

Tartu Ülikool  
Bioloogia-Geograafiateaduskond  
Botaanika ja ökoloogia instituut

Andrus Rohejärv

**Ehituslikud iseärasused, mis määravad puude hüdraulilise juhtivuse**

Magistritöö

Juhendaja: dots. Arne Sellin

Tartu 2007

## Sisukord

1. Sissejuhatus	4
1.1. Huberi väärtus ( <b>HV</b> )	7
1.1.1. Maltspuidu ristlõike pindala ja lehepinna suhte ökofüsioloogiline tähtsus	7
1.1.2. Keskkonnafaktorid, mis mõjutavad Huberi väärtust	8
1.1.3. Puu vanuse mõju Huberi väärtusele	9
1.1.4. Huberi väärtuse varieeruvus võra piires	11
1.2. Ksüleemi anatoomiline ehitus ja erijuhtivus	12
1.2.1. Ksüleemi anatoomilise ehituse funktsionaalne tähtsus	12
1.2.2. Ksüleemi erijuhtivuse mõiste	14
1.2.3. Keskkonnafaktorid, mis mõjutavad ksüleemi anatoomilist ehitust ja erijuhtivust	15
1.2.4. Puu vanuse mõju ksüleemi anatoomilisele ehitusele ja erijuhtivusele	17
1.2.5. Ksüleemi anatoomilise ehituse ja erijuhtivuse varieeruvus võra piires	18
1.3. Ksüleemi kavitatsioon	20
1.3.1. Kavitatsiooni olemus	20
1.3.2. Kaviteerunud juhtelementide täitumine veega	20
2. Materjal ja meetodika	23
2.1. Uurimisala iseloomustus	23
2.2. Huberi väärtuse määramine	23
2.3. Puidu anatoomiline uurimine	24
2.4. Andmete analüüs	25
3. Tulemused	27
3.1. Huberi väärtus	27
3.1.1. <b>HV</b> kõrguslik varieeruvus võras	27
3.1.2. <b>HV</b> varieeruvus sõltuvalt oksa järgust ja asukohast oksal	29
3.1.3. Oksa suuruse mõju Huberi väärtusele	30
3.2. Ksüleemi anatoomilised ja hüdraulilised karakteristikud	33
3.2.1. Vertikaalne varieeruvus võras	33
3.2.2. Radiaalne varieeruvus võras	39
3.2.3. Varieeruvus sõltuvalt oksa järgust	41
4. Arutelu	45
4.1. Huberi väärtus	45
4.2 Ksüleemi anatoomilised ja hüdraulilised omadused	47
4.2.1. Vertikaalne varieeruvus	47

4.2.2. Radiaalne varieeruvus	48
4.2.3. Varieeruvus sõltuvalt oksa järgust	50
Kokkuvõte	51
Summary	53
Tänuavaldused	55
Kasutatud kirjandus	56
Lisad	

## 1. SISSEJUHATUS

Maismaataimede edukus konkrentsis ning nende ellujäämine sõltuvad veetranspordisüsteemi võimekusest ja efektiivsusest asendamaks transpiratsiooni käigus lehtedest kaotatud vett (Willigen *et al.* 2000; Maherali *et al.* 2004; Buckley & Roberts 2005). Lehtede veevarustus sõltub taime hüdraulilisest arhitektuurist, mis kirjeldab ksüleemi hüdraulilise juhtivuse, anatoomilise ehituse ja varustatava lehestiku suuruse vahelisi seoseid (Cruiziat *et al.* 2002). Puittaimed kulutavad hüdraulilise süsteemi ülesehitamiseks ja funktsionaalsena hoidmiseks märkimisväärsed ressursse. Maismaataimede evolutsiooniline areng kõrgemaks kui mõni sentimeeter saigi toimuda efektiivse vettjuhtiva süsteemi väljakujunemise tõttu, sest kuuma päikeselisel päeval võib transpiratsiooni käigus kaotatav veehulk ületada kogu taime veesisaldust (Kramer & Boyer 1995). Hüdrauliline arhitektuur võib puude suurte mõõtmete tõttu piirata nende lehtede varustatust veega, gaasivahetust võras, levikut erinevates kasvukohtades ja isegi liigile omast suurimat kõrgust (Tyree 2003). Väikestel taimedel on suurim takistus vee liikumisele lokaliseeritud juurte ja lehtede elusates kudedes. Suurtel puudel on mitmetel juhtudel näidatud, et hoopis tüvi või oksad moodustavad suurima takistuse vee liikumisel juurtest lehtedesse (Tyree & Ewers 1991).

Transpiratsiooni tuleb käsitleda kui vältimatut protsessi, sest koos õhulõhede kaudu fotosünteesiks vajaliku süsihappegaasi neelamisega kaasneb paratamatult veekaotus (Uemura *et al.* 2004). Transpiratsioonis saab eristada kaks etappi: vee aurumine mesofüllirakukestade pinnalt intertsellulaaridesse ning seejärel difundeerumine läbi õhulõhede ja kutiikula väliskeskonda (Kramer & Boyer 1995). Aurumine lehtedest käivitab vee absorptsiooni juurtes. Aurumise käigus leherakkude veepotentsiaal langeb, mis põhjustab vee liikumist leheroodude ksüleemist mesofüllirakkudesse. Vähenenud veepotentsiaal ( $\Psi$ ) lehe juhtkudedes kandub kohesioonijõudude mõjul läbi pidevate veesammaste juurteni välja, mis alanenud  $\Psi$  tõttu imavad mullast vett (Kramer & Boyer 1995).

Transpiratsiooni intensiivsuse määravad olemasoleva vee hulk aurumispindadel, vee aurustamiseks vajaliku energia olemasolu ning takistused veeauru difusiooni teekonnal. Vee aurumist põhjustab lehe ja teda ümbritseva õhu vaheline veeaururõhu gradient, mis sõltub temperatuurist ja absoluutsest õhuniiskusest. Peamisteks takistusteks veeauru difusiooni teel on õhulõhed ja kutiikula ning lehelähedane õhukiht (piirkiht), mille takistus sõltub lehe suurusest ja tuule kiirusest (Kramer & Boyer 1995). Transpiratsiooni käigus lehed jahtuvad, ksüleemimahla liikumine kiireneb ning risosfääris suureneb mineraalainete absorptsioon. Intensiivselt transpireerivad lehed on reeglina jahedamad kui madala transpiratsiooni tasemega lehed, kuigi

päikese käes ohtlikult üle kuumenevad lehed harva, isegi kui transpiratsioon on vähenenud veepuuduse tõttu ja lehed on närbunud (Kramer & Boyer 1995).

Hüdraulilise süsteemi võimekus on lisaks lehtede veevarustusele oluline ka taime kasvu, täpsemalt rakkude jagunemise seisukohalt. Taime kasv ja transpiratsioon on teatud mõttes konkureerivad protsessid vee kättesaadavuse suhtes. Rakkude jagunemise eelduseks on kudede piisav veevaru, et säilitada turgorit. Intensiivse transpiratsiooni korral, kui taimede veevarustatus pole piisav, seiskub nende kasv (Kramer & Boyer 1995).

Praegusel ajal valitseb taimefüsioloogide hulgas üldjoontes konsensus, et ksüleemimahla paneb taimedes ülespoole liikuma transpiratsioonist põhjustatud veesammaste hõrendus ja pingeseisund. Seda protsessi kirjeldab kohesiooni teooria, mille põhiseisukohad on järgmised (Kramer & Boyer 1995):

1. Vee molekulide vahel toimivad tugevad kohesioonijõud, mistõttu peenikestes kapillaarides nagu ksüleemieleendid on võimalik veesambale ilma selle katkemiseta rakendada mitme MPa suurust negatiivset rõhku.
2. Vesi moodustab taimedes katkematu ahela alates mesofüllirakkude välispinnalt, läbi veest küllastunud rakukestade ja ksüleemelementide kuni vett absorbeerivate juurte epibleemi pinnani.
3. Vee aurumine taimerakkudest, eelkõige lehtedest, langetab veepotentsiaali, mis põhjustab vee voolamise juhtkoest vett kaotavatesse rakkudesse. Sellega kaasneb rõhu vähenemine ksüleemis ja pinge kasvamine kogu taime hüdraulilises süsteemis.
4. Tekkinud pinge kandub edasi juurteni, mis imavad mullast vett.

Biomassi allokatsiooni võras iseloomustab Huberi väärtus (*Huber value*, **HV**) - maltspuidu ristlõike pindala ja antud kohast apikaalselt paikneva lehestiku pindala suhe (Tyree & Ewers 1991). **HV** väljendab investeringu suurust juhtkudedesse varustada oleva ühikulise lehestiku pindala kohta ning pakub huvi eelkõige lehtede veevarustuse seisukohalt. Teisalt määrab maltspuidu anatoomiline ehitus ära ksüleemi veejuhtivuse efektiivsuse, mistõttu on oluline pöörata tähelepanu ka puidu anatoomiat mõjutavatele teguritele. Lisaks eelnimetatud parameetritele omab ksüleemi juhtivusele mõju juhtelementide kaviteerumisrisk, mis limiteerib trahheede/trahheiidide mõõtmeid ja liikide levikuvõimalusi. Ksüleemi evolutsioonis on täheldatav trend trahheede pikenemise ja läbimõõdu suurenemise, pooride arvu ja mõõtmete suurenemise ning sõelplaatide takistuse vähenemise suunas. Need arengud toovad kaasa ksüleemi efektiivsuse kasvu, kuid samas suureneb kaviteerumisrisk. Ksüleemi evolutsioonile on hoogu juurde andnud CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni vähenemine atmosfääris möödunud 100 miljoni aasta vältel (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Ksüleemi hüdrauliline juhtivus väljendatuna lehe pinnaühiku kohta (**G**) on defineeritav kui antud ksüleemilõiku läbiva veevoolu kiirus veepotentsiaalide erinevuse kohta, jagatud apikaalselt paikneva lehestiku pindalaga (Reid *et al.* 2005):

$$\mathbf{G} = \frac{\mathbf{Q}}{\Delta\Psi \cdot \mathbf{A}_L} \quad , \quad (1)$$

kus **G** on hüdrauliline juhtivus ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$ ),

**Q** - veevoolu ruumkiirus ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ),

**Ψ** - veepotentsiaal (Pa),

**A<sub>L</sub>** - proovikohast apikaalselt paiknev lehestiku pindala ( $\text{m}^2$ ).

Ksüleemi erijuhtivus on arvutatav järgmise valemiga (Reid *et al.* 2005):

$$\mathbf{k}_S = \frac{\mathbf{Q} \cdot \mathbf{L} \cdot \boldsymbol{\eta}}{\mathbf{A}_S \cdot \Delta\Psi} \quad , \quad (2)$$

kus **k<sub>S</sub>** on ksüleemi erijuhtivus ( $\text{m}^2$ ),

**L** - transporditee pikkus (m),

**η** - vee dünaamiline viskoossus (Pa s),

**A<sub>S</sub>** - maltspuidu ristlõike pindala ( $\text{m}^2$ ).

Avaldades **Q** valemist (2) ja asendades selle valemisse (1), saame

$$\mathbf{G} = \frac{\mathbf{k}_S \cdot \mathbf{A}_S}{\mathbf{A}_L \cdot \mathbf{L} \cdot \boldsymbol{\eta}} = \frac{\mathbf{k}_S \cdot \mathbf{H}\mathbf{V}}{\mathbf{L} \cdot \boldsymbol{\eta}} \quad . \quad (3)$$

Seega on taime varre hüdrauliline juhtivus võrdeline Huberi väärtuse ja ksüleemi erijuhtivusega ning pöördvõrdeline juhteteede pikkuse ja vee viskoosusega. Käesolevas magistritöös keskendutakse Huberi väärtusele ja ksüleemi erijuhtivusele – kuidas need kaks parameetrit mõjutavad arukase (*Betula pendula*) hüdraulilist juhtivust.

## 1.1. Huberi väärtus (HV)

### 1.1.1. Maltspuidu ristlõike pindala ja lehepinna suhte ökofüsioloogiline tähtsus

Taime varre peamisteks funktsioonideks on vee ja toitainete transport (süsteem ainete kaugtranspordiks) ning teiste organite toetamine (mehaaniline tugi). Ksüleem, mis puittaimedel toimib nii juht- kui ka tugikoena, on puude võras varieeruva anotoomilise ehitusega. Sõltuvalt liigist ja keskkonnatingimustest pakub puit kas paremat mehaanilist tuge või on efektiivsemaks juhtkoeks, s.t. on suurema erijuhtivusega (Joyce & Steiner 1995). Huberi väärtusega iseloomustatakse ksüleemi kui veetranspordikanali suurust transpireeriva pinna pindalaühiku kohta, peegeldades kaudselt (ehituslikus plaanis) veevarustuse ja -kadude vahekorda. Liaanidel on enamasti väga madal HV ja suur ksüleemi erijuhtivus, sest toetudes teistele taimedele, on nende varres esikohal vee ja toitainete transportimise funktsioon. Suure läbimõõduga trahheed kompenseerivad liaanide varte väikese diameetri. Sämplehiku (*Bauhinia*; *Fabaceae*) liikidel, mis kuuluvad erinevatesse eluvormidesse, teostatud võrdlev uurimus näitas, et põõsastel on suurim HV, puudel vahepealne ja liaanidel väiksem (Tyree & Ewers 1991). Okaspuudel on Huberi väärtused oluliselt suuremad kui kaheidulehelistel puudel-põõsastel, sest neis toimub vee transport peenemate ja lühemate trahheiidide kaudu, mistõttu ksüleem on väiksema erijuhtivusega. Trahheiidide eelis võrreldes trahheedega on suurem vastupidavus külmumisest tingitud embolismile (Ewers 1985).

Maltspuidu pindala ja lehestiku pindala suhe sõltub seega olulisel määral puidu anotoomilisest ehitusest: rõngassoonelistel puuliikidel on trahheede suurema läbimõõdu tõttu takistus vee liikumisele maltspuidus väiksem kui hajussoonelistel liikidel. Uuritud rõngassoonelistel puudel on lehestiku pindala 117-206% suurem kui hajussoonelistel liikidel sama maltspuidu ristlõike pindala juures (Martin *et al.* 1998). Ka maltspuidu veemahutavus sõltub anotoomilisest ehitusest - see väheneb puidu tiheduse kasvades (Bucci *et al.* 2004).

Huberi väärtusel on ka teatud rakenduslik tähtsus: määrates maltspuidu ristlõikepindala teatud kõrgusel puu tüves, saab prognoosida lehestiku pindala või biomassi suurust. Vajadus leida lehestiku pindala tekib sageli ökoloogilistes ja tootmisbioloogilistes uuringutes, hindamaks näiteks tüvepuidu juurdekasvu efektiivsust või puistu koguassimilatsiooni. Maltspuidu pindala, mõõdetuna võra alusel, ja lehestiku massi või pindala vahel on tavaliselt lineaarne seos (Shelburne *et al.* 1993). Allomeetrilist seost maltspuidu pindala ja lehestiku pindala vahel märkas esimesena saksa uurija B. Huber möödunud sajandi 30ndatel aastatel (McDowell *et al.* 2002). Pensilvaania saare (*Fraxinus pennsylvanica*) ja *Quercus falcata* puhul on rinnakõrguselt mõõdetud maltspuidu pindala täpsemaks argumenttunnuseks lehestiku pindala või massi ennustamisel. Ebatäpsema hinnangu andsid nii puu diameeter rinnakõrgusel, kogu tüve ristlõike pindala kui ka kevadpuidu ja viimase aastarõnga pindalade summa mõõdetuna rinnakõrguselt

(Meadows & Hodges 2002). Keerdmänni (*Pinus contorta*) puhul osutus lehestiku pindala täpsemaks hinnanguks elusvõra alusel määratud maltspuidu pindala. Maltspuidu erijuhtivuse arvesse võtmine (hüdrauliline erijuhtivus  $\times$  maltspuidu pindala) avaldas minimaalset mõju lehepinna ennustamise täpsusele (Shelburne *et al.* 1993).

### 1.1.2. Keskkonnafaktorid, mis mõjutavad Huberi väärtust

Huberi väärtust mõjutavad mitmed puistut iseloomustavad suurused - puistu vanus, tihedus, harvendusraided ja kasvukoha viljakus (Mencuccini & Grace 1994). Keerdmänni tihedas puistus on Huberi väärtus umbes poole suurem kui hõredas puistus. Selle põhjuseks võib olla, et tugevama konkurentsi tingimustes on puude tüvedes suhteliselt rohkem väikese diameetriga ksüleemielemente ja seepärast ka väiksem erijuhtivus. Samas on puudel tihedas puistus väiksema hüdraulilise juhtivuse tõttu lehestiku pindala väiksem. Keerdmänni uurides leiti, et Huberi väärtus sõltub rohkem puistu rinnaspindalast, s.t. tihedusest, kui kasvukoha viljakuse indeksist (Shelburne *et al.* 1993).

Reid jt. (2003) võrdlesid keerdmänni dominantseid, vahelmisi ja allasurutud isendeid, mis kasvasid keskmise ja madala viljakusega mullal: **HV** oli mõlemas kasvukohas väikseim dominantsetel ja suurim allasurutud puudel. Puidu erijuhtivus oli suurim dominantsetel puudel ja kõrgem viljakamas kasvukohas. Nendel puudel oli maltspuidu välimistes aastarõngastes suurem osakaal kevadpuidul võrreldes allasurutud puudega. Kompenseerimaks maltspuidu madalat erijuhtivust, oli aeglaselt kasvavatel allasurutud puudel suhteliselt palju maltspuitu lehestiku pinnaühiku kohta (Reid *et al.* 2003).

Erinevad taimeliigid reageerivad vee puudusele mullas ja madalale õhuniiskusele atmosfääris erinevalt. Lühiajalises skaalas reguleerivad taimed leherakkude osmootset potentsiaali, õhulõhede avatust ja vee kasutamise efektiivsust. Pikaajalise veepuuduse korral toimuvad muutused taimede ehituses, näiteks väheneb lehestiku pindala, samas kui juured tungivad sügavamale mulda (Mencuccini & Grace 1994). **HV** on reeglina väiksem niiskuslembestel ja varjutalumatel liikidel võrreldes kuivematel kasvukohtadel kasvavate ja valgusnõudlike liikidega. Võrdne pindala maltspuitu suudab varjulembestel liikidel varustada suuremat lehestiku pinda kui valgusnõudlikel liikidel.

Mencuccini ja Grace (1994) uurisid harilikul männil (*Pinus sylvestris*) **HV** sõltuvust paikkonna sademete hulgast. Valiti kaks sarnase geograafilise päritolu, vanuse, geneetilise varieeruvuse, tiheduse ja mullaviljakusega puistut - üks Šotimaa lääneosas (niiske ja jahe kliima) ning teine Inglismaa idaosas (soe ja kuiv kliima). Nii rinna kõrgusel kui võra alusel tehtud mõõtmiste põhjal oli Inglismaa prooviala puudel **HV** suurem, kusjuures maltspuidu juhtivus oli

mõlemas puistus sarnane. Okste aluselt mõõdetuna oli **HV** samuti suurem kuivemas kasvukohas. Inglismaa proovialal vähenes **HV** puu kasvades, kuid Šotimaa kasvukohas vanuselisi erinevusi ei täheldatud (Mencuccini & Grace 1994). Tegelikult on harilikul männil leitud **HV** olulisi erinevusi üle kogu Euroopa, kusjuures statistiliselt olulised positiivsed seosed esinesid **HV** ning keskmise suvise veeaururõhu defitsiidi ja maksimaalse suvise temperatuuri vahel (Mencuccini & Bonosi 2001).

Hariliku kanarbiku (*Calluna vulgaris*) veevahetust ja veetransporditeede ehitust on uuritud Suurbritannia kahes piirkonnas keskmise aastase sademete hulgaga vastavalt 600 ja 1500 mm. Väiksema sademete hulgaga kasvukohas ületas **HV** keskmiselt kahekordselt niiskema kasvukoha vastavaid väärtusi (Jackson *et al.* 1999). Sellin (2001) võrdles Huberi väärtusi harilikul kuusel (*Picea abies*) kolmes erinevas kasvukohas: liigniiskes rabastavas metsas ning kõrgemate puude varjus ja vabalt kasvavatel puudel mineraalmullal. **HV** oli madalaim rabas, keskmine vabalt kasvavatel puudel ja kõrgeim varjutingimustes kasvavatel puudel.

Lõuna-Ameerika troopilistes mägedes kasvavad pioneerliigid kui ka metsaliigid reageerisid põuale **HV** suurenemisega (Sobrado 2003). Ksüleemi erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta jäi aga muutumatuks, tasakaal lehtede veevarustuse ja veekadude vahel saavutati õhulõhede sulgemise ning lehtede langetamisega. Kuna defoliatsioon on võrreldamatult kulukam õhulõhede avatuse reguleerimisest, siis on see enam levinud viljakal mullal kasvavatel liikidel (Sobrado 2003). Shumway jt. (1991) leidsid katsetes pensilvaania saare seemikutega samuti, et põua mõjul **HV** suureneb. Seemikud olid valitud viiest Põhja-Ameerika looduslikust populatsioonist piki ida-läänesuunalist sademete gradienti, eksperiment viidi läbi kunstliku niisutusega kasvahoones. Veepuuduse mõju avaldus vara- ja hilispuidu produktsiooni märkimisväärses vähenemises. Lehestiku pindala vähenes veedefitsiidi mõjul veelgi olulisemal määral, mis tõi kaasa **HV** suurenemise.

### 1.1.3. Puu vanuse mõju Huberi väärtusele

Suuremaks kasvades ja vananedes säilitavad puud vajaliku hüdraulilise juhtivuse kahel erineval viisil. Neil liikidel, millel puudub teiskasv (näit. palmid), on noortes puudes hetkevajadustest rohkem juhtkudesid. Teiskasvuga liikidel moodustavad puud tüve ja okste uutesse aastarõngastesse jämedamaid ja pikemaid trahheesid ning trahheide kompenseerimaks suurenevad teepikkust juurtest lehtedeni (Tyree & Ewers 1991). Suureneva hüdraulilise takistuse tõttu puu kõrguse kasvamisel **HV** suureneb. Seda kinnitas uurimus erivanuselistel (vanus 20-450 aastat) hariliku ebatsuuga (*Pseudotsuga menziesii*) isenditel kõrgusega 13-62 m (McDowell *et al.* 2002). **HV** suurenes puude kõrguse kasvades sõltumata keskmisest aastasest sademete hulgast. Viimast

asjaolu seletatakse positiivse korrelatsiooniga sademete hulga, puu maksimaalse kõrguse ja **HV** vahel. Niiskemates keskkonnatingimustes kasvavatel noortel puudel oli **HV** väiksem kui sama vanadel puudel kuivades tingimustes. Niiskemates tingimustes kasvasid puud kõrgemaks. Eelnevale vaatamata oli **HV** muut kõrguse muudu kohta sõltumatu vee kättesaadavusest. **HV** ja kõrguse vahelisele seosele avaldas transporditeede pikkus tugevamat mõju kui kasvukoha veerežiim. **HV** suurenemine puu kõrguse kasvamisel ei kompenseerinud siiski täielikult hüdraulilise juhtivuse vähenemist, mistõttu puu kasvuga õhulõhede juhtivus vähenes (McDowell *et al.* 2002).

Mokany jt. (2003) said hiigleükalüptil (*Eucalyptus delegatensis*) oodatule vastupidiseid tulemusi: **HV** vähenes oluliselt puu kõrguse kasvades nii dominantidel kui allasurutud puudel. See tulemus on vastuolus "torumudeli teooria" (ingl. k. *pipe model theory*) põhiseisukohtadega (Shinozaki *et al.* 1964a, 1964b), mis eeldavad maltspuidu ja lehestiku pindala suhte konstantsust puu kõrguse kasvades. Hiigleükalüptid kompenseerisid **HV** vähenemise trahheede diameetri kasvamisega ja seeläbi maltspuidu erijuhtivuse suurenemisega.

Üldiselt arvatakse, et vanadel metsadel on väike netoproduktioon ja nad on süsiniku neelamise poolest ebaefektiivsed. Puu vananedes kasvab hingavate kudede, nagu maltspuit, osakaal kuni selleni, et kogu fotosüntees töötab ainult olemasolevate kudede säilitamise heaks. See kehtib siiski ainult vaadeldes puid ühekaupa või siis ühevanuselist puistut. Vaatluse alt jäetakse sageli välja varjataluvate liikide osatähtsuse suurenemine metsas (vanad puud asendatakse noorematega) ja erineva vanusega puude grupid. Tagajärjeks võib olla produktiivsuse oluline alahindamine ning ebatäpne hinnang metsa vanusele, millest alates produktiivsus hakkab langema. Callaway jt. (2000) vaatlusid metsade produktiivsuse muutumist ajas. Võrreldi valgetüvelise seederänni (*Pinus albicaulis*), mis on valgusnõudlik varasuktsessiooniline liik, ning varjataluva hilissuktsessioonilise mäginulu (*Abies lasiocarpa*) biomassi jaotust ja produktiivsust. Mäginulu okaste biomass oli ligemale 2 korda suurem kui valgetüvelisel seederännil. Samuti oli mäginulul igas vanuses maltspuitu vähem ja kasvukiirus suurem. Valgetüvelise seederänni **HV** ja produktiivsus suurenesid 200-300 aastani, mis siis järgneva 200 aasta jooksul aeglaselt kahanesid. Puistute vananedes hakkas domineerima mäginulg. Tänu mäginulule suurenes jätkuvalt vähehaaval puistu koguproduktiivsus umbes 400 aasta vanuseni. Hilissuktsessioonilistel liikidel on aga **HV** enamasti väiksem (Callaway *et al.* 2000). Jättes arvesse võtmata varjataluvate liikide produktsiooni, võib tulemuseks olla küpsete metsade tähtsuse alahindamine atmosfääri süsinikdioksiidi sidujatena.

#### 1.1.4. Huberi väärtuse varieeruvus võra piires

Eeltoodust selgus, et Huberi väärtuse varieeruvuse kohta terve puu või puistu tasemel on erinevate liikide jaoks küllaltki palju andmeid. Hoopis vähem on teada aga **HV** muutlikkusest puuvõra piires. Huber (1928) näitas, et lehestiku pindala ja vettjuhtiva puidu ristlõikepindala suhe ei ole kogu puuvõra ulatuses konstantne, vaid muutub erinevates võra osades. Zimmermann (Tyree & Zimmermann 2002) püstitas hüpoteesi, et takistus vee liikumisele okstes suureneb tüvest kaugenemisel. Puidu erijuhtivus võib tüves olla mitu korda kõrgem kui okstes. Diameetri kahanedes suureneb **HV** rohkem dominantsetel, tugeva apikaalse kontrolliga võsudel võrreldes nõrga apikaalse kontrolliga võsudega (Tyree & Ewers 1991). Alpides metsavööndi ülemisel piiril kasvavate harilike kuuskede peavõsudel oli 3.5 korda suurem **HV** ja 1.4 korda kõrgem puidu erijuhtivus kui külgvõsudel, kusjuures peavõsud olid talvekahjustuste ja hävimise vastu paremini kaitstud (Mayr *et al.* 2003).

Berninger ja Nikinmaa (1994) mõõtsid lehestiku ja puidu ristlõikepindala suhet hariliku männi võra ja tüve erinevates osades. **HV** oli suurem võra ülemistel okstel, väiksem võra keskosas, ent suurenes uuesti võra allosas paiknevatel okstel. Shelburne jt. (1993) leidsid tõrvikmändi (*Pinus taeda*) uurides, et **HV** vähenes tüves liikumisel alt üles.

