

Tartu Ülikool
Botaanika ja ökoloogia instituut
Rakendusökoloogia õppetool

Julia Šilina

Hübriidhaava, triploidse haava ja hariliku haava fotosünteesi
parameetrite võrdlus

Magistritöö

Juhendaja: vanemteadur Anu Sõber

Tartu 2006

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
1.1 Harilik haab.....	3
1.2 Triploidne haab.....	4
1.3 Hübriidhaab.....	5
1.4 Fotosünteesi intensiivsus ja selle seotus kasvukiirusega.....	6
1.5 Töö eesmärgid.....	13
2. Materjal ja metoodika.....	14
2.1 Katse üldiseloostus.....	14
2.2 Mõõtmised.....	17
3. Tulemused.....	22
4. Arutelu.....	34
 Kokkuvõte.....	37
Summary.....	38
Tänuõnad.....	39
Kasutatud kirjandus.....	40
 Lisad.....	51

1. Sissejuhatus

Järjest suurenev kõrgkvaliteetse paberi vajadus, nõuab ka järjest rohkem kvaliteetset toormaterjali. Haavapuit, on osutunud paberi toorainena väga sobilikuks (Beuker, 2000; Karlsson and Holm, 2002). Haab, eriti hübriidhaab, omab metsanduses head potentsiaali mitte ainult selle pärast, et on kvaliteetne toormaterjal, vaid ka seetõttu et ta on kõige kiirema kasvuga puu Põhja Euroopas. (Christersson, 1996; Hynynen and Karlsson, 2002; Karlsson and Holm, 2002). Hübriidhaavale võib kasvukiiruses konkurentsi pakkuda hariliku haava triploidse kromosoomistikuga teisend (Vares *et al.*, 2003). Samas on hübriidhaava ja triploidse haava fotosünteesi- ja veerižiimi parameetreid uuritud väga vähe. Pole selge kas ja kui palju nende puude fotosünteesi parameetrid hariliku haava omadusest erinevad ja kuivõrd nad kasvukiirusega üldse seotud on.

1.1. Harilik haab

Harilik haab (*Populus tremula* L.) on väga laia levikuga liik. Arvatakse isegi, et ta on kõige ulatuslikuma areaaliga puu maailmas (Vares *et al.*, 2003; Tamm, 2005). Looduslikult levib harilik haab, alates Islandist, Iirimast ja Hispaaniast läänes kuni, Kamtšatka poolsaare ja Jaapani saarteni idas. Lõuna pool esineb seda Põhja-Aafrikas ja Väike-Aasias, Lõuna-Hiinas ulatub hariliku haava areaal kuni kahekümnenenda põhjalaiuskraadini (Vares *et al.*, 2003), põhjas aga kuni 70 laiuskraadini. See puuliik kasvab oma laia areaali piires erisugustel kasvukohtadel, kuid eelistab siiski viljakamaid muldasid (Tamm, 2005).

Eesti metsades on harilik haab üsna tavaline lehtpuu. Ta kuulub perekonda *Populus*. Seega on haab meie ainuke kodumaine pappel, teised siin kasvatatavad papliliigid (neid on umbes kakskummend) on meile sisse toodud (Tamm, 2005).

Eesti oludes on haab sirgetüveline kõrge puu, mis võib kasvada 30-40 m kõrguseks (tavaliselt 25-35 m) (Vares *et al.*, 2003). Ekstreemsetes oludes (metsade leviku põhjapiiril, mägedes, soolakumuldadatel jm.), kasvab haab aga madala jändriku põõsana (Tamm, 2005). Haab on valgusnõudlik puu.

Eluiga on harilikul haaval 120-150 aastat, kuid soovitatav raiering Eestis on ligikaudu 50 aastat. Noores eas on haab kiirekasvuline, aastase puu kõrgus võib olla üle 1 m. Kõrgemas vanuses tüve juurdekasv aeglustub märgatavalt, samas aga intensiivistub tüvemädaniku levik (Vares *et al.*, 2003).

Haava liigisisene varieeruvus on suur, erinevate tunnuste (koore ja korba värv, lehe suurus jm) järgi eristatakse haaval mitmeid vorme (Tamm, 2000).

Haavikud on Eestis peamiselt sekundaarse tekkega puistud, st nad on tekkinud raiesmikele, kus haab oli eelmise puistu koosseisus esindatud. Haavad võivad hakata kasvama ka põlendikel. Juba esimesel suvel pärast raiet moodustub väga suur hulk juurevõsusid, mille aastane kõrgukasv võib ulatuda 2 meetrini ja isegi üle selle. Kuna haabade juured on omavahel kokku kasvanud siis lähevad väljaraiutud puude juured noorte puude kasutusse. Hektaritagavara võib 10-aastases haavikus ulatuda 40-50 tihumeetrini, 30-aastaselt 150-200 ja 70-aastaselt 500-600 tihumeetrini. Keskmise juurdekasvu maksimum saabub haavikutes ligikaudu 40-aastaselt. 1 boniteedi puistutes võib aastane jooksev juurdekasv ulatuda 13-14 tm ha^{-1} . Eesti haavikute keskmine hektaritagavara aastane juurdekasv on 6,5 tm ha^{-1} (Vares *et al.*, 2003).

1.2. Triploidne haab

Triploidne haab (*Populus tremula* f. Gigas Nilsson-Ehle) on hariliku haava triploidse kromosoomistikuga teisend. Triploidse teisendi avastas Helge Nilsson-Ehle Rootsis 1935 aastal.

Peale kiirema kasvu osutus triploidne haab tavalise diploidse haavaga võrreldes ka vastupidavamaks südamemädanikule (Tamm, 2000; Tamm, 2005).

1966 aastal võrdles Bakulin 90-aastasi diploidseid ja triploidseid haabu Venemaa Novosibirski oblastis. Diploidse haavapuistu keskmine rinnasdiameeter oli 34 cm, keskmine kõrgus 27 m ja hektari tagavara 302 m^3 ; triploidse haavapuistu vastavad näitajad olid aga 42 cm, 31 m ja 564 m^3 . Olulisi erinevusi oli ka nende haavikute

südamemädanikust kahjustatuses. Kuigi seene viljakehi kandvate puude protsent oli mõlemal peaaegu võrdne (diploididel 98,6 % ja triploididel 98,9 %), selgus, et diploididel oli südamemädanik haaranud 14 %, kuid triploididel ainult 4,5 % mudelpuude mahust. Johnsson (1967) näitab, et diploidse haava biomassi produktsioon on 24 % väiksem kui triploidisel haaval.

Looduses on väliste tunnuste alusel triploidi diploidse haava vormidest suhteliselt raske eristada (Vares *et al.*, 2003). Siiski on triploidse haava mitmed struktuurid (pungad, lehed, õhulõhede sulgrakud) enamasti suuremad kui diploidisel haaval (Tamm, 2005).

1.3. Hübriidhaab

Ristamiskatseid kiirekasvuliste hübriidide saamiseks, alustati eelmise sajandi esimesel poolel. Esimesed hariliku haava ja ameerika haava (*P. Tremula x Populus tremuloides*) kiirekasvulised ristandid saadi Saksamaal 1920. aastatel, hiljem Rootsis ja Soomes (Tamm, 2005). Laiem huvi selle puu vastu tekkis siis, kui tema puitu hakati kasutama toorainena paberi- ja tselluloositööstuses.

Skandinaavia riikides (Soome, Rootsi, Norra) on hübriidhaab üks kiiremakasvulisi puuliike (Christersson, 1996; Hynynen and Karlsson, 2002; Karlsson and Holm, 2002). Esimeses (F1) põlvkonnas ületab hübriidhaab kasvukiiruselt oma lähtevanemaid harilikku haaba ja ameerika haaba (*Populus tremuloides* Michx.) märgatavalt (Eriksson, 1984; Li *et al.*, 1998; Liesebach *et al.*, 1999). Puidu tagavara juurdekasv võib ta soodsates kasvutingimustes ületada lähtevanemaid isegi üle kahe korra (Li *et al.*, 1993; Yu, 2001; Yu *et al.*, 2001). Kui harilik haab kasvab Soomes 40-50 aastaga enamasti 20 meetri kõrguseks ning tema hektaritagavara on selleks ajaks 300-350 tm, siis hübriidhaab saavutab sama taseme 25 aastaga. Lisaks kiirele kasvule peetakse hübriidhaaba hariliku haavaga võrreldes ka sirgetüvelisemaks ja paremini laasuvaks (Vares *et al.*, 2003). Croon (1992) iseloomustab hübriidhaaba kui Põhjamaade kliimale ja haigustele vastupidavat, väikese puidutihedusega, heledavärvilise puiduga puuliiki. Hübriidhaava puidukiud on

lühemad kui harilikul haaval ja madala ligniinisaldusega, mistõttu on tegemist ideaalse toormaterjaliga kõrgekvaliteedilise paberi tootmiseks (Vares *et al.*, 2003).

Puidu kvaliteet, kasvukiirus, paljunemise edukus ja teised omadused on hübriidhaaval suuresti varieeruvad. Seetõttu on teatud näitajatega puude valik väga efektiivne viis puude mitmete parameetrite parendamiseks (Pulkkinen *et al.*, 1999; Beuker, 2000; Yu *et al.*, 2001)

1.4. Fotosünteesi intensiivsus ja selle seotus kasvukiirusega

1.4.1. Fotosünteesist üldiselt

Fotosüntees on kõigi organismide poolt kulutatava energia algallikas. Fotosüntees transformeerib päikese energia roheliste taimede ja fotosünteesivate bakterite abil orgaaniliste ühendite vabaks energiaks.

Taimede fotosünteesiline tegevus sõltub paljudest välisteguritest. Peamised neist on valguse intensiivsus ja spektraalne koostis, CO₂ kättesaadavus ja kontsentratsioon, keskkonna temperatuur ning taimede varustatus vee ja mineraalainetega. Keskkonnategurid põhjustavad kogu fotosünteesilise aparatuuri hulga ja aktiivsuse muutusi aga ka muutusi erinevate ainetega varustatuses, mis lõppkokkuvõttes määravadki taimede summaarse produktsiooni.

