

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Botaanika osakond

Violetta Mearu

Puittaimede maksimaalsed kõrgust määravad faktorid

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse eriala

Juhendaja: PhD Eele Õunapuu-Pikas

Tartu 2020

Puittaimede maksimaalset kõrgust määravad faktorid

Puud kasvavad kõrgeks seal, kus ressursse on rikkalikult ja stressoreid vähe. Kui kõrgeks aga üks puu võib kasvada ning mis on puu maksimaalset kõrgust määravad biofüüsikalised faktorid ei ole veel täpselt teada. Käesolevas töös antakse ülevaade puude kasvu (ja seega ka kõrgust) mõjutavatest üldistest faktoritest (geneetika, abiootilised ja biootilised keskkonnafaktorid) ning esitletakse erinevaid teooriaid, mis on välja töötatud puude maksimaalse kõrguskasvu seletamiseks.

Märksõnad: puud, kõrguskasv, fotosüntees, süsiniku limitatsioon, hüdraulilised piirangud.

CERCS kood: B310 Soontaimede füsioloogia

Factors determining the maximum height of woody plants

Trees grow tall where resources are abundant and stresses are minor. The height to which trees can grow and the biophysical determinants of maximum height are poorly understood. This paper gives an overview of the general factors (genetics, abiotic and biotic environmental factors) affecting tree growth (and thereby tree height) and presents the different theories developed to explain the maximum heightgrowth of trees.

Keywords: trees, height growth, photosynthesis, carbon limitation, hydraulic constraints.

CERCS code: B310 Physiology of vascular plants

SISUKORD

SISSEJUHATUS	4
1. Puude üldist kasvu mõjutavad faktorid	6
1.1. Geneetika ja pärilikkus.....	7
1.2. Keskkonnafaktorid	8
1.2.1. Valgus	9
1.2.2. Temperatuur	10
1.2.3. Sademed.....	12
1.2.4. Mullaviljakus	14
1.2.5. Biotilised faktorid	15
2. Erinevad hüpoteesid puu maksimaalse kõrguse seletamiseks	17
2.1. Respiratsiooni hüpotees.....	17
2.2. Toitainete limitatsiooni hüpotees	19
2.3. Maturatsiooni hüpotees	20
2.4. Hüdraulilise limitatsiooni hüpotees.....	22
KOKKUVÕTE	24
SUMMARY	25
KASUTATUD KIRJANDUS.....	26

SISSEJUHATUS

Puud on pikaealised puitunud taimed, millel on hästi välja arenenud üks keskne tüvi. Puud on teiste taimede hulgas märkimisväärsed oma võime poolest kasvada määratutesse kõrgustesse. Kui loomi iseloomustab determinantne kasv – geneetiliselt määratud struktuuri väljakujunedes ja küpsuse saavutades kasv peatub – siis taimed, eelkõige puud, on indeterminantsed ja nad on võimelised kasvu jätkama piiramatult.

Inimesi on läbi ajaloo häämestanud puude võime saavutada gigantseid mõõtmeid. Põhja-Ameerika lääneranniku okaspuud on ammu tuntud kui maailma kõrgeimad puud, aga ka katteseemnetaimede hulgas leidub liike, nt. eukalüptid Austraalias, kes on võimelised saavutama samaväärset kõrgust. Liikidest on maailma kõrgeimad puud ranniksekvoiad (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.). Praegu teadaolevalt kõrgeima elus ranniksekvoia, nimega „Hyperion“, kõrguseks on mõõdetud 115.7 m (Tng *et al.* 2012) ja see kasvab Põhja-Ameerikas California osariigis Vaikse ookeani rannikul. Eesti kõrgeimaks puuks on mõõdetud 46,6 m kõrgune harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.), mis on ühtlasi ka maailma kõrgeimaks männiks.

Puud on inimkonna ja kogu eluslooduse jaoks ääretult olulised ja kasulikud. Puude kooslused moodustavad metsad, mis on maapealsete ökosüsteemide komponendid ja mis hõlmavad ~30% kogu maailma maapinnast (Bonan 2008). Metsad omavad olulist rolli globaalse süsinikubilansi säilitamisel ja kliimamuutuste leevendamisel (Alkama & Cescatti 2016). Metsadel on oluline roll ka bioloogilise mitmekesisuse säilitamisel ja inimühiskonna varustamisel mitmesuguste oluliste kaupade ja teenustega (Bussotti *et al.* 2015). Metsade ökoloogilise, majandusliku ja sotsiaalse kasu suurendamiseks ning säästva arengu realiseerimiseks on vaja mõista puude kasvuseadusi ja osata täpselt ennustada puude kasvu (Zhou *et al.* 2019).

Kui vaadelda metsas olevaid puid, mis kuuluvad ühte liiki ja on ühevanused, märkame nende vahel suuri erinevusi. Need ilmnevad näiteks puude kõrguses, tüve diameetris, võra suuruses, tüve kujus ja vormis, okste asetuses ja suuruses. Erinevused puude vahel paistavad silma nende kõikides tunnustes. Seda nähtust nimetatakse tavaliselt puude diferentseerumiseks (Луганский *et al.* 2010). Puude diferentseerumist võib pidada oluliseks metsa tunnuseks, mis iseloomustab puistut kogu tema eluea jooksul. Tunnused kujunevad ja muutuvad paljude tegurite mõjul. Kõik mõjurid võib jaotada kahte rühma: puude kasvu mõjutab nii pärilikkus kui ka kasvukoha keskkonnatingimused (Pallardy 2008).

Seemnete pärilikud omadused (genotüübid) on erinevad. Ka ühe puu järglased on pärilikult erinevate omadustega. Üks on kiirema, teine aeglasema kasvuga, ühel on kalduvus moodustada kitsas, teisel laiuv võra, üks on külmakindlam kui teine, üks vajab rohkem niiskust või valgust kui teine, on haigustele vastuvõtlikum jne. Samas seemned satuvad erisugustesse kasvutingimustesse, sest mikroreljeef, valgus-, mullastiku-, niiskus- jm. tingimused ei ole isegi väikesel alal ühesugused. Erinevad on ka seemikute kasvutingimused konkurentide, herbivooride ja patogeenide tegevuse osas.

Seega kujunevad erinevused välja juba puude esimestel eluaastatel. Puu, mis on pärilikult kiirema kasvuga ja on sattunud ka soodsamatesse tingimustesse, omab teiste ees konkurentsieelist ning kasvab neist üle. Kasutades soodsamaid valgus- ja toitumistingimusi, hakkab ta teisi varjutama ning säilitab oma üleoleku. Kuna naabrite kasvutingimused seeläbi halvnevad, jäävad nad kasvus veelgi maha või isegi hukuvad.

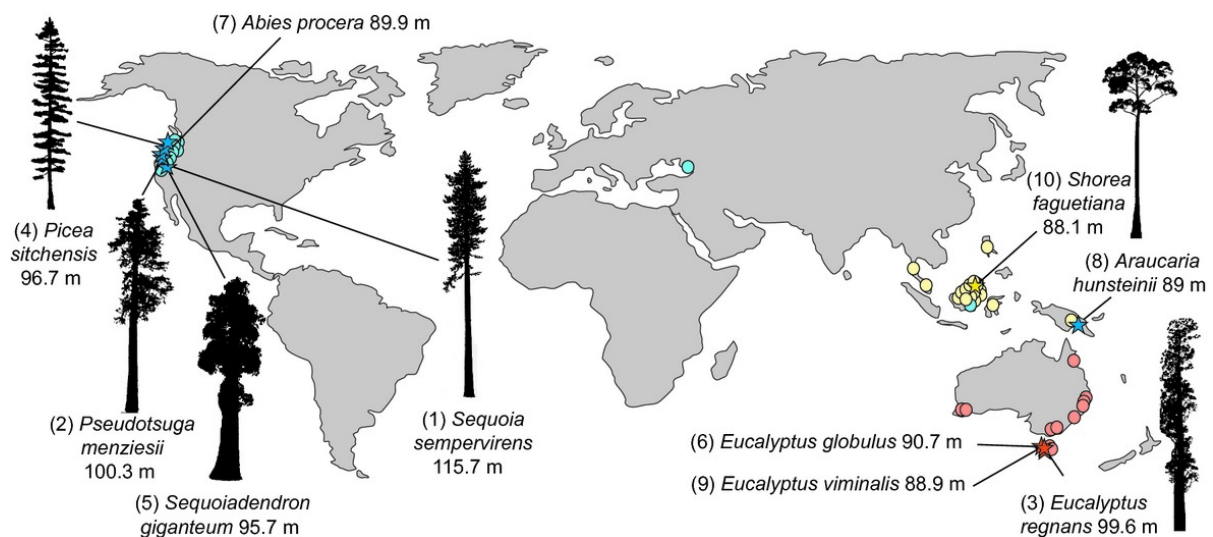
Puu vajadus kasvada kõrgusesse ongi tingitud osaliselt tema konkureerimisest oma naabritega. Metsas tihedalt kõrvuti kasvades on ainus viis eluks vajalikule päikesevalgusele ligipääsemiseks kasvada kõrgusesse. Küsimus, kas puude kõrguskasvul on ülemine maksimaalne piir või võivad nad lõputult kõrgusesse kasvada, on teadlasi pikalt huvitanud. Gigantsete puude uurimine annab aimu puu kasvu piiravatest teguritest. Kõik elusorganismid peavad alluma füüsikaseadustele, mis seavad piirid nende kasvule, ellujäämisele ja paljunemisele. Domineerivate bioloogiliste ja füüsikaliste piirangute kindlakstegemine võimaldab prognoosida organismide minimaalset ja maksimaalset kehasuurust (Kempes *et al.* 2019).

Arvestades puu kõrguse tähtsust konkurentsitingimustes, on välja pakutud mitmeid mehhanisme kõrguse maksimaalse piiri kindlakstegemiseks. Käesoleva töö eesmärgiks ongi anda ülevaade esiteks puude kasvu (ja seega ka kõrgust) mõjutavatest üldistest faktoritest ning teiseks esitleda erinevaid teooriaid, mis on välja töötatud puude maksimaalse kõrguskasvu seletamiseks.

1. Puude üldist kasvu mõjutavad faktorid

Puude kõrgus globaalses plaanis varieerub märkimisväärselt. Samas pole leitud lihtsat ja universaalset seletust, mis seab puude maksimaalsele kõrgusele piirid. Puuliigid varieeruvad tohutult oma võime poolest kasvada kõrgusesse, seetõttu esineb puude kõrguse piirangutes tugev fülogeneetiline komponent (Cramer 2012).

Hoolimata suurest liikidevahelisest varieeruvusest kasvuvõimes, on maailma kõrgeimate puuliikide globaalne levik üsna piiratud. Geograafilistest piirkondadest on hiiglaslike puude keskusteks näiteks Põhja-Ameerika läänerannik ja Austraalia – mandri suhteliselt viljakatel aladel on ülemäära kõrged eukalüptid (perekonna *Eucalyptus sensu stricto* liikmed: välja arvatud *Corymbia* ja *Angophora spp.*) (Joonis 1; Tng *et al.* 2012). Siit tõstatub küsimus, mis piirab kõrgete liikide levikuala?



