerumisest, võrreldes näiteks mändidega (ptk 1.2).

Tuleb arvestada, et antud töös analüüsitud puude geneetiline informatsioon erineb tõenäoliselt puistute vahel mõnevõrra. Näiteks tekkeviis ja ka paljundusmaterjali päritolu, mistõttu võivad osad tuvastatud seosed olla seletatavad ka genotüüpide erinevustega. Erinevatel männiliikidel

on näidatud, et populatsioonide-vaheliselt erineb vertikaalsete vaigukäikude tootmine oluliselt ehk populatsioonid reageerivad käikude teket soodustavatele oludele eri tugevusega (Vázquez-González *et al.* 2020; Vázquez-González *et al.* 2021). Selliseid teadmisi oleks võimalik rakendada näiteks metsaselektioonis.

## Kokkuvõte

**Hariliku kuuse kasvu ja vaiguvoolu seosed viljakates kasvukohatüüpides** Kuigi harilik kuusk on laialt levinud liigina pälvinud aastasadade jooksul paljude uurijate tähelepanu, on teadmised kuuse konstitutsionaalsest kaitsevõimest ning selle seostest kasvuga erinevates keskkonnatingimustes endiselt puudulikud. Käesolevas magistritöös uuriti aastarõngastes vaadeldavate vertikaalsete vaigukäikude ja kasvu seoseid puude vaigu eritusega kahes viljakas, kuuse produktsiooni seisukohalt olulises jänsekapsa ja sinilille kasvukohatüübis.

Selgus, et eelkõige suuremad puud toodavad rohkem vaigukäike, samal ajal esineb vaigukäikude tootmises tugev aastate-vaheline varieeruvus. Vaigukäikude produktsioonile mõjuvad positiivselt vegetatsiooniperioodi alguses esinevad kõrgemad temperatuurid, mis ei pruugi peegelduda aastarõnga laiustes. Samuti on mõju puistunaabritel: mida rohkem lehtpuid on lähiumbruses, seda suurem on vaigukäikude tootlikkus, mis on tõenäoliselt seotud kõrgema temperatuuri ja valguse intensiivsusega kambiaalse tegevuse alguses (mai lõpp-juuni algus), võrreldes puhtpuistutega.

Samas vaiguvoolu ja vaigukäikude vahelised positiivsed seosed ilmned pigem muutlikema oludega puistutes – sinilille kasvukohatüübis ja jänsekapsa segapuistus. Ühtlasemad ja kasvuks soodsad tingimused jänsekapsa puhtkuusikus löid tõenäoliselt olukorra, kus suuremad puud tootsid küll rohkem vaigukäike, aga ressursse kulutati vaigutootmisse suhteliselt vähem, mis väljendus tugevas negatiivses seoses vaigukäikude ja vaiguvoolu vahel.

Magistritööst selgus, et seosed vertikaalsete vaigukäikude tootmise ja kasvuga on sarnased erinevates kasvukohtades. Vaigu tootmine vaigukäikudesse ja vaiguvool on aga palju komplekssem ja keerulisemate seostega nähtus.



## Summary

### Relationships between growth and resin flow of Norway spruce in fertile site types

Although the Norway spruce has gained the attention of many researchers over the centuries as a widely distributed species, knowledge about the spruce's constitutive defense mechanisms and their relationships with growth under different environmental conditions remains inadequate. This master's thesis investigated the relationships between vertical resin ducts observable in annual rings and tree growth with resin flow in two fertile site types important for spruce forests management: *Oxalis* and *Hepatica*.

It was found that larger trees primarily produce more resin ducts, while there is significant year-to-year variability in resin duct production. Higher temperatures at the beginning of the growing season positively affect resin duct production, which may not be reflected in annual ring widths. Additionally, neighboring trees have an impact: the more deciduous trees in the vicinity, the higher the spruce's resin duct productivity, likely due to higher temperature and light intensity at the onset of cambial activity (late May to early June) compared to pure stands.

Conversely, positive relationships between resin flow and resin ducts were more evident in stands with more variable conditions—*Hepatica* site type stands and *Oxalis* mixed stands. More uniform and growth-favorable conditions in pure *Oxalis* spruce stands likely created a situation where larger trees did produce more resin ducts but allocated relatively fewer resources to resin production, resulting in a strong negative relationship between resin ducts and resin flow.

The master's thesis revealed that the relationships between vertical resin duct production and growth are similar across different forest site types. However, resin production into resin ducts and resin flow is a much more complex phenomenon involving complex relationships.