1.4 .2. Fotosüntees ja produktiivsus

Suurt huvi on pakkunud fotosünteesi intensiivsuse kasutamine potentsiaalse puude kasvu aga ka genotüübi indekaatorina. Üldiselt peaks suurem fotosünteesi intensiivsus tagama kiirema kasvu aga tegelikkuses on puudel täheldatud nii kõrget, madalat kui ka negatiivset korrelatsiooni lehtede fotosünteesi intensiivsuse ja kasvukiiruse vahel (Kozlowski *et al.*, 1997). Uuring ameerika haava kloonidega kasvukambrites näitas, et lehtede fotosünteesi intensiivsuse ja puude kasvukiiruse vahel oli positiivne korrelatsioon (Thomas *et al.*, 1997). Yu (2001) leidis, et

välitingimustes kasvanud hübriidhaabadel ei olnud korrelatsiooni lehtede fotosünteesi intensiivsuse ja kasvukiiruse või tüve diametri vahel.

Lühiajalised fotosünteesi intensiivsuse mõõtmised ei kajasta alati potentseaalset kasvu, sest peale fotosünteesi intensiivsuse on veel vähemalt 4 füsioloogilist parameetrit mis kõige lihtsama mudeli järgi puude kasvu määravad. Need on fotosünteesi vegetatsiooniline käik, hingamise ja fotosünteesi suhe, fotosünteesi lõppproduktide jaotus puu sees ja lehestiku hulk (Kozlowski *et al.*, 1997).

Taimed, mille lehtedel on kõrge fotosünteesi intensiivsus hooaja ühel hetkel, ei pruugi seda omada hooaja teisel hetkel. Zelawski ja Goral (1966) leidsid, et hariliku männi fotosünteesi intensiivsus oli mägedes kõrgem kui tasandikul aga seda ainult aprillist augustini. Mäestikutaimede fotosünteesi tase langes kiisest ja sügiseks oli see väiksemgi kui tasandiku ökotüüpidel. Seega kuivmassi modelleerimine fotosünteesi mõõtmise põhjal peab arvesse võtma ka vegetatsiooniperioodi pikkust, lehtede kogupindala ja veel muud lisainformatsiooni (Yu, 2001a).

1.4.3. Fotosüntees ja CO₂

1.4.3.1. Lühiajaline kõrgendatud CO₂ kontsentratsiooni mõju fotosünteesile (A/C_i kõver)

Fotosünteesi intensiivsus (A) suureneb kohe, kui tõuseb CO₂ kontsentratsioon lehe rakuvaheruumides (C_i). A ja C_i vaheline seos (A/C_i kõver) küllastub kõrgetel CO₂ kontsentratsioonidel ja võimaldab leida Rubisco karboksileerimise maksimaalset kiirust (V_{c max}) ja Rubisco regenereerimise maksimaalset kiirust (elektronide transpordi maksimaalset kiirust) (J_{max}) lehe gaasivahetuse kaudu (Singsaas, 2003). Nende suuruste analüüs võimaldab hinnata fotosünteesiaparaaadi erinevate osade potentsiaalset võimsust ja sõltuvust välistingimustest. Sellise mudeli pakkusid välja Caemmerer ja Farquhar (Farquhar *et al.*, 2001) ja see on rakendatav praktiliselt kõikidel taimeliikidel.

1.4.3.2. Pikaajaline kõrgendatud CO₂ kontsentratsiooni mõju fotosünteesile

Inimtegevus on mitmete aastatuhandete vältel kohalikku keskkonda muutnud. Kuid just viimaste 150 aasta jooksul on IPCC (Rahvusvaheline kliimamuutuste organisatsioon) arvates kliimas inimtegevuse tagajärjel toimunud väga suured muutused.

Pika ajaperioodi jooksul on CO₂ kontsentratsioon harva ületanud 300 µl⁻¹, olles tavapäraselt 180-250 µl⁻¹. Alates 19 sajandi keskpaigast on ta aga pidevalt tõusnud olles 2004-ks aastaks jõudnud 379 µl⁻¹ (King, 2005). Selle tõusu peamiseks põhjuseks peetakse fossiilsete kütuste (kivisüsi, gaas, õli) põletamist, ning metsade pindala vähenemist. Arvestades praegust kasvutempot, võib oodata CO₂ kontsentratsiooni kahekordistumist atmosfääris järgmise 100-150 aastate jooksul (Dickson *et al.*, 2000) ja sellised muutused võivad tunduvalt muuta agraarsete ja looduslike ökosüsteemide produktiivsust.

Kuna metsade ökosüsteemid produtseerivad enamuse maailmas eksisteerivast biomassist, mõjutavad nad CO₂ ringluse kiirust, ja süsiniku ladestumist, mistõttu on oluline teada metsataimede reaktsioone süsihappegaasi kontsentratsiooni suurenemisele troposfääris. On täheldatud, et CO₂ kontsentratsiooni suurenemine atmosfääris, kutsub esile fotosünteesi taseme tõusu, taimede kasvu kiirenemise ja taimede saagikuse suurenemise (Noble *et al.*, 1992; Drake *et al.*, 1997; Will *et al.*, 1997; Pan *et al.*, 1998; Loats *et al.*, 1999; Noormets *et al.*, 2001). Fotosünteesiintensiivsus muutub põhiliselt sellepärast, et CO₂ on fotosünteesiprotsessi substraadiks ja teda on rohkem aga muutuda võib ka fotosünteesilise aparadi (klorofüll ja Rubisco) hulk.

Peale selle, et CO₂ kontsentratsiooni taseme tõus mõjutab otseselt süsihappegaasi sidumise intensiivsust taimede poolt, mõjutab CO₂ taimede kasvuprotsessi ka kaudselt: väheneb õhulõhede avatus, suureneb vee kasutamise efektiivsus, lehtede pindala, mükoriisa hulk ja mineraalainete kättesaadavus.

Teoreetiline oodatav CO₂ sidumise intensiivsuse tõusust põhjustatud taime kasvu suurenemine vastuseks CO₂ tõusele atmosfääris, ei leia alati eksperimentaalset

kinnitust. Mõnikord omab CO₂ kontsentratsiooni tõus sumarsele CO₂ sidumisele ja suhtelisele kasvukiirusele vaid minimaalset efekti (Volin *et al.*, 1998).

Pikaajalisel taimede viibimisel kõrgendatud CO₂ tasemega keskkonnas taheldatakse tihti potentsiaalse CO₂ sidumise intensiivsuse vähenemist (Loats *et al.*, 1999). Selline vähendav regulatsioon võib olla tingitud õhulõhede juhtivuse vähenemisest, aga ka fotosünteesivate pigmentide ja ensüümide koguse või aktiivsuse vähenemisest. Kokkuvõttes tõuseb fotosünteesi intensiivsus vähem kui ta kõrgendatud CO₂ kontsentratsiooni mõjul tõusta võiks. Selline fotosünteesilise võimsuse "mahakeeramise" reaktsioon võib suureneda lämmastikupuuduse tõttu (Sage *et al.*, 1989; Pettersson *et al.*, 1993; Sage, 1994; Jacob *et al.*, 1995; Coleman *et al.*, 1998; Tissue *et al.*, 1999).

1.4.4. Fotosüntees ja valguse intensiivsus

1.4.4.1. Lühiajaline valguse mõju

Fotosünteesi sõltuvus valguse intensiivsusest kajastub fotosünteesi valguskõveras. Sellel kõveral on logaritmiline iseloom: madalal valguse intensiivsusel esineb proportsionaalne sõltuvus lehele langeva valguse intensiivsuse ja fotofünteesi intensiivsuse vahel. Valguse intensiivsuse suurenemisel fotosünteesi kasv aeglustub ja lõpuks küllastub (fotosünteesi valguskõvera platoo). Platoo saavutatakse erinevatel taimedel erineval valguse intensiivsusel. Fotosünteesiline aktiivsus küllastava valguse intensiivsuse piirkonnas sõltub CO₂ difusioonist lehte ja tema assimileerimise kiirusest. Mida kõrgemal asub platoo, seda võimsam on lehes CO₂ assimilatsiooni süsteem. Väliskeskkonna tingimused, mis kiirendavad Calvini tsükli tööd (näiteks temperatuur, CO₂ kontsentratsioon) võimaldavad kõrget valguse intensiivsust efektiivsemalt kasutada. Fotosünteesi valguskõvera lõikepunkti valguse intensiivsuse teljega nimetatakse valguse kompensatsioonipunktiks. Kompensatsioonipunkt varieerub sõltuvalt liigist ja genotüüpest, lehe kasvukohast (varjulehetedel on kompensatsioonipunkt näiteks madalam kui valguslehtedel), lehe vanusest (noortel lehtedel on kõrgem kompensatsioonipunkt kui vanadel lehtedel), CO₂ kontsentratsioonist õhus ja temperatuurist (Kozlowski *et al.*, 1991).

Valguskõvera platoo on kõrgem neil taimedel mis on kasvatatud kõrgel valguse intensiivsusel, võrreldes taimedega, mis on kasvatatud madalal valguse intensiivsusel (McMillen and McClendon, 1983; Ramos and Grace, 1990).

Valgusnõudlikel liikidel näitas fotosüntees valguse muutmisel üles tunduvalt suuremat plastilisust, kui varju taluvatel liikidel. Fotosünteesi valgusreaktsioonid võivad looduses, kasvuhoonetes ja kasvukambrites kasvavatel taimedel tugevasti erineda.

1.4.4.2 Valguse pikaajaline mõju lehe fotosünteesilise aparadi hulgale, lehtede pindalale ning ruumilisele paiknemisele

Lehtede struktuur ja füsioloogia muutuvad sõltuvalt valguse kättesaadavuse gradiendist, ja see muudab puude varustatust süsinikuga (Gutschick and Wiegel, 1988; Baldocchi and Harley, 1995; Sands, 1995). Puu tipulehtede fotosünteesi intensiivsus on suurem, kui varju lehtedel (Jurik, 1986; Ellsworth and Reich, 1993; Harley and Baldocchi, 1995). Fotosünteesi maksimaalne tase väheneb valguse kättesaadavuse vähenemisega. Samasugust sõltuvust täheldati valguse intensiivsuse ja lehe paksuse aga ka lehe pindtiheduse (kuivmass pindala kohta) vahel (Ellsworth and Reich 1992; Kull and Niinemets, 1993; Niinemets, 1995; Niinemets and Kull, 1995). Kõrgel valguse intensiivsusel õhulõhede tihedus harilikult suureneb (Zacchini *et al.*, 1997; Koike *et al.*, 1998). Harilikult täheldatakse tugevat positiivset korrelatsiooni fotosünteesi intensiivsuse ja lehe lämmastiksisalduse vahel (Hikosaka *et al.*, 1998; Yu 2001a). Seda seletatakse asjaoluga, et vähemalt $\frac{3}{4}$ lehe lämmastikust on investeeritud fotosünteesivate ensüümide tegevusse (Evans, 1989; Makino and Osmond, 1991).