Joonis 1. Üle 70 m kõrguseks kasvavate puuliikide globaalne levik. Enamus kõrgeimastest puuliikides on kas okaspuud Põhja-Ameerika läänerannikul või eukalüptid Tasmaanias. (Tng *et al.* 2012)

Puude kasv, nagu kõik taimetunnused, on pärilikkuse ja keskkonnatingimuste (nii biotiliste kui abiotiliste tegurite) koosmõju tulemus (Coomes & Allen 2007; Rapp *et al.* 2012; Stephenson *et al.* 2014). Puude kasvu mõjutavate peamiste biotiliste tegurite hulka kuuluvad puude sisemised omadused, nagu algne suurus või vanus (Coomes & Allen 2007; Stephenson *et al.* 2014), genotüüp (Boyden *et al.* 2008) ja funktsionaalsed omadused (Prior *et al.* 2004; Chaturvedi *et al.* 2011), ning välised muutujad, näiteks naabruskonna koostoimed, herbivoorid (Whittaker & Warrington 1985) ja seemed (Hagerberg *et al.* 2003) ning

bakteritevahelised suhted (Leblanc *et al.* 2005). Puude kasvu mõjutavate peamiste abiootiliste tegurite hulka kuuluvad kliima (Toledo *et al.* 2011), valguse kättesaadavus (Dong *et al.* 2012), mulla toitainete tase (Baribault *et al.* 2012) ja kasvukoha häired (Uriarte *et al.* 2004). Korduvad häiringud (nt. tulekahjud, tuulemurd, maalihked) võivad oluliselt limiteerida puude kõrguse varieeruvust ühes piirkonnas, piirates maailma kõrgeimate puude esinemist ainult nendele aladele, kus katastroofilisi häiringuid esineb harva (Cramer 2012).

1.1. Geneetika ja pärilikkus

Puude kasv, nagu kõik taimetunnused, on geenide ja keskkonna vastastikmõju tulemus. Taime kasvuvõimet määravad geneetika, aga ka mitmesugused tegurid taime keskkonnas (Griffiths *et al.* 2000). Näiteks sekvoia puudel ja tomatitaimedel on väga erinevad geenid. Seetõttu on ka nende maksimaalsed võimalikud suurused üsna erinevad. Ka puude kasv varieerub liigiti, kuna geenidel on oluline roll taime kasvamisel. Geenid kontrollivad keskkonnale reageerimise mehhanisme ja keskkonna kasutamist puu kasvamise jooksul. Üksikud geenid määravad puu geneetiliselt fikseeritud tolerantsi vahemiku. Kasvu tekkimiseks peab keskkonnategurite varieerumise vahemik jääma genotüübi tolerantsi vahemikku. Erinevad liigid kasvavad erinevates keskkondades, nad on geneetiliselt erinevad ja oma kasvukeskkonna tingimustele kohanenud. Liikide geneetilise variatsiooni uuringud näitavad puude omaduste ja nende keskkonna vahelist seost. (Kozłowski 1962)

Geenid määravad puu liigiomased tunnused, sh. kõrguse. Geenides kodeeritud informatsioon realiseerub olulisel määral kasvuhormoonide toime kaudu. Näiteks võib kõrgeks kasvaval puul esineda geenid, mis kodeerivad kasvuhormooni suurt kontsentratsiooni (Вольлебен 2019).

Liigid eristuvad tavaliselt üksteisest seetõttu, et neil on unikaalselt erinevad geenid ja seetõttu on neil selgelt eristatavadujud, suurused, funktsioonid. Kuid ükski taim ei saavuta maksimaalset potentsiaalset suurust, mille tema geenid määravad. Kui taimel on piiratud juurdepääs ressurssidele - päikesevalgusele, veele või toitainetele, mida ta vajab, või häirib mingi faktor keskkonnas tema kasvu, võib tema reaalne kasv kujuneda potentsiaalsest märkimisväärselt väiksemaks. Keskmiselt 20% puude kasvu varieeruvusest (10–40%, sõltuvalt liigist) on geneetilise kontrolli all (Cornelius 1994).

Puude kasvukiirus on eri liikide vahel väga erinev (Baker *et al.* 2003b). Näiteks lehtpuud kipuvad kasvama kiiremini kui igihaljad puud, mis võib olla nende kõrgema lehe eripinna (SLA) tõttu (Cornelissen *et al.* 1996). Baker jt. (2003b) leidsid, et heitlehised *Celtis mildbraedii*

Engl. puud kasvavad Ghanas nii heitlehistes metsades kui igihaljastes metsades kiiremini kui igihaljas *Strombosia glaucescens* Engl. Isegi samasse perekonda kuuluvad liigid võivad olla väga erineva kasvukiirusega. Sánchez-Gómez jt. (2008) leidsid, et merimänd (*Pinus pinaster* Aiton) kasvas Kesk-Hispaanias kiiremini kui harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.). Liikide erinevad kasvukiirused võivad olla korrelatsioonis nende võrastiku kasvu või suktsessiooni tunnustega. Näiteks suurema tüvega liigid kasvavad võra parema valgustatuse tagajärjel kiiremini kui väiksema tüvega liigid (Baker *et al.* 2003a; Poorter *et al.* 2005). Pioneeriliigid kasvavad tavaliselt kiiremini kui hilise järelkasvuga liigid, kuna neil on suurem fotosünteetiline plastilisus ja parem reageerimine kiirgusintensiivsusele (Baker *et al.* 2003a).

1.2. Keskkonnafaktorid

Puude kasvuvõimekus eri puistutes varieerub kasvukohatingimuste, sealhulgas topograafia ja mulla toitainete kättesaadavuse tõttu (Baribault *et al.* 2012). Isegi sama puistu piires võivad sama liigi üksikute puude kasvu kiirused erineda erinevates suurusklassides. Erinevused valgustingimustes, võime teistega konkureerida ja algse suuruse erinevustest tulenev elujõud võivad kõik mõjutada kasvukiirust ja lõplikku suurust (Coomes & Allen 2007; Herault *et al.* 2011).

Kliima on üks peamisi puude kasvu mõjutavaid tegureid (Fritts 2001; Jansons *et al.* 2013). Puude kasvu reageerimine nt. kliimasoojenemisele sõltub tõenäoliselt paljudest teguritest, sealhulgas vee ja toitainete kättesaadavusest, soojenemise ajast, süsinikdioksiidi kontsentratsiooni tõusust atmosfääris, liikide võimest aklimatiseeruda uutele kasvutingimustele ja sellest, kui lähedal on puud juba oma kasvu jaoks optimaalsele temperatuurile (Way & Oren 2010).

Metsa elus etendavad kliima ning mullastikutingimused olulist osa. Kliimateguritest on tähtsamad valgus, temperatuur ja sademed. Kliimast oleneb metsade paiknemine, liigiline koosseis ja tootlikkus. Puuliigid kohanevad pika aja jooksul loodusliku valiku teel keskkonningimustega. Suure areaaliga liikidel, mis kasvavad üsna erinevates kliimaingimustes, on vastavalt tingimustele välja kujunenud nn. kliimaatilised ökotüübid, geograafilised rassid ja alamliigid. Metsade eksisteerimine ja puittaimede kasvamise edukus sõltub temperatuuri ja sademete vahekorra. (Pihelgas 1983).

1.2.1. Valgus

Valgus on taimede jaoks esmatähtis eluks vajalik faktor. Ilma valguseta ei saa toimuda fotosünteesi ja seeläbi eluks vajalike energiavarude moodustumist. Taimed kasutavad päikesest saadavat energiat, et fotosünteesi teel sünteesida suhkruid. Ilma nende suhkruteta energiaallikana ei saa taim kasvada ega lõpuks ka ellu jääda. Seega, valgus mõjutab otseselt puu kasvu (Lambers *et al.* 2008).

Fotosünteesi aktiivsust mõjutab otseselt valguse spektri fotosünteetilisel aktiivse kiirguse (PAR; 400-700 nm) intensiivsus. Muu valguskiirguse mõju taimel kasvule avaldub läbi fotoperioodi, valguse suuna ja valguse kvaliteedi (punase ja kaugpunase valguse suhte). (Lambers *et al.* 2008).

Taimel reageering erinevatele valguskeskkondadele varieerub nii liigiti kui ka ühe liigi piires. Taimed jagatakse varjutaimedeks (fotosünteesi intensiivsus küllastub $\frac{1}{4}$ täisvalguse juures; suutelised varjus kasvama) ja valgustaimedeks (fotosünteesi intensiivsus küllastub $\frac{1}{2}$ täisvalguse uures) (Laas *et al.* 2011). Üldiselt on varjus kasvavad lehed õhemad, väiksema massiga pinnalühiku kohta ja suurema klorofüllimassisisaldusega, kui päikese käes kasvavad lehed. Selle tulemuseks on varjulehtedel tavaliselt madal pindalapõhine fotosünteesi intensiivsus (Lambers *et al.* 2008). Lehtede kohanemine vähese valgusega suurendab valguse neeldumise võimet fotosünteesi võime arvelt ja minimeerib hingamise kaudu tekkivat süsiniku kadu. Samas kohanemine tugeva valgusega põhjustab paksemaid lehti, kus pindalühiku kohta on rohkem kloroplaste, ja suuremaid investeeringuid lehtede ühenditesse, mis on seotud karboksüleerimise ja elektronide transpordiprotsessidega, mis on vajalikud fotosünteesi võime suurendamiseks (Rijkers *et al.* 2001).