## 1.2. Ksüleemi anatoomiline ehitus ja erijuhtivus

### 1.2.1. Ksüleemi anatoomilise ehituse funktsionaalne tähtsus

Ksüleem koosneb kahte tüüpi vettjuhtivatest elementidest. Esiteks trahheiidid, mis on otstest ahenevad kitsad värtnakujulised rakud pikkusega kuni 5 mm ja diameetriga kuni 30  $\mu\text{m}$ . Üherakuline ehitus seab piirid trahheiidide kui juhtelementide pikkusele, läbimõõdule ja takistusele. Teiseks trahheed, mis on moodustunud ridamisi asuvate rakkude otsmiste seinte kadumise tagajärjel, moodustades torusarnaseid struktuure pikkusega mõnest sentimeetrist kuni mitme meetrini ning läbimõõduga 20-700  $\mu\text{m}$  (Kramer & Boyer 1995). Vee liikumine ühest trahheest teise ei toimu otsmiste seinte kaudu pikisuunas, vaid külgsuunas, kuna kahe järjestikuse trahhee tipuosad paiknevad kõrvuti ning on omavahelises tihedas kokkupuutes (Tyree & Zimmermann 2002). Katteseemnetaimede ksüleem sisaldab nii trahheesid kui trahheide, paljasseemnetaimedel esinevad ainult trahheiidid; katteseemnetaimedel liigub vesi peamiselt trahheede, paljasseemnetaimedel trahheiidide kaudu. Ülejäänud rakutüüpidel nagu puiduparenhüüm ja puidukiud on vee juhtimises väike tähtsus (Kramer & Boyer 1995; Nijse *et al.* 2001). Okaspuudes on takistus vee liikumisele suurem, sest trahheiidid on oma väiksemate mõõtmete tõttu kehvemad veejuhid kui lehtpuude puidus olevad trahheed (Kramer & Boyer 1995). Kui võrrelda ksüleemi hüdraulilist juhtivust piki- ja radiaalsuunas, siis pikisuunas on juhtivus kordades suurem (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Trahheede ning trahheiidide vaheliste pooride ehitus ja tihedus mõjutavad otseselt ksüleemi hüdraulilist juhtivust, kavitatsioonikindlust ja juhtelementide seinte kokkulangemis- kindlust. Kõrgema juhtivusega pooridel on suurem tõenäosus koos veega embol läbi lasta, põhjustades juhtelemendi kavitatsiooni. Samuti suurendab kaviteerumisrisiki rohkemate pooride olemasolu juhtelemendi pinnaühiku kohta (Hacke *et al.* 2006). Katte- ja paljasseemnetaimedel on pooride ehitus ja funktsioneerimine erinev. Katteseemnetaimedel on pooride membraanid ehituselt homogeensed ja suhteliselt väikeste avadega, õhu läbipääsemist takistavad kapillaarjõud. Enamikul paljasseemnetaimedel on trahheiidid ühenduses koobaspooride kaudu, mida tihendavad lääts- ja sulgkile. Sulgkile poorid on suhteliselt suured ja kapillaarjõud seetõttu nõrgad. Kavitatsiooni välditakse läätskile abil, mis käitub nagu tihend, mis suleb õhu pääsu ühest juhtelemendist teise. Kaviteerumine toimub juhul, kui õhk pääseb tugeva surve all läbipaindunud läätskile servast mööda. Koobaspooride membraanid arvestatuna membraani pindalaühiku kohta on võrreldes katteseemnetaimede suhteliselt väikeseavaliste pooridega efektiivsemad (Holbrook & Zwieniecki 2005). Peenemate trahheiidide korral limiteerib elemendi kogujuhtivust rohkem väike diameeter kui rakke ühendavad poorid. Trahheidi läbimõõdu suurenemisel 13-lt kuni 32

$\mu\text{m}$ -ni, kasvab pooride osatähtsus 14-lt kuni 84%-ni juhtelemendi kogutakistusest (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Puutüves on ksüleem ümbritsetud teiskoorega, mis sisaldab floeemi, floem on ksüleemist eraldatud kambiumikihiga. Noortel puudel sisaldab ksüleem elusaid parenhüümirakke ja seda nimetatakse maltspuiduks. Puu vananedes parenhüümirakud surevad, trahheed/trahheiidid kaotavad veejuhtimisvõime ja moodustub lülipuit. Lülipuit elusrakkusid ei sisalda ja veejuhtimises ei osale, sest lülipuidu juhtelemendid on kaviteerunud ja tüllidega ummistunud ning oma funktsionaalsuse minetanud (Kramer & Boyer 1995).

Katteseemnetaimede hulka kuuluvad puud jaotatakse ksüleemi ehituse poolest rõngas- ja hajussoonelisteks liikideks. Rõngassoonelistel puudel, nagu saare-, tamme- ja jalakaliigid, on kevadel moodustunud trahheed (varapuit) oluliselt suurema läbimõõduga kui kasvuperioodi lõpu poole moodustunud juhtelemendid (hilispuit). Tulemuseks on terav eraldusjoon aastarõngaste vahel. Erinevus vara- ja hilispuidu vahel võimaldab hõlpsasti määrata aastarõngaste arvu ja puu vanust. Näiteks hariliku saare (*Fraxinus excelsior*) varapuidus on trahheede läbimõõt 80-170  $\mu\text{m}$ , hilispuidus vaid 10-70  $\mu\text{m}$  (Holbrook & Zwieniecki 2005). Suurimad erinevused trahheede läbimõõttudes on leitud punasel tammel (*Quercus rubra*): kevadel 300  $\mu\text{m}$  ja kasvuperioodi teisel poolel 60  $\mu\text{m}$  ning vähem (Holbrook & Zwieniecki 2005). Hajussoonelistel puuliikidel, nagu kased, vahtrad ja paplid, on trahheed tavaliselt väiksema diameetriga ning vara- ja hilispuidu juhtelemendid on suhteliselt sarnase läbimõõduga. Rõngas- ja hajussoonelised puuliigid erinevad veel selle poolest, et rõngassoonelistel toimub peamine vee transport ühes või mõnes kõige välimises aastarõngas ning ülejäänud trahheed ja trahheiidid on kaviteerunud, kuid hajussoonelistel säilitavad paljud välimised aastarõngad veejuhtimisvõime (Kramer & Boyer 1995).

Tüve funktsionaalne sektorilisus on tugevamini avaldunud rõngas- kui hajussoonelistel puuliikidel. Hajussooneliste väiksem sektorilisus johtub korrapäraselt ja suhteliselt isoleeritult paiknevatest trahheedest, mistõttu nende tangentsiaalsuunalised kokkupuuted on harvemad. Rõngassoonelised liigid domineerivad perioodiliselt kuivades kasvukohtades, hajussoonelised niiskemates tingimustes. Rõngassooneliste liikide rohkus kuivemates tingimustes võib olla tingitud vajadusest suure juhtivusega trahheede abil kiiresti ära kasutada niisket vihmaperioodi. Samas on suuremõõdulised juhtelemendid altimad kaviteeruma (Holbrook & Zwieniecki 2005). Sesoones vihmametsas Austraalia kirdeosas võrreldi kahte igihaljast ja kahte heitlehist puuliiki. Heitlehised liigid langetasid kuival aastaajal lehed, kui nende veepotentsiaal langes alla -2 MPa, samas kui igihaljad liigid säilitasid veetranspordivõime kuni -4 MPa-ni. Katse kinnitas, et põuatundlikud väikese puidu tiheduse ja veedeponeerimise võimega heitlehelised puud on küll hüdrauliliselt efektiivsemad, kuid altimad kaviteeruma võrreldes igihaljastega (Choat *et al.* 2005).

Puidu ehituses eristatakse juveniilpuitu (ingl. k. *juvenile wood*), mis moodustab säsis alates tüve või oksa sisemised aastarõngad, ja küspuitu (ingl. k. *mature wood*), mis paikneb välimistes aastarõngastes. Juveniilpuitu iseloomustavad näitajad (anatomiline ehitus, mehaanilised ja hüdraulilised parameetrid, keemiline koostis) on aastarõngaste vahel oluliselt erinevad, küspuidu omadused on keskkonnatingimuste konstantsuse korral suhteliselt püsivad. Juveniilpuidu aastarõngaste arv on suuresti ära määratud geneetiliselt - tavaliselt 10-20 aastarõngast, kuid okaspuudel võib olla ka üle 100. Puu vanemaks saades juveniilpuidus trahheiidide pikkus ja läbimõõt aasta aastalt suurenevad, kusjuures paljasseemnetaimedel on need muutused suuremad. Näiteks harilikul ebatsuugal (*Pseudotsuga menziesii*) pikenevad trahheiidid ühelt millimeetrilt kuni viie millimeetrini puu vanuse kasvades 2-lt aastalt 25 aastani. Samas rõngassoonelisel oregoni tammel (*Quercus garryana*) pikenesid sama perioodi jooksul ksüleemirakud 1-lt kuni 1.2 millimeetrini (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Võiks arvata, et suuremate trahheedega ja väiksema takistusega rõngassoonelistel liikidel on üldine kasvueelne teiste puuliikide ees, kuid samas on maailma pikimad puud just okaspuud, milles vee liikumine toimub ainult mõne millimeetri pikkuste trahheiidide kaudu. Tõenäoliselt kaviteeruvad lühemad ja peenemad trahheiidid vähem ning samuti esineb kavitatsiooni põhjustavaid gaasimulle neis harvemini ja need on väiksemad võrreldes rõngassooneliste liikidega (Lovisololo & Schubert 1998). Kokkuvõttes kompenseerib madalamat juhtivust suurem kaviteerumiskindlus ja seega on kasvuperioodi lõpuks säilinud rohkem funktsioneerivaid juhtelemente võrreldes suuri trahheesid omavate rõngassooneliste liikidega (Kramer & Boyer 1995).

Kuna nii hüdrauliline juhtivus kui maltspuidu veemahutavus on negatiivselt seotud puidu tihedusega (Santiago *et al.* 2004), siis suurema puidu tihedusega liigid taluvad suuremaid ööpäevaseid veesisalduse kõikumisi ja suuremat hooajalist veepuudust (Holbrook & Zwieniecki 2005).

### 1.2.2. Ksüleemi erijuhtivuse mõiste

Vedelike liikumist kapillaarides kirjeldab Hagen-Poiseuille' seadus, millest johtuvalt on kapillaaride hüdrauliline juhtivus võrdeline nende raadiuse neljanda astmega (Pickard & Melcher 2005):

$$\mathbf{J}_v = \frac{\pi \cdot \mathbf{r}^4 \cdot \Delta \mathbf{P}}{8 \cdot \eta \cdot \mathbf{l}} , \quad (4)$$

kus  $\mathbf{J}_v$  on vedeliku ruumkiirus ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ),

$\mathbf{r}$  – kapillaari raadius (m),

$\Delta P$  – hüdrostaatilise rõhu erinevus kapillaari otste vahel (Pa),

$\eta$  - vedeliku dünaamiline viskoossus (Pa s),

$l$  – kapillaari pikkus (m).

Tulenevalt valemist (4) põhjustavad väikesed erinevused juhtelementide läbimõõdus suuri erinevusi nende juhtivuses: näiteks ühe keskmisest läbimõõdust neli korda suurema trahhee osatähtsus veejuhtivuses on  $4^4=256$  korda suurem osa kui keskmise läbimõõduga trahheel.

Lisaks teepikkusele ja juhtelementide mõõtmetele, avaldavad puu kogutakistusele mõju ksüleemielementide kuju lahknevus ideaalsest kapillaarist, nende pikkus, pooride suurus, tihedus ja takistus, maltspuidu ristlõike pindala ja okste ühenduskohad, mis on suurema takistusega (Holbrook & Zwieniecki 2005). Erijuhtivus väljendab ajaühikus maltspuidu ristlõike ühikulist pindala läbivat vee hulka antud rõhugradiendi juures, s.t. erijuhtivus iseloomustab ksüleemi kui poorse materjali veejuhtimisvõimet. Maltspuit ei pruugi kogu ristlõike ulatuses olla ühesuguse erijuhtivusega. Liikudes maltspuidu tsoonis väljastpoolt sissepoole, võib erijuhtivus sujuvalt kahaneda, järsult kahaneda, samaks jääda, olla teatud haripunktiga või hoopis varieeruda korrapäratult üle ristlõike. Reeglina on erijuhtivus kõrgem maltspuidu välimisestest aastarõngastes. Rõngassoonelistel puuliikidel suureneb erijuhtivus koore suunas kahel põhjusel: varapuidu trahheede läbimõõt kasvab ja hilispuidu hulk väheneb. Nii okas- kui lehtpuudel on maltspuidu paksus positiivselt seotud puu vitaalsuse, tervisliku seisundi, võratüübi ja radiaalse kasvukiirusega (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Maltspuidu veemahutavuse moodustavad parenhüümis sisalduv vesi, apoplasti kapillaaruumis (ingl. k. *apoplastic capillary space*) ning trahheede ja trahheede valendikest kaviteerumise käigus vabanev vesi. Tüve ja okste maltspuidus deponeeritud vesi võib moodustada kuni 50% puu päevasest transpiratsioonist, kuigi tavaliselt jäävad väärtused 10-20% piiresse (Holbrook & Zwieniecki 2005).

### 1.2.3. Keskkonnafaktorid, mis mõjutavad ksüleemi anotoomilist ehitust ja erijuhtivust

Võrreldes rohttaimedega on puud oluliselt pikema elueaga ja kasvult kõrgemad. Puude veejuhtesüsteem on eksponeeritud suurematele temperatuurikõikumistele ja veestressile. Okaspuud on rohkem adapteerunud kasvama limiteeritud toitainete kättesaadavusega kasvukohtades kui küllaldaste ressursside kiirele omastamisele. Okaspuudel on konkurentsieelis neis kasvukohtades, kus on märkimisväärne abiootiline stress. Paljasseemnetaimede ksüleem ei saavuta kunagi nii kõrget erijuhtivust, kui on mõnedel kõige efektiivsematel katteseemnetaimedel (Holbrook & Zwieniecki 2005; Meinzer *et al.* 2005). Lisaks peenematele trahheidsidele langeb okaspuudel suurematel laiuskraadidel ja merepinnast kõrgemal jahedamast kliimast tingituna puidu tihedus, sest kasvuperioodi madalama temperatuuri tõttu on vesi viskoossem ning lehtede

piisava veevarustuse säilitamiseks on vaja rohkem trahheiide (Holbrook & Zwieniecki 2005). Sarnane seos tuvastati ka nokjal eukalüptil (*Eucalyptus camaldulensis*), millel puidu tihedus suurenes kasvukeskkonna temperatuuri tõusmisel (Thomas *et al.* 2004). Suurel eukalüptil (*Eucalyptus grandis*) kaasnes puidu tiheduse kasvamisega trahheede valendike pinna vähenemine 40% võrra (Thomas *et al.* 2007).

Puude ksüleemi erijuhtivust mõjutavad valgustingimused puistus. Sellin (1993) leidis, et tugeva valguse käes kasvanud kuuskedel on ksüleemi erijuhtivus suurem kui varjus kasvanud puudel, sest viimastel olid väiksemad trahheiidid. Barigah jt. (2006) tegid kindlaks, et arukasel on paremates valgustingimustes kogu taime hüdrauliline juhtivus lehe pinnaühiku kohta suurem. Vahemerelised seedriliigid reageerisid 10-nädalase kestvusega mõõdukale põuale trahheiidide suuruse kahanemisega (Ladjal *et al.* 2005). Harilik pöök (*Fagus sylvatica*) reageeris kõrgendatud süsihappegaasi kontsentratsioonile trahheede läbimõõdu vähenemise ja veejuhtivuse langemisega (Overdieck *et al.* 2007).

Ksüleemimahla külmumisest tingitud kavitatsioon piirab suuresti liikide geograafilist levikut. Külmemas kliimas on juhtelemendid üldiselt lühemad ja väiksema läbimõõduga (Holbrook & Zwieniecki 2005). Külmumisest indutseeritud kavitatsiooni suhtes on enam tundlikud suurema läbimõõduga juhtelementidega ja seega kõrgema erijuhtivusega liigid (Davis *et al.* 1999; Hacke & Sperry 2001). Eeldatavalt on see tingitud külmumise käigus jäässe jäävatest suurematest õhumullidest, mis ei lahustu vees pärast sulamist ja põhjustavad kavitatsiooni. Mida negatiivsem on rõhk juhtelementides sulamise ajal, seda rohkem esineb kavitatsiooni (Holbrook & Zwieniecki 2005). Juhul kui tüves kulgeb enamus ksüleemivoolust väikese arvu suure läbimõõduga trahheede kaudu (rõngassoonelised liigid), siis langeb juhtivus oluliselt pärast külmumist, isegi kui trahheede keskmine diameeter suhtelises skaalas on väike. Põhjuseks on vooluhulga sõltumine juhtelemendi raadiuse neljandast astmest tulenevalt Hagen-Poiseuille' seadusest (Holbrook & Zwieniecki 2005). Lisaks juhtelemendi diameetrile sõltub ksüleemi külmataluvus veel minimaalsest õhutemperatuurist, külmumise ulatusest ja puu poolt varem läbitud külmumise-sulamise tsüklite arvust (Sperry *et al.* 1994). Sõltuvalt liigist võib hüdrauliline juhtivus temperatuuri alanemisel  $-5^{\circ}$ -lt kuni  $-15^{\circ}$  kraadini väheneda kuni kolm korda (Holbrook & Zwieniecki 2005). Väiksema diameetriga juhtelemendid saavad külmakraadidega suurema tõenäosusega funktsioneerida, sest neis on vesi madalama vabaenergiaga ja seetõttu madalama külmumistemperatuuriga, mis võimaldab neil suuremat alajahtumist (ingl. k. *supercooling*) (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Okaspuudes piiratakse külmumisest tingitud ksüleemi funktsionaalsuse kaotust peenikeste ja lühikeste trahheiidide abil (Sperry *et al.* 1994; Pittermann *et al.* 2006). Pärast külmumise-sulamise tsüklit kaviteeruvad need suhteliselt vähesed trahheiidid, milles olid suured õhumullid.

Õhumullide kasvades pinges ksüleemis väheneb ja läheduses asetsevates trahheidides väiksemad õhumullid lahustuvad (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Talvel puhkeseisundis viibivad laialehised-heitlehised puud on talvise kavitatsiooni suhtes rohkem tundlikud, nende ksüleem kaotab talvel enamasti funktsioneerimisvõime. Kevadel taastavad nad ksüleemivoolu, moodustades uued juhtelemendid või täites kaviteerunud trahheed uuesti veega (Holbrook & Zwieniecki 2005).

#### 1.2.4. Puu vanuse mõju ksüleemi anatoomilisele ehitusele ja erijuhtivusele

Puud on erakordselt pikaajalised organismid, mis peavad kohanema muutuvate keskkonnatingimustega kogu oma eluea vältel. See plastilisus on eriti silmatorkav suurtes puutüvedes, mille vaskulaarne areng peab tagama nii vee ja assimilatsioonivajaduse kui ka pakkuma piisavat mehaanilist tuge. Kambiumikihi toimuv rakujagunemise kiirus ja funktsionaalselt erinevate rakutüüpide teke määrab ära sekundaarse ksüleemi ja floeemi osakaalu. Okaspuudel muutuvad puu vanuse kasvades trahheidid tüvedes pikemaks ja jämedamaks. Kogu puu ulatuses kasvavad trahheidide mõõtmed järgmiselt: kõige väiksemad on võrsetes, siis okstes ja tüves ning suurimad on juurtes (Tyree & Zimmermann 2002).

Funktsioneeriva sekundaarse ksüleemi ülesanded on mehaanilise toe pakkumine, veetransport ning vee ja sahhariidide säilitamine. Kuigi enamik sekundaarsest ksüleemist on surnud kude, sisaldab see keerukat radiaalselt ja pikisuunas paiknevate, samuti ksüleemi ja floeemi ühendavate elusrakkude – parenhüümi – võrgustikku. Maltspuitu eristatakse elusrakkude olemasolu järgi, mis moodustavad 5-35% kogu koe mahust. Maltspuit on seega hingav kude ja oluline süsivesikute tarbimise koht, mistõttu on oluline, et puu saaks reguleerida maltspuidu hulka vastavalt keskkonnatingimustest tulenevatele vajadustele (Gartner 2002).

Lülipuidu moodustumine on maltspuidu vananemise tulemus, mille käigus parenhüümi rakud surevad, kõik füsioloogilised protsessid lakkavad ning tüve keskkosas moodustub mittefunktsionaalne ksüleemi südamik. Maltspuidu hingamise intensiivsus reeglina väheneb maltspuidu-lülipuidu piiri suunas, mida on tõlgendatud rakkude metabolismi taseme alanemisena vananemise käigus. Lülipuidus on tärklise, lipiidide ja lahustuvate sahhariidide sisaldus väga madal (Holbrook & Zwieniecki 2005). Surnud kudede olemasolu tüve südamikus tingib nende kaitsmise vajaduse mikroorganismide eest. Lülipuidu moodustumise käigus isoleeritakse juhtelemendid üksteisest tüvede moodustumise, koobaspooride aspiratsiooni ja vaigu sekretsiooni läbi, samuti toimub rakukestade korgistumine. Maltspuidu kestuses on liikide vahel suur varieeruvus. Rõngassoonelisel punasel tammel (*Quercus rubra*) püsib maltspuit funktsionaalsena

2 aastat, kuivadel kasvukohtadel kasvaval kollasel männil (*Pinus ponderosa*) üle 150 aasta (Holbrook & Zwieniecki 2005).

### 1.2.5. Ksüleemi anatoomiline ehituse ja erijuhtivuse varieeruvus võra piires

Puude kõrguse suurenemisel on kaks olulist tagajärge lehtede veevarustuse seisukohalt. Esiteks, gravitatsioon avaldab suuremat mõju veepotentsiaalile, mistõttu on vaja rakendada suuremat jõudu vee transpordiks lehtedesse. Teiseks, vee transpordi teekond pikeneb, mis tähendab takistuse kasvamist vee liikumisel mullast lehtedeni (Holbrook & Zwieniecki 2005). Gravitatsiooni tõttu väheneb hüdrostaatiline rõhk ksüleemis 0.01 MPa iga meetri kohta. Rõhu vähenemist kõrguse suurenemisel saab korvata HV kasv või maltspuidu erijuhtivuse paranemine. Kõrgete puude latvades võib temperatuur olla oluliselt kõrgem kui võra alaosas, mis samuti kompenseerib suurenenud takistust. Jämedalt võttes väheneb ksüleemimahla viskoossus 20% temperatuuri tõusuga 10<sup>0</sup>C võrra (Holbrook & Zwieniecki 2005). Kui puu kõrguse tõttu suurenenud takistust eelnimetatud mehhanismid ei kompenseeri, siis põhjustab see õhulõhede ahenemist ja CO<sub>2</sub> neelamise vähenemist (Sala 2006). Puud kasvavad väga kõrgeks ainult neis kasvukohtades, kus on piisavalt vett, stressifaktorid on minimaalsed ja konkurents valguse pärast soodustab pikkuskasvu (Koch *et al.* 2004). Siiski põhjustab ainuüksi gravitatsioon 100 meetri kõrguse puu ladvas veepotentsiaali langemist -1 megapaskalini, mis mitmetel liikidel võib põhjustada ksüleemi märkimisväärset kavitatsiooni. Samuti pole võimalik, et kaviteerunud juhtelemendid täituksid suurtel kõrgustel maapinnast juurerõhu abil. On välja pakutud, et väga kõrgetel puudel võivad lehed imada vihma-, kaste- ja uduvett ja seeläbi täituvad kaviteerunud juhtkoed (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Hommikuti algab vee liikumine tavaliselt esmalt võra ülemises osas (Andrade *et al.* 1998). Viivitus võib ulatuda 2-4 tunnini, enne kui ilmneb ksüleemimahla liikumine tüve alumises osas (Kramer & Boyer 1995). Ksüleemimahla voolukiirus on suurim keskpäeva paiku ja aeglasem öösi ja pilves ja vihmastel päevadel. Kõrgete puude jaoks on oluline lehtedesse ja peenikestesse okstesse deponeeritav veevaru, sest transpiratsiooni käigus kaotatud vee asendamine võtab pika vahemaa tõttu mulla ja lehtede vahel palju aega (Holbrook & Zwieniecki 2005). Teatud juhtudel võib veepotentsiaali gradient puu võras olla ümberpööratud kujul, mistõttu võib ilmned ka vee liikumine ülevalt allapoole. Tammel ja saarel on mahla liikumise kiirus suurem võra alumises osas, kasel aga suureneb liikumisel alt ülespoole. Kasel põhjustab seda tõenäoliselt väiksem maltspuidu ja lehestiku pindala suhe peenemates okstes (Kramer & Boyer 1995).

Okste harunemiskohad kujutavad puude hüdraulika seisukohalt endast „pudelikaelu”. Trahheede/trahheiidide diameeter muutub tüvest oksa sisenedes väiksemaks. Okste harunemis-kohtades on ksüleemielendid tihti mittefunktsionaalsed, kuna on mehhaaniliste vigastuste tõttu vaiguga ummistunud. Samuti on oksa ühenduskohtade piirkonnas juhtelemendid lühemad – seal on suhteliselt rohkem juhtelementide otsasid kui mujal (Tyree & Zimmermann 2002).

Üksikute juhtelementide hüdrauliline juhtivus väheneb juurtest ladva suunas (Oliveras *et al.* 2003). Allpool on juhtelemendid suuremad ja neid on arvult vähem, ladva või oksa tipu suunas liikudes nende mõõtmed vähenevad ja tihedus kasvab (James *et al.* 2003; Zaehle 2005; Weitz *et al.* 2006; Dunham *et al.* 2007). Seega muutuvad nad ladva suunas vastupidavamaks negatiivsetele rõhkudele. Kui võrrelda sama läbimõõduga tüve ja puitunud juurt, siis juures ületavad juhtelemendid nii diameetrilt kui pikkuselt tüve omi. Puitunud juurestiku hüdraulilisest takistusest üle poole on lokaliseeritud peenikestes juurtes ( $\varnothing < 2$  mm) ja kolmveerand peenikeste juurte takistusest tuleneb vee radiaalsest liikumisest juure kesksilindrisse (Tyree & Zimmermann 2002). Suhkruvahtra (*Acer saccharum*) maapealse osa hüdraulilisest takistusest 50% oli lehtedes, 35% okstes ja 15% tüves (Yang & Tyree 1994).

Sellin ja Kupper (2005a, 2005b) on leidnud, et arukasel (*Betula pendula*) on kogu puu hüdrauliline juhtivus võra ülemise osa jaoks 1.6-1.8 korda suurem kui võra alumise osa jaoks, mistõttu veevool varjulehtedesse on rohkem takistatud kui valguslehtedesse. Sarnane trend on leitud ka haava-pärna segapuistus: võrsete hüdrauliline juhtivus suureneb võrastikus akropetaalselt (Aasamaa & Sõber 2004). Harilikul männil (*Pinus sylvestris*) on alumistes okstes maltspuitu vähem kui sama diameetriga ladvaokstes ja seetõttu ka veejuhtivus väiksem. Piki oksa on hüdrauliline takistus suurim selle distaalses osas (Mencuccini & Grace 1996).