Valguse mõju lehtede klorofüllisisaldusele ja potentsiaalsele fotosünteesi intensiivsusele sõltub liigist (Murchie, 1998).

Lehe arhitektuur on kujunenud selliselt, et leht püüab valguse neelamist suurendada ja samal ajal vältida iseenda varjutamist (Kohyama and Hotta 1990; Kohyama 1991; King 1994; King *et al.*, 1997; Valladares and Pearcy 1998). Valguse neelamisel on

oluline ka leherootsu arenemine (Yamada *et al.*, 2000), eriti leherootsu ja lehelaba vahelise nurga kujunemine (Percy and Yang 1996; Percy and Yang 1998) - sest see aitab vältida iseenda varjutamist.

Koike (2001) töös oli klorofüllü kontsentratsioon positiivselt seotud fotosünteesi maksimaalse tasemega liigi sees, kuid mitte liikide vahel. Footonite voo tiheduse vähenemisega klorofüllü ja lämmastiku vahetegur lehes muutus klorofüllü kasuks, kuid klorofüllü b sisaldus oli stabiilne lehe kõikidel liikidel. Tendentsi, et varjulehtedel on klorofüllü lämmastikuga võrreldes rohkem on täheldanud ka teised uurijad (Boardman 1981; Kimura *et al.*, 1998). Sellega lehed valguse püüdmise efektiivsust suurenevad.

Tavaliselt lehe kuivmass, lämmastiku sisaldus ja fotosünteesi maksimaalne intensiivsus lehepindala ühiku kohta suurenevad liikudes lehestikus alt üles (varjust valgusesse) (Ellsworth and Reich 1993; Niinemets 1997). Sama saadi üldjoontes ka *Populuse* erinevate kloonide jaoks (Casella *et al.*, 2002). V_{max} , J_{max} , R_d ja lämmastikusisalduse (lehepinna ühiku kohta) vahel on tavaliselt tugev korrelatsioon (Evans 1989; Hollinger 1992; Reich *et al.*, 1994, 1995; Le Roux *et al.*, 1999, 2001; Niinemets *et al.* 1999).

1.4.4.3 Fotoinhibitsioon

Päikesevalguse intensiivsus võib meil ulatuda kuni $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Fotoinhibitsiooniga on tegu kui fotosünteesiapparaat kõrgel valgusel kahjustub. Selline fenomen avastati 1896 aastal Ewarti poolt (Adir, 2003).

Suurel valguse intensiivsusel, kui kvantide voog ületab kloroplasti võimet kvante fotokeemilistes reaktsioonides kasutada, läheb osa kvante kaotsi (fotosünteesi kvantväljund langeb). Fotoinhibitsiooni algfaasis toimub kloroplastide fotokeemilise aktiivsuse langus ilma märkamisväärse pigmentide ja membraanvalkude lagunemiseta, pikaajalise kõrge valguse intensiivsuse mõju all aga (eriti stressi tingimustes, näiteks madalal temperatuuril) kaasneb pigmentide fotooksüdeerumine ja kloroplastide struktuuride lagunemine.

1.4.5. Fotosüntees ja õhulõhede juhtivus

Õhulõhed on gaasivahetuse peamiseks teeks kõrgemate taimede lehtedes. Õhulõhede avatuse muutmisega on taim võimeline kontrollima CO₂ ja H₂O voolu lehe ja ümbritseva atmosfääri vahel vastuseks keskkonnafaktorite muutustele (Souza *et al.*, 2004). Vastandlike vajaduste rahuldamiseks, milleks on süsiniku varude suurendamine ja veekaotusest hoidumine erinevates keskkonnatingimustes on õhulõhedel välja arenenud erinevad füsioloogilised kontrollmehhanismid (Leuning, 1995). On teada, et õhulõhede juhtivus varieerub sõltuvalt lehe valgustatusest, lehe temperatuurist, atmosfääri veeauru rõhu defitsiidist ja CO₂ kontsentratsioonist (Cowan, 1977; Buckley and Mott, 2002). Enamuses varasemates töödes, kus uuriti õhulõhede reaktsioone CO₂ kontsentratsiooni kiiretele muutustele, saadi, et õhulõhede juhtivus väheneb vastuseks CO₂ kontsentratsiooni tõusule (Raschke, 1975). Juhul, kui taimi kasvatati süsihappegaasi kõrgendatud kontsentratsioonidel olid reaktsioonid väga erinevad. Mõnedel juhtudel oli muutus väike (Eamus and Jarvis, 1989; Gunderson and Wullschleger, 1994; Curtis and Wang, 1998; Lewis *et al.*, 2002), mõnedes katsetes vähenes õhulõhede juhtivus 11-40% (Morison, 1987; Drake *et al.*, 1997; Curtis and Wang, 1998; Medlyn *et al.*, 2001; Herrick *et al.*, 2004), aga mõnedel liikidel juhtivus hoopis tõusis (Dixon *et al.*, 1995; Ellsworth, 1999).

Fotosünteesi intensiivsus on erinevates tingimustes kasvanud taimedel õhulõhede juhtivusega enamasti positiivses seoses, kuid seda seost modifitseerib lehe ja välisõhu vaheline veeauru rõhu gradient (Ball *et al.*, 1987; Leuning 1995).

1.5. Töö eesmärgid

Viimastel aastatel on vabanenud pollumaadele istutatud suures koguses hübriidhaaba. Kuna enamik produktsioonimudeleid lähtub fotosünteesist, siis oleks vaja võrrelda hübriidi fotosünteesi parameetreid tema võimalike konkurentide (hariliku haava ja triploidse haava) vastavate parameetritega. Triploidset haaba, hübriidhaaba ja harilikku haaba on võrreldud vaid mõnedes töödes ja seda ka ainult kasvukiiruse, mitte fotosünteesi intensiivsuse osas.

Antud töö eesmärgiks ongi võrrelda hübriidhaava, triploidse haava ja hariliku haava fotosünteesi parameetreid, tehes seda noortel puudel nii lehe kui puu tasemel.

2. Materjal ja meetodid

2.1. Katse üldiseloostus

2.1.1. Katse asukoht ja taimede kasvutingimused

Taimed kasvatati pottides Tartu Botaanikaaias, Lai 36 kasvukambrite ruumis kevadel ja suvel 2005. Taimed kasvasid kahes erinevas keskkonnas: 15 puud kasvas kasvukambrites Percival AR-95 HIL (Percival Scientific Inc., IA, USA). (neist 5 hübriidhaaba, 5 triploidset haaba ja 5 harilikku haaba), 15 puud laboriruumis akna juures. Kuna kõik metsast välja kaevatud harilikud haavad ei läinud korralikult kasvama, oli neid mõlemas keskkonnas mõõtmiste ajal vaid 3 puud. Kasvutingimused kambri: temperatuur päeval 25 °C, öösel 18 °C, õhuniiskus päeval ja öösel 50%. Päeva pikkus kambri 12 tundi. Valguse intensiivsus kambri ülaosas 1800, alaosas 400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Valgus samas laboriruumis aknalaua oli maksimaalselt 740 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ ja muutus koos päikese asendiga, õhuniiskus oli 40-50 %, õhutemperatuur kõikus 10 - 35 °C vahel, (olenevalt ilmast oli öösel 10 kuni 20, päeval 18 kuni 35 kraadi). Laboriruumis kasvanud puud said summaarselt ligikaudu kolm korda vähem päikese kiirgust kui kasvukambrites kasvanud puud, temperatuuri ja õhuniiskuse keskmised väärtused oluliselt ei erinenud.

2.1.2. Taimede istutamine

Selle katse käigus uuriti hariliku haaba (*Populus tremula* L.), triploidset haaba (*Populus tremula* f. Gigas Nilsson-Ehle) ja hübriidhaaba (*Populus x wettsteinii* Hämet-Ahti). Hübriidhaava ja triploidse haava üheaastased istikud olid ostetud Juhani puukoolist (Lohkva, Tartumaa), hariliku haava juurevõsud olid võetud loodusest (Tartu linna lähiümbrus).

Puud istutati 10 l ämbritesse 25. märtsil 2005 a. 4 aprillil ilmusid taimedel esimesed lehed. Mullaks kasutati väetatud turba segu liivaga :50 l turbale lisati 2 l peenemat (fraktsioon 0,63-2 mm, tihedus 1,5-1,6 t/m³) ja 2 l jämedamat (fraktsioon 2-6 mm, tihedus 1,45-1,55 t/m³) kuiva liiva.

Kasvuturba iseloomustus:

Turvas oli sõelutud 20 mm sõelaga, pH oli 5.5-6.4.

Lisatud toitained 1m³ turba kohta:

Nitraatlämmastik	NO ₃ N	76,51 g
Ammooniumlämmastik	NH ₄ N	54,65 g
Fosfor	P ₂ O ₅	150,18 g
Kaalium	K ₂ O	262,32 g
Magneesium	MgO	31,03 g
Boor	B	0,33 g
Molübdeen	Mo	2,19 g
Vask	Cu	1,31 g
Mangaan	Mn	1,75 g
Tsink	Zn	0,44 g
Raud	Fe	0,98g

2.1.4. Kastmine ja väetamine

Kogu katse käigus toimus igapäevane kastmine kaalu järgi nii et mulla niiskus oleks 60 % mulla maksimaalsest veemahtuvusest.

Esimene väetamine toimus 2 nädalat peale istutamist ja kestis kuni kasvuperioodi lõpuni. Väetati kastmisväetisega 2-3 korda nädalas: (5g väetist lahustatult 10 l vees (0,05%).