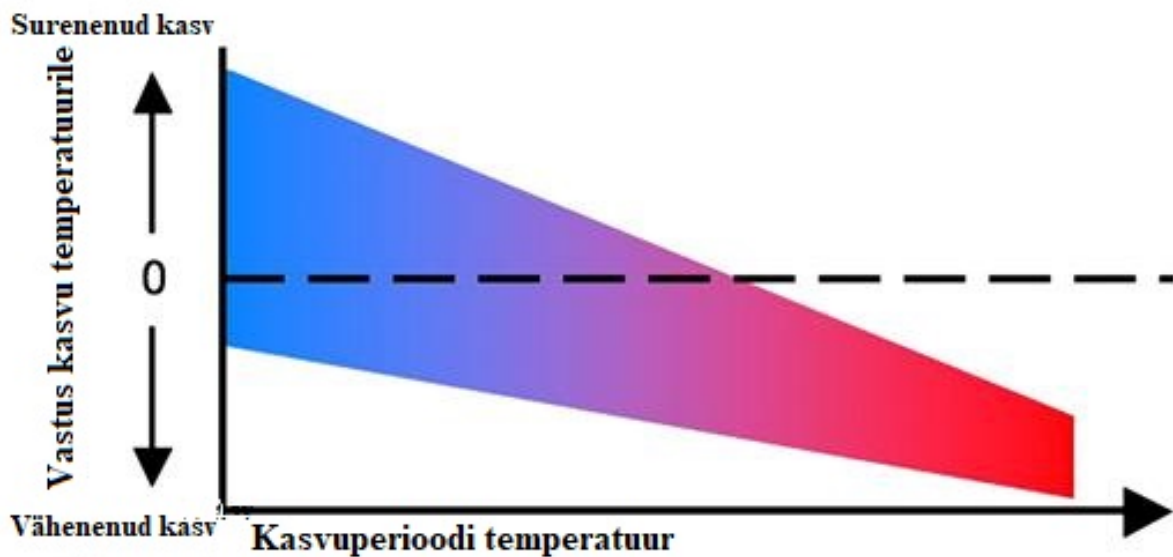
Givnish (1988) leidis, et fotosünteesi protsessi mõjutab otseselt puu lehtedele sattunud päikesevalgus. Puud konkureerivad päikese käes püsimise pärast ja mõned liigid jäävad lõpuks teistele varju, põhjustades varjutatud liikidel päikesevalguse vähese kättesaadavuse tõttu fotosünteesi intensiivsuse vähenemist. Teises uuringus leiti, et fotosünteesiprotsessidel on suur mõju puu võra väljanägemisele (de Casas *et al.* 2011). Puu võra on see, mida me näeme puude eripärase kujuna. Puu võra välispiirkondade lehed saavad rohkem päikest ja on suuremad. Selline valguse jaotus loob puuvõras kihilisuse, andes sellele oma erilise kuju. Fotosünteesiprotsesside vähenemine võib olla ohtlik puu mitmele struktuurile, põhjustades puu kuju muutumist.

Puu võra kuju on oluline ka puude üldise produktiivsuse kujunemisel. Puu võra mahu suurenemisel suureneb järjest ka neelatava päikese kiirguse hulk, mis omakorda suurendab

fotosünteesi protsesse, mille tulemuseks on võimsam ja tugevam puu (Stenberg *et al.* 1994). Veel ühes uuringus (Wang & Jarvis 1990), vaadeldi lähemalt, millised taime omadused vastutavad päikesevalguse neeldumise suurenemise, fotosünteesiprotsesside ja transpiratsiooni eest taimes. Leiti, et kõigi kolme, nii päikesevalguse neeldumise, fotosünteesi kui ka transpiratsiooni suurendamisel on kõige olulisem lehtede kogupindala ja lehtede jaotumine kogu puu võras.

1.2.2. Temperatuur

Temperatuur mõjutab taimede kasvu ja seeläbi kõrgust mitmel viisil. Temperatuur reguleerib kõigi kasvuprotsesside kiirust, taime ellujäämist võivad määrata ekstreemsed temperatuurid. Kõige otsesem mõju seisneb temperatuuri mõjul fotosünteesile ja hingamisele. Biokeemilisi protsesse, sh fotosünteesi ja hingamist, kiirendatakse ensüümide kiirema toimimise tõttu kõrgematel temperatuuridel. Teadaolevalt saavutab kasv maksimumi temperatuuril vahemikus 20–35 °C. Sõltuvalt liigist, maksimaalne fotosünteesi intensiivsus leiab aset samas temperatuuri vahemikus (Lin *et al.* 2012). Way ja Oren (2010) leidsid, et kõrgem temperatuur suurendab üldiselt puude kasvu (Joonis 2), välja arvatud troopilistel puudel. Põhjuseks võib olla see, et parasvöötme ja boreaalsed puud funktsioneerivad tavaliselt oma optimaalsest temperatuurist madalamal temperatuuril, samas kui troopiliste puude jaoks on nende elukeskkonna temperatuur juba optimaalne. Samuti, parasvöötme ja boreaalsed puud kasvavad aasta-ajati erinevatel temperatuuridel, samas troopilisel alal kasvavatel puudel püsib sama temperatuur aastaringelt (Way & Oren 2010).



Joonis 2. Erinevatest termilistest keskkondadest pärit puude hüpoteetiline reageerimine kasvuperioodi temperatuuri tõusule. Värviline piirkond näitab võimalike reaktsioonide vahemikku. Külmematest keskkondadest (sinised) pärit liigid ilmutavad soojenemisele üldiselt positiivset kasvureaktsiooni. Soojemast keskkonnast (punased) pärit liikide kasv väheneb, erinevused isendite või liikide vahel on väiksemad. (Way & Oren 2010)

Varasemates uuringutes on täheldatud temperatuuri mõju erinevatele kasvuparameetritele. Näiteks on täheldatud, et kõrge öine temperatuur stimuleerib kõrguse kasvu kuivaine tekke arvelt (Downs & Hellmers, 1975). Kasvu reageerimine suurenenud temperatuurile mitte lihtsalt ei kiirenda ontogeneesi, vaid ka muudab selle trajektoori. Soojemas kasvanud puud on kõrgemad, rohkema lehestiku ja väiksema juurestikuga (Way & Oren 2010). Need muutused olid lehtpuuliikides rohkem väljendunud kui igihaljastes liikides, nagu ka kasvu üldine reageerimine temperatuurile. Taimede hingamine reageerib temperatuuri tõusule vähem kui fotosüntees, kuna hingamine aklimatiseerub, fotosüntees aga mitte (Ryan 1991).

Paljudel puudel mitmesugustes tingimustes ei mõjuta fotosünteesi intensiivsus puu süsiniku tasakaalu. Temperatuuri mõju puude kasvule võib tuleneda ka temperatuuri mõjust rakkude jagunemisele ja pikkuskasvule, mis on keskkonnamuutlikkuse suhtes tundlikumad kui fotosüntees ja hingamine (Körner 2003).

Rehfeldt jt. (1999) on leidnud, et kõrguse kasvu saab maksimeerida keskmise aastatemperatuuri tõstmisel kuni 9 °C võrra, võrreldes puude päritolupiirkonna temperatuuriga. Arvatavasti on selle põhjuseks külmataluvuse ja kasvupotentsiaali ühine tasakaal. Paljude

puuliikide levikuala ei hõlma nende jaoks optimaalse temperatuuriga kasvupaiku, sest soojemate piirkondade puuliikide kasv on iseenesest kiirem ja nad tõrjuvad jahedamate piirkondade liigid aladele, kus nende maksimaalne kasvuvõime ei realiseeru (Rehfeldt *et al.* 1999). Sama kehtib ka sama liigi erinevate populatsioonide kohta. Lõunapoolsetest populatsioonidest pärit isendid kasvavad järjepidevalt kõrgemaks põhjapoolsetest populatsioonidest pärit isenditest, tõenäoliselt, kuna põhjapoolsete populatsioonide isendid ei suuda sammu pidada lõunapoolsete populatsioonide kiirema kasvuga. Lõunapoolsete populatsioonide suuremat kasvukõrgust on seostatud ka pakase-vabade päevade arvuga isendite päritolupiirkonnas (Seynave *et al.* 2008).

Puu kasvu mõjutavad oluliselt ka miiustemperatuurid. Puu temperatuuritaluvus määrab tema võime taluda piirkonna keskmist minimaalset temperatuuri ilma kahjustuste või hukkumiseta. Kuigi külmataluvus on geneetiliselt määratud, mõjutab seda jahedate temperatuuride kestus. Jahedad temperatuurid aklimatiseerivad puid ja valmistavad neid ette talvitumiseks. Paljud puittaimed vajavad maksimaalse taluvuse saavutamiseks kaks kuni neli nädalat jahedat temperatuuri (Strimbeck *et al.* 2015).

Külmakahjustused tekivad külmumispunktis (0 °C) või sellest madalamal, mistõttu taimede temperatuur langeb piisavalt madalale, et rakkude sees moodustuvad jääkristallid. Jääkristallid põhjustavad nii füüsilisi kahjustusi rakumembraane lõhkudes, kui ka dehüdratatsioonikahjustusi, kuna kogu taime kudedes olev vesi külmub, muutes selle fotosünteesi jaoks ligipääsmatuks. Külmakahjustused avalduvad pruuni kuni kollase nekroosina, põhjustades sageli taime osade või kogu taime suremist (Kadohama *et al.* 2013).

1.2.3. Sademed

Vesi on samuti üks olulisemaid eluks vajalikke faktoreid kõigile elusorganismidele ja ökosüsteemidele. Vesi on rakkude peamine koostisosa. Taimede koostises on vett 60...85% (Lambers *et al.* 2008). Taimed saavad mineraalseid toitaineid omastada mullast üksnes vesilahustena. Oma elutegevuses vajavad taimed väga suurel hulgal vett, millest ainult väike osa (0,2%) läheb kudede ehitamiseks, ülejäänud transpireeritakse. Ühe tonni kuivaine moodustamiseks kasutavad puittaimed 170...340 tonni vett. Ühe tonni tüvepuidu moodustamiseks kulub vett 900... 1100 tonni (Pihelgas 1983, Laas *et al.* 2011).

Kui suurematel laiuskraadidel ja kõrgmägedes on puude kasvukiirus peamiselt temperatuurist, siis keskmistel laiuskraadidel, tasandikel ja eriti lõunapoolsetes piirkondades niiskusest. Taimed saavad vett peamiselt sademetest. Põhilise osa veest omastavad nad juurte

kaudu mullast, kuid nad võivad mingil määral omastada vett ka lehtede kaudu. Näiteks udust saadud vesi on oluline niiskuse allikas maailma kõrgeima puuliigi ranniksekvoia jaoks (Klapšte *et al.* 2020). Puittaimede kasv sõltub otseselt mulla veesisaldusest, kusjuures oluline on optimaalne veesisaldus mullas (Laas *et al.* 2011). Kõrvalekalded optimaalsest veega varustatusest, eelkõige vee puudus, mõjutab esmajoones fotosünteesi ja raku pikenemiskasvu (Chaves *et al.* 2009). Valguse ja temperatuuri kõrval ongi vesi fotosünteesis üks olulisemaid tegureid. Veega varustatusel on assimilatsioonil suur, sageli isegi otsustav osa. Taimede hüdraulilised omadused on tihedalt seotud õhulõhede juhtivusega. Veepuuduse korral lehtede õhulõhed sulguvad ja seega väheneb CO₂ omastamine, mille tagajärjel fotosüntees aeglustub ja võib pika põuaperioodi korral isegi täiesti katkeda (Brodrribb & Holbrook 2006). Kasvuperioodi algul esinenud veepuuduse korral areneb väiksem lehtede kogupind, mis omakorda vähendab assimilaatide hulka ja juurdekasvu ka põuale järgneval aastal (Гольд *et al.* 2008).

Sellised kliimatingimused, nagu aastane ja hooajaline sademete hulk, mõjutavad puude kasvu populatsiooni tasemel, mõjutades kõiki isendeid enam-vähem võrdsel viisil, ehkki individuaalsed ja liigitaseme reageeringud võivad olla väga erinevad (Clark & Clark 1994). Üldiselt on puude kasv sademete hulgaga positiivses korrelatsioonis (Murphy & Lugo 1986; Dauber *et al.* 2005), põua korral kasv pidurdub oluliselt (Nath *et al.* 2006; Da Costa *et al.* 2010). Lisaks on sademete ajalistele erinevustele keskendunud uuringud näidanud, et madalam aastane sademete hulk või intensiivsem põuaperiood vähendab kasvukiirust ja mõjutab metsade dünaamikat (Condit *et al.* 1995; Williamson *et al.* 2000; Nath *et al.* 2006, Clark *et al.* 2010). Tundlikkus põua suhtes on fundamentaalselt oluline nii liigi kui populatsioonide geograafilise leviku kujunemisel (Choat *et al.* 2012).