### 1.3. Ksüleemi kavitatsioon

#### 1.3.1. Kavitatsiooni olemus

Evolutsioonilist trendi järjest suurema hüdraulilise efektiivsusega ksüleemi suunas limiteerib juhtelementide funktsioneerimiskindluse kahanemine. Veetranspordi toimimist ähvardavad veesammaste katkemine ja ksüleemielementide kokkulangemine. Eelnimetatud nähtused piiravad ksüleemielementide suurust, nõuavad tugevaid rakukesti ja seavad piirid juhtkoosse tehtud investeeringute efektiivsusele (Holbrook & Zwieniecki 2005). Kavitatsioon on juhtelemendis hõrenduse all oleva veesamba äkiline katkemine, mille käigus vedelas olekus vesi asendub veeauruga (Cruziat *et al.* 2002). Kavitatsioon ilmneb seda sagedamini, mida kiirem on transpiratsioon ja tugevam veestress. Kui ksüleemielement kaviteerub, siis tõmbavad naabruses asuvad juhtelemendid funktsionaalsuse kaotavast elemendist vee ära. Mõne tunni jooksul tõuseb selles rõhk kuni atmosfäärirõhuni ja juhtelement ongi emboliseerunud. Kui kavitatsioon toimub samaaegselt paljudes erineva läbimõõduga ksüleemielementides, siis võib kapillaarjõudude tõttu toimuda vee ümberpaigutamine suurema läbimõõduga juhtelementidest peenematesse (Holbrook & Zwieniecki 2005). Seega omab puidu tihedus olulist mõju ksüleemi veejuhtivusele ja mahutavusele, tihedam puit on vastupidavam kaviteerumisele.

Tamme suured varapuidu trahheed on kavitatsioonile kõige tundlikumad, kase ja papli väiksemad trahheed on selles suhtes vahepealsed ning kõige kaviteerumiskindlamad on okaspuude trahheiidid. Okaspuudes külmumise käigus tekkivad väikesed gaasimullid võivad sulamise ajal ümbritsevas vedelikus uuesti lahustuda, kuid rõngassooneliste puude suure läbimõõduga trahheedes moodustuvad suured mullid tõenäoliselt jää sulamise järel ei lahustu (Holbrook & Zwieniecki 2005).

#### 1.3.2. Kaviteerunud juhtelementide täitumine veega

Kaviteerunud juhtelemendid võivad teatud tingimustel uuesti veega täituda ja funktsioneerima hakata. See võib toimuda öösiti ning vihmaste ja pilves ilmadega, kui ksüleemis on negatiivne rõhk vähenenud või suisa positiivseks pöördunud. Kaviteerunud juhtelementide veega täitumises on oluline roll ka floeemil. Floeem transpordib vett ja lahustunud aineid kaviteerunud ksüleemirakkude lähedusse, kus siis osmootsete jõudude mõjul toimub nende täitumine (Holbrook & Zwieniecki 2005). Kuna sellise protsessi juures on vajalik elusrakkude metaboolse aktiivsuse olemasolu, siis kaviteerunud trahheede täitumine toimub suurema tõenäosusega neis organites, kus on tihedam kokkupuude ksüleemi, floeemi ja teiste elusrakkude vahel. Taolisteks

kohtadeks on lehed, leherootsud ja peened tipmised oksad. Negatiivse rõhu all täitumiseks on vähem eeldusi tüves ja jämedates okstes, eriti hajusoonelistel suure maltspuidu pindalaga liikidel, sest enamuse trahheesid asub floemist kaugel. Täitumise juures on oluliseks faktoriks ka juhtelemendi diameeter, sest suure läbimõõduga rakkude täitumiseks kulub rohkem vett ja aega. Peenematel juhtelementidel peaks olema suurem pooride pindala ruumala kohta ning seetõttu suurem tõenäosus täitumiseks (Holbrook & Zwieniecki 2005).

Juhtelementide funktsionaalsuse taastumise seletamiseks negatiivse rõhu all on välja pakutud 4 hüpoteesi (Holbrook & Zwieniecki 2005):

1. Kaviteerunud juhtelemendi täitumine toimub teda ümbritsevatest puiduparenhüümi rakkudest vabanevate soolade ja osmootselt aktiivsete orgaaniliste molekulide abil. Osmootselt aktiivsete ainete väljaviimisega parenhüümirakkudest nende osmootne potentsiaal tõuseb, vesi vabaneb ja toimub kaviteerunud ksüleemielemendi täitumine veega. Eeldatakse, et osmoos tekib tänu poolläbilaskvate rakumembraanide selektiivsele läbitavusele.
2. Kaviteerunud juhtelementi vabanevad raku kestale ja pooridele läbimatud kõrgmolekulaarsed ühendid ning kui on tekkinud piisav osmootne potentsiaal, siis tõmmatakse vesi selle toimet naaberkudedest kaviteerunud ksüleemirakku. Kõrgmolekulaarsete ühendite päritolu ja kaviteerunud juhtelementi saamise viis on teadmata.
3. Kaviteerunud juhtelemente ümbritsevad eluskudede rakud paisuvad ja tekkiva rõhu toimel surutakse vesi täituvasse trahheesse või trahheiidi.
4. Kaviteerunud juhtelement täitub uuesti veega aktiivtranspordi käigus. Selleks on vaja kahte membraani, mis paikneksid järjestikku, oleksid erineva vee ja lahustunud ainete läbilaskvusega ning moodustaksid kolm eraldiseisvat ruumi. Lahustunud ainete aktiivtranspordiga luuakse nende ruumide vahel kontsentratsioonide erinevus ja selle tulemusena saab vesi liikuda oma kontsentratsioonigradiendile vastassuunas.

Käesolev magistritöö on seotud Eesti Teadusfondi grandiga nr. 6617 “Hüdraulilise arhitektuuri, lehtede fotosünteesivõime ja veekasutuse efektiivsuse vahelised seosed metsapuudel”. Puud on suurte mõõtmetega taimed, mistõttu sama isendi lehed paiknevad erinevates keskkonnatingimustes. Lehtede adekvaatse veevarustuse säilitamiseks ja positiivse gaasivahetuse bilansi saavutamiseks peavad võrastik ja hüdrauliline süsteem olema kohanenud varieeruvate keskkonnatingimustega. TÜ Botaanika ja ökoloogia instituudis seni läbi viidud uurimused arukasel (*Betula pendula*) on kinnitanud, et kogu taime hüdraulilise juhtivus oli võra ülaosa jaoks keskmiselt 1.7-1.8 korda suurem võrreldes võra alaosaga (Sellin & Kupper 2005a, 2005b). Seega on varjulehed hüdrauliliselt tugevamini limiteeritud kui valguslehed. Minu töö eesmärgiks on arukase näitel selgitada välja puu ehituslike iseärasuste osa võrasiseses hüdraulilise juhtivuse

varieeruvuses, koondades tähelepanu oksa tasandile. Loodan leida vastused järgmistele küsimustele:

1. kas kirjeldatud võrasisene varieeruvus on tingitud maltspuidu ristlõikepindala ja lehestiku pindala suhte (s.o. Huberi väärtus) erinevustest?
2. milline on ksüleemi anotoomilise ehituse (trahheede diameeter, trahheede tihedus, aastarõngaste laius) osa okste hüdraulilise juhtivuse ruumilise varieeruvuses kujunemises?

## 2. MATERJAL JA METOODIKA

### 2.1. Uurimisala iseloomustus

Välitööd toimusid suvekuudel Tartu maakonnas Järveljal ( $58^{\circ}22'N$ ,  $27^{\circ}20'E$ , kõrgus merepinnast 38-40 m). Aastane keskmine sademete hulk selles piirkonnas on 650 mm, keskmine temperatuur on juulis  $17.0^{\circ}C$  ja jaanuaris  $-6.7^{\circ}C$ . Proovialaks oli arukase enamusega 40-50-aastane segapuistu (mustika kasvukohatüüp, karusambla-mustika alatüüp), kevadeti ja suve hakul liigniiskel mullal. Prooviala suurus 1-2 ha. Puistu koosseis: arukask 46%, harilik kuusk 44%, harilik mänd 8% ja haab (*Populus tremula*) 2% puistu rinnaspindalast ( $33.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ). Arukaskede keskmine kõrgus ( $\pm S.E.$ ) oli  $18.1 \pm 0.26$  m, diameeter rinnakõrguselt  $10.8 \pm 0.21$  cm ja elusvõra suhe  $0.40 \pm 0.008$ .

Välitöödel kahel suvel osalesid A. Sellin, P. Kupper, M. Sannul, M. Lepik, J. Reimel, S. Nuter-Tammin ja M. Mars.

### 2.2. Huberi väärtuse määramine

Huberi väärtuse leidmiseks võeti proovioksiks 14 arukaselt kõrgusega 14-26 m. Igalt puult saeti 3 oksa (ühelt puult täiendavalt veel neljas oks) - võra alumisest, keskmisest ja ülemisest kolmandikust. Laboris mõõdeti oksa diameeter oksa alusel, pikkus ja esimese külgoкса kaugus oksa aluselt. Peaoksal valiti üks II ja üks III järku oks niiviisi, et III järk sisalduks II järku oksas. Pärast seda oks tükeldati ja võeti 5 proovi:

1. proov nr. 1 - III järku oksa keskkohast;
2. proov nr. 2 - II järku oksa keskkohast;
3. proov nr. 3 - peaoksa  $\frac{3}{4}$  pealt;
4. proov nr. 4 - peaoksa  $\frac{1}{2}$  pealt;
5. proov nr. 5 - peaoksa  $\frac{1}{10}$  pealt.

Proovid võeti nii, et nad ei satuks oksa harunemiskohtadesse, täpsed proovivõtu asukohad mõõdeti mõõdulindiga. Igast proovikohast saeti kaks 3-4 cm pikkust oksalõiku, millest ühelt eemaldati koor ja määrati maltspuidu ristlõike pindala. Selleks juhiti proovikehast läbi 0.5% metüleensinise vesilahust, kasutades selleks vaakumpumpa. Proovikeha ja mittejuhtiva ksüleemiosa diameetrid mõõdeti kahes suunas nihkkaliibriga täpsusega 0.1 mm, pindalade arvutamiseks lähendati uuritavad pinnad ellipsile. Teist samast proovikohast võetud oksalõiku kuivatati  $80^{\circ}C$  juures 48 tundi ja säilitati hilisemaks puidu anotoomiliseks uurimiseks.

Kõik proovikohast apikaalselt paiknevad lehed koguti kokku ja igast proovist valiti juhuslikult 9 puulehte alamproovi tarvis. Kõigist alamproovi lehtedest tehti kserokoopiad (Canon FC5-II, Canon Inc., Jaapan), pärast seda kuivatati nii proovid kui alamproovid eraldi 48 tunni jooksul 80°C juures ning kaaluti. Lehtede mustvalged kujutised digitaliseeriti skänneriga HP ScanJet 5300C (Hewlett-Packard Co., Ameerika Ühendriigid). Digitaalseid kujutisi toimetati programmiga Corel Photo-Paint, vers. 9.397 (Corel Corp., Kanada) ja lehtede pindala arvutati programmiga PINDALA, vers. 1.0 (I. Kalamees, Eesti Loodusfoto). Lehtede üldpindala arvutamiseks kasutati lehtede kuivmasside ja eripinna andmeid.

### 2.3. Puidu anatoomiline uurimine

Puidu anatoomiliseks analüüsiks kasutati 5 proovipuu materjali, kokku (5 puud × 3 oksa × 5 proovi) 75 proovi. Kuivatatud puiduproove keedeti puidu pehendamiseks 2 tundi destilleeritud vees, misjärel lõigati žiletiga õhukesed lõigud. Lõigud kaeti spetsiaalse kulda pihustava seadme abil õhukese kullakihi ja uuriti skanneeriva elektronmikroskoobiga B-301 (Tesla, Tšehhi Vabariik). Igast proovist tehti 3 digitaalset fotot – üks 300× ja kaks 500× suurenduse all, mis katsid kuni 12 (tavaliselt üks kuni seitse) välimist aastarõngast. Fotode analüüsimiseks kasutati Scion Image (Beta 4.0.2; Scion Corporation, Ameerika Ühendriigid) tarkvara. 500-kordse suurendusega fotodelt mõõdeti trahheede väiksem ja suurem sisediameeter ( $\mu\text{m}$ ), trahheede valendike ristlõike pindala ( $\mu\text{m}^2$ ), trahheede tihedus ( $\text{mm}^{-2}$ ), 300-kordse suurendusega fotodelt aastarõngaste laius ( $\mu\text{m}$ ). Enamikul fotodest jäi mõõdetud trahheede arv 120-170 piiresse. Trahheede keskmine diameeter ( $\mathbf{D}$ ) arvutati järgmiselt:

$$\mathbf{D} = \frac{\sum_{i=1}^n \sqrt{\mathbf{a}_i \cdot \mathbf{b}_i}}{\mathbf{n}}, \quad (5)$$

kus  $\mathbf{a}_i$  ja  $\mathbf{b}_i$  on  $i$ -nda trahhee valendiku väiksem ja suurem läbimõõt ning  $\mathbf{n}$  on mõõdetud trahheede arv. Trahheede läbimõõtude alusel jaotati need 5  $\mu\text{m}$  sagedusklassidesse. Leidmaks iga sagedusklassi suhtelist panust proovi erijuhtivusse, astendati kõikide trahheede diameetrid neljaga. Samuti leiti iga proovi jaoks trahheede hüdrauliliselt kaalutud keskmine diameeter ( $\mathbf{D}_h$ ), mis arvestab üksikute trahheede osakaalu hüdraulilises juhtivuses (Sperry et al. 1994; Mayr et al. 2006):

$$\mathbf{D}_h = \frac{\sum_{i=1}^n (\sqrt{\mathbf{a}_i \cdot \mathbf{b}_i})^5}{\sum_{i=1}^n (\sqrt{\mathbf{a}_i \cdot \mathbf{b}_i})^4}. \quad (6)$$

Hindamaks ksüleemi kui poorse materjali veejuhtivuse efektiivsust, leiti ksüleemi teoreetiline erijuhtivus ( $k_t$ ;  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), mis arvutati vastavalt Hagen-Poiseuille' seadusele, eeldades laminaarset voolu ideaalsetes kapillaarides (Tyree and Ewers 1991; Santiago et al. 2004):

$$k_t = \frac{\pi \cdot \rho}{128 \cdot \eta \cdot A_x} \sum_{i=1}^n d_i^4, \quad (7)$$

kus  $\rho$  on vee tihedus ( $\text{kg m}^{-3}$ ),  $A_x$  - analüüsitud ksüleemi ristlõike pindala ( $\text{m}^2$ ),  $\eta$  - vee dünaamiline viskoossus ( $\text{MPa s}$ ) ning  $d_i$  -  $i$ -nda trahhee diameeter (m). Valemi viimane liige avaldub järgmiselt (Martre et al. 2001; Cochard et al. 2004; Steppe and Lemeur 2007):

$$d_i^4 = \frac{2 \cdot a_i^3 \cdot b_i^3}{a_i^2 + b_i^2}. \quad (8)$$

Ksüleemi teoreetiline erijuhtivus väljendatuna lehe pinnaühiku kohta ( $LSC_t$ ;  $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ) arvutati  $k_t$  ja  $HV$  korrutisena. Ksüleemi teoreetilised hüdraulilised karakteristikud arvutati temperatuuril  $20^\circ\text{C}$ .

#### 2.4. Andmete analüüs

Algandmete sisestamiseks kasutati tabelarvutusprogrammi Excel 2000 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid) ja andmete statistiliseks analüüsiks programmi Statistica 6.0 (StatSoft Inc., Ameerika Ühendriigid). Andmete analüüsil kasutati järgmisi parameetreid:

1. Proovi diameeter ( $D_{UB}$ ) - oksa diameeter mõõdetuna koore alt proovivõtu kohal (mm)
2. Oksa pikkus ( $L_B$ ) - oksa pikkus mõõdetuna oksa aluselt tipuni (cm)
3. Oksa diameeter ( $D_B$ ) - peaoksa läbimõõt oksa alusel (mm)
4. Maltspuidu pindala ( $A_{SW}$ ) - maltspuidu ristlõike pindala proovivõtu kohal ( $\text{mm}^2$ )
5. Lehestiku kogupindala ( $A_L$ ) - proovikohast oksa tipu poole jäävate lehtede summaarne pindala ( $\text{cm}^2$ )
6. Proovi kaugus ( $L$ ) - proovikoha kaugus tüvest või peaoksast (cm)
7. Oksa asend võras - oksa asend võra alumises, keskmises või ülemises kolmandikus
8. Oksa kõrgus ( $H_B$ ) – proovioksa kinnitumise koha kõrgus maapinnast (cm)
9. Proovikoha absoluutne kaugus ( $L_{ABS}$ ) - transporditee pikkus maapinnast proovikohani (cm)
10. Lehestiku kogumass ( $M_Y$ ) - proovikohast apikaalselt paiknevate lehtede mass (g)
11. Esimese külgoкса kaugus ( $L_{LB}$ ) – esimese külgoкса kaugus peaoksa aluselt (cm)
12. Puu kõrgus ( $H_T$ ) – puu kõrgus maapinnast ladva tipuni (m)
13. Proovi asend oksal – proovivõtu koht peaoksa alusel, keskosas, tipuosas, II või III järku oksa keskosas

14. Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus ( $k_t$ ) – trahheede diameetrite alusel arvutatud maltspuidu erijuhtivus ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )
15. Trahheede keskmine diameeter ( $D$ ) - trahheede keskmine diameeter proovivõtu kohal ( $\mu\text{m}$ )
16. Keskmine hüdrauliline diameeter ( $D_h$ ) - trahheede keskmine diameeter, läbi kaalutud nende panusega hüdraulilisse juhtivusse ( $\mu\text{m}$ )
17. Teoreetiline erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta ( $LSC_t$ ) - maltspuidu teoreetiline erijuhtivus väljendatuna apikaalselt paikneva lehestiku pindalaühiku kohta ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )
18. Trahheede tihedus ( $VD$ )- trahheede arv ksüleemi ristlõike pinnaühiku kohta ( $\text{mm}^{-2}$ )
19. Trahheede valendike suhteline pindala ( $VA$ ) - trahheede valendike protsent maltspuidu ristlõike pindalast (%)
20. Aastarõngaste keskmine laius ( $W$ ) - ühe aastarõnga keskmine laius mõõdetuna proovivõtu kohalt ( $\mu\text{m}$ )

Huberi väärtuse ja puidu anatoomia andmete vastavust normaaljaotusele kontrolliti Kolmogorov-Smirnovi testiga ning dispersioonide homogeensust Levene testiga. Vajadusel rakendati andmetele logaritmilist või ruutjuur-transformatsiooni. Uuritavate tunnuste ning puu ja oksa karakteristikute vaheliste oluliste seoste esmaseks tuvastamiseks kasutati korrelatsioonanalüüsi moodulist *Basic Statistics*. Hindamaks puu ja oksa parameetrite koosmõjusid Huberi väärtusele ning puidu anatoomilistele ja hüdraulilistele karakteristikutele rakendati kovariatsioonanalüüsi (ANCOVA; moodul *General Linear Models*). **HV** puhul käsitleti oksa asendit võras, oksa järku ja proovi asendit oksal fikseeritud faktoritena, kõiki teisi karakteristikuid pidevate muutujatena (kovariaatidena). Anatoomiliste ja hüdrauliliste tunnuste puhul käsitleti oksa asendit, järku ja proovi asendit oksal fikseeritud faktoritena, samas kui oksa pikkust, oksa diameetrit proovivõtu kohal (ksüleemi diameeter) ja aastarõngaste keskmist laiust võeti kovariaatidena. Analüüsi käigus heideti mudelist mitteolulised kovariaadid järk-järgult välja, analüüsi esialgsed tulemused on esitatud vaid lisades. Arvutustes kasutati IV tüüpi ruutude summat. Rühmade keskmiste väärtuste võrdlemiseks võrastiku erinevate osade vahel kasutati Tukey HSD testi (moodul *GLM*). Oluliseks osutunud seoste lähemaks uurimiseks rakendati lineaarset ja mittelineaarset regressioonanalüüsi (moodul *GLM*).

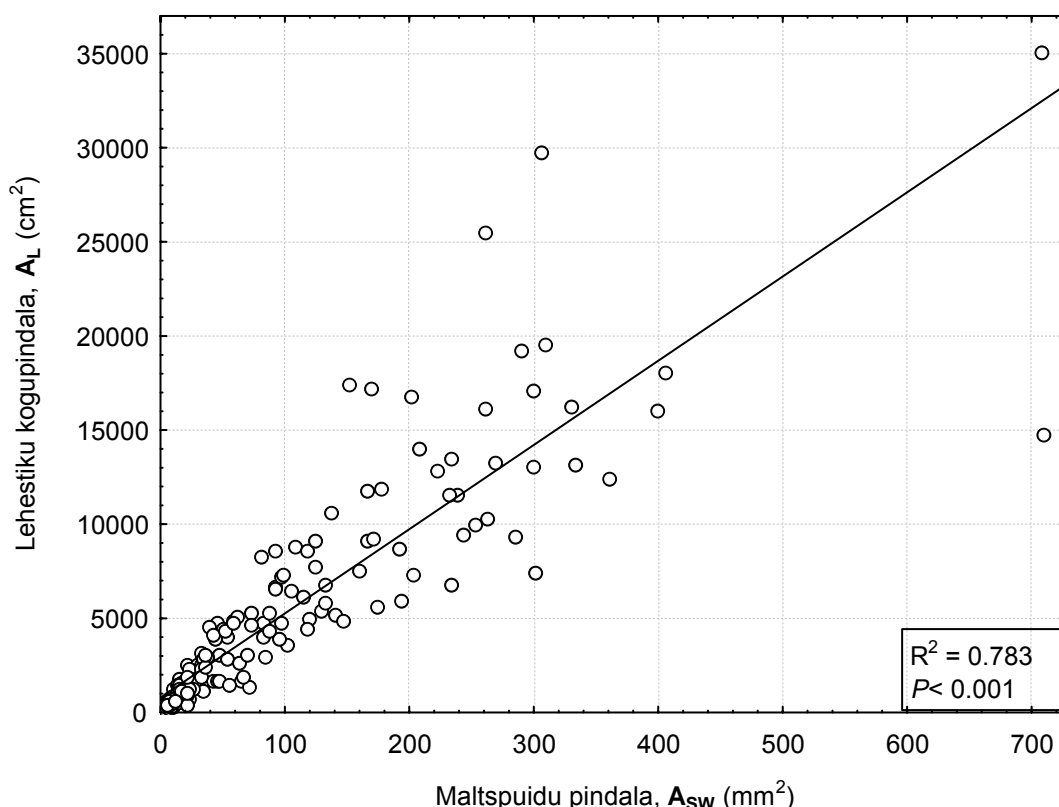
### 3. TULEMUSED

#### 3.1. Huberi väärtus

##### 3.1.1. HV kõrguslik varieeruvus võras

Arukase okste maltspuidu ristlõike pindalaga ( $A_{SW}$ ) oli tihedalt seotud proovikohast apikaalselt paiknevate lehtede summaarse pindalaga,  $A_L$  (joon. 1).

$$A_L = 44.7 \cdot A_{SW} + 790.4, R^2 = 0.783, P < 0.001 \quad (9)$$

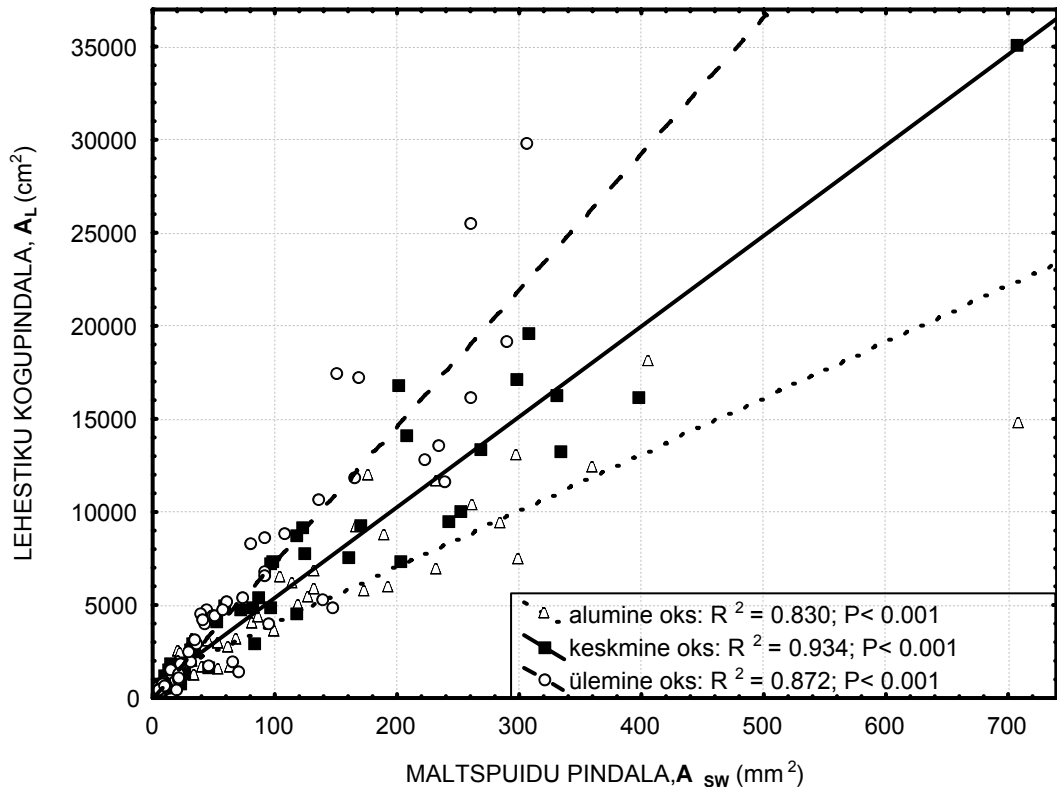


**Joonis 1.** Lehestiku kogupindala ( $A_L$ ) ja maltspuidu ristlõike pindala ( $A_{SW}$ ) vaheline seos.

Analüüsidest võrastiku erinevatest kihtidest pärinevaid oksid eraldi, selgus, et vastavate regressioonide tõusud on oluliselt ( $P < 0.001$ ) erinevad: väikseim tõus oli võra alumisest osast ja suurim ladvaosast võetud prooviokstel (joon. 2). Seega okste kasvamisega suureneb puu ladvaokstel lehestiku pindala maltspuidu pindala suhtes märgatavalt kiiremini kui võra alumiste osade okstel. Järelikult iseloomustavad alumisi oksid suuremad Huberi väärtused võrreldes ülemiste okstega.

Huberi väärtuse aritmeetilised keskmised võrastiku erinevates osades on esitatud tabelis 1. HV vähenes oksa kõrguse suurenemisel maapinnast, kusjuures võra alumisest osast võetud okste HV erines oluliselt ( $P < 0.01$ ) ladvaosast võetud okstest. Võra kesk- ja ladvaosast võetud

oksad statistiliselt oluliselt ei erinenud ( $P=0.284$ ; lisa 2). Alumiste okste **HV** oli keskmiselt 15.5% suurem kui keskmistel ja 21.6% suurem kui ülemistel okstel.