Väetise toitaainete sisaldus:

Toitainete sisaldus		%
Üldlämmastik	N	16,0
Nitraatlämmastik	NO ₃ N	8,1
Ammooniumlämmastik	NH ₄ N	7,9
Fosfor	P ₂ O ₅	21,0
Fosfor	P	8,8

Vees lahustuv fosfor	P	8,8
Kaalium	K ₂ O	28,0
Kaalium	K	22,5
Väävel	S	0,1
Raud	Fe	0,1
Boor	B	0,02
Vask	Cu	0,01
Mangaan	Mn	0,1
Molübdeen	Mo	0,002
Koobalt	Co	0,001
Jood	J	0,001
Kroom	Cr	0,001
Tsink	Zn	0,01

2.1.5. Puude lehepinna määramine

Kogu puu lehepindala määramine: mõõdeti kõik lehed kasvuperioodi lõpus, augustis 2005. Kogu puu lehepind määrati ainult hübriidhaava ja triploidse haava puhul, sest harilik haab juurdus suhteliselt halvasti, osa puhkenud pungi kuivas ära ja puudel oli märgatavalt vähem lehti kui ostetud taimedel, mistõttu polnud mõtet hariliku haava lehepinda teiste haabade omaga võrrelda.

- Mõlemast kasvukohast võeti nii hübriidhaavalt kui triploidse haavalt 15 lehte, millel mõõdeti pikkus ja laius, määrati lehtede pindala, ning leiti pikkuse ja laiuse korrutise korrelatsioon lehtede pindalaga.
- Kõikidel puudel mõõdeti kõikide lehtede pikkus ja laius ning eelneva graafiku alusel leiti lehtede kogupindala iga puu jaoks.

2.1.6. Katsematerjal fotosünteesi intensiivsuse ja lehtede klorofüllisisalduse määramiseks

Igast haavatüübist ja kahest erinevast kasvukohast võeti igalt puult 3 lehte, mis olid täiskasvanud (tumerohelised) ja piisavalt suure pindalaga lehekambrisse panekuks.

Fotosünteesi mõõtmiseks viidi taim koos potiga teise laboriruumi, mõõtmine toimus 20. juunist – 24. augustini 2005.

Klorofüllisisaldus :

Klorofüllisisaldus (suhtelistes SPAD-ühikutes) mõõdeti igal lehel, millel määrati fotosünteesi intensiivsus.

Lisaks toimus klorofüllisisalduse mõõtmine paraleelselt lehtede pikkuse ja laiuse mõõtmisega lehepindala määramiseks. Need mõõtmised tehti kasvuperioodi lõpus, augustis 2005 ja nagu lehepindala mõõtmisedki ainult hübriidhaaval ja triploidisel haaval.

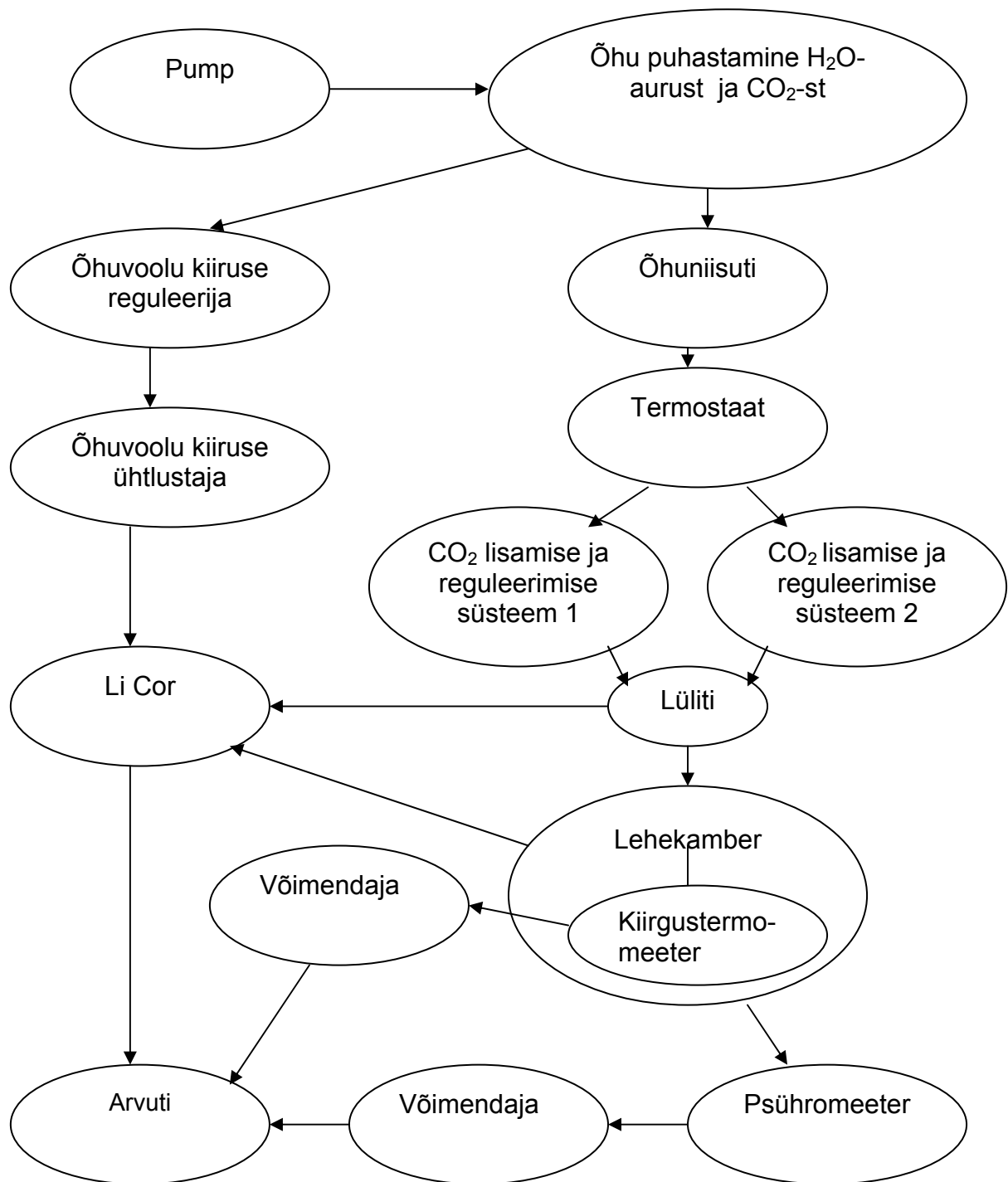
2.2. Mõõtmised

2.2.1. Aparatuuri kirjeldus

Katses kasutatud aparatuuri algvariandi kirjeldus on toodud 1977-ndal aastal ilmunud artiklis (Söber, Moldau, 1977). Aparatuur võimaldab samaaegselt registreerida lehe CO₂ neelamise ja transpiratsiooni intensiivsust ja lehe temperatuuri. Seda aparatuuri on hiljem täiustatud ja vastavalt konkreetsele katsele muudetud. Mina kasutasin kahe kanaliga gaasisüsteemi varianti, kus ühes kanalis toimus mõõtmine, teises uue gaasisegu ettevalmistamine. Erinevad gaasisegud juhiti kordamööda lehekambrisse.

Lehekambri ehituse skeem on toodud joonisel 1, gaaside ettevalmistamise ja andmete registreerimise süsteemi skeem joonisel 2.

Lehekambri ftoroplasttihenditega varustatud poolmete vahele saab väliskeskkonnast õhukindlalt eraldada ~ 9 (9,075) cm² suuruse, ringikujulise osa intaktse taime lehest. Lehekambri korpuse temperatuuri hoiab teatud kindlal väärtusel (25°C) termostaadist pärinev vesi.



Joonis 2. Lehekambri gaasidejuhtimis- ja andmeregistreerimissüsteemi skeem.

Lehe temperatuurile on tundlik kiirgustermomeeter (nr. 5, joonisel 1), termomeetri signaalid võimendab võimendaja, seejärel salvestakse signaal arvutisse (joonisel 2).

Lehekambrisse juhitakse teadaoleva niiskuse- ja CO₂-sisaldusega õhku ning mõõdetakse nende gaaside sisaldust kambrist väljuvas õhus. Leht on temperatuuri ühtlustamiseks ülemise poolega vastu lehekambri akent surutud ja jälgida saab ainult lehe ühe poole CO₂ neelamise ja aurumise intensiivsust. Kuna meie lehtpuudel asuvadki õhulõhed ainult lehtede alumisel küljel, ei sega see mõõtmisi. Transpiratsiooni intensiivsuse määramiseks juhitakse õhk peale lehekambrist väljumist psühromeetrisse, psühromeetri signaalid lähevad läbi võimendaja arvutisse (joonisel 2). Peale süsihappegaasianalüsaatori läbimist väljub õhk süsteemist.

Registreeritavad andmed on katse toimumise ajal näha arvuti ekraanil ja need salvestatakse arvuti kõvakettale. CO₂ kontsentratsiooni mõõdeti infrapuna/gaasianalüsaatoriga LI-6400 (Li-Cor Inc., NE, USA). Fotosünteesi intensiivsuse CO₂- sõltuvuse saamiseks mõõdeti igat lehte viiel CO₂ kontsentratsioonil.: 50, 200, 350, 700, 1500 ppm.

Klorofüllisisalduse (SPAD-I) andmed olid saadud portatiivse süsteemi Minolta SPAD-502 Chlorophyll Meter (Spectrum Technologies Inc.) abil, sest Ishida *et al.*, (1996) näitasid, et SPAD-i väärtused korreleeruvad klorofüll- (mõlema „a“ ja „b“) ja lämmastikusisaldusega lehepinna ühiku kohta. Ettekujutuse SPAD-i ülemineku funktsioonist absoluutsetesse klorofüllisisalduse ühikutesse võib saada jooniselt 1 „lisad“ (Kets, 2003).

2.2.2. Arvutused

Arvutis salvestatud pingete väärtuste alusel arvutasin (kasutades erinevate mõõteriistade tundlikkusi, etteantud gaasikontsentratsioone ja õhuvoolu kiiruse väärtust) välja fotosünteesi intensiivsuse, lehtede temperatuuri, transpiratsiooni intensiivsuse, õhulõhede juhtivuse ning lehesisese CO₂ kontsentratsiooni.