Puistute ja puude juurdekasv väheneb ka niiskuse ülekülluse korral. Liigniiskuse tõttu tekib mullas juurtel hapnikupuudus, mille tagajärjel juurte tegevus aeglustub või nad hukuvad. Juurte aktiivsuse vähenemine põhjustab transpiratsiooni langust ja toitainete neeldumise vähenemist (Laas *et al.* 2011). Veega küllastunud mullas kasvamise tagajärjeks võib olla oluliselt väiksem puu suurus võrreldes maksimaalsega, isegi kääbuslik kasv (Ferry *et al.* 2009). Vastupidavus liigniiskusele oleneb puuliigist. Tugevale hapnikuvaegusele on vastupidav mänd. Liigniisketel aladel võivad kasvada ka sookask ja sanglepp, kuid viimane üksnes kohtades, kus vesi on liikuv ja hapnikurikas. Niiskusstress muudab puid vastuvõtlikumaks putukate või haiguste rünnakule (Гольд *et al.* 2008).

Sademetel on taimedele ka kaudne mõju. Näiteks takistab lumikate mulla sügavat külmumist, vähendades sellega puude külmakahjustusi. Lumi võib põhjustada ka puude

kahjustusi, nt. kui lume raskuse all puu murdub. Noori puittaimi kahjustab tugev rahe. Kahju võib teha ka tugev vihmahoog, mis surub tõusmed maha. (Laas *et al.* 2011).

1.2.4. Mullaviljakus

Mullaks nimetatakse maakoore pindmist kobedat kihti, mis on kujunenud mitmesugustest kivimitest atmosfääri ja elusorganismide mõjul ning mille iseloomulikuks tunnuseks on viljakus. Kliimategurite kõrval on muld oluline metsade kasvu mõjustav tegur. Ka ühesugustes kliimatingimustes võivad mullad olla erinevad. Mulla omadused sõltuvad kohalikust kliimast, lähtekivimist, reljeefist, paiga hüdrogeoloogilises ehitusest, mulla vanusest, taimestikust, inimtegevusest jm., mis põhjustavad erinevusi mullas toimuvates bioloogilistes protsessides. Muutused mullas kutsuvad esile muutusi puistu koosseisus, selle kasvukiiruses, varise hulgas, mis mullapinnale langeb, ja mikrokliimas. (Pihelgas 1983)

Mullad pakuvad toitaineid, vett ja ruumi puudele ja teistele taimedele ning on seega maapealse elu aluseks (Brevik *et al.* 2015). Lisaks mängivad nad olulist rolli ökosüsteemi toimimises (Brady & Weil 2008). Muldade omadused erinevad tekstuuri, mineraalse koostise, toitainete sisalduse ja mulla pH poolest (Karlen *et al.* 2003). Mullaviljakus tähendab mulla võimet säilitada taimede kasvu, s.o pakkuda taimedele elupaika ning anda püsiv ja kõrge kvaliteediga produktiivsus. Mullaviljakusel on järgmised omadused (Patzel *et al.* 2000):

- võime varustada taime kasvu ja paljunemist piisavas koguses ja proportsionaalses koguses toitainete ja veega;
- mürgiste ainete puudumine, mis võivad taime kasvu pärssida.

Mullaviljakust soodustavad omadused enamikes olukordades on:

- piisav mulla sügavus juurte piisavaks kasvuks ja vee kinni hoidmiseks;
- hea sisemine dreenaž, võimaldades juurte optimaalseks kasvuks piisavat õhutamist (kuigi mõned taimed, näiteks riis, taluvad vesikihti);
- piisava orgaanilise aine sisaldusega mullasüsteem võimaldab mulla tervislikku struktuuri ja niiskuse säilimist;
- mulla pH vahemikus 5,5 kuni 7,0 (sobib enamiku taimede jaoks, kuid mõned eelistavad või taluvad happelisi või aluselisi tingimusi);
- oluliste toitainete piisavad kontsentratsioonid taimedele omastatavates vormides;
- mitmete mikroorganismide olemasolu, mis toetavad taimede kasvu.

Muldade omadused mõjutavad taimede kasvu ja liigilist koostist (Oelmann *et al.* 2009; Fu *et al.* 2004). Mullaviljakus võib mõjutada ka puude kasvu kiirust sõltumata sademete hulgast

(Malhi *et al.* 2004). Vee järel on toitained järgmine keskkonna faktor, mis kõige tugevamalt mõjutab maapealset produktsiooni (Lambers *et al.* 2008). Toitained mängivad olulist rolli taime füsioloogilistes protsessides, sealhulgas fotosünteesis, rakkude kasvus, lämmastiku fikseerimises, valkude sünteesis, hingamises, vee imendumises ja juurte kasvus. Taimed vajavad toitaineid erinevates kogustes. Makrotoitaineid, nagu lämmastikku (N), fosforit (P), kaaliumi (K), kaltsiumi (Ca), magneesiumi (Mg) ja väävlit (S) vajatakse suhteliselt suurtes kogustes. Väga väikestes kogustes vajatavaid elemente nimetatakse mikrotoitaineteks: raud (Fe), mangaan (Mn), vask (Cu), tsink (Zn), boor (B), molübdeen (Mo), koobalt (Co) ja kloor (Cl) (Barker & Pilbeam 2007). Taimed kasvavad kõige paremini toitainerikastes muldades, kus toiteelemente on piisavas koguses (Russo *et al.* 2005). Lisaks mõjutab puude konkreetsete toitainete omastamist ka mulla pH (nt. Ca, Mg, K omastamine on parem aluselises, Al ja Mn omastamine happelises keskkonnas) (John *et al.* 2007). Troopikas on puude kasvukiirus korrelatsioonis ka mulla aluskatioonidega, näiteks kaltsiumi ja kaaliumi sisaldusega (Baribault *et al.* 2012).

Kui toitaineid pole mullas piisavalt või nad pole millegipärast taimetele kättesaadavad, tekib taimel toitainete vaegus, mis pärsib kasvu. Kõige rohkem piirab maismaataimede kasvu lämmastikupuudus (Lambers *et al.* 2008), aga ka fosfori kättesaadavus ning N ja P suhe mõjutavad taimede produktiivsust ja muid bioloogilisi protsesse (Vitousek *et al.* 2010). Mõned toitainete vaeguse levinumad visuaalsed sümptomid on puu kasvupeetus, lehestiku värvuse muutused (nt. kollane lehestik), pungade ja lehestiku enneaegne surm, okaste varisemine, halvasti arenenud juurestruktuur. Neid sümptomeid võib tavaliselt täheldada puudel, mis kasvavad toitainetevaese aluspinnasega muldadel (Kramer & Kozlowski, 1979).

1.2.5. Biotilised faktorid

Puude vähenenud kasvumääraga seotud biotiliste tegurite hulka kuuluvad patogeenid (Mallett & Volney 1999), putukad (Rhoades & Stipes 1999), konkurents teiste puudega (Nowak & McBride 1991; Rhoades & Stipes 1999) ning konkurents teiste taimedega (Close *et al.* 1996).

Looduslikes ja majandatud metsaökosüsteemides eksisteerivad puud koos nende patogeenidega. Enamasti on haigustekitajate poolt puupopulatsioonidele põhjustatud kahju väike ja vastuvõetav, seetõttu on kahju analüüsimine keeruline. Kuid aeg-ajalt avaldavad patogeenid metsadele märkimisväärset mõju (Liebhold *et al.* 1995).

Patogeeni põhjustatud kahju sõltub tema võimetest puu kaitsesüsteemidest üle saada. Puud kasutavad patogeeni arengu piiramiseks mitmesuguseid strateegiaid, sealhulgas nakkuse koldeid ümbritsevate kudede keemilist modifitseerimist, et aeglustada sissetungi, läbitungimatute barjääride moodustamist ja juhtelementide blokeerimist tüloosidega (Eyles *et al.* 2010; Kovalchuk *et al.* 2013). Kõigi puude kasutatavate kaitsemehhanismide ühine joon on see, et nende energia- ja süsiniku kulud on suured (Krokene *et al.* 2008). Sellel on kaks tagajärge. Esimene on see, et olukordades, kus patogeenide surve on madal, ei investeerita väga palju ressursse kaitsemehhanismidesse. Teine on see, et kui puud kannatavad mingisuguse stressi all, on nende võime moodustada vajalikke ressursse tõhusate kaitsemehhanismide jaoks kahjustatud ning nad on vastuvõtlikud nekrotoofsete ja oportunistlike patogeenide nakatumisele, millest paljud on muidu kahjutud (Schoeneweiss 1975, 1981).

Samuti on oluline, millisesse puu koesse patogeenid on langenud. Mõnede haiguste korral, mis tapavad kambiumi kudesid ja kahjustavad juuri, võib väikeses koguses kudede nakatumine põhjustada kiiret koesurma ja taime paljunemise ning taastumise täielikku kadu (kastani lehemädanik) (Anagnostakis 1987). Paljude lehe- ja juurehaiguste korral põhjustab kudede kahjustus kasvu kiiruse vähenemist, mis sõltub nakatunud koe protsendist (Shaw & Toes 1977; Bastiaans 1991). Puude kasvu kiiruse vähenemine tähendab lõpuks puu ellujäämise ja paljunemise vähenemist, mille raskusaste sõltub konkurentsi keskkonnast, kus puu kasvab.

Taimetoidulised putukad saavad taimekoosluse koostist otseselt ja kaudselt mõjutada, muutes taimede liigirikkuse, suremuse või individuaalse kasvu määrasid (Maron & Crone 2006; Kim *et al.* 2013). Herbivooride tegevuse tagajärjel kannatavad kõige enam kiirekasvulised herbivooridele „maitsvad“ liigid (Fine *et al.* 2004), vähem „maitsvad“, aeglaselt kasvavad liigid on herbivooride suhtes sageli tolerantsemad (Siemann & Rogers 2003). Herbivoorid suudavad lausa võrdsustada kasvukiiruse liikide vahel, mille konkurentsivõime on erinev (Norghauer & Newbery 2013). Vanematel puudel on olemas süsivesikute varu, et taluda fotosünteesilise koe kaotust (Hanley *et al.* 1995), muutes need taimetoiduliste suhtes vastupidavamaks.

Naaberpuude konkureerimine võib olla oluline puu kasvu piirav biotiline tegur. Konkurentsi all mõistetakse üldiselt naabrite juuresolekul avalduvat negatiivset mõju puude kasvule, vähendades tavaliselt ressursside kättesaadavust. Mitme taime olemasolu teatavas pinnases võib põhjustada taimes toitainete puudusest tingitud stressi, kuna naabrid võivad omandada piiratud koguses olevat toitaineid paremini. Suured lähinaabrid avaldavad suuremat konkurentsistressi, kui väikesed kaugemad naabrid (D'Amato & Puettmann 2004; Weiner *et al.* 2009; Kunstler *et al.* 2015).

