

Tartu Ülikool
Loodus- ja Tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Rauno Pihlak

**HAABADE VEGETATIIVNE PALJUNEMINE JA SELLE SEOSED
KESKKONNATEGURITEGA**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: teadur Arvo Tullus

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Haabade bioloogia, ökoloogiline ja metsanduslik tähtsus.....	5
3. Haabade vegetatiivset paljunemist mõjutavad tegurid.....	10
3.1 Ülevaade teema uuritusest.....	10
3.2 Abiootilised tegurid.....	11
3.2.1 Mulla lämmastiksisaldus.....	11
3.2.2 Mulla fosfori- ja kaaliumisisaldus ning happesus.....	12
3.2.3 Temperatuur.....	13
3.2.4 Vesi.....	14
3.2.5 Tuli.....	14
3.2.6 Valgus.....	15
3.2.7 Metsamajanduslike tegevuste mõju.....	15
3.3 Biootilised tegurid.....	16
3.3.1 Eelmise puistupõlvkonna mõju.....	16
3.3.2 Kahjustajad.....	16
3.3.3 Konkurents.....	17
Kokkuvõte.....	19
Summary.....	20
Kasutatud kirjandus.....	21
Lisa 1.....	25

1. Sissejuhatus

Viimase paarikümne aasta jooksul on suurenenud kogu maailmas ja ka meie regioonis huvi kiirekasvuliste puuliikide kasvatamise vastu. Peamiseks põhjuseks üha suurenev vajadus puidumassi järgi, mida kasutatakse tselluloosi- ja paberitööstuses ning energiatootmiseks. Arvatavasti suureneb järgmistel aastakümnetel Põhja-Euroopas energiametsade pindala, kuna Euroopa Liit nõuab liikmetelt taastuvatest ressurssidest toodetud energia osakaalu tõusu. Seejuures suureneb ka spetsiaalselt energia- ja paberipuidu tootmiseks mõeldud haavapuistute rajamine, mis on muuhulgas üheks alternatiivseks kasutuseks söötijäänud endistele põllumajandusmaadele (Tullus *et al.* 2012).

Haavad on keskmise kõrgusega heitlehised lehtpuud, kes soodsates oludes võivad kasvada 35 – 40 meetri kõrguseks ning saavutada tüveläbimõõdu (rinnakõrguselt) üle 1 meetri (Laas 1987). Haavad on meie regioonis noores eas ühed kiirekasvulisemad, suhteliselt külmakindlad ja uuenevad raiumisel edukalt vegetatiivselt võsudest. See teeb haabadest, eriti hübriidhaavast (*Populus x wettsteinii* = *Populus tremula* x *Populus tremuloides*), mis ületab oma vanemliikide juurdekasvukiirust, ühed sobivamad liigid lühikese raieringiga metsanduseks (Lutter *et al.* 2013).

Harilik haab (*Populus tremula*) on Eesti metsades tagavaralt kaskede (arukase *Betula pendula* ja sookase *B. pubescens*) järel teine ja puistute pindalalt kaskede ja halli lepa (*Alnus incana*) järel kolmas lehtpuuliik (Keskkonnateabe keskus 2013). Viimase sajandi jooksul on haaba peetud metsade majandamisel suhteliselt vähetähtsaks, kuna hariliku haava vastupanuvõime tüve südamemädaniku tekitajatele on väga nõrk ning raieküpsetes puistutes on sageli mädaniku poolt kahjustatud puude protsent väga kõrge (Tamm 2000). Madala majandusliku väärtuse tõttu on haab olnud pigem ebasoovitav kuna vanade haabade raiumise järel tekkinud tihe looduslik võsupõlvkond võib takistada väärtuslikumate puuliikide kasvu ja levikut (Frey *et al.* 2003). Seetõttu on uuritud võimalusi, kuidas vähendada haavavõsa teket pärast vanade haabade raiet (Reim 1930, Wan *et al.* 2006). Teisalt on vanadel haabadel ja haavapuistutel suur ökoloogiline väärtus, kuna nad pakuvad elupaika paljudele, seehulgas ka haruldastele liikidele (Hedenas *et al.* 2006, Lõhmus & Lõhmus 2011).

Haavad paljunevad peamiselt vegetatiivselt juure- ja kännuvõsudest. Vegetatiivne paljunemine on mittesuguline paljunemisviis, kus uus geneetiliselt identne organism saab alguse ühest vanemorganismist või selle osast. Enamus võsusid kasvavad 20 meetri ulatuses

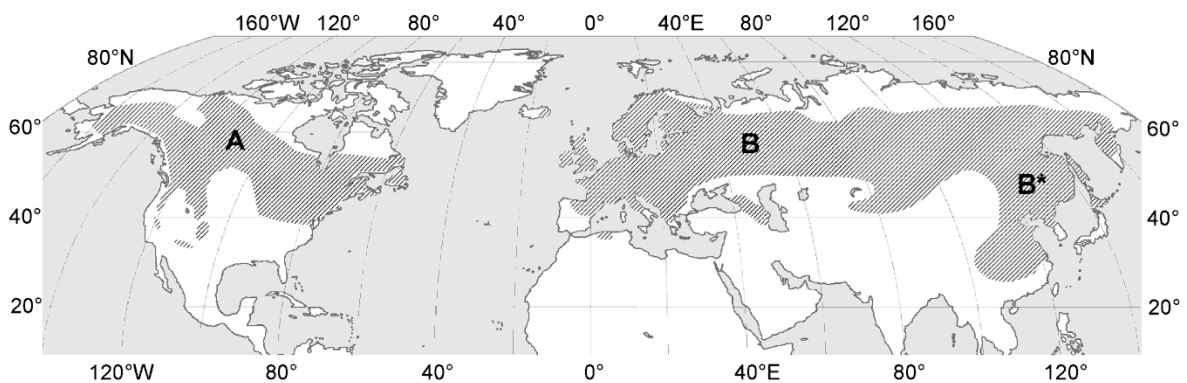
vanempuust, aga võivad ulatuda ka kuni 55 meetri kauguseni. Juurevõsu moodustavad enamasti maapinnalähedased, nooremad ja peenemad juured (Tamm 2000). Selline edukas uuenemisviis on leidnud kasutust ka metsanduses kui eesmärgiks on peale vana haaviku raiet kasvatada uus haavapuistu. Viimasel ajal on uuritud haavavõsa majandamist väga lühikese raieringiga (pikkusega alla 5 aasta) energiavõsana ning tulemused on näidanud, et nt hübriidhaava võsa on esimestel kasvuaastatel peaaegu sama tootlik, kui selleks otstarbeks klassikaliselt soovitatav pajuvõsa (Rytter 2006, Lutter *et al.* 2013). Siiski pole taoline haavavõsa majandamine veel laiemalt levinud ning andmeid on vaid üksikutest katsepuistutest.

Kuigi mitmed Eesti metsateadlased on haabade bioloogiat ja majandamist oma töödes käsitlenud (nt. Reim 1930, Muiste 1960, Tamm 2000, Tullus 2012), on senini teadaolevalt tehtud vaid üks põhjalik uurimus, mis käsitleb haabade paljunemisbioloogiat (Reim 1930). Hübriidhaaba kasutatakse ühe katsealuse liigina metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise eksperimendis (FAHM – *Free Air Humidity Manipulation*), mis annab infot lehtpuude kasvu kohta muudetud niiskustingimustes (Kupper *et al.* 2011). FAHMi teisel katseperioodil (alates 2013) uuritakse vegetatiivselt tekkinud hübriidhaavapuistut, seetõttu on suurenenud ka teadlaste huvi võsupõlvkonna kasvu ja seda mõjutavate tegurite vastu.