Kogu puu CO₂ assimilatsioon kõikide mõõdetute puude jaoks leiti järgmise valemi järgi:

$P(\text{puu lehestik}) = P(\text{lehe pinnaühikult}) \times \Sigma S(\text{puu lehestik})$

2.2.3. Andmetöötlus

Andmete esialgsel töötlemisel kasutati programmi Microsoft Excel ja SAS, statistilisel töötlemisel programme SPSS.

Mõõdetud parameetrite keskmisi võrreldi T-testiga. Tunnuste vahelise sõltuvuse analüüsiks kasutati lineaarset regressioonanalüüsi ja determinatsioonikordajat. Olulisuse nivoo kõigis analüüsides oli 0,05.

3. Tulemused

Lehtede fotosünteesi intensiivsus hübriidhaaval, triploidisel haaval ja harilikul haaval 350 ja 700 ppm juures.

Kahes kasvukohas ja kahel CO₂ kontsentratsioonil mõõdetud fotosünteesi intensiivsuste keskvväärtused on toodud joonistel 3-6.

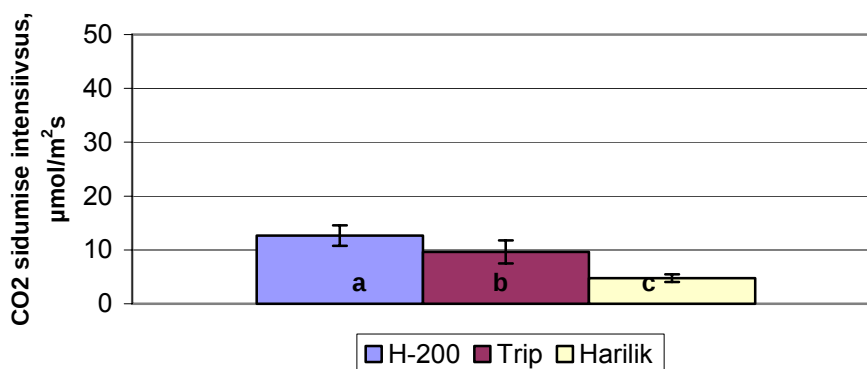
Lehtede fotosünteesi intensiivsuse keskmine väärtus kasvukambris kõrgemal valgusel kasvanud puudel oli alati suurem, kui laboriruumis kasvanutel. Statistiliselt oluliselt erinesid (joonised 4 ja 6) fotosünteesi intensiivsuse näidud kasvukambris ja laboriruumis kasvanud hübriidhaabadel vaid 700 ppm juures. Keskmiste väärtuste vahe oli 9,1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Harilikel haabadel (joonised 3-6) oli erinevus statistiliselt oluline nii 350 kui 700 ppm juures, triploidsetel haabadel oli see erinevus väiksem kui teistel haabadel.

Laboriruumis madalamal valgusel kasvanud puude puhul oli kõige kõrgem fotosünteesi intensiivsus hübriidhaaval, järgnesid triploidne haab ja harilik haab. Statistilise analüüsi käigus tuli välja, et laboriruumis kasvavate hübriidhaabade ja harilike haabade lehtede fotosünteesi keskmiste väärtuste vaheline erinevus on statistiliselt oluline. Keskmiste väärtuste vahe oli 11,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$.

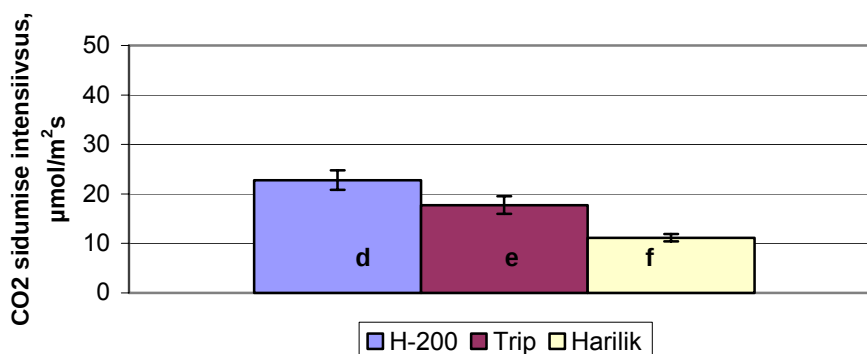
Kambris kõrgel valgusel kasvanud puude puhul olid fotosünteesi intensiivsused hübriidhaava ja hariliku haava lehtedel 350 ppm juures praktiliselt võrdsed, 700 ppm juures harilik haab isegi ületas oma fotosünteesi intensiivsusest hübriidhaaba. Triploidse haava fotosünteesi intensiivsus oli teistest väiksem. Olulised erinevused (joonised 5, 6) leiti kambris kasvavatel hübriidhaava ja triploidse haava lehtede fotosünteesi intensiivsuse võrdlemisel (nii 350 kui ka 700 ppm juures). Hübriidhaaval oli fotosünteesi intensiivsuse keskvväärtus 350 ppm juures 4,7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ võrra ja 700 ppm juures 9,2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ võrra suurem kui triploidisel haaval.

Süsihappegaasi mõjul tõusis lühiajalises katses kõikide haabade fotosünteesi intensiivsus (ligikaudselt 1.5 kuni 3 korda). Mõlemates kasvutingimustes oli CO₂ positiivne mõju harilikul haaval kõige suurem.

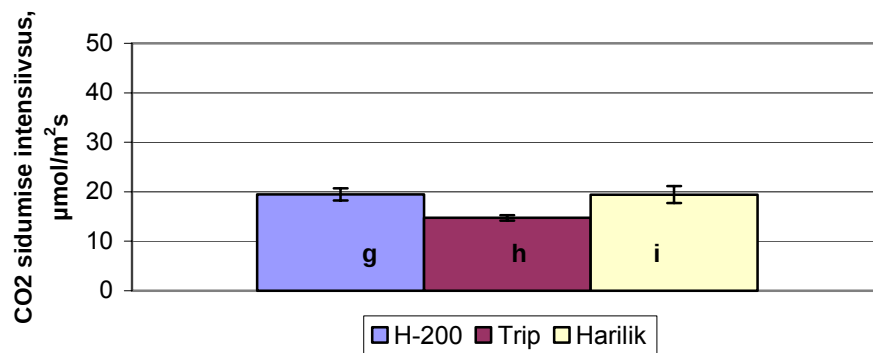
Kokkuvõttes leiti statistiliselt oluline erinevus ($p < 0,05$) järgmiste (joonistel erinevate tähtedega tähistatud) katsevariantide vahel: d-j, c-i, g-h, j-k, f-l, d-f, g-j, a-d, h-k, c-f (joonised 3-6 ja „lisad“).



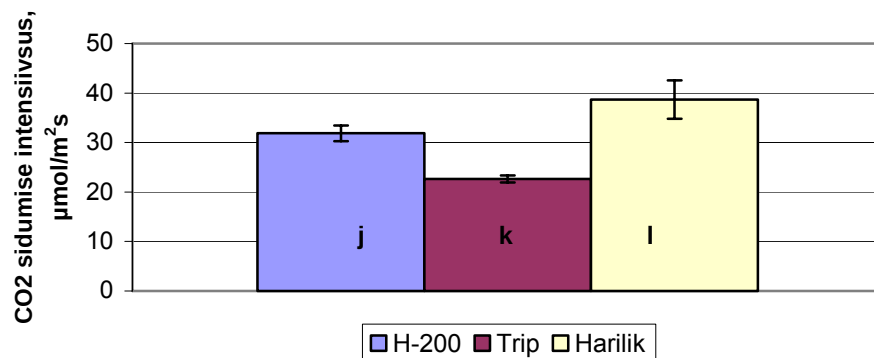
Joonis 3. Süsihappegaasi sidumise keskmine intensiivsus laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadel, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 350 ppm juures, vastavalt $12,7 \pm 1,9$, $9,6 \pm 2,1$ ja $4,7 \pm 0,7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.



Joonis 4. Süsihappegaasi sidumise keskmine intensiivsus laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadell, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 700 ppm juures, vastavalt $22,8 \pm 2,0$, $17,8 \pm 1,8$ ja $11,1 \pm 0,7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.



Joonis 5. Süsihappegaasi sidumise keskmine intensiivsus kambris kasvavatel hübriidhaabadel, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 350 ppm juures, vastavalt $19,5 \pm 1,2$, $14,7 \pm 0,6$ ja $19,4 \pm 1,7$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.



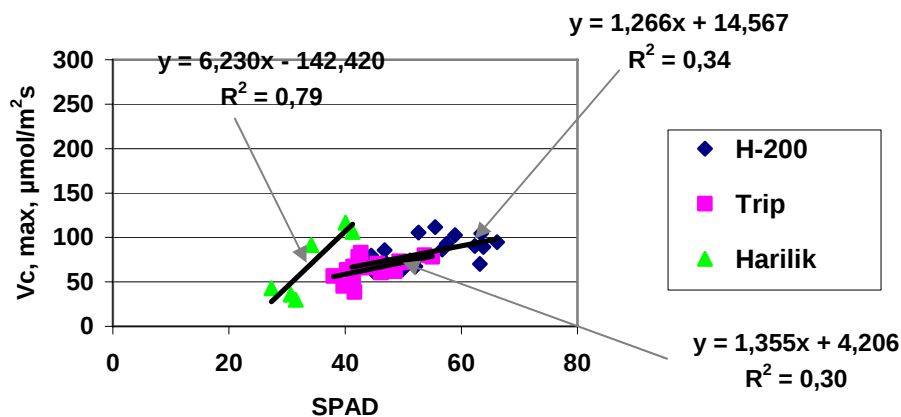
Joonis 6. Süsihappegaasi sidumise keskmine intensiivsus kambris kasvavatel hübriidhaabadel, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 700 ppm juures, vastavalt $31,9 \pm 1,6$, $22,6 \pm 0,7$ ja $38,7 \pm 3,9$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

A/C_i kõvera andmete analüüs

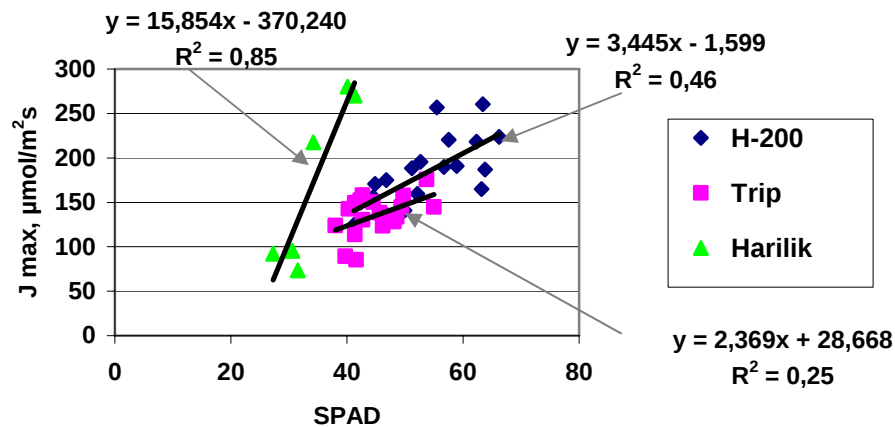
A/C_i kõvera iseloomustavate suuruste ($V_{c \max}$ ja $J_{\max}$) sõltuvus SPAD-ist ja nende vaheline sõltuvus on toodud joonistel 7-9.