Puudel on konkureerivate naabritega toime tulemiseks erinevad strateegiad. Mõni kasvab kiiresti ja pikaks, varjutades teisi, kuid sureb noorena. Teised kasvavad aeglasemalt, kuid elavad palju kauem, kui kiirekasvulised ja varjutavad neid pikema aja jooksul (Kunstler *et al.* 2015).

Puud konkureerivad pidevalt saadaoleva päikesevalguse, vee ja toitainete pärast. Igal liigil on selles konkurentsikeskkonnas ellujäämiseks oma kohastumused. Neil on keskkonnatingimuste ja muutuste suhtes erinev tolerants ning seetõttu on neil konkurentsieeliseid ja puudusi. Varjutaluvus on iga puuliigi üks olulisemaid omadusi, mis määrab tema võime kasvada osaliselt varjutatud tingimustes. Varju mittetaluvad puud kasvavad päikesepaistelistes tingimustes kiiresti, kuid aeglustuvad, kui teised puud neid varjutavad. Varju taluvad puud seevastu võivad kasvada ja ellu jääda nii täieliku päikese käes kui ka teiste puude varjus. Selle kohanemise hind on aga see, et tavaliselt ei suuda nad tugeva valguse käes kasvada nii kiiresti, kui varju mittetaluvad puud. Varju taluvate puude elustrateegiaks on varju mittetaluvatest puudest kauem elada, mitte nendest üle kasvada. (Grebner *et al.* 2014).

2. Erinevad hüpoteesid puu maksimaalse kõrguse seletamiseks

Maailma kõrgeimate puude olmasolu kinnitab, et sõltuvalt liigist võivad puud kasvada väga kõrgeks. Igal liigil on võimalus saavutada oma geneetiliselt määratud potentsiaalne maksimaalne kõrgus, kui kasvutingimused on optimaalsed, ehk puud kasvavad kõrgeks seal, kus ressursse on rikkalikult ja stressoreid vähe. Samas on täheldatud, et kui puud vananevad, saavutab ka kõrguse kasv haripunkti ning kasvukiirus hakkab vähenema (Barnes *et al.* 1998; McDowell *et al.* 2002; Litvak *et al.* 2003; Bond-Lamberty *et al.* 2004; Koch *et al.* 2004).

Hetkel ei ole veel täpselt teada, kas puude kõrgusel esineb mingisugune maksimaalne piir ning mis on need biofüüsikalised faktorid, mis selle piiri määravad. Erinevate matemaatiliste mudelite põhjal on puude maksimaalseks saavutatavaks kõrguseks pakutud 120-130 m (Koch *et al.* 2004). Puu kasvu languse kohta puu vanuse ja kõrguse suuremaks muutumisel on esitatud erinevaid hüpoteese (Ryan & Yoder 1997).

2.1. Respiratsiooni hüpotees

Respiratsioon on teadaolevalt üks olulisemaid protsesse elavates organismides. Taimede respiratsiooni protsess hõlmab suure osa fotosünteesi käigus toodetud suhkrute ja hapniku

kasutamist energia tootmiseks (Lambers *et al.* 2008). Taime kasv sõltub fotosünteesil toodetud süsiniku ja hingamisel kulutatud süsiniku vahekorra. Puude respiratsiooni otseseid mõõtmisi kogu taime tasemel on ilmsete tehniliste raskuste tõttu üsna vähe. Sellegipoolest pakuvad mõned uuringud olulist teavet puude respiratsiooni kohta.

Seletamaks puude kasvu langust nende vananedes ning kõrguskasvu ja maksimaalse kõrguse erinevusi liigi piires, töötati esmalt välja respiratsiooni hüpotees. Selle kohaselt suureneb puu suuremaks kasvades tema autotroofne hingamine, kuna kasvu käigus suureneb puitbiomass. Samuti suureneb puude kasvades puitbiomassi ja lehepindala suhe. Kuna fotosüntees on proportsionaalne lehe pindalaga, siis kõrgema puidu-lehtede suhte tagajärjeks on suhteliselt suuremad autotroofsed hingamiskulud võrreldes fotosünteesi toodanguga. Suurenenud hingamiskulud kasutavad seda süsinikku, mis väiksema ja noorema puu korral läheks puidu tootmiseks. Puude kõrguskasv peatub, kui hingamiseks kulutatud süsiniku hulk ületab fotosünteesil toodetud süsiniku hulga. (Ryan & Yoder 1997)

Kuigi pikka aega eelistatigi respiratsiooni hüpoteesi üldiselt vanemate puude kasvu languse selgitusena, siis otsesed katsed selle hüpoteesi kontrollimiseks (Ryan & Waring 1992) ei toeta seda. Puude vananedes on kasvutempo langus tavaliselt tingitud muutuvast fotosünteesi ja hingamise vahekorra. Respiratsiooni hüpotees väidab, et lehe pindala jõuab platoole (piiratud valguse, vee ja toitainetega varustatuse tõttu), puistu fotosüntees muutub konstantseks, kuid respiratsioon kasvab jätkuvalt, kui biomassi järjest juurde koguneb. Tegelikult on puidu respiratsiooni tase suhteliselt madal, suur osa sellest on seotud kasvuprotsessidega ja väheneb kasvu vähenemisega. (Ryan & Waring 1992).

Mencuccini ja Grace (1996) on näidanud, et hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) puiduhingamise suurenemine puu suurusega ei seleta vanemate puude vähenenud kasvu. Üldiselt on puitkudede säilitushingamine (see osa, mis ei ole seotud kudede kasvuga) madal, kasutades vaid 5–12% aastasest süsiniku fikseerimisest (Ryan *et al.* 1995).

Hingamishüpoteesiga on vastuolus ka muud kaudsed tõendid. Näiteks puud, mis kasvavad üksteisest laiema vahemaadega, säilitasid suure kasvutempo ka pärast võrastiku sulgumist, toetades samal ajal kõrgemat puidu-lehtede suhet, samas kui kitsama kasvavahega puude kasvutempo langes (Fownes & Harrington 1990).

Respiratsioonihüpotees ei suuda seletada ka liigisisest maksimaalse kõrguse varieeruvust puudel, mis kasvavad sarnastes kliimatilistes tingimustes. Samuti ei seleta see jämeduskasvu jätkumist, kui kõrguskasv on juba ammu lakanud. (Ryan & Yoder 1997).

2.2. Toitainete limitatsiooni hüpotees

Taimed vajavad elamiseks kolmteist erinevat mineraali. Kui üks neist toitainetest puudub või on seda liiga väheses koguses, peetakse seda limiteerivaks toitaineiks. Fosfor ja lämmastik on taimedele peamised limiteerivad toitained, kuna taimed vajavad neid päevas suures koguses. Ebapiisava mulla toitainete hulga tagajärjeks on taimedel aeglane kasv või ökosüsteemis taimede väiksem arv.

Toitainete limitatsiooni hüpoteesi järgi toimub puude kasvu aeglustumine toitainete kättesaadavuse vähenemise tõttu, kuna toitained eraldatakse elavasse biomassi ja aja jooksul metsa vananedes kuhjuvad toitained varises. Vähenenud toitainete kättesaadavus põhjustab fotosünteesiproduktide suurenenud allokatsiooni juurte moodustamisse vanemates puistutes, mistõttu vähem süsinikku paigutatakse maapealsetesse osadesse. Samuti on vanemate puude lehestik vähenenud toitainetevaru tõttu madalama fotosünteesivõimekusega. (Ryan & Yoder 1997)

Toitainete limitatsiooni hüpoteesi püstitamisele on kaasa aidanud mitu tähelepanekut. Näiteks on leitud, et süsiniku allokatsioon peenjuurtesse on tohutult suurem vanemas õilsa nulu (*Abies amabilis* Douglas ex J. Forbes) metsas, kui kõrvalasuvas sama liigi noores metsas. Selle põhjuseks võib olla, et suurem osa toodetud assimilaadist suunatakse peenjuurte kasvule, kui kasvu limiteerivad mulla tingimused. Kui madala produktiooniga puistu kuivainest läks peenjuurtesse 36% ja lehestikku 13%, siis kõrge tootlikkusega puistu vastavad näitajad olid 8% ja 3,4%. (Grier *et al.* 1981)

Grieri jt. (1981) tulemusi toetavad Perssoni (1980) tulemused, kus uuriti hariliku männi puistute peenjuurte dünaamikat optimaalsele lähedase toitainete- ja veerežiimi juures ning ilma.

Maa all asuva biomassi hulk sõltub ka vee ja toitainete kättesaadavusest mullas ning okaspuude vanusest. Noorte ja küpsete okasmetsade uuringud näitavad, et juur-võrse biomassi suhe suureneb puistu tiheduse suurenedes ja väheneb vanuse kasvades. Konkurents niiskuse ja toitainete pärast, mille tulemusel puud paigutavad maa alla rohkem süsinikku, et konkureerida limiteerivate ressursside pärast, võiks selgitada juur-võrse biomassi suhte suurenemise mustreid koos puistutiheduse suurenemisega (Litton *et al.* 2003). Puude vananedes paigutavad nad aga vähem biomassi maa alla (Gholz & Fisher 1982; Grulke & Retzlaff 2001) ja vanemate puude suurenenud maa-alune allokatsioon vastab lihtsalt puu suuruse suurenemisele. Ehkki peenjuurte ringlus on küpsetes puistutes väiksem, on maa-alused hingamiskulud seal suurema juurestiku biomassi ülalpidamiseks suuremad. Suurenenud maa-alune allokatsioon vanemates

puistutes kasutab süsinikku, mis oleks läinud puidu tootmiseks nooremas puistus, aeglustades sellega vanemate puude kasvu nooremate puude suhtes (Gholz & Fisher 1982; Grulke & Retzlaff 2001). Need tähelepanekud koos leiuga, et küpsed metsad eraldavad puitbiomassi ja kõdunevasse puitu lämmastikku (Murty *et al.* 1996), viis toitainete limitatsiooni hüpoteesi väljatöötamiseni (Gower *et al.* 1996; Ryan & Yoder 1997).

Ehkki toitainete limitatsiooni hüpotees võib mõnikord seletada vanemate puude aeglasemat kasvu, pole see siiski üldiselt kehtiv. Mõnedes vanades metsades võib toitainete kättesaadavus mullas olla sama suur või isegi suurem kui nooremates metsades (Ryan *et al.* 1996). Toitainete limitatsiooni hüpotees ei selgita samuti, miks erivanuselises puistus esineb puu kõrguse limitatsioon ainult vanematel puudel (Yoder *et al.* 1994) või miks üksikud vanad puud, kasvatades nt. pargis rohke toitainete ja vee varuga mullal, ei kasva lõputult kõrgusesse. Kuigi suurenenud maa-alune allokatsioon võib mõnikord aeglustada vanemate puude kogu kasvu – võibolla isegi suuremas ulatuses, kui suurenenud autotroofne hingamine – siis toitainete limitatsiooni hüpotees üldiselt ei seleta siiski puude kõrguskasvu mustreid. (Ryan & Yoder 1997)

2.3. Maturatsiooni hüpotees

Maturatsioonihüpoteesi kohaselt toimub kasvukuhikutes asuva diferentseerumata ehk meristemaatilise koe kasvu langus taime arengu käigus rakujagunemiste arvu suurenedes (Ryan & Yoder 1997).