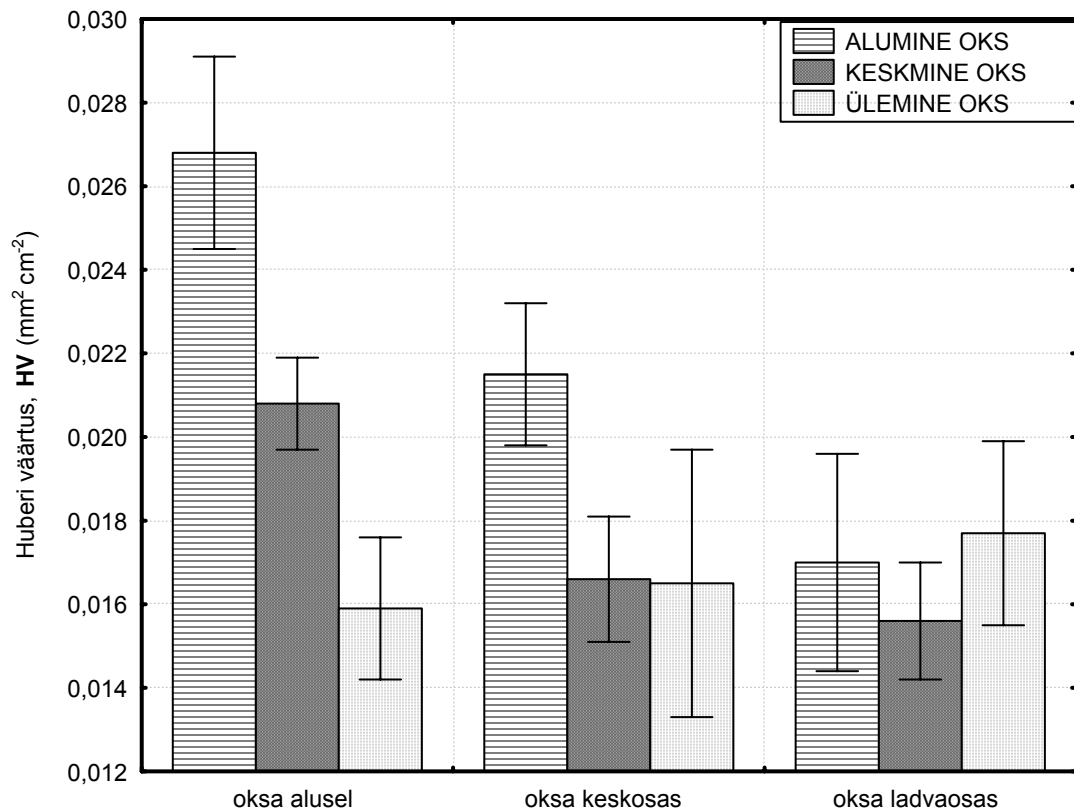
**Joonis 2.** Lehestiku pindala ( $A_L$ ) ja maltspuidu pindala ( $A_{SW}$ ) vaheline seos võras erineval kõrgusel paiknevatel okstel.

**Tabel 1.** Huberi väärtuse (**HV**) varieeruvus võrastikus (aritmeetiline keskmine  $\pm$  standardviga;  $\text{mm}^2\text{cm}^{-2}$ ).

Oksa asend võras	Peaoks			II järku oksa keskosa	III järku oksa keskosa
	Alus	Keskosa	Tipuosa		
Alumine	0.0268 $\pm$ 0.0023	0.0215 $\pm$ 0.0017	0.0170 $\pm$ 0.0026	0.0139 $\pm$ 0.0014	0.0135 $\pm$ 0.0017
Keskmine	0.0208 $\pm$ 0.0011	0.0166 $\pm$ 0.0015	0.0156 $\pm$ 0.0014	0.0155 $\pm$ 0.0015	0.0123 $\pm$ 0.0008
Ülemine	0.0159 $\pm$ 0.0017	0.0165 $\pm$ 0.0032	0.0177 $\pm$ 0.0022	0.0149 $\pm$ 0.0016	0.0114 $\pm$ 0.0008

Kõige ilmekamalt väljendus **HV** vertikaalne trend mõõdetuna okste alusel, s.t. terve oksa tasemel (tabel 1, joon. 3). Oksa alusel osutusid statistiliselt oluliselt ( $P<0.01$ ) erinevaks alumiste ja ülemiste okste väärtused (lisa 3). Alumiste okste basaalses osas oli **HV** 28.8% suurem kui võra keskosa okstel, keskmistel okstel omakorda 30.8% suurem kui ladva okstel. Alumiste okste **HV** ületas 68.6% võrra ülemiste okste vastavat näitajat. Kovariatsioonanalüüs näitas, et **HV** sõltub

peale oksa asendi võras oluliselt ka proovi asendist oksal ja oksa diameetrist proovivõtu kohal (tabel 2, lisa 1).



**Joonis 3.** Huberi väärtuse (**HV**) varieeruvus sõltuvalt proovivõtu kohast. Tulpadel kujutatud postid tähistavad  $\pm$  standardviga.

**Tabel 2.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele (analüüs üle kõigi proovikohtade).

Faktorid, kovariaadid	SS	df	MS	F	P
Oksa asend võras	0.002376	3	0.000792	18.62917	<b>&lt;0.001</b>
Proovi asend oksal	0.000944	12	0.000079	1.85007	<b>0.043</b>
Proovi diameeter	0.000918	1	0.000918	21.59369	<b>&lt;0.001</b>
Viga	0.008246	194	0.000043		

### 3.1.2. HV varieeruvus sõltuvalt oksa järgust ja asukohast oksal

Huberi väärtus vähenes oksa järgu suurenemisel, s.t. **HV** oli suurim peakstes (tabel 1). Erinevused I ja III järku okste **HV** vahel osutusid Tukey testi põhjal statistiliselt oluliseks ( $P < 0.001$ ; lisa 2). Peakstel oli **HV** keskmiselt 23.8% suurem kui II järku okstel ja II järku okstel 18.5% suurem kui III järku okstel. Kovariatsioonanalüüs aga oksa järgu mõju ei kinnitanud – olulisemaks osutus proovi diameeter (tabel 3, lisa 1). Oksa järk muutus oluliseks alles siis, kui mudelist olid välja jäetud kõik kovariaadid (lisa 1). **HV** vähenes piki peaksa aluselt tipu suunas, kusjuures oksa alusel ja tipuosas olid keskmised väärtused oluliselt ( $P < 0.01$ ) erinevad (lisa 2).

Peaokste alusel oli **HV** 16.5% suurem kui keskosas ja keskosas 8.3% suurem kui tipuosas (oksa aluse ja tipuosa erinevus 26.2%). Kovariatsioonanalüüsi tulemused proovi asendi olulist mõju ei tuvastanud, kui mudelisse olid lülitatud kovariaadid (tabel 4, lisa 1). Olulisteks osutusid proovi diameeter ja transporditee pikkus maapinnast proovivõtu kohani.

**Tabel 3.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4).

Faktorid, kovariaadid	SS	df	MS	F	P
Oksa asend võras	0.001544	3	0.000515	13.71835	<b>&lt;0.001</b>
Oksa järk	0.000178	6	0.000030	0.78967	0.580
Proovi diameeter	0.000395	1	0.000395	10.51499	<b>0.002</b>
Viga	0.004315	115	0.000038		

**Tabel 4.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele (analüüs üle proovikohtade 3-5).

Faktorid, kovariaadid	SS	df	MS	F	P
Oksa asend võras	0.001135	3	0.000378	7.326360	<b>&lt;0.001</b>
Proovi asend peaoksal	0.000502	6	0.000084	1.621575	0.147
Proovikoha absoluutne kaugus	0.000405	1	0.000405	7.851419	<b>0.006</b>
Proovi diameeter	0.000465	1	0.000465	9.004507	<b>0.003</b>
Viga	0.005936	115	0.000052		

### 3.1.3. Oksa suuruse mõju Huberi väärtusele

Korrelatsioonanalüüs näitas, et **HV** sõltub oksa pikkusest, oksa ja proovi diameetrist ning maltspuidu ristlõike pindalast (lisa 4). **HV** ja proovi diameetri ( $D_{UB}$ ) vahel oli oluline lineaarne seos (joonis 4): Huberi väärtus suurenes proovi diameetri kasvades.

$$\mathbf{HV} = 0.000592 \cdot \mathbf{D}_{UB} + 0.0120, R^2 = 0.218, P < 0.001. \quad (10)$$

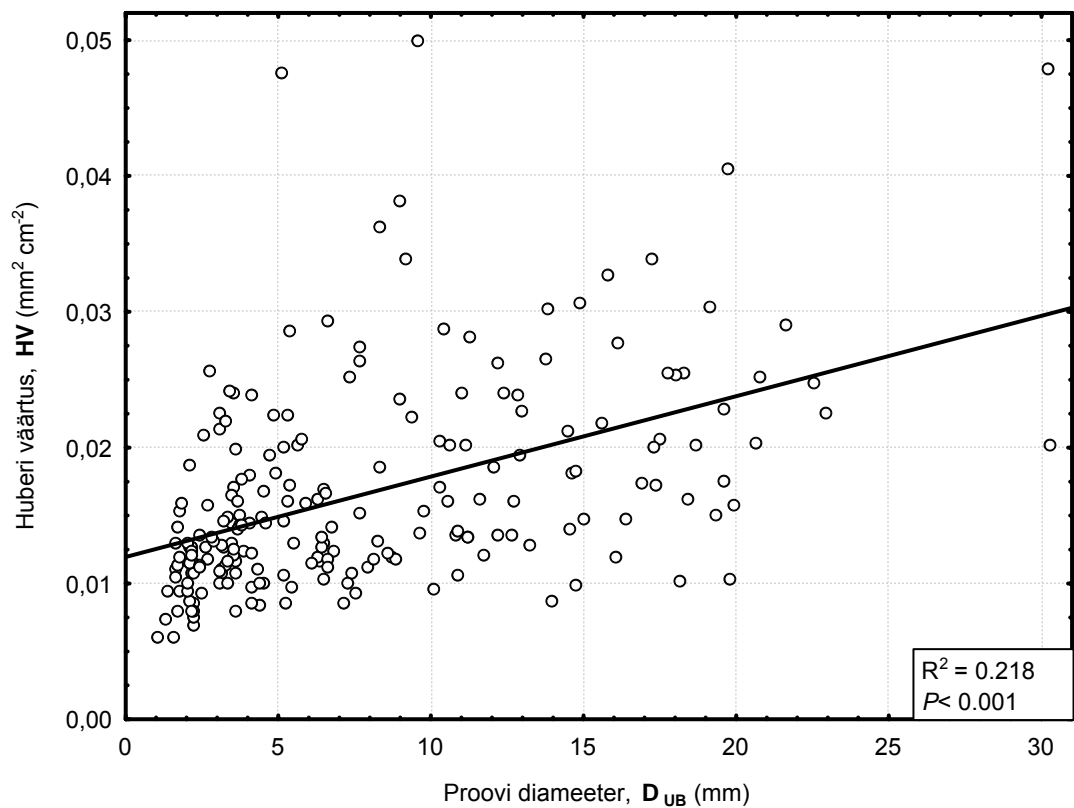
Huberi väärtus sõltus oluliselt ka oksa pikkusest ( $L_B$ ): oksa pikkuse suurenedes **HV** samuti kasvas (joonis 5).

$$\mathbf{HV} = 0.000031 \cdot \mathbf{L}_B + 0.0102, R^2 = 0.171, P < 0.001. \quad (11)$$

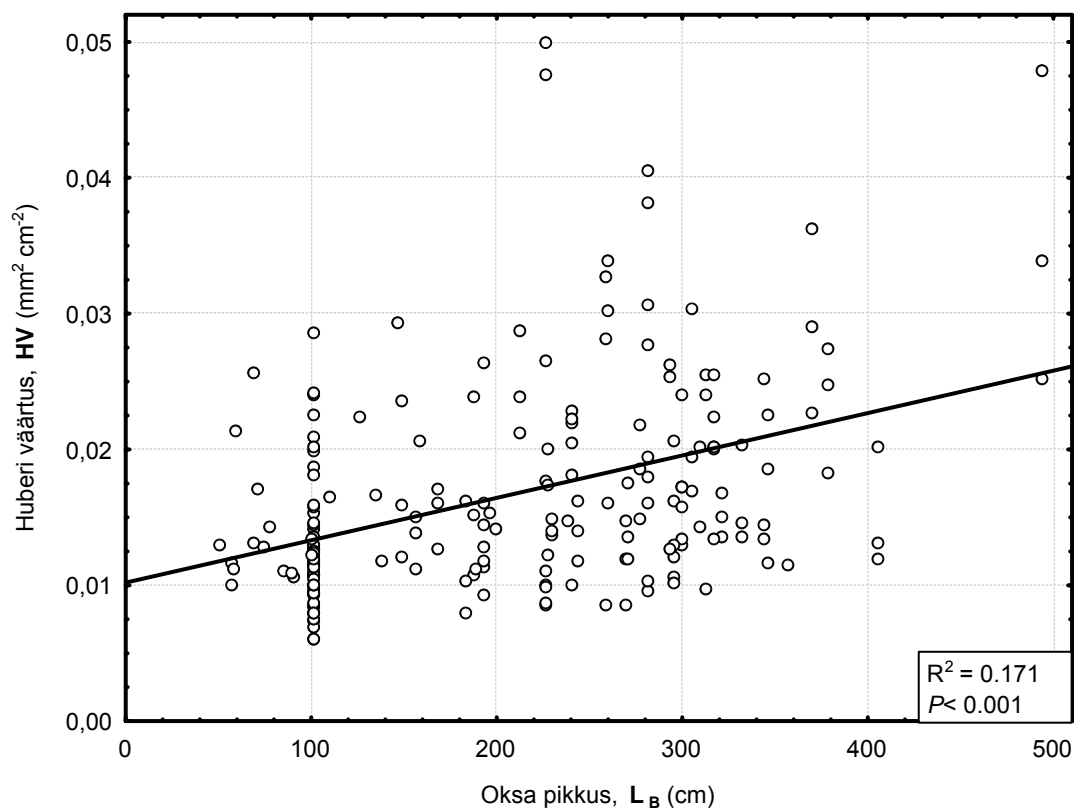
Mitmese astmelise regressioonanalüüsi rakendamine näitas, et **HV** sõltub nii proovi diameetrist kui ka proovi kaugusest tüvest või peaoksast ( $L$ ):

$$\mathbf{HV} = 0.000013 \cdot \mathbf{L} + 0.00606 \cdot \mathbf{D}_{UB} + 0.0106, R^2 = 0.225, P < 0.001. \quad (12)$$

Proovi diameeter kirjeldas 21.8% ja proovi kaugus vaid 1.8% Huberi väärtuse kogu varieeruvusest, kuigi  $L$  mõju oli statistiliselt oluline (tabel 5).



**Joonis 4.** Huberi väärtuse (HV) ja proovi diameetri ( $D_{UB}$ ) vaheline seos.



**Joonis 5.** Huberi väärtuse (HV) sõltuvus oksa pikkusest ( $L_B$ ).

**Tabel 5.** Astmelise regressioonanalüüsi tulemused hindamaks pidevate muutujate mõju Huberi väärtusele.

Muutujad	Aste	R	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> muut	F	P
Proovi diameeter	1	0.466660	0.217772	0.217772	57.90697	< <b>0.001</b>
Proovi kaugus	2	0.485578	0.235786	0.018015	4.87957	<b>0.028</b>

## 3.2. Ksüleemi anatoomilised ja hüdraulilised karakteristikud

### 3.2.1. Vertikaalne varieeruvus võras

Trahheede keskmised diameetrid (**D**) võra alumise, keskmise ja ülemise kolmandiku vahel oluliselt ei erinenud. Trahheede läbimõõdud ulatusid 10 kuni 60 µm, sagedusjaotuse maksimum oli vahemikus 15-20 µm. Kovariatsioonanalüüs (tabel 6, lisa 1) näitas, et keskmine hüdrauliline diameeter (**D<sub>h</sub>**) sõltus oksa asendist võras, proovi asendist oksal ja oksa diameetrist. Tukey test **D<sub>h</sub>** vertikaalse trendi olemasolu ei kinnitanud (joon. 6A; lisa 2). Trahheede tihedus (**VD**) varieerus üle kogu andmestiku 122-702 mm<sup>-2</sup> ja trahheede valendikud (**VA**) moodustasid 8.4-26.8% maltspuidu ristlõike pindalast. Kui analüüsi mudelisse olid lülitatud kovariaadid, siis **VD** ega **VA** oksa kõrgusest ei sõltunud (tabel 6, lisa 1). Oksa asend võras muutus trahheede tiheduse suhtes oluliseks ( $P < 0.05$ ) faktoriks alles siis, kui mudelist heideti välja kõik kovariaadid: **VD** suurenes liikudes võras alt ülespoole (joon. 6B). Keskmiste ruutude summa järgi otsustades kirjeldas aastarõngaste keskmine laius (**W**) 22.6% **VD** varieeruvusest. Seega varjutas aastarõngaste laius kovariatsioonanalüüsis oksa asendi mõju võras, sest **W** varieerus võra kõrguskihi ( $P < 0.001$ ) ning **W** ja **VD** vahel oli positiivne korrelatsioon (lisa 4;  $r = 0.195$ ,  $P < 0.05$ ). **VD** ja **VA** suurenesid oksa radiaalse kasvukiiruse kasvades (lisa 4;  $r = 0.479$ ,  $P < 0.001$ ). Seega määrasid eelkõige okste kasvukiirus ja diameeter (**D<sub>UB</sub>**) trahheede tiheduses kõrgusliku varieeruvuse.

Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus (**k<sub>t</sub>**) ei sõltunud oksa asendist võras (tabel 6, joon. 7A), samas kui erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta (**LSC<sub>t</sub>**) vähenes liikumisel võras alt ülespoole (joon. 7B). **k<sub>t</sub>** on suuresti määratud kahe tunnusega: trahheede keskmise hüdraulilise diameetri ja trahheede tihedusega. **D<sub>h</sub>** ja **k<sub>t</sub>** vahel tuvastati tihe lineaarne seos (joon. 8):

$$\mathbf{k}_t = 0.2096 \cdot \mathbf{D}_h - 2.83, R^2 = 0.686, P < 0.001. \quad (13)$$

Selgitamaks välja **D<sub>h</sub>** ja **VD** koosmõju maltspuidu teoreetilisele erijuhtivusele, rakendati mittelineaarset regressioonanalüüsi ja koostati empiiriline mudel. Mudeli parameetrid leiti vähimruutude meetodil, parima lähendi andis järgmine multiplikatiivne funktsioon (joonis 9):

$$\mathbf{k}_t = -12.98 + \mathbf{D}_h^{0.580} \cdot \mathbf{VD}^{0.143}, R^2 = 0.854, P < 0.001 \quad (14)$$

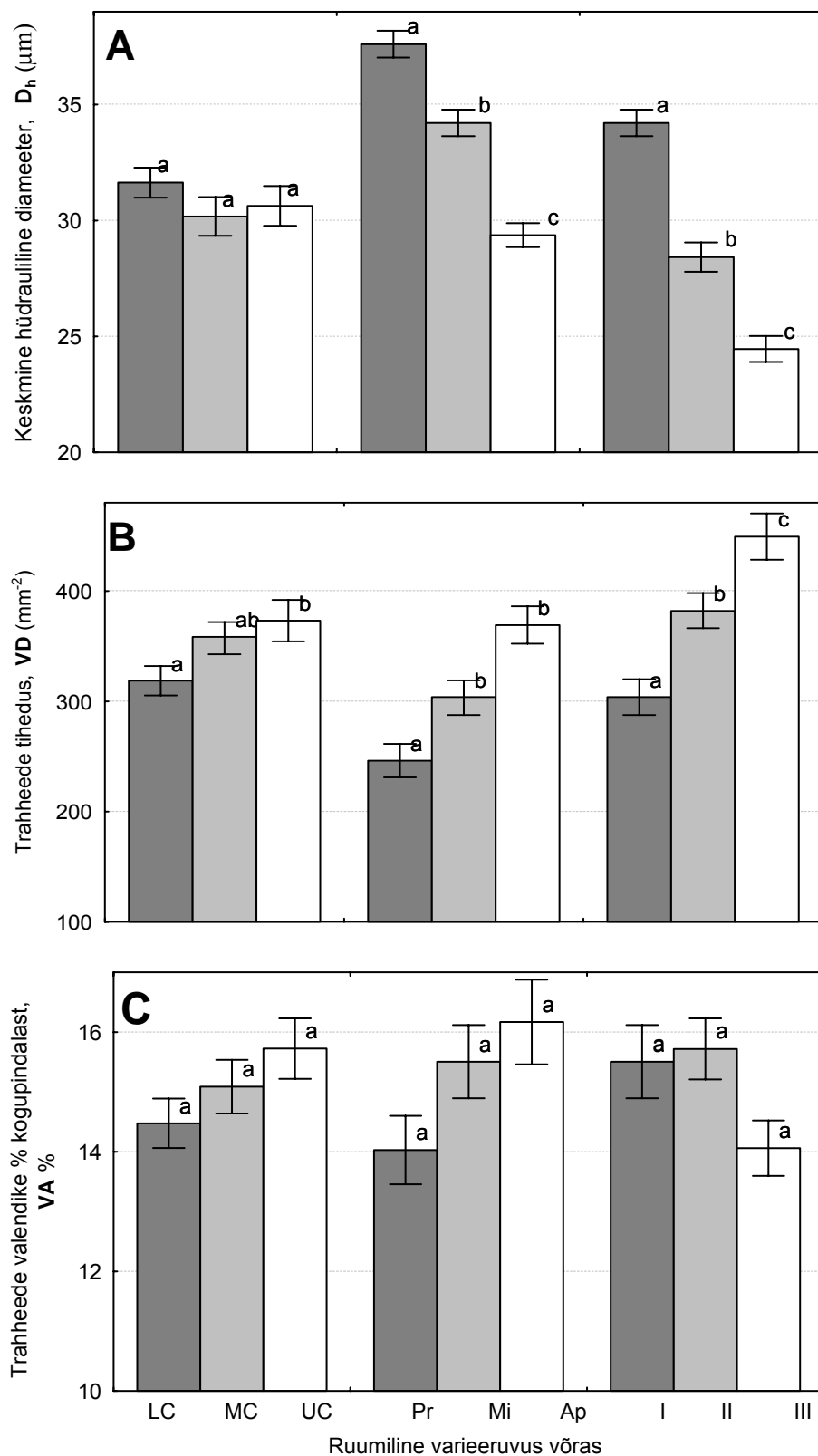
**D<sub>h</sub>** ja **VD** koos kirjeldasid 85.4% maltspuidu erijuhtivuse kogu varieeruvusest. Maltspuidu erijuhtivus sõltus oluliselt (tabel 6, lisa 4) aastarõnga keskmisest laiusest: suurema radiaalse kasvukiirusega okstel oli kõrgem **k<sub>t</sub>** ( $r = 0.358$ ,  $P < 0.001$ ).

Nii trahheede keskmine hüdrauliline diameeter, maltspuidu teoreetiline erijuhtivus kui ka maltspuidu erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta olid korrelatsioonis ( $P < 0.001$ ) oksa diameetriga (**D<sub>UB</sub>**), mõõdetuna proovivõtu kohalt: **D<sub>h</sub>**, **LSC<sub>t</sub>** ja **k<sub>t</sub>** suurenesid ning **VD** vähenes oksa läbimõõdu kasvades (joon. 10 ja 11; valemid 15-18). Seega ilmnesis keskmisel hüdraulilisel diameetril ja trahheede tihedusel sõltuvalt oksa diameetrist vastassuunalised trendid (joon. 10), mis johtub

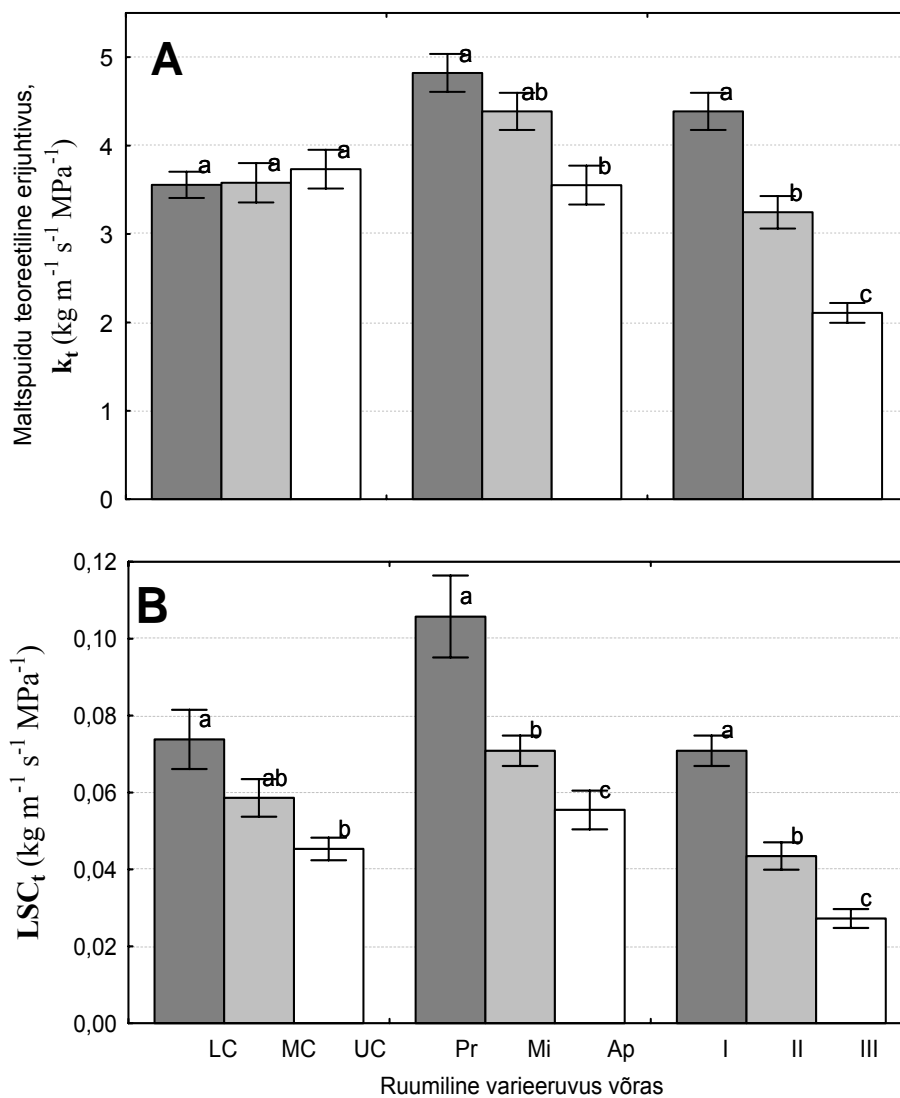
tugevast negatiivsest sõltuvusest ( $r=-0.695$ ,  $P<0.001$ ) trahheede läbimõõdu ja **VD** vahel (joonis 12, valemid 19-20).

**Tabel 6.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused oksa asendi ja teiste faktorite mõju kohta oksapuidu anotoomilistele ja hüdraulilistele omadustele (kõik proovikohad üle kogu võra). *P*, olulisuse tõenäosus.