Fotosünteesiaparaadi karboksüleerimisvõimet iseloomustav suurus $V_{c \max}$ ja valgusreaktsioonide maksimaalset kiirust iseloomustav suurus $J_{\max}$ sõltusid fotosünteesiaparaadi hulgast lehtedes mida iseloomustas suurus SPAD. Tunnuste vaheline seos ($V_{c \max}$ /SPAD või $J_{\max}$ /SPAD) oli tugev ainult hariliku haava jaoks. Hariliku haava puhul oli regressioonisirge tõus oluliselt suurem kui teistel haabadel. Viimastel eraldi oli seos nõrk, kui hübriidhaab ja triploidne haab omavahel kokku võtta muutub seos tugevamaks.

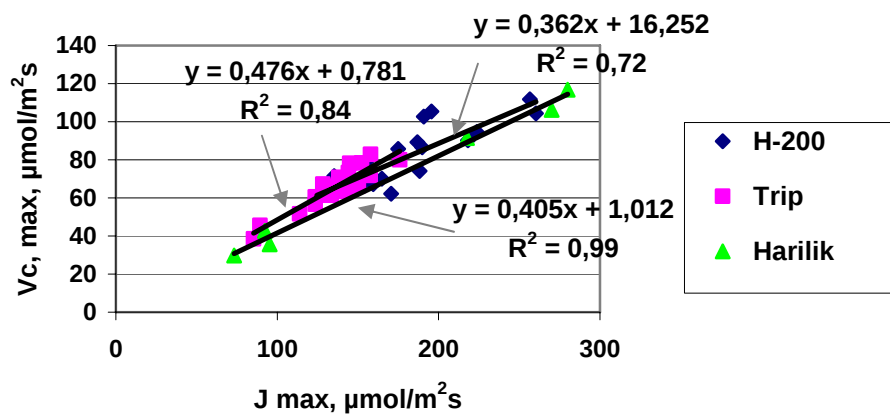
Sõltuvuse $V_{c \max}/J_{\max}$ tunnustevaheline seos oli tugev ja korrelatsioon positiivne ning kõikide haabade jaoks sama. Regressiooni valemikordajad olid peaaegu võrdsed, mis tähendab, et $J_{\max}$ ja $V_{c \max}$ muutuvad ühe ja sama seaduse järgi.



Joonis 7. Rubisco karboksüleerimise maksimaalse kiiruse ($V_{c \max}$) ja SPAD-i vaheline seos harilikul haaval, hübriidhaaval ja triploidse haaval. Kõikidel sõltuvustel $p < 0,05$.



Joonis 8. Rubisco regenereerimise maksimaalse kiiruse ($J_{\max}$) ja SPAD-i vaheline seos. Kõikidel sõltuvustel $p < 0,05$.



Joonis 9. Rubisco karboksileerimise ja regenereerimise maksimaalsete kiiruste vaheline seos. Kõikidel sõltuvustel $p < 0,05$.

Õhulõhede juhtivus võrdlus.

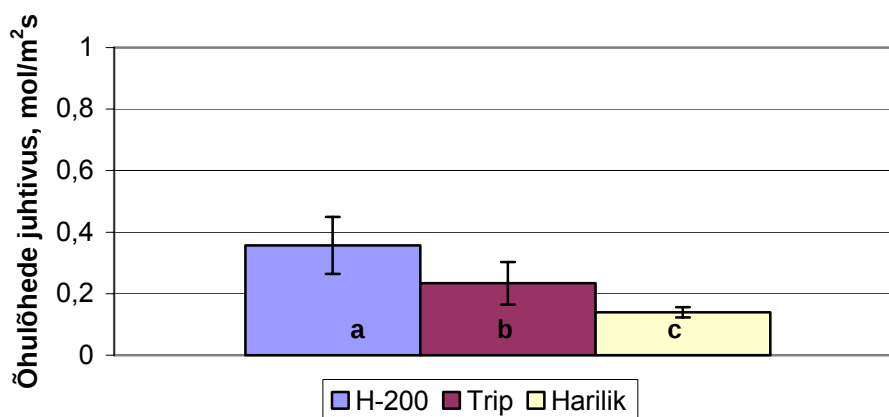
Kahes kasvukohas mõõdetud õhulõhede juhtivuse keskväärtused on toodud joonistel 10 ja 11.

Õhulõhede juhtivuse andmeanalüüsil leiti rida erinevaid olulisi:

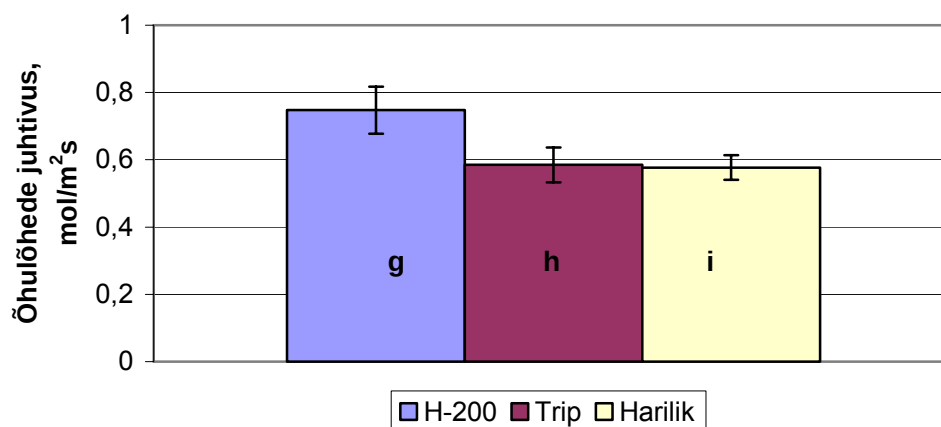
350 ppm-l tuli välja, et kambris kasvavatel triploidsete haabade õhulõhede juhtivuse keskmine väärtus on suurem kui laboriruumis kasvavatel triploidsetel haabadel. See tähendab, et keskmiselt see vahe oli $0,4 \text{ mol/m}^2\text{s}$.

Andmeanalüüsi käigus täheldati olulisi erinevusi kambris ja laboriruumis kasvavate hariliku haabade vahel 350 ppm-l. 350 ppm-l tuli välja, et kasvukambris kasvavatel hariliku haabade lehe õhulõhede juhtivuse väärtus oli suurem kui laboriruumis kasvavatel harilikul haabadel. Keskmiste väärtuste vahe oli $0,4 \text{ mol/m}^2\text{s}$.

Oluline erinevus ($p < 0,05$) on täheldatud järgmiste klonide vahel erinevates tingimustes: b-h, c-i (joonised 8, 9 ja „lisad“).



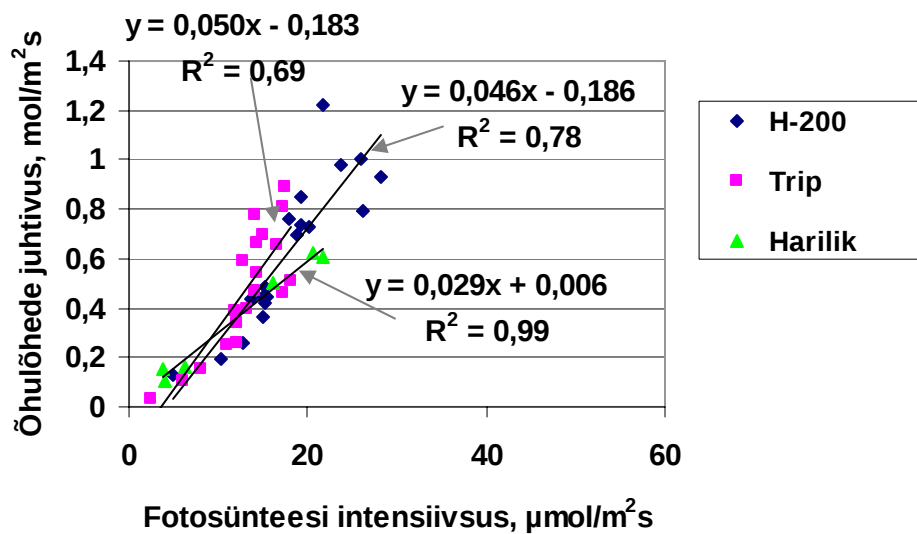
Joonis 10. Õhulõhede juhtivuse keskmine suurus laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadel, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 350 ppm juures, vastavalt $0,4 \pm 0,1$, $0,2 \pm 0,07$ ja $0,1 \pm 0,02 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.



Joonis 11. Öhulõhede juhtivuse keskmine suurus kambris kasvavatel hübriidhaabadel, triploidsetel haabadel ja harilikel haabadel 350 ppm juures, vastavalt $0,7 \pm 0,07$, $0,6 \pm 0,05$ ja $0,6 \pm 0,04$ mol m⁻²s⁻¹.