Maturatsioon e. täiskasvanuks saamine e. küpsemine on taimede vanusega seotud arenguprotsess, mis mõjutab morfoloogiat, kasvukiirust ning muid füsioloogilisi ja arenguomadusi, nagu võrse kõrgus ja läbimõõt, lehestiku omadused, õhulõhede juhtivus, fotosüntees, hingamine, juurdumisvõime ja reageerimine abiootilistele ja biootilistele stressoritele (Greenwood & Hutchison 1993; Day *et al.* 2002; Day & Greenwood 2011; Diaz-Sala 2014). Eristatakse nelja maturatsiooni faasi: (1) embrüonaalne faas, 2) juveniilne vegetatiivne faas, 3) täiskasvanud vegetatiivne faas ja 4) täiskasvanud reproduktiivne faas (Poethig 2003).

Kõigil kõrgematel organismidel ilmnevad vananedes arengulised muutused. Puittaimedes hõlmavad arengulised muutused muutusi okste harunemises ja lehestiku biokeemias, füsioloogias ja morfoloogias (Greenwood & Hutchinson 1993). Puuliikides on vananemise ja küpsemisega seotud somaatilistest diferentseerunud rakkudest uute võrsete, juurte või embrüote regenereerimise võime langus (Diaz-Sala 2014). Vanuse lävi, millal

regeneerimisvõime langus toimub, ja languse kiirus võivad varieeruda liigiti ja isegi liigisiselt kloonide vahel (Goldfarb *et al.* 1998). Juurdumisvõime vähenemise kiirus ja ulatus on liigist sõltuvad. Vanemate puude oksad on vähem hargnevad kui nooremate puude oksad; neil on ka madalam fotosünteesi intensiivsus, nende juurdumine on vähem tõenäoline ning neil on väiksem kõrgus- ja jämeduskasv, kui nad on poogitud noorele pookealusele (Greenwood & Hutchinson 1993). Kui täiskasvanud oksad poogitakse juveniilsele pookealusele, säilivad okstel täiskasvanulikud omadused; seega võib küpsemine hõlmata geneetilisi muutusi taimede meristemaatilises koes (Greenwood & Hutchinson 1993). Mida vanemalt puult on pookoksid võetud, seda madalam on nende poogitud okste kasvukiirus. Geneetiliselt programmeeritud kasvu aeglustumine on seega potentsiaalne selgitus kõrguse kasvu langusele vanusega (Greenwood 1989).

Samas annavad pookimiskatsed ka tõendeid selle kohta, et arenemine ja küpsemine ei piira kõrgust ega aeglusta kõrguskasvu. Üleminek juveniilselt täiskasvanu omadustele toimub puu varases elujärgus, üldiselt palju varem, kui kõrguse kasv aeglustub. Näiteks harilikul ebatsuugal (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) toimuvad suurimad arengulised muutused 1. – 4. eluaasta vahel (Ritchie & Keeley 1994), lehisel näiteks 1. – 20. eluaastaaasta vahel (Greenwood 1989). Kõrguse kasvu aeglustumine toimub nendel liikidel aga palju hiljem (umbes 30 – 70 aasta vanuselt), mis viitab sellele, et küpsemine ei ole kõrguse kasvumustrites määrav tegur – aeglustuva kasvuga puud on juba täiskasvanud. Tõendid viitavad, et arengulised muutused, nagu vähenenud vegetatiivne kasv, massiivsema lehestiku moodustamine ja suurenenud paljunemise sagedus, on seotud nii käitumuslike muutustega meristeemis endas, kui ka muutustega meristeemi ümbritsevas keskkonnas, mille tulemuseks on puu suurenenud mõõtmed ja keerukus (Greenwood *et al.* 2010).

Veel üks maturatsioonihüpoteesiga seotud raskusi on puu elusa osa noor vanus: lehed ja peened juured asendatakse sageli uutega, mistõttu on need terve puu vanuse suhtes palju nooremad. Puidu säsiikiirte rakud (mida leidub vett juhtivas ksüleemis) on puu vanimad rakud ja nende vanus ületab harva isegi 80 aastat, isegi väga vanade puude korral. Seetõttu on ebatõenäoline, et üksiku puu vanus mõjutab taime kasvu. Erinevalt loomarakkudest, millel on mehhanism, mis aeglustab rakkude jagunemist rakkude vananedes ja piirab võimalikku rakkude jagunemise arvu (mõnikümmend), läbivad taimerakud tuhandeid jagunemisi, kui otsustada tüves olevate trahheede ja trahheiidide arvu järgi, mis kõik pärinevad samast eellasrakust. (Ryan & Yoder 1997).

2.4. Hüdraulilise limitatsiooni hüpotees

Teadlased on juba pikka aega tunnistanud järjekindlaid mustreid puude ja metsade kasvus. Pärast lühikest juveniilset eksponentsiaalse kõrguskasvuga kasvufaasi aeglustub puude kõrguse kasv. Sama liiki puude maksimaalne kõrgus on madalam aladel, kus väiksem ressursside hulk tingib kehvemat kasvu. Ka aastane puidutoodang väheneb pärast võrade sulgumist ühtlase vanusega metsade jaoks. (Poethig 2003)

Ryan ja Yoder (1997) töötasid välja hüdraulilise limitatsiooni hüpoteesi, selgitamaks eelkõige kõrguskasvu aeglustumist puu suuremaks kasvades ja puu maksimaalset kõrgust määravaid faktoreid. Selle hüpoteesi kohaselt on kõrgematel puudel õhulõhede avatus väiksem kolme omavahel seotud teguri mõjul: (1) suurenenud hüdrauliline takistus, kuna vee liikumisteed juurtest lehtedesse on pikem; 2) suurenenud gravitatsioonipotentsiaal, mis takistab veelgi vee tõusmist ja lehtedesse jõudmist kõrgematel puudel ja 3) liigispetsiifilise minimaalse veepotentsiaali säilitamine lehtedes. (Ryan & Yoder 1997; Ryan *et al.* 2006)

Hüdraulilise limitatsiooni hüpotees väidab, et vee liikumise pikem teekond (juurtes, tüves ja oksades) põhjustab puude kõrguse kasvades madalamat lehe hüdraulilist juhtivust. Kui õhulõhed sulguvad, et hoida lehe veesisaldust konstantsena vähemalt keskpäevase miinimumi juures, siis peavad kõrged puud sulgema oma õhulõhed suurema atmosfääri veeauruga küllastatuse korral kui lühemad puud. Õhulõhede sulgemine piirab CO₂ difusiooni lehe sisse ja vähendab seetõttu fotosünteesi intensiivsust, mis omakorda vähendab puu kasvu ning puu maksimaalset kõrgust. (Barnard & Ryan 2003)

Hüdraulilise takistuse aeglane suurenemine puu kasvades suurendab lehtede veestressi, mis sunnib õhulõhesid sulguma ja alandab lõppkokkuvõttes ööpäevast ja hooajalist süsiniku assimilatsiooni, võrreldes lühema puuga. Kui vanemate puude lehestik toodab vähem fotosüntaati, on tulemuseks vähesem puidu moodustumine, sest muud süsinikukulud (hingamine, lehestiku moodustumine, juurte kasv) on sarnased või pisut suuremad kui noorematel puudel. Hüdraulilise limitatsiooni hüpoteesi järgi on vanadel puudel uus tüvekaskõige enam piiratud seal, kus hüdrauliline takistus on suurim - ladvas ja väga pikkade okste tippudes. Vanade puude lamendunud ladvad ja jändrikud oksad on seega hüdraulilise limitatsiooni oodatav tulemus. (Ryan & Yoder 1997)

Hüdraulilise limitatsiooni hüpotees selgitab ka, miks puude kasvukiirus ja maksimaalne kõrgus sõltuvad ressursside kättesaadavusest. Toitainetevaeses kohas on puudel tavaliselt madal fotosünteesi ja õhulõhede juhtivuse määr ning seetõttu ka aeglasem puidu kasv (uue ksüleemi teke). Moodustuv ksüleem sisaldab suuremal määral väga kitsaid trahheide, mis

tingib madala vee läbilaskvuse. Seetõttu on ressursivaestes kohtades kindla teepikkuse (nt puu kõrguse) kohta hüdrauliline takistus suurem kui ressursirikastes kohtades kasvava puu puhul. Lisaks on kuival kasvukohal lehe veepotentsiaalil väiksem vett liikumapanev (ülespoole tõmbav) jõud, kuna mulla ja lehe vaheline potentsiaalide erinevus on seal väiksem, kui niiskel kohal. Samamoodi on külmal pinnasel teatud lehe veepotentsiaali väärtusel väiksem tõmbejõud, kui soojematel muldadel, kuna vesi muutub temperatuuri alanedes viskoossemaks. Seetõttu piirab stressirohketes tingimustes kasvavate puude kõrgust suurenenud hüdrauliline takistus, mis tuleneb vähema arvu ja väiksemate ksülemirakkude ning väiksema liikumapaneva jõu koostoimest. (Ryan & Yoder 1997)

Hüdraulilise limitatsiooni hüpotees selgitab ka seda, miks erinevad liigid või isendid võivad samas keskkonnas saavutada erineva maksimaalse kõrguse. Liigid, mis taluvad väga madalaid ksüleemi veepotentsiaale või millel on oma arhitektuuris vähem hüdraulilisi takistusi (nt oksakohti), suudavad tõenäoliselt saavutada suurema maksimaalse kõrguse. Indiviidid, mis on kokku puutunud mehaaniliste stressoritega ja mistõttu neil on moodustunud madala läbilaskvusega reaktsiooni- või ränipuit, saavutavad tõenäoliselt madala maksimaalse kõrguse. (Ryan & Yoder 1997)

KOKKUVÕTE

Teadlased on juba pikka aega juurelnud nende tegurite üle, mis mõjutavad puude kõrgust ja piiravad nende kõrguskasvu. Käesoleval ajal toimub teaduslik arutelu selle üle, milline tegur (või tegurite kombinatsioon) tegelikult puu maksimaalse kõrguse määrab ja kuidas tegurite suhteline tähtsus erinevates geograafilistes piirkondades varieerub. Käesolevas töös on antud ülevaade mitmetest puude kasvu ja kõrgust mõjutavatest teguritest.