Bakalaureusetöö eesmärgiks on anda teaduskirjandusele tuginev ülevaade haabade vegetatiivsest paljunemisest ja seda mõjutavatest teguritest. Kirjandusallikaid otsiti vastavate märksõnade abil teaduskirjanduse andmebaasidest *Web of Science* ja *Scopus* ning ka haabade kohta kirjutatud ülevaateartiklite (Frey *et al.* 2003, MacKenzie 2010, Tullus *et al.* 2012) kirjanduse loeteludest. Töö on jagatud kaheks sisuliseks peatükiks, millest esimeses antakse ülevaade haabade bioloogiast ja nende ökoloogilisest ning metsanduslikust tähtsusest. Teine peatükk keskendub haabade vegetatiivset paljunemist mõjutavatele teguritele. Selgitatakse, milliseid aspekte on rohkem uuritud ja mis vajaksid edasisi täiendavaid uuringuid. Töö praktiliseks eesmärgiks on selgitada põhilised teadaolevad tegurid, mida maaomanik peaks arvestama kasvukoha valikul ja metsamajanduslike tegevuste planeerimisel, kui eesmärgiks on rajada lühikese raieringiga majandatav haavapuistu, kus peale istutatud puistu lageraiet kavatakse edasi majandada ka vegetatiivseid võsutekkelisi puistupõlvkondi.

2. Haabade bioloogia, ökoloogiline ja metsanduslik tähtsus

Haavad kuuluvad pajuliste (*Salicaceae*) sugukonda, perekonda pappel (*Populus*), sektsiooni *Populus*. Ainus Eestis pärismaine papliliik on harilik haab. Käesolevas töös keskendutakse harilikule haavale, sellele bioloogiliselt lähedasele ameerika haavale (*Populus tremuloides*) ja nende vahelisele ristandile ehk hübriidhaavale. Harilikku haaba peetakse üheks suurima levilaga puuliigiks maailmas (Worrell 1995a) ning ameerika haab on Põhja-Ameerika suurima levilaga puuliik (Perala 1990). Hariliku ja ameerika haava DNA uuringud viitavad, et tegemist on väga lähedaste liikidega, mida kohati on DNA tasemel raske üksteisest eristada ning põhimõtteliselt võiks neid käsitleda ka ühe tsirkumpolaarse levikuga liigina (Joonis 1) (Cervera *et al.*, 2005).



Joonis 1. Ameerika haava (A), hariliku haava (B) ja hariliku haava alamliigi *P. tremula* var. *davidiana* areaalid Tullus *et al.* 2012 järgi.

Haavad on keskmise elueaga puud, üksikute puude vanus ulatub kuni 150 aastani (Laas 1987). Hariliku haava kõrgus on tavaliselt 18–30 meetrit. Eesti kõrgeim on 40m kõrge ja asub Järvseljal puistus, mida tuntakse Haavametsa haaviku nime all (Lisa 1, Joonis 3). Jõgevamaal on mõõdetud Eesti suurimaks haavatüve übermõõduks rinnakõrgusel 4,24 m (Laas 1987). Põhja-Ameerikas võivad ameerika haavad kasvada kuni 36m kõrguseks ja saavutada tüve rinnasdiameetriks 1,37 m (Perala 1990). Äärmuslikes tingimustes, näiteks mägedes või leviala põhjapiiril polaarjoone läheduses, võib haabade kõrgus piirduda aga vaid 1 meetriga. Haava koor on paks, sügavate vagude ja tugevate pikiribidega (Laas 1987).

Tüvekoor on tavaliselt rohekashall, noorematel puudel rohekam, vanadel puudel tumehall. Rohelise värvuse annab koorele selles sisalduv klorofüll, muutes selle fotosünteesivõimeliseks. Klorofüllisisaldus koores on suurim kasvuperioodi alguses ja võib sel ajal olla suuremgi kui lehtedes. See suurendab haabade kevadist fotosünteesivõimet ja annab eelise konkureerivate puuliikide ees. Suvel koore klorofüllisisaldus väheneb ning see muutub hallikasvalgeks (MacKenzie 2010). Võra moodustavad tugevad skelettoksad. Noortel puudel on võra kitsaskoonusjas, oksad teravnurga all. Vanemas eas ovaalne, kerajas või äraspidi munajas. Tõusmete idulehed on ovaalsed või ümmargused, lühirootsulised ning esmased lehed on põikvastakud. Hiljem esineb lehtede dimorfism – üksteisest erinevad pikkvõrsete kolmnurksemaid pikema tipuosaga ja lühivõrsete ümarad lehed (Laas 1987).

Haavad on kahekojalised puud ehk emas- ja isasõied paiknevad erinevatel puudel. Haavad on tuultolmlejad. Öitsemine ja seemnete valmimine toimub varakevadel, enne lehtimist (Mitton & Grant 1996). Seemned on väga väiksed, aga kõrge idanevusega, ja neid on palju (kuni 54 miljonit seemet puu kohta) (MacKenzie 2010). Vanematel ja suurema tüvega puudel on ka seemnetoodang suurem. Ameerika Ühendriikides Colorados jõuti ameerika haava emaspuude jälgimisel järeldusele, et enamus puid kannab seemneid igal aastal ja seemnete idanemisvõime on üle 90% (Mitton & Grant 1996, Tamm 2000). Seemnete väiksuse tõttu on tõusmed algul nõrgad ning seetõttu on looduses seemikute esinemine üsna haruldane (Tamm 2000). Siiski võivad haavad soodsates tingimustes (nt põlenud aladele) edukalt levida ka seemnetega. Mason *et al.* (2002) leidsid, et hoolimata vegetatiivse uuenemise domineerimisest on haavad säilitanud viimase jääaja järgselt üsna stabiilse geneetilise mitmekesisuse.

Haabade vegetatiivne paljunemine jaguneb looduslikuks paljunemiseks kännuvõsust (Lisa 1, Joonis 4) ja juurevõsust (Lisa 1, Joonis 5) ning inimese kaasabil pistikutest paljundamiseks. Seejuures pistokste kasvamaminek on väga tagasihoidlik kuid tulemuslikum on juurelõikude abil paljundamine (Stenvall *et al.* 2006). Kännuvõsud võimaldavad noortel puudel asendada vigastatud tüve (Reim 1930). Ka täiskasvanud puudel võib kännuvõsu esineda, kuid võrreldes juurevõsudega on neid vähe ja haabade paljunemise seisukohast on see vähetahtis (MacKenzie 2010).

Võsude kasvamine juurtel asuvatest pungadest on reguleeritud hormoonide tasemega juures. Apikaalne domineerimine ehk tipupunga võime külgpungade arengut alla suruda saavutatakse hormoonide auksiini ja tsütokiniini koostoimel (Frey *et al.* 2003, Wan *et*

al. 2006). Juuretippudes sünteesitud tsütokiniinid põhjustavad võsude teket. Selle toime surub alla kasvatest taimeosadest juurtesse transporditav auksiin. Pärast puu raiet või muul moel hävimist kogunevad tsütokiniinid juurtesse ja auksiini enam juurtesse ei jõua ning võsud hakkavad kasvama (Perala 1990).