Fotosüntees ja õhulõhede juhtivus

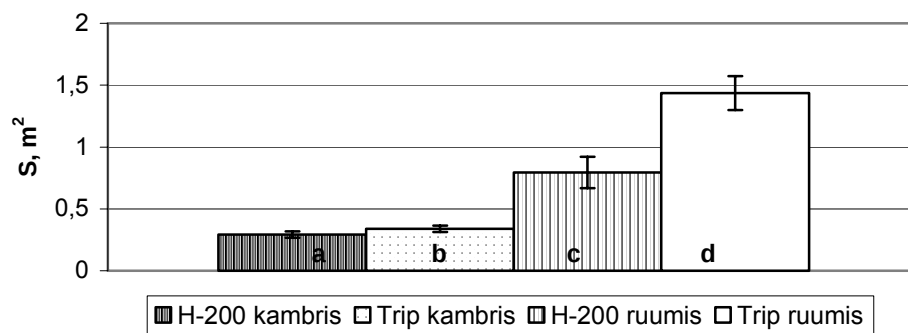
Fotosünteesi intensiivsus oli õhulõhede juhtivusega positiivselt korreleeritud ja see korrelatsioon oli samasugune kasvukambris ja laboriruumis kasvanud puude jaoks (joonis 12). Triploidsetel haaval oli tunnustevaheline seos keskmine, harilikul ja hübriidhaaval aga tugev. Öhulõhede juhtivuse sõltuvus fotosünteesi intensiivsusest oli lineaarne. Regressioonisirge tõus oli triploidsetel haaval oluliselt suurem kui harilikul haaval.



Joonis 12. Õhulõhede juhtivuse ja fotosünteesi intensiivsuse seos kolmel haava kloonil 350 ppm juures. Kõikidel sõltuvustel $p < 0,05$.

Puu lehestiku pindala erinevused hübriidhaaval ja triploidisel haaval

Olulisi erinevusi täheldati kambris ja laboriruumis kasvavate haabade vahel nii triploidsete kui ka hübriidhaabade jaoks (joonis 13, pilt 1,2). Keskmise puu lehestiku pindala oli suurem laboriruumis kasvavatel puudel võrreldes kasvukambrites kasvavate puudega.



Joonis 13. Puu lehestiku keskmine pindala kambris ja laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadel ja triploidsetel haabadel, vastaval $0,292 \pm 0,026$, $0,338 \pm 0,026$, $0,794 \pm 0,127$, $1,436 \pm 0,137$ m². Oluline erinevus ($p < 0,05$) oli joonise 13 järgmiste tulpade vahel: a-c, b-d (lisad).



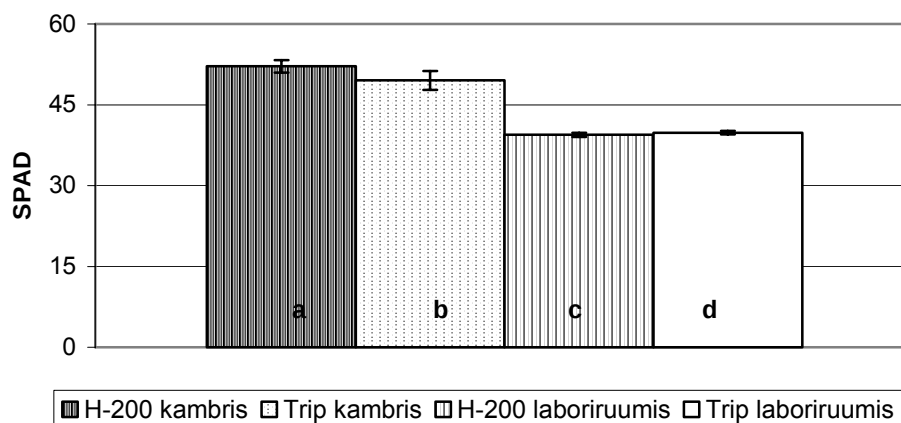
Pilt 1. Tüüpilised kasvukamdri (vasakul) ja laboriruumi (paremal) hübriidhaabade esindajad.



Pilt 2. Tüüpilised kasvukamdri (vasakul) ja laboriruumi (paremal) triploidse haabade esindajad.

Puu lehestiku SPAD-i erinevused hübriidhaaval ja triploidisel haaval

Olulisi erinevusi SPAD-i täheldati kambris ja laboriruumis kasvavate haabade vahel nii triploidsete kui ka hübriidhaabade jaoks (joonis 14). Keskmine puu lehestiku SPAD oli suurem kambris kasvavatel puudel võrreldes laboriruumis kasvavate puudega.

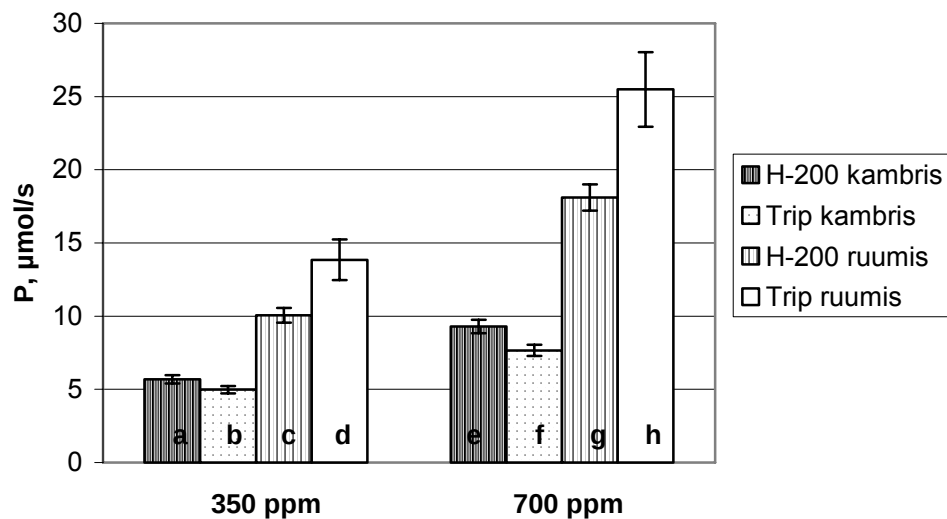


Joonis 14. Puu lehestiku keskmine SPAD kambris ja laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadel ja triploidsetel haabadel, vastaval $52,1 \pm 1,2$, $49,5 \pm 1,7$, $39,4 \pm 0,4$, $39,8 \pm 0,3$. Oluline erinevus ($p < 0,05$) oli joonise 14 järgmiste tulpade vahel: a-c, b-d.

Kogu lehestiku fotosünteesi intensiivsus hübriidhaaval ja triploidisel haaval .

Kogu lehestiku fotosünteesi intensiivsused on toodud joonisel 15.

Kogu puu fotosüntees oli mõlemal haavatüübil laboritingimustes suurem. Andmeanalüüsi käigus leiti statistiliselt oluline erinevus vaid kambris ja laboriruumis kasvavate triploidsete haabade vahel (nii 350 kui ka 700 ppm-l). Keskliste väärtuste vahe oli 350 ppm juures $8,9 \mu\text{mol/s}$. ja 700 ppm juures $17,8 \mu\text{mol/s}$.



Joonis 15. Puu lehestiku keskmine fotosüntees kambris ja laboriruumis kasvavatel hübriidhaabadel ja triploidsetel haabadel 350 ja 700 ppm juures. Oluline erinevus ($p < 0,05$) oli järgmiste tulpade vahel: b-d f-h (tabel 1 ja lisad).

Tabel 1. Puu lehestiku keskmise fotosünteesi arväärtused jooniselt 15.

$\mu\text{mol/s}$			
a	b	c	d
$5,7 \pm 0,5$	$5,0 \pm 0,4$	$10,1 \pm 1,6$	$13,9 \pm 1,3$
e	f	g	h
$9,3 \pm 0,8$	$7,7 \pm 0,6$	$18,1 \pm 2,9$	$25,5 \pm 2,4$

4. Arutelu

Yu (2001) mõõtis oma välikatses hübriidhaava ja hariliku haava kloonide fotosünteesi intensiivsust ja õhulõhede juhtivust. Olulist erinevust hübriidhaava ja hariliku haava vahel ei saadud ei fotosünteesi intensiivsuses ega ka õhulõhede juhtivuses. Meie tulemused kambris kõrgel valgusel kasvavate hübriidhaabade ja harilike haabade keskmise fotosünteesi intensiivsuse kohta 350 pm juures (joonised 5 ja 6) on Yu tulemustega üsna sarnased. Hariliku haava fotosünteesi intensiivsus 700 pmm juures on võrreldav Aasamaa poolt mõõdetud hariliku haava maksimaalse fotosünteesi väärtusega (Aasamaa *et. al.*, 2001, 2002). Laboriruumismadalamal valgusel kasvanud haabade fotosünteesiintensiivsused olid oluliselt madalamad kui kirjandusest leitud ja see näitab valgustingimused taimede kasvu ajal on fotosünteesi intensiivsuse määramisel väga olulised. Meie katsed näitasid et varjutingimustes kujuneb fotosünteesi intensiivsuste pingerida erinevatel haavatüüpidel erinevaks kui ta oli kõrgel valgusel. Kõige vähem langeb fotosünteesi intensiivsus varjutingimustes triploidse haaval ja kõige rohkem harilikul haaval (joonised 5 ja 6).

Meie kasvukambris kasvanud hariliku haava õhulõhede juhtivused (joonis 11) olid samasugused Aasamaa poolt mõõdetud suurustega (Aasamaa *et. al.*, 2001, 2002). Hariliku haava õhulõhede juhtivuse väärtused olid ka samasugused kui Yu (2001) töös. Hübriidhaava õhulõhede juhtivus Yu (2001) töös oli aga oluliselt väiksem kui meie haabadel kasvukambris. Põhjus võib peituda hübriidhaava suures geneetilises varieeruvuses.