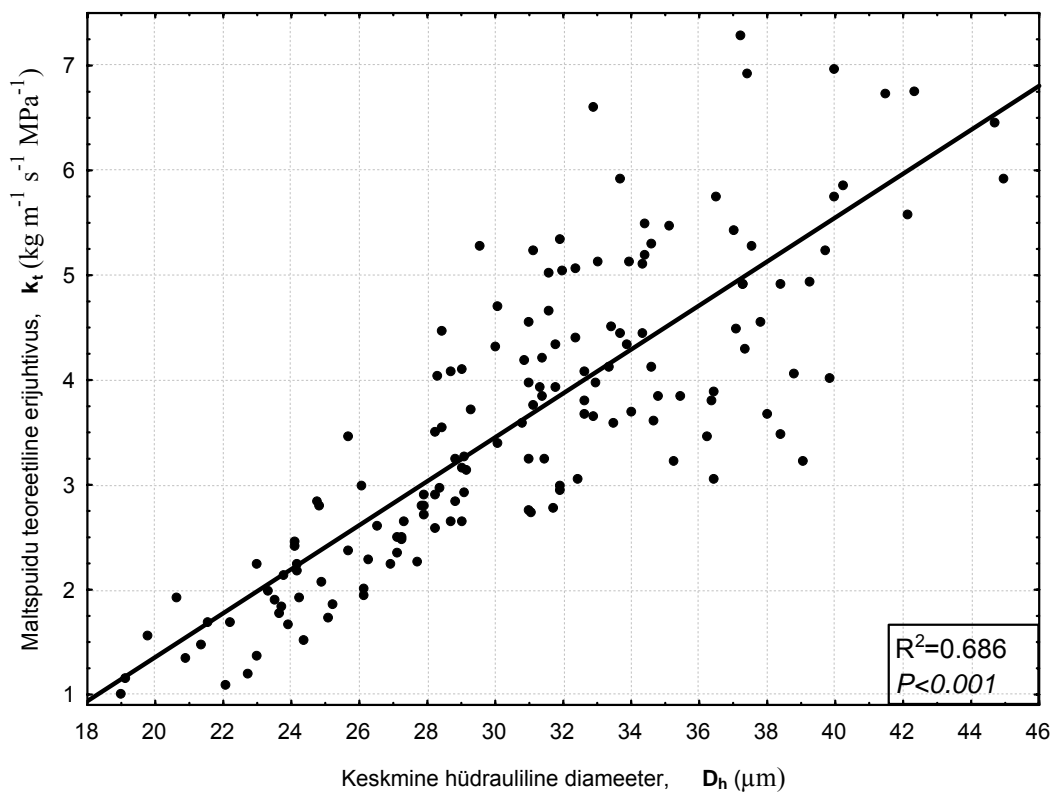
Funktsioontunnus	Faktor/Kovariaat	<i>P</i>
Trahheede tihedus, <b>VD</b> (mm <sup>-2</sup> )	Oksa asend võras	0.095
	Proovi asend oksal	<0.001
	Aastarõngaste laius	<0.001
	Oksa pikkus	0.012
Trahheede valendike suhteline pindala, <b>VA</b> (%)	Oksa asend võras	0.452
	Proovi asend oksal	0.037
	Aastarõngaste laius	<0.001
Trahheede keskmine hüdrauliline diameeter, <b>D<sub>h</sub></b> (µm)	Oksa asend võras	0.025
	Proovi asend oksal	<0.001
	Oksa diameeter	<0.001
Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus, <b>k<sub>t</sub></b> (kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> )	Oksa asend võras	0.453
	Proovi asend oksal	<0.001
	Aastarõngaste laius	<0.001
	Oksa diameeter	<0.001
Maltspuidu erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta, <b>LSC<sub>t</sub></b> (kg m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> )	Oksa asend võras	<0.001
	Proovi asend oksal	<0.001
	Aastarõngaste laius	0.010
	Oksa diameeter	<0.001



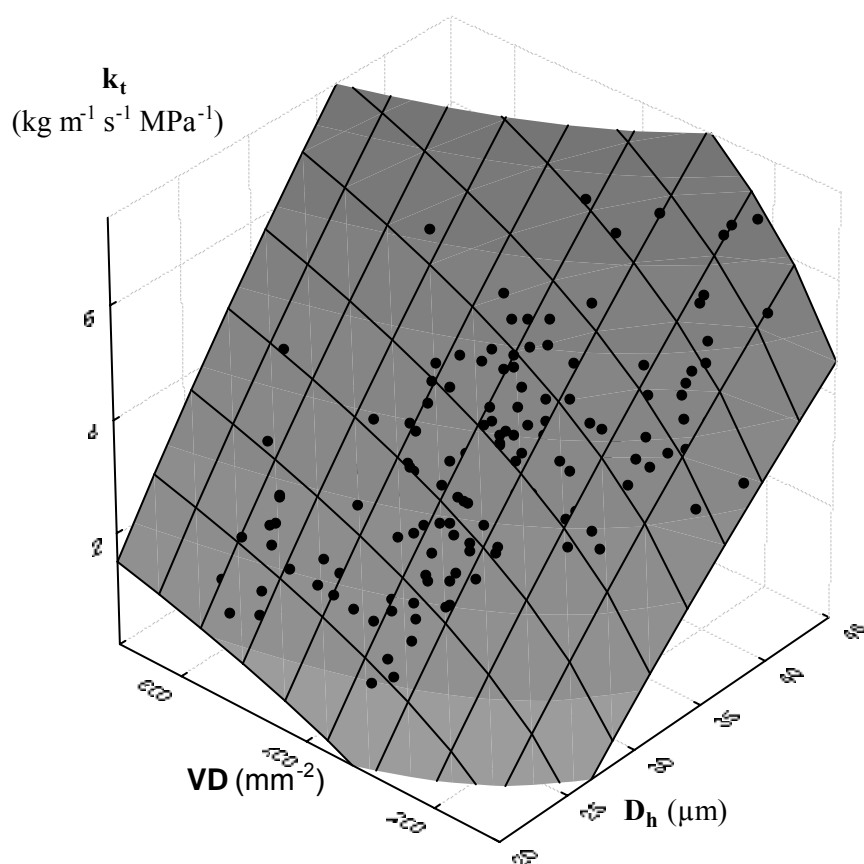
**Joonis 6.** Trahheede keskmise hüdraulilise diameetri (A), tiheduse (B) ja valendike suhtelise pindala (C) varieeruvus sõltuvalt proovivõtu kohast võras. LC - alumine oks, MC - keskmine oks, UC - ülemine oks; Pr - peaoksa alus, Mi - peaoksa keskosa, Ap - peaoksa tipp; I - esimest järku oks, II - teist järku oks, III - kolmandat järku oks. Tulpadel kujutatud postid tähistavad  $\pm$  standardviga. Erineva tähega tähistatud tulbad on statistiliselt oluliselt erinevad ( $P < 0.05$ ).



**Joonis 7.** Maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse ( $k_t$ ) (A) ja maltspuidu erijuhtivuse lehe pindalaühiku kohta ( $LSC_t$ ) (B) varieeruvus sõltuvalt proovivõtu kohast võras. LC - alumine oks, MC - keskmine oks, UC - ülemine oks; Pr - peaoksa alus, Mi - peaoksa keskosa, Ap - peaoksa tipp; I - esimest järku oks, II - teist järku oks, III - kolmandat järku oks. Tulpadel kujutatud postid tähistavad  $\pm$  standardviga. Erineva tähega tähistatud tulbad on statistiliselt oluliselt erinevad ( $P < 0.05$ ).



**Joonis 8.** Maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse ( $k_t$ ) ja trahheede keskmise hüdraulilise diameetri ( $D_h$ ) funktsioon.



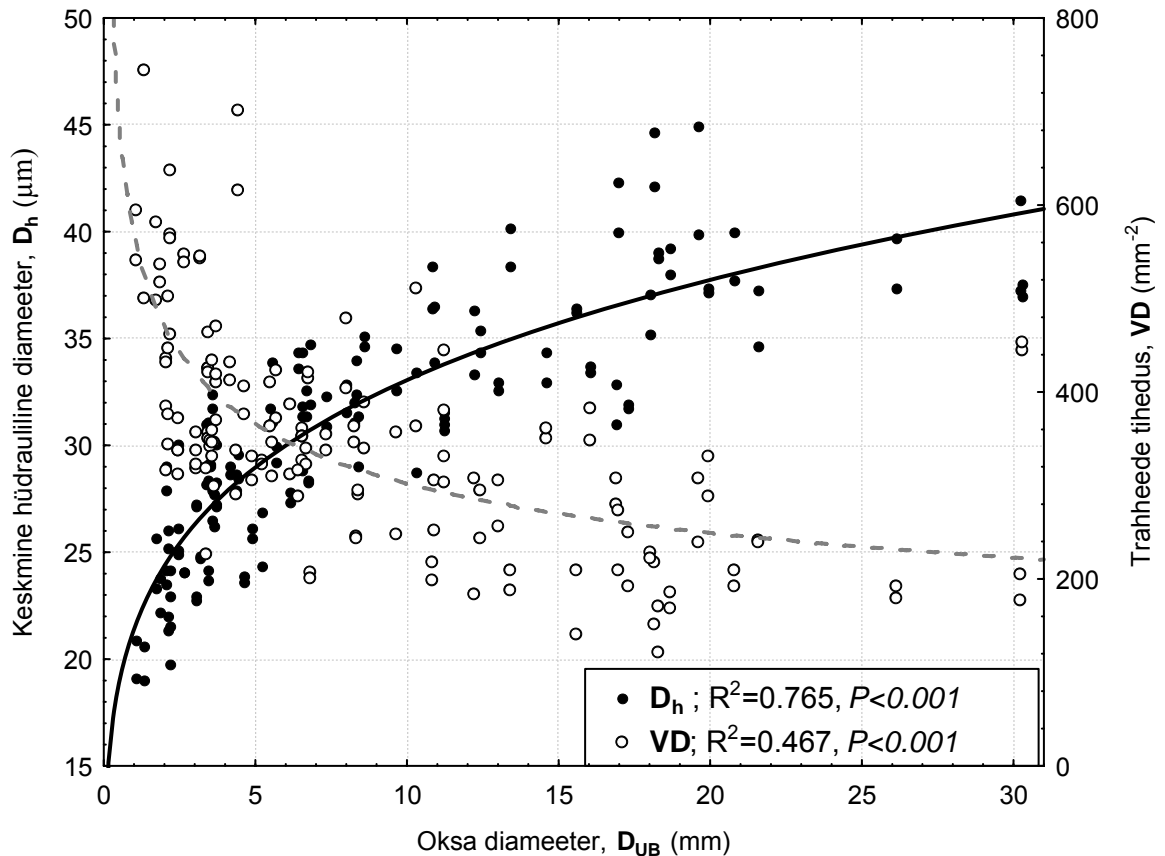
**Joonis 9.** Maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse ( $k_t$ ) sõltuvus trahheede tihedusest ( $VD$ ) ja keskmisest hüdraulilisest diameetrist ( $D_h$ ).

Keskmine hüdrauliline diameeter ( $D_h$ ) suurenes eksponentsiaalselt sõltuvalt oksa diameetrist ( $D_{UB}$ ) (joon. 10):

$$D_h = 1.22 \times 10^{-7} \cdot e^{21.3 \cdot D_{UB}^{0.00878}} \quad (15)$$

Trahheede tihedus vähenes mittelineaarselt oksa diameetri kasvades (joon. 10):

$$VD = 1.31 \times 10^{-7} + 570.3 \cdot D_{UB}^{-0.276} \quad (16)$$



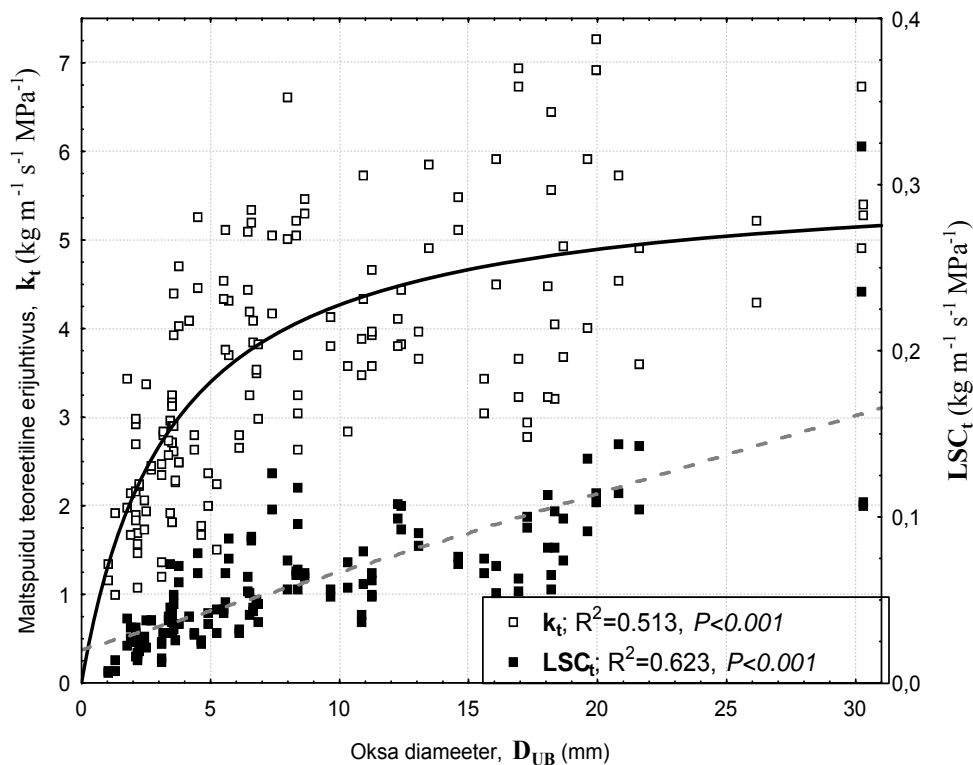
**Joonis 10.** Keskmise hüdraulilise diameetri ( $D_h$ ) ja trahheede tiheduse ( $VD$ ) sõltuvus oksa diameetrist ( $D_{UB}$ ).

Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus oli eksponentsiaalselt seotud oksa diameetriga (joon. 11):

$$k_t = \frac{5.74 \cdot D_{UB}}{D_{UB} + 3.45} \quad (17)$$

Maltspuidu erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta ( $LSC_t$ ) suurenes lineaarselt oksa diameetri kasvades (joon. 11):

$$LSC_t = 0.0047 \cdot D_{UB} + 0.0199 \quad (18)$$

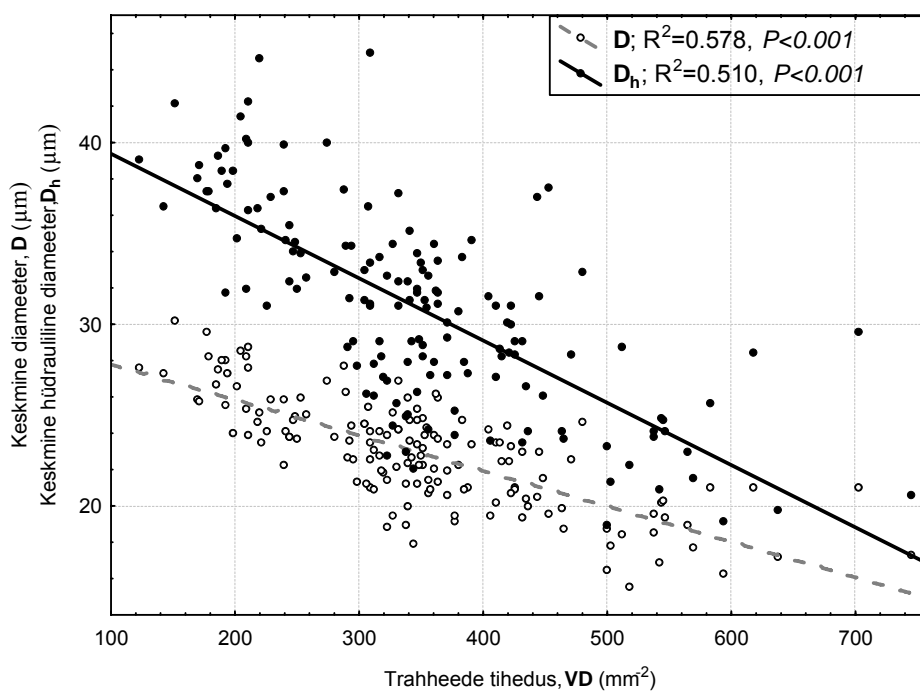


**Joonis 11.** Maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse ( $k_t$ ) ja erijuhtivuse lehe pinnauhiku kohta ( $LSC_t$ ) sõltuvus oksa diameetrist.

Analüüs näitas, et trahheede läbimõõt ( $D$ ,  $D_h$ ) vähenes lineaarselt trahheede tiheduse kasvades (joon. 12):

$$D = -0.0195 \cdot VD + 29.73 \quad , \quad (19)$$

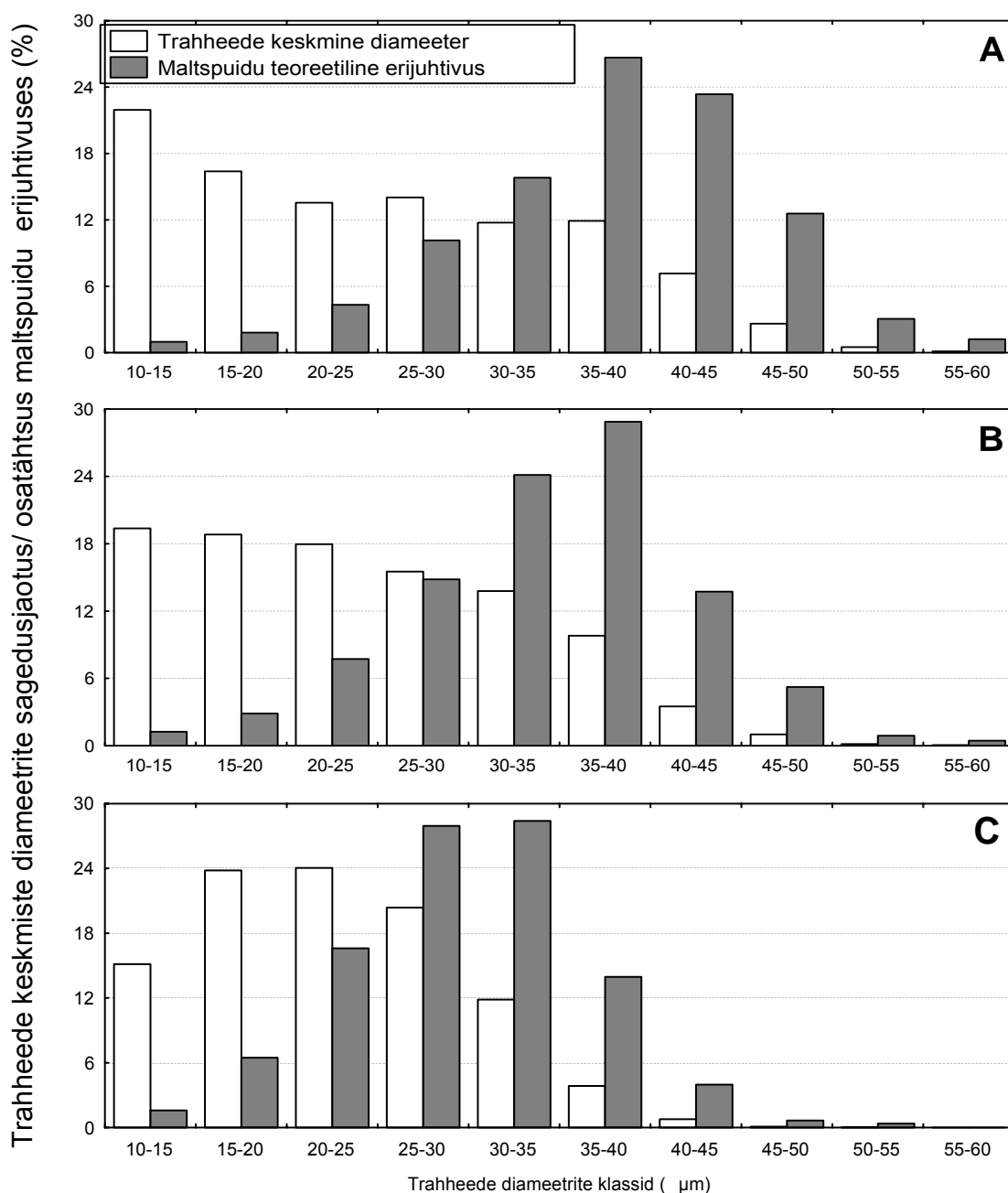
$$D_h = -0.0343 \cdot VD + 42.81 \quad . \quad (20)$$



**Joonis 12.** Trahheede keskmise diameetri ( $D$ ) ja keskmise hüdraulilise diameetri ( $D_h$ ) sõltuvus trahheede tihedusest ( $VD$ ).

### 3.2.2. Radiaalne varieeruvus võras

Vaadates trahheede diameetrite sagedusjaotust piki peaoksa (joon. 13), on oksa aluse, keskosas ja tipu vahel märgatavaid erinevusi. Suurima läbimõõduga trahheed esinesid oksa alusel ja keskosas, kus nende diameeter ulatus 60  $\mu\text{m}$ -ni. Siiski oli nii oksa alusel kui keskosas kõige arvukamaks sagedusklassiks 10-15  $\mu\text{m}$ , veejuhtivusest langes suurim koormus aga diameetrite vahemikule 35-40  $\mu\text{m}$ . Peaksa tipuosas ulatus suurimate trahheede läbimõõt 55 mikromeetrini, kuid üllatuslikult jäi kõige rohkem trahheesid vahemikku 20-25  $\mu\text{m}$ . Ksüleemi hüdraulilisse juhtivusse oksa tipuosas panustasid enim 25-35  $\mu\text{m}$  läbimõõduga trahheed. Üldise tendentsina kahanevad trahheede läbimõõdud liikudes piki oksa aluselt tipu suunas.



**Joonis 13.** Trahheede keskmiste diameetrite sagedusjaotus ja nende panus erijuhtivusse piki peaoksa. A - oksa alus; B - oksa keskosa; C - oksa tipp.

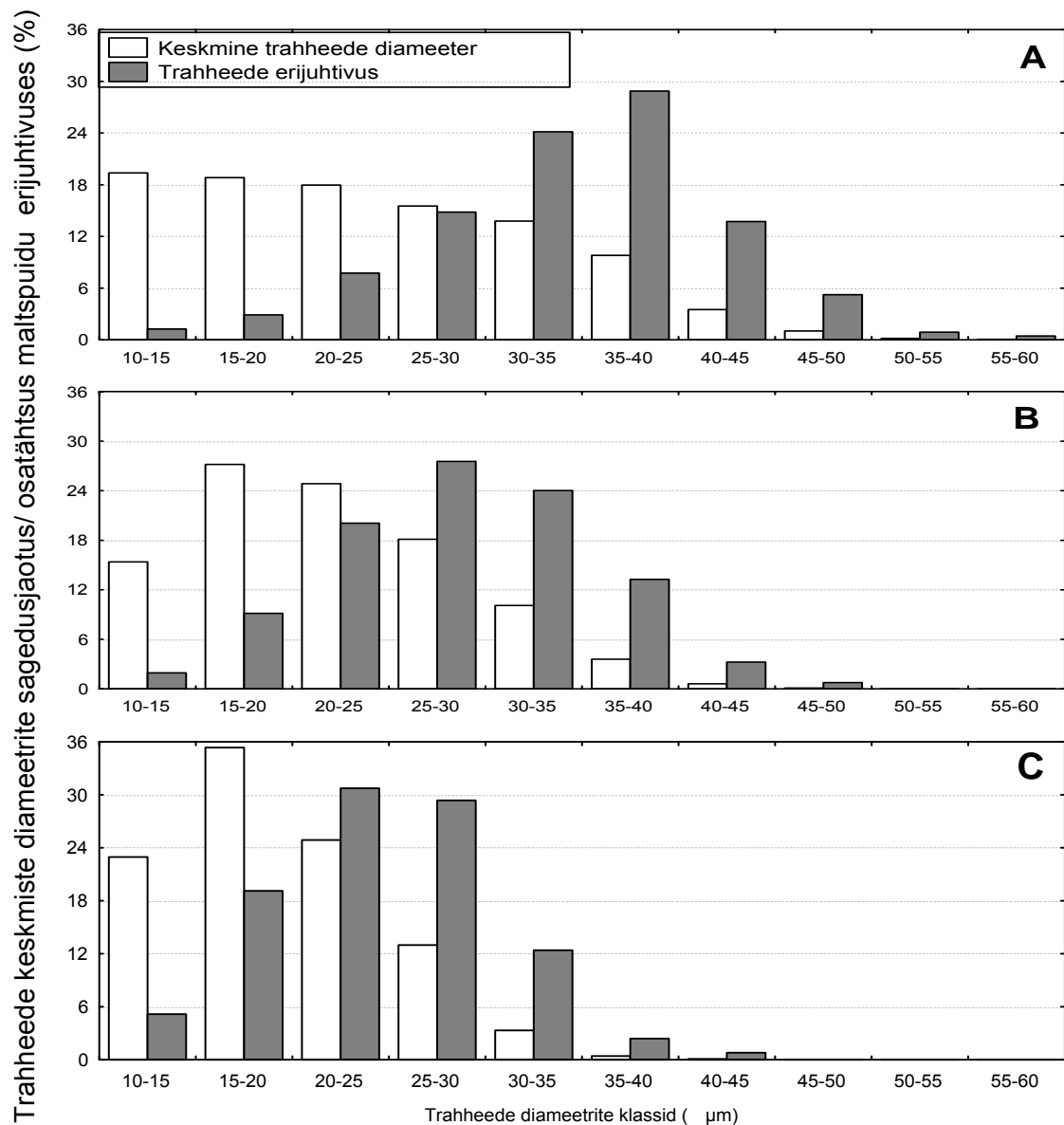
Proovi asendil piki peaoksa oli oluline mõju trahheede tihedusele, valendike suhtelisele pindalale ja keskmisele hüdraulilisele diameetrile (tabel 7).  $D_h$  vähenes piki oksa aluselt (keskmiselt 37.6  $\mu\text{m}$ ) tipu suunas (29.4  $\mu\text{m}$ ).  $VD$  ja  $VA$  ilmutasid vastupidist trendi – need kasvasid tipu suunas (joon. 6). Tukey testi kohaselt ei olnud  $VA$  erinevused piki peaoksa siiski statistiliselt olulised (lisa 2). Kui analüüsi mudelisse olid lülitatud kovariaadid, siis  $k_t$  ega  $LSC_t$  ei sõltunud proovi asendist oksal (tabel 7). Eemaldades kovariaadid, muutus proovi asend mõlema ksüleemi hüdraulilise parameetri suhtes oluliseks ( $P < 0.001$ ) faktoriks. Kovariaatidest mõjutas kahe viimati nimetatud parameetri varieeruvust enim oksa diameeter (lisa 4; joon. 11). Seega on  $k_t$  ja  $LSC_t$  vähenemine oksa tipu suunas seotud oksa läbimõõdu kahanemisega (joon. 7).

**Tabel 7.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused proovi asendi ja teiste faktorite mõju kohta oksapuidu anatoomilistele ja hüdraulilistele omadustele (proovikohad 3-5).  $P$ , olulisuse tõenäosus.

Funktsioontunnus	Faktor/Kovariaat	$P$
Trahheede tihedus, $VD$ ( $\text{mm}^{-2}$ )	Oksa asend võras	0.258
	Proovi asend peaoksal	<0.001
	Aastarõngaste laius	<0.001
Trahheede valendike suhteline pindala, $VA$ (%)	Oksa asend võras	0.166
	Proovi asend peaoksal	0.039
	Aastarõngaste laius	<0.001
Trahheede keskmine hüdrauliline diameeter, $D_h$ ( $\mu\text{m}$ )	Oksa asend võras	0.639
	Proovi asend peaoksal	0.008
	Oksa diameeter	0.003
Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus, $k_t$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1}$ $\text{MPa}^{-1}$ )	Oksa asend võras	0.279
	Proovi asend peaoksal	0.631
	Aastarõngaste laius	0.010
	Oksa diameeter	0.004
Maltspuidu erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta, $LSC_t$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ )	Oksa asend võras	0.054
	Proovi asend peaoksal	0.492
	Oksa diameeter	<0.001

### 3.2.3. Varieeruvus sõltuvalt oksa järgust

Trahheede maksimaalsed läbimõõdud ulatusid esimest, teist ja kolmandat järku okstel vastavalt 60, 50 ja 45 µm-ni (joon. 14). Peaoksal oli trahheede sagedusjaotuse maksimum vahemikus 10-15 µm, kõrgemat järku okstel vahemikus 15-20 µm. Veetranspordist langes peaokstes suurim osa 35-40 µm trahheedele, teist järku okstes 25-30 µm ja kolmandat järku okstes 20-25 µm diameetriga trahheedele. Ilmnes selge trend: oksa järgu kasvades trahheede läbimõõdud kahanevad. Trahheede keskmine hüdrauliline diameeter sõltus samuti oluliselt oksa järgust ( $P=0.011$ ; tabel 8), vähenedes järsult kõrgemat järku okstes (joon. 6A). Trahheede tihedus ja trahheede valendike suhteline pindala ei sõltunud oksa järgust seni, kuni analüüsi mudelisse olid lülitatud kovariaadid (tabel 8). Kovariaatide eemaldamisel muutus oksa järk **VD** suhtes statistiliselt oluliseks ( $P<0.001$ ) faktoriks.