Vegetatiivselt võsudest uuenedes võib haavapuistu ühes ja samas kohas kasvada ning aegamisi laieneda väga pika aja vältel. Kuna sel viisil uuenevad puud on tekkinud väikese arvu algselt seemnest levinud haabade geneetiliselt identsete järglastena, mis sageli moodustavad suuri puudegrupe, siis öeldakse, et haab kasvab kloonidena. Tasakaal soodsate keskkonnatingimuste ja häiringute (raied, torm, tuli) sageduse vahel võimaldab vegetatiivselt paljunevate kloonide pikaajalist püsimist ja levimist. Seejuures on juurevõsudest uuenevad puud vähemalt mingi aja jooksul omavahel juurtega ühendatud. Suurimaks haavaks ja ühtlasi ka suurimaks elusorganismiks üldse peetakse ühte Michiganis kasvavat ameerika haava klooni, millele teadlased on pannud hüüdnimeks *Pando*. See kloon katab 43 hektarit ning koosneb 47 000 tüvest. Selle maapealsete ja –aluste osade kogumassiks on arvatud üle 6 miljoni kilogrammi. Kuna kloonide vanust on praktiliselt võimatu täpselt määrata, siis on *Pando* vanuseks pakutud alates 10 000 kuni üle 1 miljoni aasta. (Mitton & Grant 1996)

Haavad on väga valgusnõudlikud ning ei talu varju. Kiire kasvu tõttu võivad nad edukalt kasvada koos varju taluvate liikide, näiteks hariliku kuusega (*Picea abies*). Suuremate häiringuteta võib juhtuda, et haavad jäävad paarisaja aasta jooksul kõrgemakasvuliste okaspuude varju ning nad tõrjutakse välja (Mitton & Grant 1996). Haavad ei vaja suvel väga kõrget temperatuuri ning on väga külma- ja põuakindlad (MacKenzie 2010). Näiteks ameerika haab talub nii ekstreemset külma (–57°C) kui ka kuuma (41°C) nagu on tuvastanud Montana piirkonnas läbi viidud uuringud (Madson 1996, Perala 1990). Geneetiline kohastumus võimaldab erinevatel laiuskraadidel ja kõrgustel kasvavatel populatsioonidel peatada kasv erinevatel aegadel, ennetades niimoodi külmakahjustusi (Landhäusser *et al.* 2010). Külmakahjustused mõjutavad vaid kevadvõsusid, kuid nende kasv taastub kiiresti ja püsivaid kahjusid pole. Avatud kohtades või hõredalt kasvavad haavad on aldis tuulekahjustusteks, eriti kui puu on nõrgestatud haigustekitajate või kahjurite poolt. Juurevõsudele on suureks ohuks rahe, mis võib võsu maapealse osa hävitada (Perala 1977). Lumekahjustusi esineb haabadel vähe (Worrell 1995b). Haavad suudavad kasvada väga erinevates mullatingimustes, nt harilik haab asustab elupaiku merepinna tasemest kuni 3700

meetri kõrguseni mäestikes (Mitton & Grant 1996), kuid suurima kõrguse ning kasvukiiruse saavutavad viljakatel, mõõduka niiskusega mineraalmuldadel (Worrell 1995b).

Haava koor ja võrsed on toitainerikkad ja suhteliselt hästi seeditavad, mille tõttu on need eelistatud toiduobjektiks paljude loomade hulgas. Haaba on kasutatud ka kariloomade toiduks ja näljahädade ajal ka inimtoiduks. Haavakoore valgusisaldus võib ulatuda kuni 4,8 protsendini (Tamm 2000). Metsloomade poolt tekitatud kahjustused võivad tõsiselt takistada haavikute kasvamist ja paljunemist. Haava koort, pungi, lehti ja võrseid tarvitavad toiduks jäneselised (*Lagomorpha*), närilised (*Rodentia*) ja sõralised (*Artiodactyla*). Jäneseid ja närilisi kahjustavad peamiselt noorte võsude koort, aga näiteks kobras (*Castor fiber*) on võimeline langetama ka täiskasvanud puid (Roht 2011).

Peamiseks täiskasvanud haabade kahjustajaks on südamemädanikku põhjustav seen – haavataelik *Phellinus tremulae*. Erinevate kloonide vahel on täheldatud erinevat vastupanuvõimet selle haiguse suhtes. Haabadest haiguskindlaimad on triploidne- ja hübriidhaab. Haabasid võivad kahjustada sajad bakteri-, seene- ja loomaliigid, kuid enamus neist levib vanadel puudel ja nende mõju puudele on väike või teadmata (Tamm 2000, Vares *et al.* 2003). Olulisemad kahjurid, kelle tegevus mõjutab haavavõsusid on välja toodud alapeatükis 3.3.2.

Haavad on väga suure loodusväärtusega liigid ning paljudes kooslustes on nad võtmeliikideks (Myking *et al.* 2011). Harilik haab on üks tähtsamaid pärast lageraiet sälikpuuks jäetavaid liike. Ühes suures mädanevas haavas võib elada kuni 200 liiki, ka palju ohustatud liike. Lendoravale (*Pteromys volans*) on vanades haabades olemas õõnsused või mahajäetud rähnipesad kõige olulisemateks pesapaikadeks (Roht 2011). Haab on väga oluline samblike liigilise mitmekesisuse seisukohalt. Eestis kasvab kõige rohkem samblikuliike haava okstel ja tüvedel ning haavalt on leitud ka enim peremehe-spetsiifilisi liike (Jüriado *et al.* 2003).

Haava puit on värvuselt kollakasvalge. Ajalooliselt on haavapuitu kasutatud nt tuletikutööstuse toorainena. Haabade puitu on hakatud viimasel paarikümnel aastal rohkem väärtustama. Eestis on haavikute osakaal viimase kahekümne aasta jooksul kasvanud üle kahe korra (Tabel 1), seda eelkõige haavapuidu laialdasema kasutamise tõttu tselluloosi- ja paberitööstuse toorainena nii Eestis (Tabel 2) kui ka naabermaades. Tänu heledale värvusele kulub haavapuidust kvaliteetpaberi tootmisel vähe keskkonnaohtlikke pleegitusaineid (Vares

et al. 2003). Suurt huvi tuntakse hübriidhaava vastu, mida on paberitööstuse tarbeks Põhja-Euroopas laialdaselt istutama hakatud (Tullus *et al.* 2012). Metsaseaduse järgi on Eestis hariliku haava raieringiks sõltuvalt boniteedist 30-50 aastat (Metsa majandamise eeskiri 2007), kuid see ei laiene hübriidhaavale, mida soovitatakse paberipuidu tootmisel majandada 20-30 aastase raieringiga (Tullus *et al.* 2012).

Tabel 1. Haavametsade tagavara muutus Eestis (Aastaraamat Mets 2013).