Võimatu on välja tuua ühte tegurit, millel on puu kõrgusele kõige tugevam mõju. Kasvu intensiivsus sõltub taimes toimuvatest füsioloogilistest protsessidest ja välistest tingimustest. Puud ümbritseva keskkonna tingimustest omavad kasvule olulisimat mõju kliimaatilised faktorid – valgus, temperatuur, sademed, aga ka mullastik ja teiste elusorganismide mõju. Kõige olulisemad füsioloogilised protsessid, mis mõjutavad taimede kasvu, on fotosüntees, vee ja mineraalide omastamine mullast, transpiratsioon ja kasvu reguleerimine hormoonide poolt. Nii taimesisene ressursside allokatsioon kui ka hüdraulilised piirangud mängivad puu kõrguskasvus kindlasti olulist rolli. Sõltuvalt ümbritsevatest keskkonnatingimustest ja oma sisemistest piirangutest kasvavad puud sellisele kõrgusele, mis võimaldab neil säilitada vajalikku fotosünteesi taset.

Puude kasvu biotilistele ja abiootilistele teguritele reageerimise uurimine annab olulise ülevaate sellest, kuidas liigid erinevad nende eluloo strateegiatel ressursside omandamisel, looduslike vaenlaste vastu kaitsmisel ja paljunemisel. See on oluline ka keskkonnamuutustest tingitud süsinikuvarude ja bioloogilise mitmekesisuse võimalike muutuste prognoosimiseks.

SUMMARY

Factors determining the maximum height of woody plants

Scientists have long pondered the factors that affect the height of trees and limit their heightgrowth. There is currently a scientific debate about which factor (or combination of factors) actually determines the maximum height of a tree and how the relative importance of the factors varies in different geographical areas. In this paper, several factors influencing the height and growth of the tree are considered.

It is impossible to point out one factor and say with precision that it has the strongest effect on the height of the tree. The intensity of growth depends on the physiological processes and the external conditions of the plant. The most important environmental factors influencing tree growth are climatic factors – light, temperature, precipitation, soil conditions and influences from other organisms. The most important physiological processes that affect plant growth are photosynthesis, the absorption of water and minerals from the soil, transpiration, and the regulation of growth by hormones. Both the resource allocation and hydraulic limitations within the tree certainly play an important role. Depending on the surrounding environmental conditions and the plant intrinsic limitations, the trees grow to a height that allows them to maintain the required level of photosynthesis.

Research into the response of tree growth to biotic and abiotic factors provides an important insight into how species differ in their biographical strategies for resource acquisition, protection against natural enemies, and reproduction. It is also important for predicting potential changes in carbon stocks and biodiversity due to environmental change.

KASUTATUD KIRJANDUS

Alkama R., Cescatti A. (2016) Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. *Science*. 351:600-604.

Anagnostakis S.L. (1987) Chestnut blight: the classical problem of an introduced pathogen. *Mycologia*. 79:22-37.

Baker T.R., Swaine M.D., Burslem D.F.R.P. (2003a) Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6:21-36.

Baker T.R., Burslem D.F.R.P., Swaine M.D. (2003b) Associations between tree growth, soil fertility and water availability at and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 19:109-125.

Baribault T.W., Kobe R.K., Finley A.O. (2012) Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes. *Ecological Monographs*. 82:189-203.

Barker A.V, Pilbeam D.J. (2007) *Handbook of plant nutrition*. CRC Press. 3-21.

Barnard H.R., Ryan M.G. (2003) A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. *Plant, Cell and Environment*. 26:1235-1245.

Barnes B.V., Zak D.R, Denton S.R., Spurr S.H. (1998) Carbon balance of trees and ecosystems. *Forest Ecology*. 5:486-523.

Bastiaans L. (1991) Ratio between virtual and visual lesion size as a measure to describe reduction in leaf photosynthesis of rice due to leaf blast. *Phytopathology*. 81:611-615.

Bonan G.B. (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. 320:1444-1449.

Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S. T. (2004) Net primary production and net ecosystem production of a boreal black spruce wildfire chronosequence. *Global Change Ecology*. 10:473–487.

Boyden S., Binkley D., Stape J. L. (2008) Competition among *Eucalyptus* trees depend on genetic variation and resource supply. *Ecology*. 89:2850–2859.

Brady N.C., Weil R.R. (2008) *The nature and properties of soils*. Pearson.

- Brevik E.C., Cerda A., Mataix-Solera J., Pereg L., Quinton J.N., Six J., Van Oos. K. (2015) The interdisciplinary nature of SOIL. *Soil*. 1:117-129.
- Brodribb T.J., Holbrook N.M. (2006) Declining hydraulic efficiency as transpiring leaves desiccate: two types of response. *Plant, Cell & Environment*. 12:2205-2215.
- Bussotti F., Pollastrini M., Holland V., Brüggermann W. (2015) Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*. 111:91-113.
- Chaturvedi R K., Raghubanshi A.S., Singh J.S. (2011) Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*. 22:917–931.
- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. 103:551-560.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt B.R., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*. 491:752-755.
- Clark D.A., Clark D.B. (1994) Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*. 82:865-872.
- Clark D.B., Clark D.B., Oberbauer S.F. (2010) Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology*. 16:747-759.
- Close R.E., Nguyen P.V., Kielbaso J.J. (1996) Urban vs. natural sugar maple growth: stress symptoms and phenology in relation to site characteristics. *Journal of Arboriculture*. 22: 144-150.
- Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. (1995) Mortality-rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*. 65:419-439.
- Coomes D.A., Allen R.B. (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*. 95:1084-1097.

Cornelissen J., Diez P.C., Hunt R. (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*. 84:755-765.

Cornelius J. (1994) Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*. 24:372-379.

Cramer M.D. (2012) Unravelling the limits to tree height: a major role for water and nutrient trade-offs. *Oecologia*. 169:61-72.

Da Costa A.C.L., Galbraith D., Almeida S., Tanaka-Portela T., da Costa M., Silva J., Braga A.P. Paulo H. L.G., de Oliveira A.A.R., Fisher R., Phillips O.L., Metcalfe D.B., Levy P., Meir P. (2010) Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*. 187:579-591.

D'Amato A.W., Puettmann K.J. (2004) The relative dominance hypothesis explains interaction dynamics in mixed species *Alnus rubra*/*Pseudotsuga menziesii* stands. *Journal of Ecology*. 92:450-63.

Dauber E., Fredericksen T.S., Peña-Claros M. (2005) Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management*. 214:294-304.

Day M.E., Greenwood M.S. (2011) Regulation of ontogeny in temperate conifers. In: Meinzer F., Lachenbruch B., Dawson T. (eds) *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. *Tree Physiology*, vol 4. Springer, Dordrecht.

Day M., Greenwood M.S., Diaz-Sala C. (2002) Age- and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways. *Tree Physiology*. 22:507-513.

de Casas R., Vargas P., Perez-Corona E., Manrique E., Garcia-Verdugo C., Balaguer L. (2011) Sun and shade leaves of *Olea europaea* respond differently to plant size, light availability. *Functional Ecology*. 25:802-812.

Diaz-Sala C. (2014) Direct reprogramming of adult somatic cells toward adventitious root formation in forest tree species: the effect of the juvenile–adult transition. *Frontiers in Plant Science*. 5:310.

Dong S.X., Davies S.J., Ashton P.S., Bunyavejchewin S., Supardi M.N., Kassim A.R., Tan S., Moorcroft P.R. (2012) Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. *Proceedings. Biological sciences*. 279:3923-3931.

- Downs R.J, Hellmers H. (1975) Environment and the experimental control of plant growth. *Biologia Plantarum*. Academic Press.
- Pihelgas E. (1983) *Metsabioloogia*. Tallinn “Valgus” . 54-156.
- Eyles A., Bonello P., Ganley R., Mohammed C. (2010) Induced resistance to pests and pathogens in trees. *New Phytologist*. 185:893-908.
- Ferry B., Morneau F., Bontemps J.-D., Blanc L., Freycon V. (2009) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*. 98:106-116.
- Fine P.V.A, Mesones I., Coley P.D. (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*. 305:663-665.
- Fownes J.H., Harrington R.A. (1990) Modeling growth and optimal rotations of tropical multipurpose trees using unit leaf rate and leaf area index. *Journal of Applied Ecology*. 27:886-896.
- Fritts H.C. (2001) *Tree-rings and climate*. The Blackburn Press, Caldwell. 567.
- Fu B.J., Liu S.L., Ma K.M. and Zhu Y.G. (2004) Relationships between soil characteristics, topography and plant diversity in a heterogeneous deciduous broad-leaved forest near Beijing, China. *Plant and Soil*. 261:47-54.
- Gholz H.T., Fisher R.F. (1982) Organic matter production and distribution in slash pine *Pinus elliottii* plantations. *Ecology*. 63:1827-1839.
- Givnish T. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal Of Plant Physiology*. 15:63.
- Goldfarb B., Hackett W.P., Furnier G.R., Mohn C.A., Plietzsch A. (1998) Adventitious root initiation in hypocotyl and epicotyl cuttings of eastern white pine seedlings. *Physiologia Plantarum*. 102:513-522.
- Gower S.T., McMurtrie R.E., Murty D. (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends In Ecology and Evolution*. 11:378-382.
- Grebner D.L., Bettinger P., Siry J.P. (2014) *Introduction to forestry and natural resources*. Academic Press is an imprint of Elsevier. 9:221-241.

Greenwood M.S. (1989) The effect of phase change on annual growth increment in eastern larch (*Larix laricina* (Du Roi) Koch). *Annales des Sciences Forestieres*. 46:171-177.

Greenwood M.S., Hutchinson K.W. (1993) Maturation as a developmental process. *Genetics and biotechnology*. 14-33.

Greenwood M.S., Day M.E., Schatz J.D. (2010) Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Tree Physiology*. 30:459-68.

Grier C.C., Vogt K. A., Keyes M.R., Edmonds R.L. (1981) Biomass distribution and below-ground production in young and mature *Abies Amabilis* zone ecosystems of the the Washington Cascades. *Canadian Journal of Forest Research*. 11:155-167.

Griffiths A.J.F., Miller J.H., Suzuki D.T., Lewontin R.C. (2000) An introduction to genetic analysis. New York: W. H. Freeman.

Gulke N.A., Retzlaff W.A. (2001) Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiology*. 21: 275-286.

Hagerberg D., Thelin G., Wallander H. (2003) The production of ectomycorrhizal mycelium in forests: relation between forest nutrient status and local mineral sources. *Plant Soil*. 252:279-290.

Hanley M.E., Fenner M., Edwards P.J. (1995) The effect of seedling age and the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. *Functional Ecology*. 9:754.

Jansons Ā., Matisons R., Baumanis I., Purina L. (2013) Effect of climatic factors on height increment of Scots pine in experimental plantation in Kalsnava, Latvia. *Forest Ecology and Management*. 306:185-191.

John R., Dalling J.W., Harms K.E., Yavitt J.B., Stallard R.F., Mirabello M., Hubbell S.P., Valencia R., Navarrete H., Vallejo M., Foster R.B. (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 864-869.

Kadohama N., Goh T., Ohnishi M., Fukaki H., Mimutra T., Suzuki Y. (2013) Sudden collapse of vacuoles in *Saintpaulia* sp. palisade cells induced by a rapid temperature change. *PloS One*. 8:18.