**Joonis 14.** Trahheede keskmiste diameetrite sagedusjaotus ja nende panus erijuhtivusse oksa järkude kaupa üle kõigi kõrguskihtide. A - peaoks; B - II järku oks; C - III järku oks.

Nii maltspuidu teoreetiline erijuhtivus kui erijuhtivus pinnaühiku kohta vähenesid oluliselt ( $P < 0.01$ ) oksa järgu kasvades (tabel 8, joon. 7). Kõrgeimad  $k_t$  väärtused esinesid võra keskosas paiknevate peaokste alusel ( $5.15 \pm 0.405 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ; aritmeetiline keskmine  $\pm$  SE), kõrgeimad  $LSC_t$  väärtused võra alaosas paiknevate peaokste alustel ( $0.136 \pm 0.026 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ). Mõlemad hüdraulilised karakteristikud olid madalaimad kolmandat järku okstes:  $k_t = 2.11 \pm 0.112 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ;  $LSC_t = 0.027 \pm 0.002 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ .

**Tabel 8.** Kovariatsioonanalüüsi tulemused oksa järgu ja teiste faktorite mõju kohta oksapuidu anatoomilistele ja hüdraulilistele omadustele (proovikohad 1, 2 ja 4).  $P$ , olulisuse tõenäosus.

Funktsioontunnus	Faktor/Kovariaat	$P$
Trahheede tihedus, $VD$ ( $\text{mm}^{-2}$ )	Oksa asend võras	0.260
	Oksa järk	0.157
	Oksa diameeter	<0.001
Trahheede valendike suhteline pindala, $VA$ (%)	Oksa asend võras	0.863
	Oksa järk	0.153
	Aastarõngaste laius	0.007
Trahheede keskmine hüdrauliline diameeter, $D_h$ ( $\mu\text{m}$ )	Oksa asend võras	0.016
	Oksa järk	0.011
	Aastarõngaste laius	0.035
	Oksa diameeter	<0.001
Maltspuidu teoreetiline erijuhtivus, $k_t$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ $\text{MPa}^{-1}$ )	Oksa asend võras	0.408
	Oksa järk	0.008
	Aastarõngaste laius	<0.001
	Oksa diameeter	<0.001
Maltspuidu erijuhtivus lehe pinnaühiku kohta, $LSC_t$ ( $\text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ )	Oksa asend võras	0.006
	Oksa järk	0.008
	Oksa diameeter	<0.001

## 4. ARUTELU

### 4.1. Huberi väärtus

Funktsionaalselt aktiivse puiduosa ristlõikepindala ja lehestiku pindala suhe (Huberi väärtus, **HV**) ei ole kogu puuvõra ulatuses konstantne, vaid muutub erinevates võra osades. Huberi väärtuse ruumilist varieerumist võra piires on seni siiski vähe uuritud ja seepärast pole just palju andmeid, millega saadud tulemusi kõrvutada. Arukase okstes ilmnes maltspuidu pindala ja lehestiku pindala vahel tugev ( $R^2=0.83-0.93$ ,  $P<0.001$ ) lineaarne seos: maltspuidu pindala suurenedes kasvas lehestiku pindala (joon. 2). Saadud tulemus ühtib Shelburne jt. (1993) poolt leituga, et maltspuidu pindala ja lehestiku massi või pindala vahel on tavaliselt lineaarne seos. Nii korrelatsioon- kui ka kovariatsioonanalüüsi tulemused näitasid, et Huberi väärtuse määrab peamiselt oksa diameeter, seega siis maltspuidu pindala, mitte lehestiku pindala (lisad 1 ja 4). Selgus, et arukase okstes väheneb **HV** kõrguse suurenemisel maapinnast. Kõige ilmekamalt väljendus **HV** vertikaalne trend mõõdetuna okste alusel, s.t. terve oksa tasemel (joon. 3). Seega, mida kõrgemal võras oks paikneb, seda suurem transpireeriv pind tuleb maltspuidu ristlõike pindalaühiku kohta. Järelikult suurem hüdrauliline takistus vee liikumisel mullast arukase varjulehtedeni võrreldes valguslehtedega (Sellin & Kupper 2005a, 2005b) ei saa olla põhjustatud Huberi väärtuse vertikaalsest varieeruvusest võra piires. Vastupidi – Huberi väärtuse suurenemine võras ülalt allapoole tasandab muudest faktoritest põhjustatud erinevusi muld-leht transporditee hüdraulilises juhtivuses. Samas kaotavad ülemised lehed rohkem vett, mistõttu võib oletada, et **HV** vähenemist kõrguse suurenemisel võras korvatakse muude mehhanismide abil – ksüleemi erijuhtivuse suurenemisega ja/või suurema veepotentsiaali gradiendiga. Arukasel leitud Huberi väärtuse vertikaalne trend sarnaneb tõrvikmänni (*Pinus taeda*) omale - **HV** vähenes liikumisel tüves alt üles (Shelburne *et al.* 1993).

I, II ja III järku okste võrdlemisel selgus, et **HV** väheneb oksa järgu suurenemisel ( $P<0.05$ ). See tulemus lubab järeldada, et peaokstes on vee transpordisüsteem paremini arenenud kui külgekstes. Analoogilised tulemused said Mayr jt. (2003) harilikul kuusel alpiinsel metsapiiril. Kuuse peavõsudel oli 3.5 korda suurem **HV** ja 1.4 korda kõrgem puidu erijuhtivus kui külgvõsudel. Arukasel saadud tulemused on üldjoontes kooskõlas Zimmermanni (Tyree & Zimmermann 2002) püstitatud hüdraulilise segmentatsiooni hüpoteesiga, mille kohaselt takistus veevoolule okstes suureneb tüvest/peateljest kaugenemisel. Mida kõrgemat järku oks, seda enam hakkab veetransporti lehtedesse piirama juhtkudede suurus. Seega peaoksad domineerivad hüdrauliliselt II järku okste üle ja need omakorda III järku okste üle.

Samuti näib Zimmermanni hüpotees kehtivat liikumisel radiaalselt piki oksa. Selgus, et arukasel vähenes **HV** piki peaoksa aluselt tipu suunas (tabel 1, joon. 3). Huberi väärtus sõltus oluliselt ka oksa suurust iseloomustavatest karakteristikutest - oksa pikkusest, oksa ja proovi

diameetrist. **HV** suurenes nii proovikoha diameetri kui oksa pikkuse kasvades (joon. 4 ja 5). Kovariatsioonanalüüsi tulemuste põhjal ei osutunud oksa järgu ega proovi asendi (piki oksa) mõju olulisteks faktoriteks, kui mudelisse oli sisse võetud proovi diameeter (tabelid 3 ja 4). See tähendab, et **HV** varieeruvus eri järku okste vahel ja piki oksa on seotud eelkõige oksa läbimõõduga, sest okste järgu suurenemisel ja liikumisel piki oksa aluselt tipu suunas, oksa diameeter väheneb.

## 4.2. Ksüleemi anatoomilised ja hüdraulilised omadused

### 4.2.1. Vertikaalne varieeruvus

Trahheede keskmised diameetrid (**D**) olid arukase okstes võra erinevatel kõrgustel sarnased, jäädes 22.6-23.3  $\mu\text{m}$  vahele. See langeb kokku Hellbergi ja Carcaillet' (2003) tulemustega, kes analüüsisid arukase oksa- ja tüvepuidus trahheede läbimõõte ning said keskmiseks 23.0  $\mu\text{m}$ . Siiski on käesolevas töös saadud keskmised väiksemad kui seda võrrelda kase seemikute ja noorte puude tüvepuidu kohta avaldatud andmetega (Anttonen *et al.* 2002; Piispanen *et al.* 2003; Kostiaainen *et al.* 2006). Kuna **D** võras kõrguslikult ei varieerunud, siis ei tuvastatud ka **D<sub>h</sub>** ega **k<sub>t</sub>** kõrguslikku trendi (joon. 6A ja 7A). Seega ei saa kogu puu hüdraulilise juhtivuse suured erinevused võra eri kihtide vahel (Sellin & Kupper 2005a, 2005b) olla tingitud oksapuidu veejuhtivuse efektiivsuse muutlikusest, s.t. trahheede läbimõõtude sagedusjaotusest.

Kuna Huberi väärtus suurenes arukase võras liikudes ülevalt allapoole, siis **LSC<sub>t</sub>** hoopiski suurenes võras basipetaalselt (joon. 7B). Analüüs näitas, et **LSC<sub>t</sub>** on peamiselt määratud Huberi väärtusega ( $r=0.830$ ,  $P<0.001$ ; lisa 4), seega pigem süsiniku võrasisese allokatsiooni kui ksüleemi anatoomia modifitseerimise teel reguleeritakse hüdraulilist võimekust lehe pinnaühiku kohta arukase võras. See järeldus ei ole üllatav, sest nii liikidesiseseid kui -vahelised uuringud on näidanud, et muutuvates keskkonnatingimustes saavutatakse gaasilise ja vedela faasi juhtivuste vahel tasakaal **HV** reguleerimise kaudu (DeLucia *et al.* 2000; Bucci *et al.* 2005; Edwards 2006). Siiski on Protz ja teised (2000) saanud keerdmännil (*Pinus contorta*) eelnevale vastupidiseid tulemusi, mille kohaselt põhiline hüdraulilise juhtivuse reguleerimine võras toimub maltspuidu erijuhtivuse mitte **HV** kaudu.

Käesolevas töös saadud tulemused ei kinnitanud, et hüdraulilise juhtivuse vertikaalse varieeruvuse põhjused arukase võras johtuksid trahheede sagedusjaotusest. Samuti on need vastukäivad teistele uurimustele (Clearwater & Meinzer 2001; Lemoine *et al.* 2002; Jerez *et al.* 2004), mis tuvastasid nii ksüleemi erijuhtivuse kui erijuhtivuse lehe pinnaühiku kohta suurenemise okstes võra aluselt tipu suunas. Kogu puu hüdraulilise juhtivuse varieeruvus tulenevalt kõrgusest võras on tõenäoliselt tingitud kahest asjaolust. Esiteks ei olnud vee transporditee pikkus okstes ühesugune üle kogu võra. Alumises oksad olid 10.5% pikemad kui võra ülaosas, kuigi see erinevus ei osutunud statistiliselt oluliseks, sest varieeruvus ühe võrakihi piires oli suur (Sellin & Kupper 2006). Warren ja Adams (2000) leidsid merimännil (*Pinus pinaster*) tugeva negatiivse eksponentsiaalse sõltuvuse ( $R^2=0.842$ ) oksa pikkuse ja hüdraulilise juhtivuse vahel. Harilikul männil (*Pinus sylvestris*) oli kogu oksa hüdrauliline juhtivus positiivselt seotud oksa diameetriga ja negatiivselt oksa vertikaalse positsiooniga võras: mida madalamal oks võras paiknes, seda suurem oli regressioonimudelil negatiivne tegur (Mencuccini & Grace 1996).

Seega oli võras allpool paiknevate okste hüdrauliline juhtivus väiksem võrreldes sama läbimõõduga aga võras ülalpool paiknevate okstega.

Rust ja tema kaastöötajad (Rust & Roloff 2002; Rust *et al.* 2004) on rõhutanud, et uurides hüdraulilise limitatsiooni mõju puude õhulõhede juhtivusele ja fotosünteesile, tuleb lisaks kasvavale teepikkusele tähelepanu pöörata muutustele võsude ja võra struktuuris. Tuleb arvestada, et võra alumises osas paiknevatel vanematel ja pikematel okstel on ka märkimisväärselt pikemad kõrvalharud ja rohkem harunemiskohti, s.t. madala hüdraulilise juhtivusega ksüleemi piirkondi (Rust & Hüttl 1999; Tyree & Zimmermann 2002; Schulte & Brooks 2003). Harilikul saarel (*Fraxinus excelsior*) suurenesid oksa hüdrauliline takistus ja takistus lehepinna kohta kauguse suurenes puuladvast (vt. joon. 7, Cochard *et al.* 1997). Mitmetel puuliikidel on süsinikisotoop-diskriminatsiooni meetodil näidatud kasvavat takistust lehtede veevarustusele tulenevalt pikenevast transporditeest oktes (Walcroft *et al.* 1996; Warren & Adams 2000; Brendel *et al.* 2003; Samuelson *et al.* 2003).

Teine põhjus, mis selgitab hüdraulilise juhtivuse vertikaalset varieeruvust arukase võras, on tõenäoliselt valgustingimustest sõltuv lehtede hüdraulilise juhtivus. Võsude hüdraulilisest takistusest 50-90% paikneb lehtedes (Yang & Tyree 1994; Nardini & Salleo 2000; Nardini 2001), moodustades olulise osa kogu takistusest vee transporditeel mullast lehtedeni (Sack *et al.* 2003; Gyenge *et al.* 2005; Sack & Holbrook 2006; Sellin & Kupper 2007a). Mitmetel parasvöötme puudel on näidatud, et päikese käes kasvavatel lehtedel on märkimisväärselt kõrgem hüdrauliline juhtivus kui varjus paiknevatel lehtedel (Sack *et al.* 2003; Sellin & Kupper 2007b).

#### 4.2.2. Radiaalne varieeruvus

Nii hüdraulilistel kui anatoomilistel karakteristikutel ilmnes radiaalne trend piki peaoksa:  $D_h$ ,  $k_t$  ja  $LSC_t$  vähenesid ning  $VD$  ja  $VA$  suurenesid liikudes oksa aluselt tipu suunas (joon. 6 ja 7). Sarnast trendi on täheldatud ka teistel puittaimedel – oksalõikude takistus suureneb eksponentsiaalselt liikudes oksa aluselt tipu suunas (Yang & Tyree 1993; Mencuccini & Grace 1996). Kuna nii  $k_t$  kui  $LSC_t$  sõltusid oksa läbimõõdust proovivõtu kohal (joon. 11), on nende radiaalne trend võras suuresti seotud oksa apikaalse ahenemisega. Seetõttu muutus proovi asend oksal statistiliselt oluliseks faktoriks alles siis, kui kõik kovariaadid olid analüüsi mudelist eemaldatud (tabel 7). Tagamaks lehestikule piisav veevarustus, peabki ksüleemi juhtivus oksa läbimõõdu kasvades suurenema, sest suurema läbimõõduga oksad olid pikemad ning neil oli suurem transpireeriv pind. Positiivne seos tüve või oksa diameetri ja hüdraulilise juhtivuse vahel on universaalne nähtus, mida on täheldatud kümnetel liikidel erinevatest süstemaatilistest gruppidest (Cochard 1992; Coyea & Margolis 1992; Yang & Tyree 1994; Mencuccini & Grace 1996; Tyree & Zimmermann

2002). Leherootsude (Cochard *et al.* 1997) või juurte aksiaalne juhtivus (Vercambre *et al.* 2002) võib samuti olla trahheede diameetri funktsiooniks.

Siiski ei saa käesolevas töös leitud ksüleemi anatoomiliste tunnuste kogu ruumilist varieeruvust selgitada üksnes vee kaugtranspordiga, sest lisaks puu hüdraulilistele vajadustele peab võra ehitus vastama ka mehaanilistele vajadustele. **VD** ja **VA** vähenemine oksa aluse suunas (s.t. rohkem puidukiudusid) viitab kasvavale mehaanilisele tugevusele, mis on vajalik talumaks pikema jõuõla tõttu oksa alusele langevat suuremat mehaanilist koormust ning rohkemate külgakste ja lehtede tõttu suurenevat oksa enese massi. Trahheede väikest tihedust oksa alusel kompenseerib nende kõrgem juhtivus, s.t. suurem  $D_h$  (joon. 6 A ja B). Seega tugev negatiivne sõltuvus **VD** ja  $D_h$  vahel (joon. 10) viitab kompromissile ksüleemi hüdraulilise efektiivsuse ja mehaanilise tugevuse vahel.  $D_h$  ja **VD** koos kirjeldasid 85.4% ksüleemi erijuhtivuse kogu varieeruvusest. Pöördvõrdeline sõltuvus trahheede diameetri ja tiheduse vahel tundub olevat puidu ehituse üldisemaid tunnusjooni, mis viitab puidu ehituse optimeerimisele vastamaks erinevatele funktsionaalsetele nõudmistele (mehaaniline toes, vee transport, eluskudede hingamine jne.) nii ökoloogilises kui evolutsioonilises plaanis. Hellbergi ja Carcaillet' (2003) arvulistele andmetele tuginedes esineb tugev pöördvõrdeline sõltuvus ( $R^2=0.974$ ,  $P<0.05$ )  $D$  ja **VD** vahel üle nelja Euroopa kaseliigi. Preston jt. (2006) näitasid tugevat negatiivset korrelatsiooni ( $r=-0.557$ ,  $P<0.0001$ ) keskmise trahheede suuruse (mõõdetud kui valendike pindala) ja tiheduse vahel 51 katteseemnetaimede liigil erinevates kasvukohtades Kalifornias. Arukase peaokstes varieerus **VA** kitsastes piirides (14.0-16.2%), langedes kokku 3-5-aastaste tüvede kohta teadaolevate andmetega (15-17%; Anttonen *et al.* 2002), kuid olles suurem kui seemikutel (8%; Piispanen *et al.* 2003) ja väiksem kui 10-aastastel puudel (25-33%; Kostianen *et al.* 2006).

Arukase oksapuidu erijuhtivus sõltus olulisel määral (tabel 7;  $P=0.010$ ) aastarõngaste keskmisest laiusel (**W**). Järelikult mida kiirem on oksa radiaalne juurdekasv, seda suurema veejuhtivusega ksüleem moodustub. Positiivse seose olemasolu ksüleemi hüdraulilise juhtivuse ja tüve kasvukiiruse vahel on demonstreeritud nii paljas- kui katteseemnetaimedel (Pothier *et al.* 1989a; Medhurst & Beadle 2002; Reich *et al.* 2003; Cochard *et al.* 2005). Kuna  $D$  ega  $D_h$  ei sõltunud aastarõngaste keskmisest laiusel, siis võib kiiremakasvuliste okste kõrgemat  $k_t$  seletada suurema trahheede tiheduse ja valendike pindalaga (lisa 4). See tulemus on vastupidine üldisele trendile üle erineva ksüleemi anatoomiaga (okaspuud, hajus- ja rõngassoonelised) puuliikide: ksüleemi hüdraulilise efektiivsuse suurenemisega trahheede valendike suhteline pindala väheneb (McCulloh & Sperry 2005). Arukasel, mis kuulub katteseemnetaimede hulka, oli **VA** statistiliselt sõltumatu trahheede diameetrist (lisa 4). See on erinev okaspuudest, millel juhtelementide valendike protsent maltspuidu ristlõike pindalast sõltub trahheiidide keskmisest läbimõõdust (Pothier *et al.* 1989b).

### 4.2.3. Varieeruvus sõltuvalt oksa järgust

Neli karakteristikut viiest (**VA** välja arvatud) sõltusid oluliselt oksa järgust:  $D_h$ ,  $k_t$  ja  $LSC_t$  vähenesid, samas kui **VD** kasvas oksa järgu suurenedes (joonised 6 ja 7). Peaokstes oli  $k_t$  2.1 korda kõrgem võrreldes kolmandat järku okstega, mis tulenes eelkõige trahheede diameetrite erinevast sagedusjaotusest (joon. 14). Seega oli peaokste veetranspordivõime suurem kui kõrgemat järku okstes. Saadud tulemused lubavad oletada, et sellisel okstevahelisel hüdraulilisel hierarhial on tugev mõju transpiratsioonivoolu jaotumisele puuvõras. Seega tulemused kinnitavad veel kord, et hüdraulilises mõttes domineerivad peaoksad teist järku okste üle ja need omakorda kolmandat järku okste üle, olles kooskõlas hüdraulilise segmentatsiooni hüpoteesiga (Tyree & Zimmermann 2002). Võra selline hierarhiline hüdrauliline arhitektuur soodustab veevoolu mööda peaoksa, tagades potentsiaalselt parema veevarustuse oksa apikaalsele pungale ja võra välimises, hästivalgustatud ja tuultele paremini eksponeeritud osas paiknevale lehestikule.

$LSC_t$  poolest erinesid peaoksad ja kolmandat järku oksad koguni 2.6 korda, mis tuleneb nii  $k_t$  kui ka **HV** varieerumisest. Kuna ka **HV** vähenes oksa järgu kasvades (tabel 1), siis selgus positiivne korrelatsioon  $k_t$  ja **HV** vahel (lisa 4). See on vastupidine tulemus mõnede varasematele puude hüdrauliliste omaduste kohta käivatele andmetele, mis pärinevad mitmetelt liikidelt, erinevatest kasvukohtadest ja aastaaegadest (Willigen *et al.* 2000; Macinnis-Ng *et al.* 2004). Enamasti on leitud, et madalat hüdraulilist juhtivust tasakaalustab suurem Huberi väärtus. Näiline vasturääkivus käesolevas töös saadud tulemuste ja ülalpool viidatu vahel võib tuleneda erinevustest liikide kohanemisel eri kasvukohtadega, erinevatest kasvustrateegiatest ja proovivõtmise meetodikast. On täiesti ilmne, et ksüleemi erijuhtivuse ja Huberi väärtuse vahelised seosed sõltuvad skaalast, milles neid vaadeldakse (liigisisene või liikidevaheline analüüs; üks või mitu erinevat kasvukohta; erinev proovikohtade asend puul).

## KOKKUVÕTE

Senised uurimused arukasel (*Betula pendula*) on kinnitanud, et kogu puu hüdrauliline juhtivus võra ülaosa jaoks oli keskmiselt 1.7-1.8 korda suurem võrreldes võra alaosaga (Sellin & Kupper 2005a, 2005b). Seega on varjulehed hüdrauliliselt tugevamini limiteeritud kui valguslehed. Käesoleva töö eesmärgiks oli välja selgitada puu ehituslike iseärasuste osa võrasiseses hüdraulilise juhtivuse varieeruvuses, koondades tähelepanu oksa tasandile. Vastus loodeti leida järgmistele küsimustele:

- 1) kas kirjeldatud võrasisene varieeruvus on tingitud maltspuidu ristlõikepindala ja lehestiku pindala suhte (Huberi väärtus) erinevustest?
- 2) milline on anotoomilise ehituse (trahheede diameeter, trahheede tihedus, aastarõngaste laius) osa okste hüdraulilise juhtivuse varieeruvuse kujunemises?

Töö käigus jõuti järgmiste tulemusteni.

Arukase okste maltspuidu ristlõikepindala ja apikaalselt paikneva lehestiku pindala vahel esines tugev lineaarne seos: maltspuidu pindala suurenedes kasvas lehestiku pindala. **HV** võrasiseses ruumilises varieeruvuses olid jälgitavad kolm trendi. Esiteks, **HV** vähenes oksa kõrguse suurenemisel maapinnast. Järelikult on alumistel okstel suurem maltspuidu ristlõike pindala lehestiku pindala suhtes ning suurem hüdrauliline takistus vee liikumisel mullast alumiste lehtedeni ei saa olla põhjustatud Huberi väärtusest. Teiseks, **HV** vähenes okste järgu suurenemisel, s.t. **HV** oli suurim peaokstes. Seega saab suuremat **HV** käsitleda kui üht mehhanismidest, mis aitavad tagada peaokste eelistatud veevarustuse võrreldes kõrgemat järku okstega. Kolmandaks, **HV** vähenes piki oksa aluselt tipu suunas.

Okste maltspuidu ristlõike pindala ja lehestiku pindala suhe sõltus oluliselt oksa suurust iseloomustavatest karakteristikutest - oksa pikkusest, oksa ja proovi diameetrist. **HV** oli eriti tihedalt seotud oksa diameetriga proovivõtu kohal. Analüüsi tulemused näitasid, et tuvastatud trendid eri järku okste osas ja piki oksa ei tulene mitte niivõrd oksa järgust või proovi asendist oksal iseenesest, vaid on pigem seotud oksa läbimõõdu muutustega.

Kuna trahheede keskmised diameetrid (**D**) arukase võra alumise, keskmise ja ülemise kolmandiku okste vahel ei erinenud, siis ei tuvastatud ka keskmise hüdraulilise diameetri (**D<sub>h</sub>**) ja maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse (**k<sub>t</sub>**) osas kõrguslikke trende. Seega ei saa hüdraulilise juhtivuse erinevused võra eri positsioonide vahel (Sellin & Kupper 2005a, 2005b) olla tingitud ka puidu veejuhtivuse efektiivsuse muutlikkusest (s.t. trahheede läbimõõtude sagedusjaotusest). Teoreetiline erijuhtivus lehestiku pindalaühiku kohta (**LSC<sub>t</sub>**) isegi vähenes oksa kõrguse kasvades. Oksa läbimõõdu suurenemisega **D<sub>h</sub>**, **LSC<sub>t</sub>** ja **k<sub>t</sub>** suurenesid ning trahheede tihedus (**VD**) vähenes.

Muld-leht transporditee hüdraulilise juhtivuse varieeruvus tulenevalt asukohast võras johtus tõenäoliselt kahest asjaolust. Esiteks ei olnud vee teekonna pikkus okstes ühesugune kogu võra ulatuses: alumised peaoksad olid 10.5% pikemad kui ülemised. Lisaks on võra alumises osas paiknevatel vanematel ja pikematel okstel märkimisväärselt pikemad kõrvalharud ja rohkem harunemiskohti – suure hüdraulilise takistusega ksüleemi piirkondi. Teine põhjus, mis tõenäoliselt selgitab hüdraulilise juhtivuse vertikaalset varieeruvust arukase võras, on suuresti valgustingimustest sõltuv lehtede hüdraulilise juhtivus. Mitmetel parasvöötme puuliikidel on näidatud, et päikese käes kasvavatel lehtedel on märkimisväärselt kõrgem hüdrauliline juhtivus kui varjus paiknevatel lehtedel (Sack *et al.* 2003; Sellin & Kupper 2007a).

Liikudes piki peaoksa aluselt tipu suunas kahanesisid trahheede keskmised läbimõõdud. Nii ksüleemi hüdraulilistel kui anatoomilistel karakteristikutel esines võras selge radiaalne trend:  $D_h$ ,  $k_t$  ja  $LSC_t$  vähenesisid ning  $VD$  ja trahheede valendike suhteline pindala ( $VA$ ) suurenesid oksas apikaalselt.  $VD$  ja  $VA$  vähenemine oksa aluse suunas (s.t. rohkem puidukiudusid) viitab kasvavale mehaanilisele tugevusele, mis on vajalik talumaks oksa alusele langevat suuremat mehaanilist koormust. Trahheede väikest tihedust oksa alusel kompenseeritakse nende kõrgema juhtivusega, s.t. trahheede suurema hüdraulilise diameetriga. Tugev negatiivne sõltuvus  $VD$  ja trahheede läbimõõdu vahel viitab kompromissile ksüleemi hüdraulilise efektiivsuse ja mehaanilise tugevuse vahel. Arukase ksüleemi erijuhtivus sõltus oluliselt ( $P=0.010$ ) ka aastarõngaste keskmisest laiusest ( $W$ ). Mida kiirem on oksa radiaalne juurdekasv, seda veejuhtivuse seisukohalt efektiivsem ksüleem moodustub.