Aasta	tagavara ($\times 1000\text{m}^2$)	Osakaal metsamaa tagavarast (%)
2010	29 807	6,5
2005	30 998	6,8
2000	29 122	6,4
1994	6 462	2,3
1988	5 370	2,1
1975	4 129	2,1
1958	2 804	2,1

Tabel 2. Haavapuidu keskmine aastane raiemaht sortimentide kaupa perioodil 2002-2009 Eestis (Keskkonnateabe keskus 2013)

Sortiment:	Jämepalk	Peenpalk	Paberipuit	Küttepuit	Jäätmed	Kokku
$\times 1000 \text{ m}^2$	87	22	196	148	96	550
Osakaal (%)	16	4	36	27	17	100

3. Haabade vegetatiivset paljunemist mõjutavad tegurid

3.1. Ülevaade teema uuritusest

Haabade vegetatiivset paljunemist võib pidada pigem väheuuritud teemaks. Seetõttu on ka selle seostest keskkonnateguritega avaldatud suhteliselt vähe teadustöid ning paljud aspektid pole lõpuni selged nagu järeldavad oma ülevaateartiklis Frey *et al.* (2003). Siiski on võimalik välja tuua teaduskirjanduses avaldatud tulemustele tuginev ülevaade põhiliste abiootiliste ja biootiliste tegurite mõjudest haabade vegetatiivsele uuenemisele (Tabel 3). Järgnevates alapeatükkides kirjeldatakse vastavaid uuringuid ja saadud tulemusi pikemalt.

Tabel 3. Teaduskirjandusele tuginev süntees haabade vegetatiivse uuenemise edukust (enamasti peetakse silmas võsude arvukust ja nende kasvu esimestel aastatel) mõjutavatest teguritest

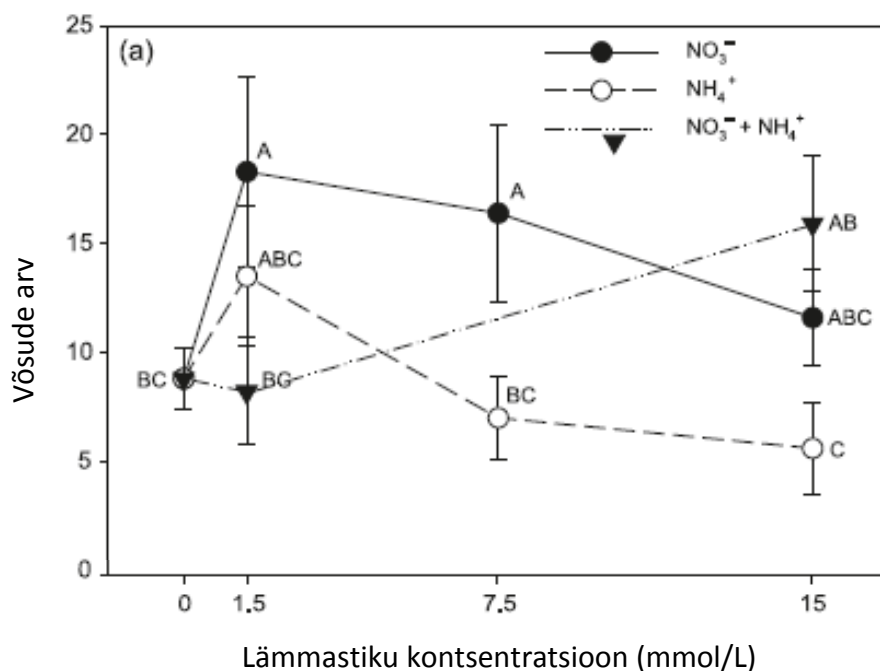
Positiivsed mõjud	Negatiivsed mõjud
Abiootilised tegurid	
<ul style="list-style-type: none"> Toitainete, eriti nitraatlämmastiku kättesaadavus (Fraser <i>et al.</i> 2002, Frey <i>et al.</i> 2003; Landhäusser <i>et al.</i> 2010) Mulla temperatuur 20–30 °C (Frey <i>et al.</i> 2003, Perala 1990) Küllaldane valgus (Frey <i>et al.</i> 2003) Metsapõleng (MacKenzie 2010, Landhäusser <i>et al.</i> 2010, Frey <i>et al.</i> 2003) 	<ul style="list-style-type: none"> Liigniiskus (MacKenzie 2010) Põud (MacKenzie 2010) Mulla temperatuur alla 8 °C (Landhäusser <i>et al.</i> 2006) Vähene valgus (Frey <i>et al.</i> 2003)
Metsamajanduslikud tegevused	
<ul style="list-style-type: none"> Raie aeg talv (Frey <i>et al.</i> 2003, Landhäusser & Lieffers 2003, Puettman <i>et al.</i> 2008) Juurte mehaaniline kahjustamine (Frey <i>et al.</i> 2003, Mundell <i>et al.</i> 2008) 	<ul style="list-style-type: none"> Vana puistupõlvkonna haabade mittetäielik likvideerimine, nt säilikpuude jätmine (Mulak <i>et al.</i> 2006) Raie aeg kevad või suvi (Frey <i>et al.</i> 2003, Landhäusser & Lieffers 2003) Mulla tihenemine raie ajal (Frey <i>et al.</i> 2003, Mundell <i>et al.</i> 2008)
Biootilised tegurid	
<ul style="list-style-type: none"> Väikese läbimõõduga (0,5–2 cm) juurte hulk pinnalähedases (5–10 cm sügavuses) mullakihis (Worrell 1995a, Frey <i>et al.</i> 2003) Varuainete sisaldus juurtes (Frey <i>et al.</i> 2003, Landhäusser & Lieffers 2003) Kiskjate arvukus (Ripple & Larsen 2000) 	<ul style="list-style-type: none"> Haavast toituvate imetajate ja putukate arvukus (Landhäusser <i>et al.</i> 2000, Ripple & Larsen 2000, Tamm 2000, Myking <i>et al.</i> 2011) Konkurents rohttaimedega (Frey <i>et al.</i> 2003) ja alusmetsa puudega (Puettman <i>et al.</i> 2008)

3.2. Abiootilised tegurid

3.2.1. Mulla lämmastikusisaldus

Lämmastik on olulisim taimede kasvu mõjutav makrotoitain, mida taimed mullast juurte kaudu omastavad. Mullas sisalduvast lämmastikust on umbes 95% seotud orgaanilistes ning 5% anorgaanilistes ühendites. Taimed omastavad lämmastikku ainult anorgaanilisel kujul, põhiliselt nitraat- ja ammooniumioonidena. Seega on lämmastiku taimedele kättesaadavaks muutmises oluline osa mikroorganismidel, kes mineraliseerivad orgaanilisi lämmastikuühendeid. Lämmastiku mineralisatsiooni suurendavad mulla kõrgemad orgaanilise aine sisalduse, temperatuuri, niiskuse ja hapniku tasemed. (Laas 2011)