## **Tänuavaldused**

Täna oma juhendajaid, Arvo Tullust ja Priit Kupperit mitmekülgse abi eest töö valmimisel ning professor Arne Sellinit selgitamast erinevaid meetodilisi ja terminoloogilisi küsimusi. Suur tänu EMÜ dendrokronoloogia labori abivalmile ja töökale kollektiivile.

Magistritöö valmis RMK teadusprojekti “Hariliku kuuse kaitsevõimet ja kasvu määravad tegurid puht- ja segapuistutes: kliimamuutuse ja kasvukoha mõju” raames.

## Kasutatud kirjandus

- Ait, K., Orumaa, A. 2022. Kuuse-kooreürask kui metsa tervise indikaator. *Sinu mets* 69 : 6-7
- Anfodillo, T., Petit, G., Crivellaro, A. 2013. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA Journal*, 34(4), 352-364.
- Augustaitis, A., Augustaitienė, I., Baumgarten, Bičenkienė, S., Girgždienė, 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
- Bannan, M.W. 1936. Vertical Resin Ducts in the Secondary Wood of the Abietineae. *The New Phytologist*. 35: 11-46
- Bosshard, H.H., Hug, U.E. 1980. The Anastomoses of the Resin Canal System in *Picea abies* (L.) Karst., *Larix decidua* Mill. and *Pinus sylvestris* L. *Holz als Roh- und Werkstoff* 38: 325-328
- Bunn, A., Korpela, M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C. 2015. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package (1.7.6). <http://CRAN.R-project.org/package=dplR> (15.05.2024)
- Cabrita, P. 2018. Resin flow in conifers. *Journal of Theoretical Biology* 453: 48-57
- Etverk, I. 1963. Kuuse vormide eraldamisest koore iseloomu järgi. *Eesti Põllumajanduse Akadeemia Teaduslike Tööde Kogumik* 33. Tartu. EPA, 50-54
- Etverk, I., 1974. Kuusk ja kuusikud. Raamatus: Valk, U., Eilart, J. (Koostajad), *Eesti Metsad* (lk. 110-123). Tallinn: Valgus
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E., Krekling, T. 2005. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* 167: 353-376
- Gärtner, H., Schweingruber, F.H. 2013. *Microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis*. Remagen: Kessel Publishing House
- Gärtner, H., Heinrich, I. 2009. The Formation of Traumatic Rows of Resin Ducts in *Larix decidua* and *Picea abies* (*Pinaceae*) as a Result of Wounding Experiments in the Dormant Season. *IAWA Journal* 30: 199-215

- Gärtner, H., Nievergelt, D. 2010. The core-microtome: A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia* 28(2): 85-92
- Gärtner, H., Schweingruber, F.H. 2013. *Microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis*. Remagen: Kessel Publishing House
- Hamann, E., Blevins, C., Franks, S.J., Jameel, M.I., Anderson, J.T. 2021. Climate change alters plant–herbivore interactions. *New Phytologist* 229: 1894-1910.
- He, Z., Webster, S., He, S.Y. 2022. Growth-defense trade-offs in plants. *Current Biology* 32: 634-639
- Holmes, R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43, 69–75
- Hood, S., Sala, A. 2015. Ponderosa pine defenses and growth: metrics matter. *Tree Physiology* 35: 1223-1235
- Hood, S., Reed, C., Kane, M. 2020. Axial resin duct quantification in tree rings: A functional defense trait. *MethodsX*
- 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
- Huo, L., Persson, H.J., Lindberg, E. 2024. Analyzing the environmental risk factors of European spruce bark beetle damage at the local scale. *Eur J Forest Res* 143, 985–1000
- Jakoby, O., Lischke, H., Wermelinger, B. 2019. Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). *Glob Chang Biol.* 25:4048-4063.
- Jetschke, G., van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M. 2019. Towards the extremes: A critical analysis of pointer year detection methods. *Dendrochronologia* 53: 55-62
- 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
- Kallis, A., Loodla, K., Tillmann, E., Krabbi, M., Juust, E., Pärn, R., Jõeveer, A., Šišova, V., Pärnpuu, P. 2014. *Eesti meteoroloogia aastaraamat*. Keskkonnagentuur