Okste järgu kasvades trahheede läbimõõdud kahanesisid. Sellest johtuvalt  $D_h$ ,  $k_t$  ja  $LSC_t$  vähenesisid, samas kui  $VD$  kasvas oksa järgu suurenedes. Arukase peaokste  $k_t$  oli 2.1 korda kõrgem võrreldes kolmandat järku okstega, mis suurel määral tulenes trahheede diameetrite erinevast sagedusjaotusest. Seega oli peaokste veetranspordivõime suurem kui kõrgemat järku okstel. Saadud andmed näitavad, et hüdraulilises mõttes domineerivad peaoksad teist järku okste üle ja need omakorda kolmandat järku okste üle – tulemus on kooskõlas hüdraulilise segmentatsiooni hüpoteesiga (Tyree & Zimmermann 2002).  $LSC_t$  osas erinesid pea- ja kolmandat järku oksad koguni 2.6 korda, mis on tingitud nii  $k_t$  kui  $HV$  võrasisestest muustritest. Kuna ka  $HV$  vähenes okste järgu kasvades, ilmnes üle kogu andmestiku positiivne korrelatsioon  $k_t$  ja  $HV$  vahel.

## SUMMARY

### STRUCTURAL PROPERTIES DETERMINING VARIATION IN HYDRAULIC CONDUCTANCE WITHIN THE TREE CROWN

Andrus Rohejärvi

Previous studies in silver birch (*Betula pendula*) have revealed that a whole-tree hydraulic conductance is 1.7-1.8 times higher for the upper-crown foliage compared to the lower crown (Sellin & Kupper 2005a, 2005b). Thus shade leaves are hydraulically more constrained than sun leaves. The aim of this work was to find out a role of trees' structural properties in variation of the hydraulic conductance within the tree crown, focussing on the branch level. I was looking for answers to the following questions:

1. Is the above-mentioned pattern in soil-to-leaf hydraulic conductance caused by variation in sapwood to leaf area ratio (Huber value, **HV**)?
2. What kind is the role of wood anatomical structure (vessel diameter, vessel density, width of the growth rings) in the variation of branch hydraulic properties?

The main results are as follows:

There was a strong relationship between branch sapwood cross-sectional area and leaf area: leaf area increased linearly with increasing sapwood area. **HV** was determined by sapwood area rather than by foliage area. Three spatial trends in **HV** were revealed within a crown of silver birch. First, **HV** decreased with increasing branch height above the ground. It means that lower branches have larger sapwood cross-sectional area in relation to the leaf area, and that the higher hydraulic resistance to water movement from the soil to lower-crown leaves could not result form spatial patterns in Huber values. Second, Huber values decreased with increasing branch orders, so the primary branches exhibited the highest **HV**. This could be considered as one of the mechanisms to provide better water supply for primary branches compared to the branches of higher orders. Third, **HV** increased basipetally along a branch.

**HV** depended significantly on characteristics related to branch size – branch length, branch and sample diameters. **HV** was most tightly correlated with branch diameter at a sampling point. Results of the statistical analyses confirmed that the trends in **HV** in relation to the branch orders and along primary branches did not result from the branch order or sample position *per se*, but rather from the branch taper.

Because mean diameter of vessel lumina (**D**) in branchwood of *B. pendula* was uniform for three canopy layers, there were vertical trends neither in mean hydraulic diameter (**D<sub>h</sub>**) nor theoretical specific conductivity of sapwood (**k<sub>t</sub>**). Thus, the substantial differences in the soil-to-

leaf conductance observed between different crown positions (Sellin & Kupper 2005a, 2005b) cannot result from variation in conducting efficiency of the branchwood (i.e., vessel size distribution). Leaf-specific hydraulic conductivity ( $LSC_t$ ) even decreased with increasing branch height above the ground.  $D_h$ ,  $LSC_t$  and  $k_t$  increased, while vessel density ( $VD$ ) decreased with increasing branch diameter.

The differences in soil-to-leaf conductance with respect to crown position in silver birch probably ensued from two factors. First, a length of the water transport pathway within branches was not even throughout the crown. The lower-crown main branches were on average 10.5% longer than the upper-crown branches. In addition, the older and longer branches at the base of the crown bear remarkably longer side branches and contain more nodes/branch junctions, i.e. regions with low xylem conductivity. The second reason might be leaf hydraulic conductance, which largely depends on light availability. Hydraulic conductance of sun leaves in a number of temperate woody species has been found to be significantly higher than that of shade leaves (Sack *et al.* 2003a; Sellin & Kupper 2007a).

$D$  decreased along the main branches from the base to top. The anatomical as well as hydraulic characteristics exhibited a pronounced radial trend along the main branches:  $D_h$ ,  $k_t$  and  $LSC_t$  decreased, while  $VD$  and relative area of vessel lumina ( $VA$ ) increased in the branch distal direction. The decrease in  $VD$  and  $VA$  (i.e., increasing proportion of fibres) in the branch proximal direction contributes to higher mechanical strength to resist greater physical load befalling to the branch base. The low vessel density in the branch basal part is functionally balanced by their high conducting efficiency, i.e., by large  $D_h$ . Thus, the strong inverse relationship revealed between the vessel diameter and vessel density reflects a basic trade-off between hydraulic efficiency and mechanical stability of xylem. Specific conductivity of xylem in silver birch depended significantly on the width of the growth rings ( $W$ ), thus, the greater the branch radial growth rates, the higher the water conducting efficiency of the xylem to be formed.

Mean diameter of vessel lumina decreased with increasing branch orders. As a consequence,  $D_h$ ,  $k_t$  and  $LSC_t$  decreased, while  $VD$  increased with increasing branch orders. Primary branches had on average 2.1-fold higher  $k_t$  compared to the third-order branches, primarily due to the differences in frequency distribution of vessel diameters. Thus, the water transport capacity declined from main branches to the branches of higher orders. This pattern promotes the hydraulic dominance of primary branches over secondary branches and their dominance over the tertiary branches; these results are consistent with the hydraulic segmentation hypothesis (Tyree & Zimmermann 2002). In terms of the mean  $LSC_t$ , the primary and third-order branches differed even by a factor of 2.6, attributable to the variation in both  $k_t$  and  $HV$ . As  $HV$  in silver birch also exhibited a trend to decrease with increasing branch orders, a positive correlation was revealed between  $k_t$  and  $HV$ .

## **TÄNUAVALDUSED**

Soovin tänada oma juhendajat dotsent Arne Sellinit igakülgse abi eest. Suur tänu ka Priit Kupperile ja Eve Eensalule, kes mulle käesoleva töö valmimisel abiks olid.

## KASUTATUD KIRJANDUS

**Aasamaa, K., Söber, A., Hartung, W., Niinemets, Ü.** 2004. Drought acclimation of two deciduous tree species of different layers in a temperate forest canopy. *Trees*, 18: 93-101.

**Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Cavelier, J., Jackson, P., Silvera, K.** 1998. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 115: 463-471.

**Anttonen, S., Piispanen, R., Ovaska, J., Mutikainen, P., Saranpää, P., Vapaavuori, E.** 2002. Effects of defoliation on growth, biomass allocation, and wood properties of *Betula pendula* clones grown at different nutrient levels. *Can. J. For. Res.*, 32: 498–508.

**Barigah, T.S., Ibrahim, T., Bogard, A., Faivre-Vuillin, B., Lagneau, A., Montpied, P., Dreyer, E.** 2006. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. *Tree Physiol.*, 26: 1505-1516.

**Berninger, F., Nikinmaa, E.** 1994. Foliage area-sapwood area relationships of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees in different climates. *Can. J. For. Res.*, 24: 2263-2268.

**Brendel, O., Handley, L., Griffiths, H.** 2003. The  $\delta^{13}\text{C}$  of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles: spatial and temporal variations. *Ann. For. Sci.*, 60: 97–104.

**Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C., Bustamante, M.** 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol.*, 24: 891-899.

**Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P., Scholz, F.G.** 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19: 296–304.

**Buckley, T N., Roberts, D.W.** 2005. How should leaf area, sapwood area and stomatal conductance vary with tree height to maximize growth? *Tree Physiol.*, 26: 145-157.

- Callaway, R.M., Sala, A., Keane, R.E.** 2000. Succession may maintain high leaf area : sapwood ratios and productivity in old subalpine forests. *Ecosystems*, 3: 254-268.
- Choat, B., Ball, M.C., Luly, J. G., Holtum, J.A.M.** 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*, 19: 305-311.
- Clearwater, M.J., Meinzer, F.C.** 2001. Relationships between hydraulic architecture and leaf photosynthetic capacity in nitrogen-fertilized *Eucalyptus grandis* trees. *Tree Physiol.*, 21: 683–690.
- Cochard, H.** 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol.*, 11: 73-83.
- Cochard, H., Peiffer, M., Le Gall, K., Granier, A.** 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. *J. Exp. Bot.*, 48: 655-663.
- Cochard, H., Nardini, A., Coll, L.** 2004. Hydraulic architecture of leaf blades: where is the main resistance? *Plant Cell Environ.*, 27: 1257–1267.
- Cochard, H., Coste, S., Chanson, B., Guehl, J.M., Nicolini, E.** 2005. Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol.*, 25: 1545–1552.
- Coyea, M.R., Margolis, H.A.** 1992. Factors affecting the relationship between sapwood area and leaf area of balsam fir. *Can. J. For. Res.*, 22: 1684-1693.
- Cruziat, P., Cochard, H., Ameglio, T.** 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann. For. Sci.*, 59: 723-752.
- Davis, S.D., Sperry, J S., Hacke, U. G.** 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *Amer. J. Bot.*, 86: 1367-1372.
- DeLucia, E.H., Maherali, H., Carey, E.V.** 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biol.*, 6: 587-593.

- Dunham, S.M., Lachenbruch, B., Ganio, L.M.** 2007. Bayesian analysis of Douglas-fir hydraulic architecture at multiple scales. *Trees*, 21: 65-78.
- Edwards, E.** 2006. Correlated evolution of stem and leaf hydraulic traits in *Pereskia* (Cactaceae). *New Phytol.*, 172: 479-489.
- Ewers, F.W.** 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bull. n.s.*, 6: 309-317.
- Gartner, B. L.** 2002. Sapwood and inner bark quantities in relation to leaf area and wood density in douglas fir. *IAWA J.*, 23: 267-285.
- Gyenge, J.E., Fernandez, M.E., Dalla Salda, G., Schlichter, T.** 2005. Leaf and whole-plant water relations of the Patagonian conifer *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri: implications on its drought resistance capacity. *Ann. For. Sci.*, 62: 297–302.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S.** 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 4/2: 97-115.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L.** 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol.*, 26: 689-701.
- Hellberg, E., Carcaillet, C.** 2003. Wood anatomy of West European *Betula*: quantitative descriptions and applications for routine identification in paleoecological studies. *Ecoscience*, 10: 370-379.
- Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A.** (eds.). 2005. Vascular Transport in Plants. Amsterdam a.o.: Elsevier Academic Press, pp. 279-545.
- Huber, B.** 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 67: 877-959. /Tsit. Berninger & Nikinmaa 1994 järgi/.
- Jackson, G.E., Irvine, J., Grace, J.** 1999. Xylem acoustic emissions and water relations of *Calluna vulgaris* L. at two climatological regions of Britain. *Plant Ecol.*, 140: 3-14.

- James, S.A., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Woodruff, D., Jones, T., Restom, T., Mejia, M., Clearwater, M., Campanello, P.** 2003. Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. *Oecologia*, 134: 37-47.
- Jerez, M., Dean, T.J., Roberts, S.D., Evans, D.L.** 2004. Patterns of branch permeability with crown depth among loblolly pine families differing in growth rate and crown size. *Trees*, 18: 145–150.
- Joyce, B.J., Steiner, K.C.** 1995. Systematic variation in xylem hydraulic capacity within the crown of white ash (*Fraxinus americana*). *Tree Physiol.*, 15: 649-656.
- Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M., Davis, S.D.** 2004. The limits to tree heights. *Nature*, 428:851-854.
- Kostiainen, K., Jalkanen, H., Kaakinen, S., Saranpa, P., Vapaavuori, E.** 2006. Wood properties of two silver birch clones exposed to elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>. *Global Change Biol.*, 12: 1230-1240.
- Kramer, P. J., Boyer, J. S.** 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, 495 pp.
- Ladjal, M., Huc, R., Ducrey, M.** 2005. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiol.*, 25: 1109-1117.
- Lemoine, D., Cochard, H., Granier, A.** 2002. Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. For. Sci.*, 59: 19-27.
- Lovisol, C., Schubert, A.** 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.*, 321: 693-700.
- Macinnis-Ng, C., McCleneham, K., Eamus, D.** 2004. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney. *Funct. Plant Biol.*, 31: 429-439.

- Maherali, H., Pockman, W. T., Jackson, R. B.** 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85: 2184-2199.
- Martin, J.G., Kloeppe, B.D., Schaefer, T.L., Kimbler, D.L., McNulty, S.G.** 1998. Aboveground biomass and nitrogen allocation of ten deciduous southern Appalachian tree species. *Can. J. For. Res.*, 28: 1648-1659.
- Martre, P., Cochard, H., Durand, J-L.** 2001. Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant Cell Environ.*, 24: 65-76.
- Mayr, S., Rothart, B., Dämon, B.** 2003. Hydraulic efficiency and safety of leader shoots and twigs in Norway spruce growing at the alpine timberline. *J. Exp. Bot.*, 54: 2563-2568.
- Mayr, S., Hacke, U., Schmid, P., Schwienbacher, F., Gruber, A.** 2006. Frost drought in conifers at the alpine timberline: xylem dysfunction and adaptations. *Ecology*, 87: 3175–3185.
- McCulloh, K.A., Sperry, J.S.** 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. *Tree Physiol.*, 25: 257–267.
- McDowell, N., Barnard, H., Bond, B.J., Hinckley, T., Hubbard, R.M., Ishii, H., Köstner, B., Magnani, F., Marshall, J.D., Meinzer, F.C., Phillips, N., Ryan, M.G., Whitehead, D.** 2002. The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia*, 132: 12-20.
- Meadows, J.S., Hodges, J.D.** 2002. Sapwood area as an estimator of leaf area and foliar weight in cherrybark oak and green ash. *For. Sci.*, 48: 69-76.
- Medhurst, J.L., Beadle, C.L.** 2002. Sapwood hydraulic conductivity and leaf area- sapwood area relationships following thinning of a *Eucalyptus nitens* plantation. *Plant Cell Environ.*, 25: 1011–1019.
- Meinzer, F. C., Bond, B. J., Warren, J. M., Woodruff, D. R.** 2005. Does water transport scale universally with tree size? *Funct. Ecol.*, 19: 558-565.
- Mencuccini, M., Grace, J.** 1994. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiol.*, 15: 1-10.

- Mencuccini, M., Grace, J.** 1996. Developmental patterns of above-ground hydraulic conductance in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) age sequence. *Plant Cell Environ.*, 19: 939-948.
- Mencuccini, M., Bonosi, L.** 2001. Leaf/sapwood area ratios in Scots pine show acclimation across Europe. *Can. J. For. Res.*, 31: 442-456.
- Mokany, K., McMurtrie, R.E., Atwell, B.J., Keith, H.** 2003. Interaction between sapwood and foliage area in alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) trees of different heights. *Tree Physiol.*, 23: 949-958.
- Nardini, A.** 2001. Are sclerophylls and malacophylls hydraulically different? *Biol. Plant.*, 44: 239–245.
- Nardini, A., Salleo, S.** 2000. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*, 15:14–24.
- Nijse, J., van der Heijden G.W.A.M., van Leperen, W, Keijzer, C.J., van Meeteren, U.** 2001. Xylem hydraulic conductivity related to conduit dimensions along chrysanthemum stems. *J. Exp. Bot.*, 355: 319-327.
- Oliveras, I., Martinez-Vilalta, J., Jimenez-Ortiz, T., Lledo, M.J., Escarre, A., Pinol, J.** 2003. Hydraulic properties of *Pinus halepensis*, *Pinus pinea* and *Tetraclinis articulata* in a dune ecosystem of Eastern Spain. *Plant Ecol.*, 169:131-141.
- Overdieck, D., Ziche, D., Böttcher-Jungclaus, K.** 2007. Temperature responses of growth and wood anatomy in European beech saplings grown in different carbon dioxide concentrations. *Tree Physiol.*, 27: 261-268.
- Pickard, W.F., Melcher, P.J.** 2005. Perspectives on the biophysics of xylem transport. – In: *Vascular Transport in Plants* (eds. Holbrook N.M., Zwieniecki M.A.), Elsevier Academic Press, Amsterdam a.o., pp. 3-18.
- Piispanen, R., Aronen, T., Chen, X., Saranpää, P., Häggman, H.** 2003. Silver birch (*Betula pendula*) plants with *aux* and *rol* genes show consistent changes in morphology, xylem structure and chemistry. *Tree Physiol.*, 23: 721–733.

- Pittermann, J., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Hacke, U.G., Sikkema, E.H.** 2006. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell Environ.*, 29: 1618-1628.
- Pothier, D., Margolis, H.A., Waring, R.H.** 1989a. Patterns of change of saturated sapwood permeability and sapwood conductance with stand development. *Can. J. For. Res.*, 19: 432-439.
- Pothier, D., Margolis, H.A., Poliquin, J., Waring, R.H.** 1989b. Relation between the permeability and the anatomy of jack pine sapwood with stand development. *Can. J. For. Res.*, 19: 1564-1570.
- Preston, K.A., Cornwell, W.K., DeNoyer, J.L.** 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytol.*, 170: 807–818.
- Protz, C.G., Silins, U., Lieffers, V.J.** 2000. Reduction in branch sapwood hydraulic permeability as a factor limiting survival of lower branches of lodgepole pine. *Can. J. For. Res.*, 30: 1088-1095.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B.** 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Int. J. Plant Sci.*, 164:143–164.
- Reid, D.E.B., Silins, U., Lieffers, V.J.** 2003. Stem sapwood permeability in relation to crown dominance and site quality in self-thinning fire-origin lodgepole pine stands. *Tree Physiol.*, 23: 833-840.
- Reid, D.E.B., Silins, U., Mendoza, C., Lieffers, V.J.** 2005. A unified nomenclature for quantification and description of water conducting properties of sapwood xylem based on Darcy's law. *Tree Physiol.*, 25: 993-1000.
- Rust, S., Hüttl, R F.** 1999. The effect of shoot architecture on hydraulic conductance in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Trees*, 14: 39-42.
- Rust, S., Roloff, A.** 2002. Reduced photosynthesis in old oak (*Quercus robur*): the impact of crown and hydraulic architecture. *Tree Physiol.*, 22: 597–601.

- Rust, S., Solger, A., Roloff, A.** 2004. Bottlenecks to water transport in *Quercus robur* L.: the abscission zone and its physiological consequences. *Basic Appl. Ecol.*, 5: 293-299.
- Sack, L., Holbrook, N.M.** 2006. Leaf hydraulics. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 57: 361-381.
- Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N., Holbrook, N.M.** 2003. The 'hydrology' of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell Environ.*, 26: 1343-1356.
- Sala, A.** 2006. Hydraulic compensation in northern Rocky Mountain conifers: does successional position and life history matter? *Oecologia*, 149: 1-11.
- Samuelson, L.J., McLemore, III P.C., Somers, G.L.** 2003. Relationships between foliar  $\delta^{13}\text{C}$  and hydraulic pathway length in *Pinus palustris*. *For. Sci.*, 49: 790-798.
- Santiago, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Fisher, J.B., Machado, K., Woodruff, D., Jones, T.** 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140: 543-550.
- Schulte, P.J., Brooks, J.R.** 2003 Branch junctions and the flow of water through xylem in Douglas-fir and ponderosa pine stems. *J. Exp. Bot.*, 54:1597-1605.
- Sellin, A.** 1993. Resistance to water flow in xylem of *Picea abies* (L.) Karst. trees grown under contrasting light conditions. *Trees*, 7: 220-226.
- Sellin, A.** 2001. Hydraulic and stomatal adjustment of Norway spruce trees to environmental stress. *Tree Physiol.*, 21: 879-888.
- Sellin, A., Kupper, P.** 2005a. Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia*, 142: 388-397.
- Sellin, A., Kupper, P.** 2005b. Variation in leaf conductance of silver birch: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. *For. Ecol. Manage.*, 206: 153-166.

- Sellin, A., Kupper, P.** 2006. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch. *Trees*, 20: 311-319.
- Sellin A., Kupper P.** 2007a. Effects of enhanced hydraulic supply for foliage on stomatal responses in little-leaf linden (*Tilia cordata* Mill.). *Eur. J. Forest Res.*, 126: 241–251.
- Sellin, A., Kupper, P.** 2007b. Temperature, light and leaf hydraulic conductance of little-leaf linden (*Tilia cordata*) in a mixed forest canopy. *Tree Physiol.*, 27: 679–688.
- Shelburne, V.B., Hedden, R.L., Allen, R.M.** 1993. The effects of site, stand density, and sapwood permeability on the relationship between leaf area and sapwood area in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *For. Ecol. Manage.*, 58: 193-209.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T.** 1964a. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jpn. J. Ecol.*, 14: 97-105. /Tsit. Mokany *et al.* 2003 järgi/.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., Kira, T.** 1964b. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jpn. J. Ecol.*, 14: 133-139. /Tsit. Mokany *et al.* 2003 järgi/.
- Shumway, D.L., Steiner, K.C., Abrams, M.D.** 1991. Effects of drought stress on hydraulic architecture of seedlings from five populations of green ash. *Can. J. Bot.*, 69: 2158-2164.
- Sobrado, M.A.** 2003. Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees*, 17: 400-406.
- Sperry, J. H., Nichols, K. L., Sullivan, J. E. M., Eastlack, S. E.** 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of Northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 75: 1736-1752.
- Steppe, K., Lemeur, R.** 2007. Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. *Tree Physiol.*, 27: 43–52.
- Thomas, D.S., Montagu, K.D., Conroy, J.P.** 2004. Changes in wood density of *Eucalyptus camaldulensis* due to temperature- the physiological link between water viscosity and wood anatomy. *For. Ecol. Manage.*, 193: 157-165.

- Thomas, D.S., Montagu, K.D., Conroy, J.P.** 2007. Temperature effects on wood anatomy, wood density, photosynthesis, and biomass partitioning of *Eucalyptus grandis* seedlings. *Tree Physiol.*, 27: 251-260.
- Tyree, M. T.** 2003. The ascent of sap. *Nature*, 423: 923.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H.** 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Second Edition. Berlin a.o.: Springer-Verlag, 283 pp.
- Tyree, M.T., Ewers, F.W.** 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, 119: 345-360.
- Uemura, A., Ishida, A., Tobias, D. J., Koike, N., Matsumoto, Y.** 2004. Linkage between seasonal gas exchange and hydraulic acclimation in the top canopy leaves of *Fagus* trees in a mesic forest in Japan. *Trees*, 18: 452-459.
- Vercambre, G., Doussan, C., Pages, L., Habib, R., Pierret, A.** 2002. Influence of xylem development on axial hydraulic conductance within *Prunus* root systems. *Trees*, 16 :479–487.
- Walcroft, A.S., Silvester, W.B., Grace, J.C., Carson, S.D., Waring, R.H.** 1996. Effects of branch length on carbon isotope discrimination in *Pinus radiata*. *Tree Physiol.*, 16: 281-286.
- Warren, C.R., Adams, M.A.** 2000. Water availability and branch length determine  $\delta^{13}\text{C}$  in foliage of *Pinus pinaster*. *Tree Physiol.*, 20:637–643.
- Weitz, J. S., Ogle, K., Horn, H. S.** 2006. Ontogenetically stable hydraulic design in woody plants. *Funct. Ecol.*, 20: 191-199.
- Willigen, V.C., Sherwin, H. W., Pammenter, N. W.** 2000. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. *New Phytol.*, 145: 51-59.
- Yang, S., Tyree, M.T.** 1993. Hydraulic resistance in *Acer saccharum* shoots and its influence on leaf water potential and transpiration. *Tree Physiol.*, 12: 231-242.

**Yang, S., Tyree, M.T.** 1994. Hydraulic architecture of *Acer saccharum* and *A. rubrum*: comparison of branches to whole trees and the contribution of leaves to hydraulic resistance. *J. Exp. Bot.*, 45: 179-186.

**Zaehle, S.** 2005. Effect of height on tree hydraulic conductance incompletely compensated by xylem tapering. *Funct. Ecol.*, 19: 359-364.