Kuna Frey *et al.* (2003) hinnangul lämmastikuühendite mõju haabade vegetatiivsele paljunemisele polnud varem uuritud, viisid Landhäusser *et al.* (2010) läbi põhjaliku kasvuhoonekatse selle hindamiseks. Katsest järeldus, et lämmastikuühendite kontsentratsioonid ja omavaheline suhe mullas mõjutavad oluliselt võsude teket ning kasvukiirust (Joonis 2). Katse mõju puude koguproduksioonile oli vastavuses võsude arvukusega, sest üksikute võsude kuivmassid, suurimad kõrgused, juuremassid ning –mahud huvitaval kombel teineteisest oluliselt ei erinenud. Haavajuurestik tarbib võsude arenemise alguses oluliselt rohkem lämmastikku, kusjuures võrdsete kontsentratsioonide korral omastavad puud nitraatioone kolm korda rohkem kui ammooniumioone. Seega on nitraatioonid võsude tekkes olulised (Landhäusser *et al.* 2010). Need tulemused on vastuolus Fraser *et al.* (2002) poolt mõõdetud andmetega. Nende katses väetati haavajuurestikke ammooniumnitraadiga koguses 200 kg N/ha. Lämmastikväetisel polnud mingit mõju võsude arvukusele, küll aga peaaegu kolmekordistus võsude suurus (biomass). Kuna taimed olid pärit viljakast kasvukohast ei oleks tohtinud neil toitainepuudust esineda ja seetõttu on põhjust arvata, et väetisel oli kasvu stimuleeriv toime. Metsa normaalse elu korral püsib nitraatide tase mullas madal, kuid pärast häiringuid, näiteks metsatulekahju, tõuseb see oluliselt. Laiaulatuslik juurestik võimaldab hästi omastada vabanenud nitraate, mis omakorda suurendab juurevõsude arvukust, võimaldades haaval kiiresti hõivata häiritud ala (Landhäusser *et al.* 2010).



Joonis 2. Kolme tüüpi lämmastikväetise mõju võsude tekkele nelja erineva lämmastiku kontsentratsiooni juures. Tähtedega on tähistatud statistiliselt erinevad variandid. (Landhäusser *et al.* 2010 järgi)

3.2.2. Mulla fosfori- ja kaaliumisisaldus ning happesus

Muutusi kaltsiumi, kaaliumi ja fosfori kontsentratsioonides ning mulla happesuses on seostatud häiringutega. Uurides mainitud toitainete puuduse mõju võsude kasvule, ei täheldatud olulist arvukuse ega kasvukiiruse muutumist kontrolltaimedest. Ainus statistiliselt oluline erinevus ilmnes fosfaadipuuduses kasvavate juuresüsteemide ligi kahekordses võsude hulgas võrreldes kaltsiumipuuduses olevatega (Landhäusser *et al.* 2010). Fraser *et al.* (2002) andmete järgi kaltsiumsulfaadiga väetamine võsude arvukust ei mõjuta, samas oli võsude keskmine kuivmass 2,5 korda suurem kui väetamata taimedel. Seega võib arvata, et ka kaltsiumioonidel on võsude teket stimuleeriv toime.

Kaaliumi kontsentratsioon korreleerub negatiivselt võsude arvukusega, kuid ei mõjuta sama suurel määral biomassi hulka (Lutter *et al.* 2013). See tähendab, et võsused on küll vähem, aga nad kasvavad kiiremini.

Mulla happesus vahemikus 5 – 6.5 juurevõsude arvu, kõrgust ega kuivmassi ei mõjutanud. See on vastuolus varasemate uuringutega, mis näitasid pH mõju

lämmastikuühendite kättesaadavusele. Kuna pH polnud katse ainus uuritav faktor, ei võimaldanud kasutatud toitelahus suuremate pH erinevuste uurimist. (Landhäusser *et al.* 2010)

3.2.3. Temperatuur

Temperatuuri otsest mõju haabade juurestikele aitab seletada van't Hoffi reegel, mille kohaselt umbes 10°C võrra kõrgema temperatuuri juures taimes toimivate füsioloogiliste protsesside ning keemiliste reaktsioonide kiirus kahekordistub. Seega kiireneb ka toitainete omastamine ja võsude kasv. (Laas 2011)

Kõrgem mullatemperatuur võib esile kutsuda ulatuslikku võsude teket ka ilma häiringute esinemiseta. Optimaalne temperatuur võsude arenguks on 23°C, mis arvatavasti kiirendab aukiini lagunemist ja tsütokiniinide sünteesi. See võib olla üheks seletuseks sellele, miks haavad levivad hulgaliselt põldude ja heinamaade äärtes. Mulla temperatuuri ja võsude arvukuse ning kasvu positiivne korrelatsioon esineb kuni temperatuurini 30 °C (Perala 1990, Frey *et al.* 2003).

Fraser *et al.* (2002) uurisid temperatuuri mõju haabade paljunemisele vahemikus 12–20°C. Nad leidsid, et selles temperatuurivahemikus usaldatav seos juurevõsude arvukuse ja temperatuuri vahel puudus. Madalamatel temperatuuridel läks võsude arenguks märgatavalt kauem aega, kuid juurevõsude koguarvukus selle tõttu siiski ei erinenud. Kiirem võsude areng võib anda haabadele kasvueelise konkurentide ees.

Samas kasvavad haavad edukalt ka aladel, kus suvised pinnasetemperatuurid jäävad alla 12°C. Madalama temperatuuri mõju uurimiseks laiendasid oma katses Landhäusser *et al.* (2006) temperatuurivahemiku miinimumi 8°C'ni. Näidati, et madal temperatuur ei mõjuta lisapungade teket juurtel, kuid kui 20°C juures arenes võsudeks umbes 50% pungadest, siis 8°C puhul oli pungade areng pärsitud ja arvestatava suurusega võsuid ei tekkinud.

Kõrgemate temperatuuride toimel varem tärganud võsudel on selle võrra pikem vegetatsiooniperiood. Temperatuurierinevus võib olla ka põhjuseks, miks võsuid annavad peamiselt vaid pinnalähedased juured. Sügaval asuvatel juurtel võib arenema hakata sama arv võsuid, aga madalama temperatuuri tõttu nende kasv peatub. Kuigi varasemalt peeti häiringute puhul üheks tähtsaimaks vegetatiivse paljunemise mõjutajaks ka väga väikest

temperatuuri tõusu, on hilisemad uuringud näidanud, et temperatuuri mõju on peamiselt kaudne mõjutades toitainete kättesaadavust ja teisi mõjureid. (Frey *et al.* 2003)

3.2.4. Vesi

Pinnase niiskustasemel on võsude tekkes väga suur mõju. Haavavõsud ei arene liigniiskuse ega põua ajal (MacKenzie 2010). Mulla niiskusolud võivad oluliselt mõjutada tekkivate võsude arvukust ja see muudab keerulisemaks erinevate kasvukohtade sobivuse hindamise. Sademehulkade erinevus aastate lõikes võib võsude tekkeks olla sama oluline kui kasvukoha üldine niiskustase. Mitmete häiringute mõju ulatus oleneb väga suurel määral pinnase niiskustingimustest (Frey *et al.* 2003).

3.2.5. Tuli

Metsapõlengutel on tähtis osa haabade, eriti ameerika haava, looduslikul paljunemisel ja levimisel. Põhja-Ameerikas on täheldatud kesist haabade levimist ja asendumist okaspuudega perioodidel, kui suuri põlenguid pole toimunud ja laialdast levimist pärast ulatuslikke metsapõlenguid (Worrell 1995b). Kuigi haavad võivad suuremates metsatulekahjudes kahjustada saada või hukkuda nagu ka teised taimed, võimaldab ulatuslik juuresüsteem neil põlenud ala kiiresti rekoloniseerida. Tuli muudab sellega metsa liigilist ja vanuselist koosseisu eemaldades perioodiliselt okaspuid ja uuendades haabasid. Looduslike metsatulekahjude vähenemine on üks põhjuseid haabade arvukuse langusi skandinaavias (MacKenzie 2010).