- Karlen D.L., Ditzler C.A., Andrews S.S. (2003) Soil quality: why and how? The assessment of soil quality. *Geoderma*. 114:145-156.
- Kempes C.P., Koehl M.A.R., West G.B. (2019) The scales that limit: The physical boundaries of evolution. *Ecology and Evolution*. 7:242.
- Kim T.M., Underwood N., Inouye B.D. (2013) Insect herbivores change the outcome of plant competition through both inter- and intraspecific processes. *Ecology*. 94:1753-1763.
- Klapšte J., Meason D., Dungey H.S., Telfer E.J., Silcock P., Rapley S. (2020) Genotype by environment interaction in coast redwood outside natural distribution - search for environmental cues. *BMC Genetics*. 21:15.
- Koch G.W., Sillett S.C., Jennings G.M., Davis S.D. (2004) The limits to tree height. *Nature*. 428:851-854.
- Kozlowski T.T. (1962) *Tree growth* / edited by Theodore T. Kozlowski. New York : Ronald Press. 442.
- Kovalchuk A., Kerio S., Oghenekaro A.O., Jaber E., Raffaello T., Asiegbu F.O. (2013) Antimicrobial defenses and resistance in forest trees: challenges and perspectives in a genomic era. *Annual Review of Phytopathology*. 51:221-244.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. (1979) *Physiology of woody plants*. Academic Press, Inc. 10:255-260.
- Krokene P., Nagy N. E., Solheim H. (2008) Methyl jasmonate and oxalic acid treatment of Norway spruce: anatomically based defence responses and increased resistance against fungal infection. *Tree Physiology*. 28:29-35.
- Kunstler G., Falster D., Coomes D.A., Hui F., Kooyman R.M., Laughlin D.C., Poorter L., Vanderwel M., Vieilledent G., Wright S. J., Aiba M., Baraloto C., Caspersen J., Cornelissen J. H. C., Gourlet-Fleury S., Hanewinkel M., Herault B., Kattge J., Kurokawa H., Onoda Y., Peñuelas J., Poorter H., Uriarte M., Richardson S., Ruiz-Benito P., Sun I-F., Ståhl G., Swenson N. G., Thompson J., Westerlund B., Wirth C., Zavala M. A., Zeng H., Zimmerman J.K., Zimmermann N. E., Westoby M. (2015) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*. 529:204–207.
- Körner C. (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*. 91:4-17.

Laas E., Uri V., Valgepea M. (2011) Metsamajanduse alused: õpik kõrgkoolidele. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus. 863.

Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L. (2008) Plant physiological ecology. Springer-Verlag New York.

Leblanc H.A., McGraw R.L., Nygren P., Roux C.Le. (2005) Neotropical legume tree *Inga edulis* forms N₂-fixing symbiosis with fast-growing Bradyrhizobium strains. *Plant Soil*. 275:123–133.

Liebhold A.M., Macdonald W.L., Bergdahl D., Mastro V.C. (1995) Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science Monograph*. 30:1:58.

Lin Y-S., Medlyn B.E., Ellsworth D.S. (2012) Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes. *Tree Physiology*. 32:219–231.

Litton C.M., Ryan M.G., Tinker D.B., Knight D.H. (2003) Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research*. 33:351-363.

Litvak M., Miller S., Wofsy S.C., Goulden M. (2003) Effect of stand age on whole ecosystem CO₂ exchange in the Canadian boreal forest. *Journal of Geophysical Research*. 108:D3.

Malhi Y., Baker T.R., Phillips O.L., Almeida S., Alvarez E., Arroyo L. (2004) The above-ground wood productivity and net primary productivity of 104 neotropical forests. *Global Change Biology*. 10:563-591.

Mallett K.I., Volney, W.J.A. (1999) The effect of *Armillaria* root disease on lodgepole pine tree growth. *Canadian Journal of Forest Research*. 29:252-259.

Maron J.L., Crone E.E. (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution, and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273:2575-2584.

McDowell N.G., Phillips N., Lurch C., Bond B.J., Ryan M.G. (2002) An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology*. 22:763-774.

Mencuccini M., Grace J. (1996) Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands and their relation with net primary productivity. *Tree Physiology*. 16:459-468.

- Murphy P.G., Lugo A.E. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:67-88.
- Murty D., McMurtrie R.E., Ryan M G. (1996) Declining forest productivity in ageing forest stands-a modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology*. 16:187-200.
- Nath D.C., Dattaraja H.S., Suresh H.S., Joshi N.V., Sukumar R. (2006) Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of Biosciences*. 31:651-669.
- Norghauer J.M, Newbery D.M. (2013) Herbivores equalize the seedling height growth of three dominant tree species in an African tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*. 310:555-566.
- Nowak D. J., McBride J. R. (1991) Comparison of Monterey pine stress in urban and natural forests. *Journal of Environmental Management*. 32:383-395.
- Oelmann, Y., Potvin C., Mark T., Werther L., Tapernon S., Wilcke W. (2009) Tree mixture effects on aboveground nutrient pools of trees in an experimental plantation in Panama. *Plant and Soil*. 326:199-212.
- Pallardy S.G. (2008) *Physiology of woody plants*. Academic Press. 1-106.
- Patzel N., Sticher H., Karlen, D.L. (2000) Soil fertility - phenomenon and concept. *Journal for Plant Nutrition and Soil Science*, Bd. 163:129-142.
- Persson H. (1980) Spatial distribution of fine root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos*. 34:77-87.
- Poethig S.R. (2003) Phase change and the regulation of developmental timing in plants. *Science*. 301:334-336.
- Poorter L., Bongers F., Sterck F.J., Woll H. (2005) Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*. 93:256-267.
- Prior L.D., Eamus D., Bowman D.M.J.S. (2004) Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. *Australian Journal of Botany*. 52:303-314.

- Rapp J.M., Silman M.R., Clark J.S., Girardin C.A., Galiano D., Tito R. (2012) Intra and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology*. 93:2061-2072.
- Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D A. (1999) Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change and reforestation. *Ecological Monographs*. 69:375-407.
- Rhoades R.W., Stipes R.J. (1999) Growth of trees on the Virginia Tech campus in response to various factors. *Journal of Arboriculture*. 25:211-215.
- Rijkers T., Pons T.L., Bongers F. (2001) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four Neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*. 14:77-86.
- Ritchie G. A., Keeley J.W. (1994) Maturation in Douglas-fir: 1. Changes in stem, branch and foliage characteristics associated with ontogenetic ageing. *Tree Physiology*. 14:1245-1259.
- Russo S.E., Davies S.J., King D.A, Tan S. (2005) Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*. 93:879-889.
- Ryan M.G. (1991) The effect of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*. 1:157-167.
- Ryan M.G., Waring R.H. (1992) Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*. 73:2100-2108.
- Ryan M.G., Gower S.T., Hubbard R.M., Waring R.H., Gholz H L., Cropper W.P., Running S.W. (1995) Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Ecology*. 101:133-140.
- Ryan M.G., Binkley D., Fownes J.H. (1996) Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research*. 27:213-262.
- Ryan M.G., Yoder B.J. (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. Oxford University Press on behalf of the American Institute of Biological Sciences. 4:235-242.
- Ryan M.G., Phillips N., Bond B.J. (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment*. 29:367-381.

- Schoeneweiss D.F. (1975) Predisposition, stress and plant disease. *Annual Review of Phytopathology*. 13:193-211.
- Schoeneweiss D.F. (1981) The role of environmental stress in disease of woody plants. *Plant Disease*. 65:308-314.
- Seynave I., Gegout J.-C., Herve J.-C., Dhote J.-F. (2008) Is the spatial distribution of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography*. 35:1851-1862.
- Shaw C.G., Toes E.H.A. (1977) Impact of *Dothistroma* needle blight and *Armillaria* root rot on diameter growth of *Pinus radiata*. *Journal of Phytopathology*. 67: 1319-1323.
- Siemann E.H, Rogers W.E. (2003) Herbivory, disease, recruitment limitation, and success of alien and native tree species. *Ecology*. 84:1489-1505.
- Stenberg P., Kuuluvainen T., Kellomäki S., Grace J.C., Jokela E.J., Gholz H.L. (1994) Crown structure, light interception and productivity of pine trees and stands. *Ecological Bulletins*. 43:20-34.
- Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E., Baker P.J., Beckman N.G., Coomes D.A., Lines E.R., Morris W.K., Rüger N., Alvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S.J., Duque A., Ewango C.N., Flores O., Franklin J.F., Grau H.R., Hao Z., Harmon M.E., Hubbell S.P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.-R., Malizia A., Malizia L.R., Pabst R.J., Pongpattananurak N., Su S.-H., Sun I.-F., Tan S., Thomas D., van Mantgem P.J., Wang X., Wisser S.K., Zavala M.A. (2014) Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*. 507:90-93.
- Strimbeck R.G., Schaberg P.G., Fossdal C.G., Schröder W.P., Kjellsen T.D. (2015) Extreme low temperature tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*. 6:884.
- Zhou Y., Lei Z., Zhou F., Han Y., Yu D., Zhang Y. (2019) Impact of climate factors on height growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*. *PLoS ONE*. 14:e0213509
- Tng D.Y.P, Williamson G.J., Jordan G.J., Bowman D.M.J.S. (2012) Giant eucalypts – globally unique fire-adapted rain-forest trees? *New Phytologist*. 4:1001-1014.
- Toledo M., Poorter L., Pena-Claros M., Alarcon A., Balcazar J., Leano C., et al. (2011) Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*. 99:254-264.

Uriarte M., Canham C.D., Thompson J., Zimmerman J.K. (2004) A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*. 74:591-614.

Wang Y.P., Jarvis P.G. (1990) Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree physiology*. 7:297-316.

Way D.A., Oren R. (2010) Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*. 30:669-688.

Weiner J, Campbell L.G, Pino J., Echarte L. (2009) The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology*. 97:1220-33.

Whittaker J., Warrington S. (1985) An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) III. Effects on tree growth. *Journal of Applied Ecology*. 22:797-811.

Williamson G.B., Laurance W.F., Oliveira A.A., Delamonica P., Gascon C., Lovejoy T.E., Pohl L. (2000) Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*. 14:1538-1542.

Vitousek P.M., Porder S., Houlton B.Z., Chadwick O.A. (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*. 20:5-15.

Yoder B.J., Ryan M.G., Waring R.H., Schoettle A.W., Kaufmann M.R. (1994) Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science*. 40:513-527.

Вольлебен П. (2019) Тайная жизнь деревьев. Что они чувствуют, как они общаются – открытие сокровенного мира. Изд. д. ВШЭ. 150-213.

Гольд В.М., Гаевский Н.А., Голованова Т.И., Белоног Н.П., Горбанева Т.Б. (2008) Физиология растений. Красноярск ИПК СФУ. 19-140.

Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н. (2010) Лесоведение. Екатеринбург: УГЛТУ. 431.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina,

Violetta Mearu,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

“Puittaimede maksimaalset kõrgust määravad faktorid“,

mille juhendaja on Eele Õunapuu-Pikas,

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.

Violetta Mearu
18.05.2020