## LISA 1

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele, HV (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	0.000838	3	0.000279	5.939790	<b>0.000715</b>
Proovi asend oksal	0.000766	12	0.000064	1.358543	0.190670
Puu kõrgus	0.000022	1	0.000022	0.469473	0.494186
Oksa pikkus	0.000008	1	0.000008	0.169058	0.681481
Esimese külgoksa kaugus	0.000061	1	0.000061	1.301410	0.255599
Proovikoha absoluutne kaugus	0.000082	1	0.000082	1.733603	0.189766
Proovi diameeter	0.000381	1	0.000381	8.109416	<b>0.004960</b>
Viga	0.007805	166	0.000047		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele, HV (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	df	MS	F	P
Oksa asend võras	0.000441	3	0.000147	3.454398	<b>0.019469</b>
Oksa järk	0.000182	6	0.000030	0.713687	0.639408
Puu kõrgus	0.000008	1	0.000008	0.185920	0.667291
Oksa pikkus	0.000000	1	0.000000	0.002083	0.963689
Esimese külgoksa kaugus	0.000023	1	0.000023	0.544885	0.462197
Proovikoha absoluutne kaugus	0.000015	1	0.000015	0.345380	0.558106
Proovi diameeter	0.000227	1	0.000227	5.327926	<b>0.023110</b>
Viga	0.004131	97	0.000043		

**Kovariatsioonanalüüsi tulemused Huberi väärtuse (HV) kohta, kui mudelist on eemaldatud kõik kovariaadid (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	0,012346	3	0,004115	94,21334	<b>0,000000</b>
Oksa järk	0,000651	2	0,000326	7,45313	<b>0,000936</b>
Viga	0,004630	106	0,000044		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju Huberi väärtusele, HV (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	df	MS	F	P
Oksa asend võras	0.001101	3	0.000367	6.485924	<b>0.000478</b>
Proovi asend peaoksal	0.000455	6	0.000076	1.340793	0.246594
Puu kõrgus	0.000144	1	0.000144	2.542226	0.114092
Oksa pikkus	0.000001	1	0.000001	0.021380	0.884052
Esimese külgoksa kaugus	0.000022	1	0.000022	0.393723	0.531823
Proovikoha absoluutne kaugus	0.000494	1	0.000494	8.742810	<b>0.003903</b>
Proovi diameeter	0.000240	1	0.000240	4.250101	<b>0.041923</b>
Viga	0.005486	97	0.000057		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede tihedusele, VD (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	24,1284	2	12,06421	2,37703	0,096563
Proovi asend oksal	98,2790	4	24,56976	4,84101	<b>0,001096</b>
Aastarõngaste laius	57,4606	1	57,46059	11,32154	<b>0,000989</b>
Oksa pikkus	19,2148	1	19,21483	3,78592	0,053689
Proovi diameeter	0,0000	1	0,00000	0,00000	1,000000
Viga	710,5468	140	5,07533		

**Kovariatsioonanalüüsi tulemused trahheede tiheduse (VD) kohta, kui mudelist on eemaldatud kõik kovariaadid (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	51,4710	2	25,7355	4,54079	<b>0,012248</b>
Proovi asend oksal	546,8627	4	136,7157	24,12223	<b>0,000000</b>
Viga	810,4699	143	5,6676		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede tihedusele, VD (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	11,4059	2	5,70294	1,105855	0,335812
Oksa järk	14,8266	2	7,41330	1,437510	0,243440
Aastarõngaste laius	0,6704	1	0,67036	0,129989	0,719371
Oksa pikkus	2,1962	1	2,19616	0,425857	0,515854
Proovi diameeter	44,7450	1	44,74496	8,676479	<b>0,004194</b>
Viga	422,8774	82	5,15704		

**Kovariatsioonanalüüsi tulemused trahheede tiheduse (VD) kohta, kui mudelist on eemaldatud kõik kovariaadid (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	15,4158	2	7,7079	1,26816	0,286618
Oksa järk	215,9387	2	107,9693	17,76389	<b>0,000000</b>
Viga	516,6321	85	6,0780		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede tihedusele, VD (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	18,2974	2	9,14872	2,05186	0,135042
Proovi asend peaoksal	47,0905	2	23,54525	5,28069	<b>0,006962</b>
Aastarõngaste laius	72,5673	1	72,56727	16,27526	<b>0,000122</b>
Oksa pikkus	14,2440	1	14,24404	3,19463	0,077575
Proovi diameeter	5,4452	1	5,44524	1,22125	0,272348
Viga	365,6172	82	4,45875		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede valendike suhtelisele pindalale, VA (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	6,655	2	3,3275	0,41951	0,658194
Proovi asend oksal	57,015	4	14,2537	1,79698	0,132794
Aastarõngaste laius	306,837	1	306,8371	38,68330	<b>0,000000</b>
Oksa pikkus	1,866	1	1,8659	0,23523	0,628428
Proovi diameeter	2,057	1	2,0573	0,25937	0,611356
Viga	1110,484	140	7,9320		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede valendike suhtelisele pindalale, VA (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	0,6880	2	0,34401	0,042138	0,958758
Oksa järk	32,7145	2	16,35726	2,003612	0,141396
Aastarõngaste laius	59,4294	1	59,42937	7,279542	<b>0,008465</b>
Oksa pikkus	1,9331	1	1,93305	0,236781	0,627839
Proovi diameeter	2,9626	1	2,96258	0,362888	0,548569
Viga	669,4388	82	8,16389		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju trahheede valendike suhtelisele pindalale, VA (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	24,9131	2	12,4566	1,49263	0,230825
Proovi asend peaoksal	19,9596	2	9,9798	1,19584	0,307668
Aastarõngaste laius	205,3039	1	205,3039	24,60085	<b>0,000004</b>
Oksa pikkus	0,4247	1	0,4247	0,05089	0,822075
Proovi diameeter	4,4372	1	4,4372	0,53169	0,467974
Viga	684,3227	82	8,3454		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju keskmisele hüdraulilisele diameetrile,  $D_h$  (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	63,558	2	31,77902	3,80036	<b>0,024704</b>
Proovi asend oksal	262,055	4	65,51372	7,83459	<b>0,000010</b>
Aastarõngaste laius	17,538	1	17,53761	2,09727	0,149798
Oksa pikkus	2,984	1	2,98353	0,35679	0,551259
Proovi diameeter	88,052	1	88,05206	10,52988	<b>0,001469</b>
Viga	1170,696	140	8,36211		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju keskmisele hüdraulilisele diameetrile,  $D_h$  (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	63,9790	2	31,9895	4,29434	<b>0,016840</b>
Oksa järk	70,7872	2	35,3936	4,75132	<b>0,011158</b>
Aastarõngaste laius	33,6543	1	33,6543	4,51783	<b>0,036552</b>
Oksa pikkus	0,4320	1	0,4320	0,05799	0,810296
Proovi diameeter	130,6362	1	130,6362	17,53690	<b>0,000071</b>
Viga	610,8359	82	7,4492		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju keskmisele hüdraulilisele diameetrile,  $D_h$  (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	7,2692	2	3,63461	0,416246	0,660903
Proovi asend peaoksal	43,0972	2	21,54859	2,467807	0,091046
Aastarõngaste laius	3,9624	1	3,96237	0,453782	0,502439
Oksa pikkus	3,7442	1	3,74416	0,428791	0,514415
Proovi diameeter	50,6535	1	50,65345	5,800979	<b>0,018259</b>
Viga	716,0141	82	8,73188		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju maltspidude teoreetilisele erijuhtivusele,  $k_t$  (analüüs üle kõigi proovikohtade)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	0,0702	2	0,03508	0,03949	0,961288
Proovi asend oksal	17,4048	4	4,35120	4,89841	<b>0,001000</b>
Aastarõngaste laius	21,4392	1	21,43915	24,13538	<b>0,000002</b>
Oksa pikkus	1,0444	1	1,04437	1,17571	0,280094
Proovi diameeter	5,8644	1	5,86444	6,60196	<b>0,011233</b>
Viga	124,3602	140	0,88829		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju maltspidude teoreetilisele erijuhtivusele,  $k_t$  (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	1,26500	2	0,632501	0,87712	0,419844
Oksa järk	7,48101	2	3,740507	5,18716	<b>0,007564</b>
Aastarõngaste laius	9,26677	1	9,266773	12,85072	<b>0,000572</b>
Oksa pikkus	0,15292	1	0,152919	0,21206	0,646376
Proovi diameeter	5,43888	1	5,438877	7,54237	<b>0,007406</b>
Viga	59,13097	82	0,721109		

Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju maltspuidu teoreetilisele erijuhtivusele,  $k_t$  (analüüs üle proovikohtade 3-5)

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	2,77831	2	1,389157	1,235227	0,296121
Proovi asend peaoksal	1,02382	2	0,511911	0,455187	0,635922
Aastarõngaste laius	7,21934	1	7,219336	6,419378	<b>0,013192</b>
Oksa pikkus	0,00883	1	0,008829	0,007850	0,929614
Proovi diameeter	4,06523	1	4,065233	3,614774	0,060781
Viga	92,21852	82	1,124616		

Kovariatsioonanalüüsi tulemused maltspuidu teoreetilise erijuhtivuse ( $k_t$ ) kohta, kui mudelist on välja heidetud kõik kovariaadid (analüüs üle proovikohtade 3-5)

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	11,0453	2	5,52264	4,291380	<b>0,016768</b>
Proovi asend peaoksal	24,9790	2	12,48949	9,704991	<b>0,000160</b>
Viga	109,3877	85	1,28691		

Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks erinevate puu ja oksa parameetrite mõju teoreetilisele erijuhtivusele lehe pindalaühiku kohta,  $LSC_t$  (analüüs üle kõigi proovikohtade)

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	1,98552	2	0,992762	7,52412	<b>0,000800</b>
Proovi asend oksal	3,99401	4	0,998503	7,56763	<b>0,000016</b>
Aastarõngaste laius	0,92523	1	0,925228	7,01228	<b>0,009067</b>
Oksa pikkus	0,05605	1	0,056047	0,42478	0,515677
Proovi diameeter	3,01029	1	3,010292	22,81493	<b>0,000005</b>
Viga	17,68049	134	0,131944		

Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks oksa järgu ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju teoreetilisele erijuhtivusele lehe pindalaühiku kohta,  $LSC_t$  (analüüs üle proovikohtade 1, 2 ja 4)

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	1,69963	2	0,849815	5,97013	<b>0,003868</b>
Oksa järk	1,38984	2	0,694919	4,88195	<b>0,010055</b>
Aastarõngaste laius	0,31441	1	0,314414	2,20883	0,141254
Oksa pikkus	0,03833	1	0,038327	0,26926	0,605300
Proovi diameeter	2,26780	1	2,267795	15,93175	<b>0,000147</b>
Viga	11,10286	78	0,142344		

**Kovariatsioonanalüüsi esialgsed tulemused hindamaks proovi asukoha (peaoksal) ning erinevate puu ja oksa parameetrite mõju teoreetilisele erijuhtivusele lehe pindalaühiku kohta,  $LSC_t$  (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	0,896575	2	0,448287	4,331945	<b>0,016534</b>
Proovi asend peaoksal	0,012721	2	0,006360	0,061463	0,940434
Aastarõngaste laius	0,368940	1	0,368940	3,565182	0,062820
Oksa pikkus	0,025146	1	0,025146	0,242997	0,623471
Proovi diameeter	0,935250	1	0,935250	9,037621	<b>0,003583</b>
Viga	7,864793	76	0,103484		

**Kovariatsioonanalüüsi tulemused teoreetilise erijuhtivuse lehe pindalaühiku ( $LSC_t$ ) kohta, kui mudelist on eemaldatud kõik kovariaadid (analüüs üle proovikohtade 3-5)**

Faktorid; kovariaadid	SS	Degr. of	MS	F	p
Oksa asend võras	1,66929	2	0,834645	5,83771	<b>0,004319</b>
Proovi asend peaoksal	6,11414	2	3,057069	21,38189	<b>0,000000</b>
Viga	11,29500	79	0,142975		

## LISA 2

### Tukey test, ln HV võrdlus kõrguse järgi

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0.285739	<b>0.008620</b>
2	Keskmine oks	0.285739		0.323355
3	Ülemine oks	<b>0.008620</b>	0.323355	

### Tukey test, ln HV võrdlus prooviasendite järgi

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		0.284565	<b>0.006890</b>	<b>0.000195</b>	<b>0.000017</b>
2	II järku oksa keskel	0.284565		0.615449	0.124369	<b>0.000058</b>
3	peaoksa tipuosa	<b>0.006890</b>	0.615449		0.870721	<b>0.012792</b>
4	peaoksa keskel	<b>0.000195</b>	0.124369	0.870721		0.186013
5	peaoksa alusel	<b>0.000017</b>	<b>0.000058</b>	<b>0.012792</b>	0.186013	

### Tukey test, ln LSC<sub>t</sub> võrdlus kõrguse järgi (kõik proovikohad)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,006853</b>	<b>0,000022</b>
2	Keskmine oks	<b>0,006853</b>		<b>0,034292</b>
3	Ülemine oks	<b>0,000022</b>	<b>0,034292</b>	

### Tukey test, ln LSC<sub>t</sub> võrdlus prooviasendite järgi (kõik proovikohad)

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		<b>0,000018</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000018</b>		0,105918	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
3	peaoksa tipuosa	<b>0,000017</b>	0,105918		<b>0,010215</b>	<b>0,000017</b>
4	peaoksa keskel	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,010215</b>		<b>0,004025</b>
5	peaoksa alusel	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,004025</b>	

### Tukey test, ln LSC<sub>t</sub> võrdlus kõrguse ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,020486</b>	<b>0,000215</b>
2	Keskmine oks	<b>0,020486</b>		0,257086
3	Ülemine oks	<b>0,000215</b>	0,257086	

### Tukey test, ln LSC<sub>t</sub> võrdlus prooviasendi ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)

	Proovikoha asend oksal	III järku oksa keskel	II järku oksa keskel	peaoksa keskel
1	III järku oksa keskel		<b>0,000113</b>	<b>0,000108</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000113</b>		<b>0,000110</b>
3	peaoksa keskel	<b>0,000108</b>	<b>0,000110</b>	

**Tukey test,  $\ln LSC_t$  võrdlus kõrguse ja proovi asukoha järgi peaaksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,204135	<b>0,001406</b>
2	Keskmine oks	0,204135		0,134389
3	Ülemine oks	<b>0,001406</b>	0,134389	

**Tukey test,  $\ln LSC_t$  võrdlus prooviasendi ja proovi asukoha järgi peaaksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Proovikoha asend oksal	Peaaksa tipp	Peaaksa keskosa	Peaaksa alus
1	Peaaksa tipp		<b>0,007281</b>	<b>0,000109</b>
2	Peaaksa keskosa	<b>0,007281</b>		<b>0,003394</b>
3	Peaaksa alus	<b>0,000109</b>	<b>0,003394</b>	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus kõrguse järgi (kõik proovikohad)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,030642</b>	0,190402
2	Keskmine oks	<b>0,030642</b>		0,708989
3	Ülemine oks	0,190402	0,708989	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus prooviasendite järgi (kõik proovikohad)**

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		<b>0,000018</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000018</b>		0,711177	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
3	peaaksa tipuosa	<b>0,000017</b>	0,711177		<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
4	peaaksa keskel	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>		<b>0,000069</b>
5	peaaksa alusel	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000069</b>	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus kõrguse ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,023488</b>	0,682646
2	Keskmine oks	<b>0,023488</b>		0,158989
3	Ülemine oks	0,682646	0,158989	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus prooviasendi ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Proovikoha asend oksal	III järku oksa keskel	II järku oksa keskel	peaaksa keskel
1	III järku oksa keskel		<b>0,000108</b>	<b>0,000108</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000108</b>		<b>0,000108</b>
3	peaaksa keskel	<b>0,000108</b>	<b>0,000108</b>	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus kõrguse ja proovi asukoha järgi peaaksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,983702	0,996411
2	Keskmine oks	0,983702		0,995477
3	Ülemine oks	0,996411	0,995477	

**Tukey test,  $D_h$  võrdlus prooviasendi ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Proovikoha asend oksal	Peaoksa tipp	Peaoksa keskosa	Peaoksa alus
1	Peaoksa tipp		<b>0,000108</b>	<b>0,000108</b>
2	Peaoksa keskosa	<b>0,000108</b>		<b>0,000180</b>
3	Peaoksa alus	<b>0,000108</b>	<b>0,000180</b>	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus kõrguse järgi (kõik proovikohad)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,991723	0,616119
2	Keskmine oks	0,991723		0,693524
3	Ülemine oks	0,616119	0,693524	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus prooviasendite järgi (kõik proovikohad)**

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		<b>0,000045</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000045</b>		0,717021	<b>0,000043</b>	<b>0,000017</b>
3	peaoksa tipuosa	<b>0,000017</b>	0,717021		<b>0,005450</b>	<b>0,000019</b>
4	peaoksa keskel	<b>0,000017</b>	<b>0,000043</b>	<b>0,005450</b>		0,384021
5	peaoksa alusel	<b>0,000017</b>	<b>0,000017</b>	<b>0,000019</b>	0,384021	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus kõrguse ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,442365	0,982174
2	Keskmine oks	0,442365		0,342909
3	Ülemine oks	0,982174	0,342909	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus prooviasendi ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Proovikoha asend oksal	III järku oksa keskel	II järku oksa keskel	peaoksa keskel
1	III järku oksa keskel		<b>0,000111</b>	<b>0,000108</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0,000111</b>		<b>0,000110</b>
3	peaoksa keskel	<b>0,000108</b>	<b>0,000110</b>	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus kõrguse ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,048250</b>	<b>0,010863</b>
2	Keskmine oks	<b>0,048250</b>		0,837710
3	Ülemine oks	<b>0,010863</b>	0,837710	

**Tukey test,  $k_t$  võrdlus prooviasendi ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Proovikoha asend oksal	Peaoksa tipp	Peaoksa keskosa	Peaoksa alus
1	Peaoksa tipp		<b>0,008164</b>	<b>0,000138</b>
2	Peaoksa keskosa	<b>0,008164</b>		0,253840
3	Peaoksa alus	<b>0,000138</b>	0,253840	

### Tukey test, VD võrdlus kõrguse järgi (kõik proovikohad)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0.047930</b>	<b>0.006561</b>
2	Keskmine oks	<b>0.047930</b>		0.771826
3	Ülemine oks	<b>0.006561</b>	0.771826	

### Tukey test, VD võrdlus prooviasendite järgi (kõik proovikohad)

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		<b>0.042744</b>	<b>0.007087</b>	<b>0.000017</b>	<b>0.000017</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0.042744</b>		0.979164	<b>0.001742</b>	<b>0.000017</b>
3	peaoksa tipuosa	<b>0.007087</b>	0.979164		<b>0.013387</b>	<b>0.000017</b>
4	peaoksa keskel	<b>0.000017</b>	<b>0.001742</b>	<b>0.013387</b>		<b>0.019740</b>
5	peaoksa alusel	<b>0.000017</b>	<b>0.000017</b>	<b>0.000017</b>	<b>0.019740</b>	

### Tukey test, VD võrdlus kõrguse ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0.423441	0.307919
2	Keskmine oks	0.423441		0.974142
3	Ülemine oks	0.307919	0.974142	

### Tukey test, VD võrdlus prooviasendi ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)

	Proovikoha asend oksal	III järku oksa keskel	II järku oksa keskel	peaoksa keskel
1	III järku oksa keskel		<b>0.034655</b>	<b>0.000107</b>
2	II järku oksa keskel	<b>0.034655</b>		<b>0.002986</b>
3	peaoksa keskel	<b>0.000107</b>	<b>0.002986</b>	

### Tukey test, VD võrdlus kõrguse ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,105208	<b>0,017905</b>
2	Keskmine oks	0,105208		0,745630
3	Ülemine oks	<b>0,017905</b>	0,745630	

### Tukey test, VD võrdlus prooviasendi ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)

	Proovikoha asend oksal	Peaoksa tipp	Peaoksa keskosa	Peaoksa alus
1	Peaoksa tipp		<b>0,003662</b>	<b>0,000107</b>
2	Peaoksa keskosa	<b>0,003662</b>		<b>0,005391</b>
3	Peaoksa alus	<b>0,000107</b>	<b>0,005391</b>	

### Tukey test, VA võrdlus kõrguse järgi (kõik proovikohad)

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,522052	0,067514
2	Keskmine oks	0,522052		0,492544
3	Ülemine oks	0,067514	0,492544	

**Tukey test, VA võrdlus prooviasendite järgi (kõik proovikohad)**

	Proovikoha asend oksal	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	III järku oksa keskel		0,148139	<b>0,029888</b>	0,268437	0,999999
2	II järku oksa keskel	0,148139		0,972196	0,998356	0,135395
3	peaoksa tipuosa	<b>0,029888</b>	0,972196		0,891890	<b>0,026502</b>
4	peaoksa keskel	0,268437	0,998356	0,891890		0,249134
5	peaoksa alusel	0,999999	0,135395	<b>0,026502</b>	0,249134	

**Tukey test, VA võrdlus kõrguse ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		0,936938	0,943744
2	Keskmine oks	0,936938		0,782357
3	Ülemine oks	0,943744	0,782357	

**Tukey test, VA võrdlus prooviasendi ja oksa järkude järgi (proovikohad 1, 2 ja 4)**

	Proovikoha asend oksal	III järku oksa keskel	II järku oksa keskel	peaoksa keskel
1	III järku oksa keskel		0,065182	0,123298
2	II järku oksa keskel	0,065182		0,953953
3	peaoksa keskel	0,123298	0,953953	

**Tukey test, VA võrdlus kõrguse ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Oksa asend võras	Alumine oks	Keskmine oks	Ülemine oks
1	Alumine oks		<b>0,016090</b>	<b>0,000588</b>
2	Keskmine oks	<b>0,016090</b>		0,509259
3	Ülemine oks	<b>0,000588</b>	0,509259	

**Tukey test, VA võrdlus prooviasendi ja proovi asukoha järgi peaoksal (proovikohad 3, 4 ja 5)**

	Proovikoha asend oksal	Peaoksa tipp	Peaoksa keskosa	Peaoksa alus
1	Peaoksa tipp		0,645243	<b>0,013627</b>
2	Peaoksa keskosa	0,645243		0,120207
3	Peaoksa alus	<b>0,013627</b>	0,120207	

### LISA 3

**Tukey test, ln HV võrdlus oksa asendi ja proovikoha asukoha järgi (esimeses tulbas 1, 2 ja 3 tähistavad oksa asukohta võras, teises tulbas 1, 2, 3, 4, ja 5 tähistavad prooviasendeid oksal)**

			{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
			-4.38158	-4.32999	-4.20875	-3.88331	-3.66369	-4.42642	-4.24051	-4.21132
1	1	{1}	1.000000	1.000000	.995702	.023250	.000042	1.000000	.999526	.996317
1	2	{2}	.995702	.999899	.999899	.064664	.000102	.999994	.999998	.999922
1	3	{3}	.023250	.999899	.506903	.004872	.956463	1.000000	1.000000	1.000000
1	4	{4}	.000042	.064664	.506903	.953165	.005162	.339150	.492554	
1	5	{5}	1.000000	.000102	.004872	.953165	.000027	.001824	.004512	
2	1	{6}	.999994	.999994	.956463	.005162	.000027	.989330	.960541	
2	2	{7}	.999526	.999998	1.000000	.339150	.001824	.989330	1.000000	1.000000
2	3	{8}	.996317	.999922	1.000000	.492554	.004512	.960541	1.000000	
2	4	{9}	.935791	.991257	1.000000	.854861	.035860	.768297	.999996	1.000000
2	5	{10}	.028686	.077887	.554010	1.000000	.936916	.006603	.380940	.539530
3	1	{11}	.999793	.990865	.625967	.000322	.000026	.999999	.788256	.640154
3	2	{12}	.999994	1.000000	1.000000	.144910	.000304	.999235	1.000000	1.000000
3	3	{13}	.766678	.932436	.999979	.944634	.063281	.491852	.999501	.999971
3	4	{14}	.999941	1.000000	1.000000	.238765	.000872	.997132	1.000000	1.000000
3	5	{15}	.994930	.999868	1.000000	.522746	.005297	.951631	1.000000	1.000000
			{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	
			-4.14441	-3.89171	-4.51292	-4.28443	-4.10380	-4.26330	-4.20592	
1	1	{1}	.935791	.028686	.999793	.999994	.766678	.999941	.994930	
1	2	{2}	.991257	.077887	.990865	1.000000	.932436	1.000000	.999868	
1	3	{3}	1.000000	.554010	.625967	1.000000	.999979	1.000000	1.000000	
1	4	{4}	.854861	1.000000	.000322	.144910	.944634	.238765	.522746	
1	5	{5}	.035860	.936916	.000026	.000304	.063281	.000872	.005297	
2	1	{6}	.768297	.006603	.999999	.999235	.491852	.997132	.951631	
2	2	{7}	.999996	.380940	.788256	1.000000	.999501	1.000000	1.000000	
2	3	{8}	1.000000	.539530	.640154	1.000000	.999971	1.000000	1.000000	
2	4	{9}		.883379	.318115	.999475	1.000000	.999937	1.000000	
2	5	{10}	.883379		.000426	.170067	.959585	.273334	.569922	
3	1	{11}	.318115	.000426		.927030	.123630	.878018	.610264	
3	2	{12}	.999475	.170067	.927030		.988730	1.000000	.999999	
3	3	{13}	1.000000	.959585	.123630	.988730		.997291	.999985	
3	4	{14}	.999937	.273334	.878018	1.000000	.997291		1.000000	
3	5	{15}	1.000000	.569922	.610264	.999999	.999985	1.000000		

#### LISA 4. Korrelatsioonimaatriks 1

Lühendite seletused on esitatud lk. 25-26.

Olulisuse tõenäosus: <sup>a</sup> $P < 0.05$ , <sup>b</sup> $P < 0.01$ , <sup>c</sup> $P < 0.001$ ;  $n = 185$ .

	<b>H<sub>T</sub></b>	<b>H<sub>B</sub></b>	<b>L<sub>B</sub></b>	<b>D<sub>B</sub></b>	<b>L<sub>LB</sub></b>	<b>L</b>	<b>L<sub>ABS</sub></b>	<b>D<sub>UB</sub></b>	<b>A<sub>SW</sub></b>	<b>A<sub>L</sub></b>	<b>HV</b>	<b>ln HV</b>
<b>H<sub>T</sub></b>	1.000	0.6937 <sup>b</sup>	0.2788 <sup>c</sup>	0.2893 <sup>c</sup>	0.2820 <sup>c</sup>	0.0770	0.7076 <sup>b</sup>	0.0641	0.0826	0.0371	0.0531	0.0590
<b>H<sub>B</sub></b>		1.000	-0.0022	-0.0556	-0.0353	0.0076	0.9838 <sup>c</sup>	-0.0033	-0.0104	0.0104	-0.0079	-0.0289
<b>L<sub>B</sub></b>			1.000	0.8943 <sup>b</sup>	0.3195 <sup>c</sup>	0.2739 <sup>c</sup>	0.0832	0.2530 <sup>b</sup>	0.2877 <sup>c</sup>	0.1896 <sup>a</sup>	0.1876 <sup>a</sup>	0.2097 <sup>b</sup>
<b>D<sub>B</sub></b>				1.000	0.3304 <sup>c</sup>	0.2547 <sup>c</sup>	0.0265	0.2605 <sup>c</sup>	0.2991 <sup>c</sup>	0.2113 <sup>a</sup>	0.1828 <sup>a</sup>	0.2026 <sup>a</sup>
<b>L<sub>LB</sub></b>					1.000	0.0780	0.0078	0.0506	0.0664	0.0380 <sup>b</sup>	-0.0089	-0.0018
<b>L</b>						1.000	0.1335	-0.0814	-0.1821 <sup>a</sup>	-0.1698 <sup>a</sup>	0.1000	0.1199
<b>L<sub>ABS</sub></b>							1.000	-0.0937	-0.1031	-0.0819	-0.0353	-0.0559
<b>D<sub>UB</sub></b>								1.000	0.9517 <sup>b</sup>	0.8924 <sup>b</sup>	0.4495 <sup>c</sup>	0.4765 <sup>c</sup>
<b>A<sub>SW</sub></b>									1.000	0.8848 <sup>b</sup>	0.4177 <sup>c</sup>	0.4220 <sup>c</sup>
<b>A<sub>L</sub></b>										1.000	0.1360	0.1707 <sup>a</sup>
<b>HV</b>											1.000	0.9622 <sup>b</sup>
<b>ln HV</b>												1.000

**Korrelatsioonimaatriks 2.**

Lühendite seletused on esitatud lk. 25-26.

Olulisuse tõenäosus: <sup>a</sup> $P < 0.05$ , <sup>b</sup> $P < 0.01$ , <sup>c</sup> $P < 0.001$ ;  $n = 144$ .

	<b>D</b>	<b>D<sub>h</sub></b>	<b>k<sub>t</sub></b>	<b>HV</b>	<b>LSC<sub>t</sub></b>	<b>VD</b>	<b>VA</b>	<b>W</b>	<b>L<sub>B</sub></b>	<b>D<sub>UB</sub></b>
<b>D</b>	1.000	0.824 <sup>c</sup>	0.746 <sup>c</sup>	0.420 <sup>c</sup>	0.647 <sup>c</sup>	-0.742 <sup>c</sup>	0.098	0.107	0.230 <sup>b</sup>	0.610 <sup>c</sup>
<b>D<sub>h</sub></b>		1.000	0.813 <sup>c</sup>	0.445 <sup>c</sup>	0.705 <sup>c</sup>	-0.695 <sup>c</sup>	0.038	0.134	0.120	0.806 <sup>c</sup>
<b>k<sub>t</sub></b>			1.000	0.234 <sup>b</sup>	0.671 <sup>c</sup>	-0.295 <sup>c</sup>	0.571 <sup>c</sup>	0.358 <sup>c</sup>	0.099	0.626 <sup>c</sup>
<b>HV</b>				1.000	0.830 <sup>c</sup>	-0.462 <sup>c</sup>	-0.212 <sup>a</sup>	-0.222 <sup>b</sup>	0.366 <sup>c</sup>	0.632 <sup>c</sup>
<b>LSC<sub>t</sub></b>					1.000	-0.438 <sup>c</sup>	0.134	-0.010	0.338 <sup>c</sup>	0.787 <sup>c</sup>
<b>VD</b>						1.000	0.538 <sup>c</sup>	0.195 <sup>a</sup>	-0.214 <sup>a</sup>	-0.554 <sup>c</sup>
<b>VA</b>							1.000	0.479 <sup>c</sup>	-0.042	-0.072
<b>W</b>								1.000	-0.298 <sup>c</sup>	0.019
<b>L<sub>b</sub></b>									1.000	0.248 <sup>b</sup>
<b>D<sub>UB</sub></b>										1.000