Põlengu tüübist ja tugevusest sõltuvalt mõjuvad need ka võsude tekkele erinevalt. Mida tõsisem on tulekahju seda sügavamalt ka haava juured kahjustuvad. Kui pinnalähedased peenikesed juured hävivad, kasvatavad võsused tule eest kaitstud sügavamad juured. Kuna suuremas põlengus rohttaimed hävivad, jääb väiksema konkurentsi tõttu haabade juurtele enam toitaineid ja võsud saavad kasvada rohttaimede piirava mõjuta. (Landhäusser *et al.* 2010)

Varasemalt arvati, et metsatulekahjud mõjutavad võsude arvukust peamiselt pinnase temperatuuritõusu kaudu, kuna hävinud alustaimestikuga alal soojendab päikesekiirgus mulda rohkem. Nüüd on mõistetud, et põlengute mõju haabade paljunemisele on palju keerukam. (Frey *et al.* 2003)

3.2.6. Valgus

Enamasti tekivad haavavõsud pärast suuremat häiringut (nt. lageraie, metsapõleng), kui valgustingimused on väga head. Raie järel alles jäetud üksikud haavad jätkavad auksiini transporti juurestikku ja võsude teke on alla surutud. Siiski tekib vahel võsusid ka vanade puude all. Osaliselt varjus kasvavatel võsudel on fotosüntees alla surutud, nad paigutavad rohkem seotud süsinikku juurtesse ning maapealse osa kasv aeglustub. Säilikhaabade mõju juurevõsude hulgale ja kasvule on laialt varieeruv. (Frey *et al.* 2003)

3.2.7. Metsamajanduslike tegevuste mõju

Vana haavapuistu raie aeg võib mitmel moel mõjutada võsutekkelist uuendust. Näiteks kevadised raied (peale maapinna sulamist) võivad pinnast tihendada, põhjustada pinnavee püsimist, aga ka otseselt kahjustada haabade juurestikku. Kõige selle tulemusel võib uuendus olla ebaühtlane (Bates *et al.* 1990). Teisalt võib ka peale suvist raiet tekkida väga tihe võsuuuendus, sest mullatemperatuur on kõrge ja seda iseäranis raiejäätmete eemaldamise korral, mille suure hulgal raielangile jätmine alandab mullatemperatuuri ja takistab võsude teket.

Seega on talvine raie kõige kindlam variant eduka vegetatiivse haavauuenduse saamiseks (Frey *et al.* 2003). Kõigest hoolimata on võsude teke garanteeritud siiski peale igasugusel ajal tehtud raiet (MacKenzie 2010).

Varasematel aegadel on uuritud ka võimalusi, kuidas vähendada võsude teket peale vanade haabade raiet, et nad ei takistaks väärtuslikumate puude kasvu. Üheks praktikas kasutatavaks võtteks on vanade haabade tüvede alumises osas koore läbilõikamine mõned aastad enne nende raiet (Reim 1930, Perala 1990). Sel moel lõpetatakse elutegevuseks vajalike ainete transport lehtedest juurtesse ning nõrgestatud juured pole võimelised enam võsusid moodustama. Tüvelt terve ringi ulatuses koore läbilõikamine katkestab lisaks ka auksiini transpordi juurtesse, aga ksüleemi pidi üles liikuvate tsütokiniinide transport toimub edasi. Seega apikaalset dominantsust ei häirita ja tulemuseks on vähemate võsude teke (Perala 1990).

3.3. Bioutilised tegurid

3.3.1. Eelmise puistupõlvkonna mõju

Juurestiku süsivesikuvaru iseloomustatakse juure mittestruktuursete süsivesikute sisalduse abil. See näitab vabade, lahustuvate suhkrute ning tärglise summeeritud massi osakaalu kogu juuresüsteemi massist. Suurim mittestruktuursete süsivesikute varu (22%) on kasvuperioodi lõpus, kui taimed viivad toitained talveks säilituskudedesse, et oleks mille arvelt käivitada kevadine kasv. Väikseim (11%) on see varu varakevadel pärast lehtimist. Toitainearvad juurtes ei mõjuta küll juurevõsude teket kuid neil on määrav roll võsude varajase kasvu tagamisel, seni kuni võsudel arenevad lehed ei ole veel piisava fotosünteesivõimekusega. (Landhäusser *et al.* 2006)

Seetõttu on peale talvist häiringut (raiet) tekkivate võsude lehepinna kasv ja biomassi produktsioon tunduvalt parem võrreldes võsude kasvuga peale kevadel või suvel tehtud raiet (Landhäusser & Lieffers 2003). Ootuspäraselt on viljakatel kasvukohtadel kasvavate produktiivsete haavikute raie järel ka võsude arvukus ja kasvukiirus väga suured (Frey *et al.* 2003).

Maapinna ettevalmistamine peale vana puistu raiet ei pruugi võsude teket soodustada, sest vigastatakse juuri ja seetõttu peavad tekkivad võsud kasutama väiksema ulatuse ja toitainearvuga vana juurestikku (Frey *et al.* 2003). Teisalt paljastab see mineraalmulla päikesele ja tõstab mullatemperatuuri, mis võib mõjuda jällegi soodsalt.

3.3.2. Kahjustajad

Üheks noorte haabade esialgse kiire kasvu põhjuseks võib olla vajadus herbivooride ulatusest välja kasvada. See tähendab, et looduslik valik on soosinud haabasad, mille võsud esimestel aastatel kõige kiiremini suudavad kasvada. Lisaks toitumisega tekitatud otsesele kahjule kulutab see pikaajaliselt kordudes juurestiku süsivesikuvarud. Puu ladva eemaldamine (söömise või ka murdmise teel nagu põdrad sageli teevad oma territooriumi tähistamiseks) aeglustab selle taastumist ja kogu puu kasvu märkimisväärselt ning võib katkestada apikaalse domineerimise ja taim jääb valguskonkurentsis teistele alla (Landhäusser *et al.* 2010).

Tõsist ohtu haava paljunemisele sõraliste, peamiselt punahirve (*Cervus elaphus*), poolt on jälgitud Yellowstone'i rahvuspargis. Pärast huntide (*Canis lupus*) tõrjumist rahvuspargist 1926. Aastal tõusis punahirve arvukus hüppeliselt. Järgneva 70 aasta jooksul haab edukalt ei paljunenud, välja arvatud aladel, kus looduslike takistuste tõttu on hirvede liikumine raskendatud. Huntide taasasustamine ja punahirve arvukuse langus on taastanud haava eduka vegetatiivse paljunemise. (Ripple & Larsen 2000)

Skandinaavias on põtrade (*Alces alces*) arvukuse tõusuga sattunud haabade uuenemine suure surve alla. Haabade arvukus on languses, sest herbivoorid ei võimalda kasutada haabade konkurentsieelist teiste taimede ees häiringujärgsete alade hõivamisel (MacKenzie 2010). Pika aja jooksul võib loomade haabadest toitumine vähendada haabade levimist, muuta vanuselist koosseisu, suurendada suremust ja kokkuvõttes põhjustada haabade arvukuse langust (Landhäusser 2010).