- Kallis, A., Loodla, K., Tillmann, E., Krabbi, M., Pärtel, R., Vint, K., Jõeveer, A. 2016. Eesti meteoroloogia aastaraamat 2015. Keskkonnagentuur
- Kalvāns, A., Bitāne, M., Kalvāne, G. 2015. Forecasting plant phenology: evaluating the phenological models for *Betula pendula* and *Padus racemosa* spring phases, Latvia. *Int J Biometeorol* 59, 165–179
- Kellomäki, S., Strandman, H., Heinonen, T., Asikainen, A., Venäläinen, A., Peltola, H. 2018. Temporal and spatial change in diameter growth of boreal scots pine, Norway spruce, and birch under recent-generation (CMIP5) global climate model projections for the 21st century. *Forests* 9:118.
- Kiviste, A. 1997. Eesti riigimetsa puistute kõrguse, diameetri ja tagavara vanuseridade diferentsmudel 1984.-1993. aasta metsakorralduse andmeil. *Transactions of the Estonian Agricultural University*. 189: 63–75.
- Kollo, J., Metslaid, S., Padari, A., Hordo, M., Kangur, A., Noe, S.M. 2023. Trends in thermal growing season length from years 1955-2020 - A case study in hemiboreal forest in Estonia. *Boreal Env. Res* 28: 169-180
- Krokene, P. 2015. Chapter 5—Conifer defense and resistance to bark beetles. In: F.E. Vega & R.W. Hofstetter, (Eds.) *Bark Beetles*. Academic Press. pp. 177–207
- Kärvemo, S., Huo, L., Öhrn, P., Lindberg, E., Persson, H.J. 2023. Different triggers, different stories: Bark-beetle infestation patterns after storm and drought-induced outbreaks. *Forest Ecology and Management* 545
- Laas, E., 2004. *Okaspuud*. Tartu: Atlex
- Laas, E., Uri, V., Valgepea, M., 2011. *Metsamajanduse alused. Õpik kõrgkoolidele*. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus
- Larson, P. R. 1994. *The vascular cambium, development and structure*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Lie, M.H., Asplund, J., Göhl, M., Ohlson, M., Nybakken, L. 2023. Similar growth responses to climatic variations in Norway spruce (*Picea abies*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at the northern range limit of beech. *European Journal of Forest Research* 142: 1059-1068

- Loodla, K., Tillmann, E., Kallis, A., Pärn, R., Vint, K., Juust, E., Krabbi, M. 2017. Eesti meteoroloogia aastaraamat 2016. Keskkonnagentuur
- Loodla, K., Tillmann, E., Kallis, A., Pärn, R., Vint, K., Juust, E., Krabbi, M., Šišova, V. 2019. Eesti meteoroloogia aastaraamat. Keskkonnagentuur
- Lorio, P.L. 1994. The Relationship of Oleoresin Exudation Pressure (or Lack Thereof) to Flow from Wounds. *Journal of Sustainable Forestry*: 81-93
- Lõhmus, E. 2004. Eesti metsakasvukohatüübid, teine, täiendatud trükk. Tartu: Eesti Loodusfoto
- van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Bouriaud, O. 2015. pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* 35: 34-38
- Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J., Bohlmann, J., 2002. Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems. *Plant Physiol.* 129, 1003–1018
- Mathiesen, A. 1940. Mõningaid täiendavaid märkusi 1939/1940. Aasta pakase kahjustuste kohta ning mõtteavaldusi ilupuude kasvatamise asjas. *Eesti Mets* 5: 173-176
- Nagy, N.E., Franceschi, V.R., Solheim, H., Krekling, T., Christiansen, E. 2000. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway Spruce (Pinaceae): Anatomy and cytochemical traits. *American Journal of Botany* 87: 302-313
- Novick, K.A., Katul, G.G., McCarthy, H.R., Oren, R. 2012. Increased resin flow in mature pine trees growing under elevated CO<sub>2</sub> and moderate soil fertility, *Tree Physiology* (32) 752–763
- Ott, D.S, Davis. T.S., Mercado, J.E. 2021. Interspecific variation in spruce constitutive and induced defenses in response to a bark beetle–fungal symbiont provides insight into traits associated with resistance. *Tree Physiology* 41: 1109–1121
- Pihelgas, E., 1983. Metsabioloogia. Tallinn: Valgus
- Portier, J., Shackleton, R.T, Klesse, S., Ferretti, M., Flury, R., Hobi, M.L, Stillhard, J., Arx, von G., Rohner, B., Thürig, E. 2024. No evidence that coring affects tree growth or mortality in three common European temperate forest tree species. *European Journal of Forest Research* 143: 129-139