Seentest võib ulatuslikult kahjustada haavavõsusi *Pollaccia radiosa* põhjustades tipuvõrsete kuivamist (Tamm 2000).

Olulisimad putukad, kes on ohtlikud peamiselt noortele haabadele, on suur haavasikk *Saperda populnea* ja väike haavasikk *Saperda charcharias*. Nad närivad käike tüvedes ja okste tüükaosadel nakatades puid seenhaigustega. Ulatuslikud kahjustused põhjustavad kasvu pidurdumist, tüvede deformeerumist ning okste murdumist. Lehtede kahjurid võivad arvukalt esinedes hävitada kuni 50% haavanoorendiku lehtedest, pidurdades sellega kasvukiirust. (Tamm 2000)

3.3.3. Konkurents

Olenevalt kasvukohast võib taimede omavaheline konkurents tugevalt mõjutada haabade vegetatiivset paljunemist ja kasvu. Suurim on konkurents viljakatel parasniisketel muldadel. Ressursside (eelkõige valguse, toitainete ja vee) pärast konkureerimine vähendab haabade kasvukiirust. Võimalik, et konkurentide suurim mõju haabade paljunemisele on kaudne ning avaldub hoopis tiheda alustaimestiku poolt põhjustatud madalama pinnase temperatuuri kaudu. Pioneerliigina kasutab haab soodsaid tingimusi kiireks paljunemiseks ja kasvuks, saavutades sel viisil eelise teiste puuliikide ees. (Frey *et al.* 2003)

Vanade haabade raie või muul moel hukkumise järel tekib ohtralt juurevõsusi, mille arvukus võib esimestel aastatel olla üle 100 000 võsu hektaril. Reeglina on viljakal kasvukohal

palju võsusid, mis kasvavad kiiresti ja kuigi paari aasta möödudes algab puudevahelisest konkurentsist tulenev iseharvenemine, on selline tihe võsa haabade uuenemiseks väga soodne, sest esialgne suur võsude arvukus võimaldab antud ala paremini hõivata (teiste konkurentide ees), tagab ühtlase puistu väljakujunemise ning sisaldab endas ka piisavat reservi, et saada üle võimalikest herbivooride ja haiguste kahjustustest (Frey *et al.* 2003).

Kokkuvõte

Haavad (harilik ja ameerika haab) on ühed kõige suurema levikuga puuliikidest maailmas, kes on kohastunud eluks väga erinevates keskkonnatingimustes. Nad on pioneerliigid, kes koloniseerivad esimesena tugevatest häiringutest mõjutatud alasid. Vegetatiivne paljunemine on haabade lühikese eluea ja seemnest tärganud taimede nõrga konkurentsivõime tõttu väga oluline ning võimaldab isegi üksikutel seemnest tekkinud puudel hõivata aja jooksul suuri alasid. Raieküpsete haabade ulatusliku tüvemädanikukahjustuse tõttu on neid peetud metsanduslikult väheväärtuslikuks ning varasemalt on uuritud nende vegetatiivse paljunemise takistamist. Viimase paarikümne aasta jooksul on hakatud haavapuitu kasutama paberi- ja energiapuidu allikana ning on tekkinud suurem majanduslik ja ka teaduslik huvi haabade vastu.

Juure- ja kännuvõsude tekke käivitab kasvuhormoonide auksiini ja tsütokiniini kontsentratsioonide suhte muutus juurtes peale vana puu hukku (raiet), kui apikaalne domineerimine ja auksiini transport juurtesse lakkab. Võsude arvukust ja kasvu mõjutavatest keskkonnateguritest on põhjalikumalt uuritud toitainete kättesaadavust, mulla temperatuuri, herbivooride, metsapõlengute ja konkurentsi mõju. Sageli on uuritud üksikute tegurite mõju võsude arengule ning mõnikord on saadud tulemused olnud vastuolulised. Kõige rohkem on võsude arvukust ja kasvu positiivselt mõjutava tegurina välja toodud temperatuuri. Ka mitmed teised eraldi välja toodud tegurid omavad lisaks otsesele mõjule kaudset mõju läbi temperatuuri tõstmise, nt. maapinna ettevalmistus ja metsapõleng vähendavad konkureerivate taimede arvukust, aga võimaldavad ka mulla paremat soojenemist. Sellest võib järeldada, et haavavõsude arengut mõjutavad tegurid on omavahel tihedalt seotud. Vähem uuritud aspektidena võib välja tuua mullaniiskuse mõju. Ka tegurite koosmõjudele on vähe tähelepanu pööratud. Enamiku tegurite puhul on küll teada nende arvatav mõju võsude arvukusele ja kasvule, aga puuduvad konkreetsed teadmised täpsetest muutustest füsioloogilistes protsessides, mille kaudu need tegurid kasvu mõjutavad.

Summary

Vegetative regeneration of aspen and environmental factors affecting it

Aspens (European and American aspen) are some of the widest distributed tree species in the world, who can live under wide range of environmental conditions. They are pioneer species, who often colonise areas after strong disturbances. Vegetative regeneration is an important way of reproduction for aspens due to their relatively short life span and weak competitive ability of seedlings. Vegetative reproduction with root suckers enables even a single seed-originating tree to colonise large territory during the course of time. Due to high damage rate by trunk heart rot, traditionally aspens have been regarded as unfavoured trees in forestry. Measures to prohibit their dispersal via suckers have been studied. However, during the past decades interest in aspen has increased due to its growing usage as raw material for paper and energy industry.

The growth of root and stump sprouts is initiated by the change in the concentrations of growth hormones auxin and cytokinin in the roots after the removal of the old aspen tree when apical dominance and transport of auxin into the roots is stopped. Among factors that influence the number and growth of root and stump suckers, more frequently studied factors are nutrient availability, soil temperature, herbivory, forest fire and competition. Quite often the impact of one single factor is studied and sometimes contradictory results have been obtained. Most often temperature has been highlighted as the factor influencing the number and growth of suckers. Several other mentioned factors that have been shown to increase suckering, have an indirect effect by the means of increasing soil temperature. For example, site preparation and forest fire reduce the amount of competing plants, but they also raise the soil temperature. It could be concluded that the factors affecting sucker initiation and growth are closely connected and probably interacting. As a less studied factor, soil moisture can be brought out. Also interactions of several factors have deserved less attention in studies. In the case of most factors their effect on number and growth of suckers is known but the exact alterations in physiological processes causing these changes remain poorly understood.

Kasutatud kirjandus

- Bates, P.C., Blinn, C.R. & Alm, A.A. (1990) A survey of the harvesting histories of some poorly regenerated aspen stands in northern Minnesota. *In: Adams, R.D. (ed.) (1990) Aspen symposium '89. Proc. Symp., July 25–27, 1989, Duluth, Minnesota.* USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NC–140, 221–230.
- Cervera, M. T., Storme, V., Soto, A., Ivens, B., Van Montagu, M., Rajora, O. P. et al. (2005) Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **111**, 1440–1456.
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M. & Frey, B. R. (2002) Soil nutrition and temperature as drivers of root suckering in trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research* **32**, 1685–1691.
- Frey, B. R., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M., Comeau, P. G. & Greenway, K. J. (2003) An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 1169–1179.
- Hedenas, H., Lundin, K. & Ericson, L. (2006) Interaction between a lichen and a fungal parasite in a successional community: Implications for conservation. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 207–216.
- Jüriado, I., Paal, J. & Liira, J. (2003) Epiphytic and epixylic lichen species diversity in Estonian natural forests. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1587 - 1607.
- Keskkonnateabe keskus (2013) Aastaraamat Mets 2011. Tartu.
- Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Lõhmus, K., Tullus, A., Räim, O., Lubenets, K., Tulva, I., Uri, V., Zobel, M., Kull, O., & Söber, A. (2011) An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany*, **72**, 432–438.
- Laas, E. (1987) *Dendroloogia*. Valgus, Tallinn, Estonia.
- Laas, E. (2011) Muld ja mets. *Metsamajanduse alused* (eds Laas, E., Uri, V. & Valgepea, M.), pp. 125–161. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu, Estonia.
- Landhäusser, S.M. & Lieffers, V.J. (2003) Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees: Structure and Function*, **17**, 471–476.

- Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J. and Mulak, T. (2006) Effects of soil temperature and season of decapitation on sucker initiation of intact aspen *Populus tremuloides* root systems. *Scan. J. For. Res.*, **21**, 299–305.
- Landhäusser, S.M., Wan X., Lieffers, V.J. & Chow, P. (2010) Nitrate stimulates root suckering in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Can J For Res*, **40**, 1962–1969.
- Lokko, S. (2014) Haavikute majandamine Järvselja ÕKMK-s kvartal 243 asuva näidiskatseala põhjal. Magistritöö metsamajanduse erialal, Eesti Maaülikool.
- Metsa majandamise eeskiri. 2007. Riigiteataja. – eRT. [<https://www.riigiteataja.ee/akt/12771900>] (26.05.2014)
- Lutter, R., Tullus, A., Kraav, J., Tullus, T., Tullus, H. (2013) Productivity, Nutrient Content and Leaf Characteristics of a Vegetatively Regenerated Hybrid Aspen Stand in Hemiboreal Estonia. *In: Proceedings of the 21th European Biomass Conference: 21th European Biomass Conference and Exhibition, Copenhagen, Denmark, 3-7 June, 2013.* ETA-Florence Renewable Energies, 176–181.
- Lõhmus, A. & Lõhmus, P. (2011) Old-forest species: the importance of specific substrata vs. stand continuity in the case of calicioid fungi. *Silva Fennica*, **45**, 1015–1039.
- MacKenzie, N.A. (2010) Ecology, conservation and management of Aspen A Literature Review. Scottish Native Woods, Aberfeldy, Scotland.
- Madson, C. (1996) Trees born of fire and ice. *National Wildlife*, **34**, 28-34.
- Mason, W., Easton, E. & Ennos, R. (2002) Variation in aspen in Scotland: genetics and silviculture. *In: Cosgrove, P. & Amphlett, A. eds. The biodiversity & management of aspen woodlands. Proceedings of a one-day conference held in Kingussie, Scotland, on 25 May 2001.* The Cairngorms Local Biodiversity Action Plan, 45-55.
- Mitton, J.B. & Grant, M.C. (1996) Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *Bioscience*, **46**, 25–31.
- Muiste, L. (1960) Hooldusraietest haavapuistutes. Eesti Põllumajanduse Akadeemia Teaduslike tööde kogumik. Eesti Põllumajanduse Akadeemia, Tartu, Estonia.

- Mundell, T. L., Landhäusser, S. M. & Lieffers, V. J. (2008) Root carbohydrates and aspen regeneration in relation to season of harvest and machine traffic. *Forest Ecology and Management*, **255**, 68–74.
- Myking, T., Bøhler, F., Austrheim, G. & Solberg, E. J. (2011) Life history strategies of aspen (*Populus tremula* L.) and browsing effects: a literature review. *Forestry*, **84**, 61-71.
- Perala, D.A. (1977) Manager's Handbook for Aspen in the North-Central States. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NC-36. North Central For. Exp. Sta., St. Paul, Minnesota, USA.
- Perala, D.A. (1990) *Populus tremuloides* Michx. quaking aspen. Silvics of North America, Volume 2, Hardwoods, USDA For. Serv. Agric. Handbook No. 654 (eds Burns, R.M., Honkala, B.H.), pp. 555–569. U.S. Government Printing Office, Washington, USA.
- Puettman, K. J., Coates, K. D., Messier, C. (2008) A Critique of Silviculture: Managing for Complexity. Island Press, Washington D.C., USA.
- Reim, P. (1930) Haava paljunemisbioloogia. Tartu Ülikooli Metsaosakonna toimetused 16. Ülikooli õppemetskond, Tartu, Estonia.
- Ripple, W.J. & Larsen, E.J. (2000) Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park, USA. *Biol. Conserv.* **95**, 361–370.
- Roht, U. (2011) Ulukid metsas. Metsamajanduse alused (eds Laas, E., Uri, V. & Valgepea, M.), pp. 263–283. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu, Estonia.
- Rytter, L. (2006) A management regime for hybrid aspen stands combining conventional forestry techniques with early biomass harvests to exploit their rapid early growth. *Forest Ecology and Management*, **236**, 422–426.
- Stenvall, N., Haapala, T. & Pulkkinen, P. (2006). The role of a root cutting's diameter and location on the regeneration ability of hybrid aspen. *Forest Ecology and Management*, **237**, 150-155.
- Tamm, Ü. (2000) Haab Eestis. Eesti Loodusfoto, Tartu, Estonia.
- Tullus, A., Rytter, L., Tullus, T., Weih, M. & Tullus, H. (2012) Short-rotation forestry with hybrid aspen (*Populus tremula* L.×*P. tremuloides* Michx.) in Northern Europe. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **27**, 10–29

- Vares, A., Tullus, A. & Raudoja, A. (2003) Hübriidhaab – ökoloogia ja majandamine. Triip, Tartu, Estonia.
- Wan, X.C., S.M. Landhäuser, V.J. Lieffers & J.J. Zwiazek. (2006) Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiol.* **26**, 681–687.
- Worrell, R. (1995a) European aspen (*Populus tremula* L.) – a review with particular reference to Scotland. 1. Distribution, ecology and genetic variation. *Forestry.* **68**, 93–105.
- Worrell, R. (1995b) European aspen (*Populus tremula* L.) – a review with particular reference to Scotland. 2. Values, silviculture and utilization. *Forestry.* **68**, 231–243.

Lisa 1. Fotod



Joonis 3. Haavametsa haavik Järveljal. Puistu vanus: 92 a, puude keskmine kõrgus: 37,5 m, keskmine rinnasdiameeter: 44,8 cm, hektaritagavara: 836 tm (Lokko 2014). Autori foto.



Joonis 4. Üheaastased hübriidhaava kännuvõsud Järveljal, mis on tekkinud peale 6-aastase puu raiumist. Kännuvõsude tihedus 85 000 tk/ha, keskmine kõrgus 2,27 m. Autori foto.



Joonis 5. Juurevõsudest uenenenud haavik Järveljal. Vanus: 15 a, puude arv: 28 000tk/ha, neist valitsevaid 11 000tk/ha, keskmine kõrgus: 9,17m. Autori foto.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, _____ Rauno Pihlak _____,

(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
_____ Haabade vegetatiivne paljunemine ja selle seosed keskkonnateguritega

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on _____ teadur Arvo Tullus (PhD) _____,

(juhendaja nimi)

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2014**