- Pretzsch, H., Block, J., Dieler, J., Dong, P.H., Kohnle, U., Nagel, J., Spellmann, H., Zingg, A. 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* 67
- R Development Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Rissanen, K., Hölttä, T., Bäck, J., Rigling, A., Wermelinger, B., Gessler, A. 2021. Drought effects on carbon allocation to resin defences and on resin dynamics in old-grown Scots pine. *Environmental and Experimental Botany* 185
- Salomón, R.L., Peters, R.L., Zweifel, R. *et al.* 2022. The 2018 European heatwave led to stem dehydration but not to consistent growth reductions in forests. *Nat Commun* **13**
- 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., 1996. Sapwood amount in *Picea abies* (L) Karst determined by tree age and radial growth rate. *Holzforschung* 50 (4), 291–296
- Sellin, A., Heinsoo, K., Kupper, P., Meier, R., Õunapuu-Pikas, E., Reinthal, T., Rosenvald, K., Tullus, A. 2024. Growth responses to elevated environmental humidity vary between phenological forms of *Picea abies*. *Front For Glob Change* 7, 1370934
- Schweingruber, F. H., 1996. *Tree Rings and Environment. Dendroecology*. Berne: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP
- Rigling, A, Brühlhart, H, Bräker, O.U., Forster, T., Schweingruber, F.H. 2003. Effects of irrigation on diameter growth and vertical resin duct production in *Pinus sylvestris* L. on dry sites in the central Alps, Switzerland. *For Ecol Manag* 175:285–296
- Szyga-Pluta, K., Tomczyk, A.M, Piniewski, M., Eini, M.R. 2023. Past and future changes in the start, end and duration of the growing season in Poland. *Acta Geophysica*
- Suarez-Gutierrez, L., Müller, W.A., Marotzke, J. 2023. Extreme heat and drought typical of an end-of-century climate could occur over Europe soon and repeatedly. *Communications Earth & Environment* volume 4

- Steel, Z.L., Jones, G.M., Collins, B.M., Green, R., Koltunov, A., Purcell, K.L., Sawyer, S.C., Slaton, M.R., Stephens, S.L., Stine, P., Thompson. 2023. Mega-disturbances cause rapid decline of mature conifer forest habitat in California. *Ecol. Applic.* 33
- Thomson, R.B., Sifton, H.B. 1925. Resin Canals in the Canadian Spruce (*Picea Canadensis* (Mill.) B.S.P.) – An Anatomical Study, especially in Relation to Traumatic Effects and their Bearing on Phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 214: 63-111
- Valgepea, M., Sirkas, F., Timmusk, T., Pärt, E., Suursild, E., Matson, T. 2023. Aastaraamat Mets 2021. Keskkonnagentuur
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A.L., Čufar, K., Carrer, M. 2016. Quantative Wood Anatomy – Practical Guidelines. *Front. Plant Sci.* 7:781
- Vázquez-González, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V., Sampedro, L. 2020. Resin ducts as resistance traits in conifers: linking dendrochronology and resin-based defences, *Tree Physiology* 40: 1313-1326
- Vázquez-González, C., Sampedro, L., Rozas, V., Voltas, J., Zas, R. 2021. Population differentiation in climate sensitivity of resin duct formation during growth resumption in *Pinus pinaster*. *Dendrochronologia* 67
- 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
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., Sharma, H. C. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306–1320
- Wimmer, R., Grabner, M. 1997. Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees* 11, 271-276
- Wimmer R, Grabner M, Strumia G, Sheppard PR. 1999. Significance of vertical resin ducts in the tree rings of spruce. In: Wimmer R, Vetter RE (eds) *Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects*. CABI Publishing, Oxon, pp 107–118
- Wiedenhoeft, A.C., Miller, R.B. 2002. Brief comments on the nomenclature of softwood axial resin canals and their associated cells. *IAWA Journal* 23: 299-303
- Wu, H., Hu, Z. 1997. Comparative anatomy of resin ducts of the *Pinaceae*. *Trees* 11: 135-143



Õunap, H., Hanso, M. 2016. Olulisemad metsakahjustused ja nende vältimine. SA Erametsakeskus Õunap & Hanso 2016

1962. aasta takseerikirjeldus kvartalis 295. EPA Järvelja Õppe-Katsemajand Järvelja ÕKM arhiiv

1972. aasta takseerikirjeldus kvartalis 295. EPA Järvelja Õppe-Katsemajand. Järvelja ÕKM arhiiv

1983. aasta takseerikirjeldus E. Vilde nimelise kolhoosi kv. 44 er. 4. Keskkonnagentuuri arhiiv

1981. aasta takseerikirjeldus kvartalis 186. Sõmera metskonnd, Rakvere metsamajand. RMK Sagadi arhiiv

1991. aasta takseerikirjeldus kvartalis 186. Eesti Metsakorralduskeskus. RMK Sagadi arhiiv

### **Internetiallikad**

Metsaportaal (2024). Viimati kasutatud: 22.05.2024 <https://register.metsad.ee/#/>

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Taavi Reinthal,

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

„Hariliku kuuse kasvu ja vaiguvoolu seosed viljakates kasvukohatüüpides,“

mille juhendajad on Arvo Tullus ja Priit Kupper,

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

1. 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 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Taavi Reinthal*

**23.05.2024**