Vaatamata sellele, et puid ei kasvatatud meil kõrgendatud CO₂ kontsentratsiooniga õhus vaid toimus ainult lühiajaline fotosünteesi intensiivsuse mõõtmine CO₂ kõrgendatud kontsentratsioonil, annab see hinnangulise ettekujutuse taime käitumisest kõrgendatud CO₂ kontsentratsiooniga keskkonnas. Meie katses suurenes CO₂ mõjul oluliselt kõigi haavatüüpide fotosüntees nagu seda üldiselt enamikel liikidel täheldatakse (Noble *et al.*, 1992; Drake *et al.*, 1997; Will *et al.*, 1997; Pan *et al.*, 1998; Loats *et al.*, 1999; Noormets *et al.*, 2001). Meie lühiajalises katses tõusis CO₂ mõjul kõige rohkem hariliku haava lehtede fotosünteesi intensiivsus. Järelikult pole välistatud, et harilik haab tulevikus hübriidhaava ja triploidse haavaga võrreldes konkurentsivõimelisemaks osutub kui ta seda praegu on.

Puu lehestiku pindala suurenes valgustatuse vähenemisega (pildid 1 ja 2), kuid väga suurt erinevust selles muutuses hübriidhaava ja triploidse haava vahel ei olnud. Samasuunaline valguse mõju on erinevate (sealhulgas *Populuse* perekonna) liikide kohta teada ka teistest töödest (Ellswoeth and Reich 1992; Kull and Niinemets, 1993; Niinemets, 1995; Niinemets and Kull, 1995). Kuna lehestiku pinna kujunemine sõltub ka taimede veega varustatusest ja kõrgel valgusel võib tekkida veedefitsiit, võib lehepinna kujunemine ka veedefitsiidi poolt mõjutatud olla. Otsustades õhulõhede avatuse järgi samal fotosünteesil (joonis 12) võib veedefitsiit kõige kergemini tekkida triploidse haava lehtedes. Kambris kasvanud triploidsed haavad olid hübriidhaabadest ka veidi väiksemad (pildid 1 ja 2).

Fotosünteesiaparaadi erinevate osade maksimaalse võimsuse ($V_{c \max}$ ja $J_{\max}$) ja SPAD-i vahel oli positiivne korrelatsioon, mida on leitud ka juba varasemates töödes (Hikosaka *et al.*, 1998; Yu 2001a). Meie mõõtmistes olid teistest erinevad hariliku haava $V_{c \max}$ ja $J_{\max}$ sõltuvused SPAD-ist, mis olid >80% kirjeldatud klorofüllil ja lämmastiku sisaldusega lehes. Hübriidhaava ja triploidse haava jaoks oli see seos oluliselt nõrgem ja jäi mulje, et viimastel olid $V_{c \max}$ ja $J_{\max}$ väärtused maksimaalsega võrreldes väiksemad. Kuna need puud olid harilikest haabadest oluliselt suurema lehestikuda, pole võimalik, et vaatamata sagedasele väetamisele esines mõne toitaine (näiteks fosfori) puudust ja sellest põhjustatud $V_{c \max}$ ja $J_{\max}$ vähenemist (sama klorofüllisisalduse juures) maksimaalsega võrreldes. $V_{c \max}$ ja $J_{\max}$ vähenemise põhjus võib peituda näiteks Rubisco aktiivsuse või ATP sünteesi vähenemises.

Selle uurimuse üldkokkuvõtteks võib öelda, et kõigis tingimustese kombinatsioonides olulist erinevust terve puu fotosünteesis hübriidhaava ja triploidse haava vahel ei leitud. Hübriidhaaval oli kogu puu fotosünteesi heades valgustingimustes vaid veidi suurem triploidse haava omast. Triploidne haab osutus aga tundlikumaks valgustingimuste suhtes, kui hübriidhaab. Triploidne haab moodustas mõõdukalt valguse intensiivsusel palju suurema lehepinna kui hübriidhaab (pildid 1 ja 2) ja ka fotosünteesis puu tasemel oli mõõdukalt valgusel hübriidhaava omast suurem.

Hariliku haava lehtede fotosünteesi maksimaalne intensiivsus oli määratud peamiselt fotosünteesiaparaadi hulgaga lehapinna kohta (joonis 7 ja 8) ja ei varieerunud eriti, mistõttu võib oletada, et Rubisco aktiivsus oli harilikul haaval maksimumilähedane. See et harilik haab teistest selles osas erines, võis olla tingitud ka hariliku haava aeglasest juurdumisest ja väikesest lehepinnast hübriidhaava ja triploidse haavaga võrreldes. Kui hariliku haava lehtedel tõesti on väiksema SPAD-i väärtuse juures alati suurem fotosünteesi intensiivsus kui hübriidhaaval ja triploidisel haaval, sobiks harilik haab teistest paremini vähem viljakatesse tingimustesse.

Televikus on kavas:

- Fotosünteesi parameetrite vegetatsiooniliste muutuste uurimine hübriidhaaval, triploidisel haaval ja harilikul haaval.
- Uurida samal materjalil seoseid puidu juurdekasvu, lehestiku pindala ja fotosünteesi intensiivsuse vahel.
- Võrrelda samadel haabadel veerežiimi parameetrid. Võrrelda tulemusi mis on saadud kasvukambrikatsetes ja välikatsetes.

Kokkuvõte

Lehe tasemel mõõdetud fotosünteesi intensiivsuse väärtused olid enamasti hübriidhaaval kõige suuremad. Ei esinenud üks-ühest vastavust lehe tasemel mõõdetud fotosünteesi intensiivsuse ja terve puu fotosünteesi väärtuste vahel.

Terve puu tasemel leitud fotosünteesi väärtused sõltusid kõigil haabadel tugevasti valgustingimustest, olles suuremad laboriruumis kasvanud taimedel, mis said päeva jooksul ligikaudu kolm korda vähem valgust, kui kasvukambris kasvanud taimed. Samas oli fotosünteesi intensiivsus (lehe tasemel) oluliselt suurem just kõrges valguses. Madalamas valguses osutus triploidsete haabade CO₂ sidumise võime (tänu oluliselt suuremale lehepinnale) suurimaks. Kasvukambrites kõrges valguses kasvanud puudest sidus kõige rohkem süsihappegaasi hübriidhaab. Kambrites kõrgel valgusel võis lisafaktoriks olla veestress, sest haavalehtede õhulõhede juhtivus ja puude veekadu olid väga suured. Suurim oli aurumine sama fotosünteesi juures triploidse haaval ja tõenäoliselt on triploid veestressile ka kõige tundlikum.

Harilik haab võib osutada hübriidhaava ja triploidse haavaga võrreldes sama produktiivseks hoopis madalama viljakusega aladel, sest hariliku haava lehtede fotosünteesi intensiivsus oli lehtede võrdsel lämmastiku- ja klorofüllisisaldusel teiste mõõdetud haabadega võrreldes suurim.

Summary

Leaf level photosynthesis was usually most intensive in hybrid aspen (if compared to triploid aspen and european aspen). There was no correlation of leaf level and tree level photosynthesis under different conditions.

Leaf level photosynthesis as well as chlorophyll content per leaf area was increased in growth chambers under high light intensities. Tree level photosynthesis was higher outside of growth chambers where trees got about three times less light per day, but summary leaf area was much higher than in growth chambers. Tree level photosynthesis of triploid aspen was the highest under low light, but tree level photosynthesis of hybrid aspen was the highest under high light conditions. Water stress can modify the sequence of productivity as stomatal conductance is very high in aspen leaves and can cause water stress under high light. As triploid aspen had the highest values of stomatal conductance at same intensity of photosynthesis, the triploid tree is probably the most sensitive to water stress.

European aspen can become comparable with others under conditions of low soil fertility because the intensity of photosynthesis of that tree was the highest at same content of leaf nitrogen and chlorophyll (at same SPAD).

Consequently there is need for studies to find out optimal growth conditions for different aspen clones.

Tänuõnad

Tahan avaldada suurt tänu oma juhendale Anu Sõber'ile igasususe abi eest selle töö kirjutamisel. Samuti tahaks tänada oma perekonda töö kirjutamiseks vaba aja võimaldamise eest ja Tatjana Kornejevat konsultatsiooni eest statistilise andmetöötuse vallas.

Kasutatud kirjandus

Aasamaa K., Sõber A., 2001. Hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in six deciduous tree species. *Biologia Plantarum* 44(1): 65-73.

Aasamaa K., Sõber A., Hartung W., Niinemets Ü., 2002. Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous tree. *Tree Physiology* 22: 267-276.

Adir, N., Zer H., Shochat S., Ohad I., 2003. Photoinhibition – a historical perspective. *Photosynthesis Research* 76: 343-370.

Baldocchi D.D., Harley P.C., 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment* 18: 1157-1173.

Beuker E., 2000. Aspen Breeding in Finland, New Challenges. *Baltic Forestry* 6 (2): 81-84.

Boardman N.K., 1981. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28: 355-377.

Buckley T. N., Mott K. A., 2002. Stomatal water relations and the control of hydraulic supply and demand. *Progress in Botany* 63: 309-325.

Casella E., Ceulemans R., 2002. Spatial distribution of leaf morphological and physiological characteristics in relation to local radiation regime within the canopies of 3-years-old *Populus* clones in coppice culture. *Tree Physiology* 22: 1277-1288.

Christersson, L., 1996. Future research on hybrid aspen and hybrid poplar cultivation in Sweden. *Biomass and Bioenergy* 11 2/3, 109-113.

Coleman M.D., Dickson R.E., Isebrands J.G., 1998. Growth and physiology of aspen supplied with fertilizer addition rates. *Physiologia Plantarum* 103, 513-526.

Cowan I. R., 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research* 4: 117-228.

Croon, I. 1992. The New Virgin Fibre Resource in Europe and North America: Tree Farms of Hybrid Aspen, Polar and Cottonwood. *Pulp and Paper*: 44-48.

Curtis P. S., Wang X., 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ on woody plant mass, form and physiology. *Oecologia* 113: 299-313.

Dickson R.E., Lewin K.F., Isebrands J.G., Coleman M.D., Heilman W.E., Riemenschneider D.E., Söber J., Host G.E., Zak D.R., Hendrey G.R., Pregitzer K.S., Karnosky D.F., 2000. Forest atmosphere carbon transfer and storage (FACTS-II) the aspen Free-air CO₂ and O₃ Enrichment (FACE) project: an overview. Gen Tech. Rep. NC-214. St. Paul, MN: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station. 68 p.

Dixon M., le Thiec D., Garrec J. P., 1995. The growth and gas exchange response of soil-planted Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and red oak (*Quercus rubra* L.) exposed to elevated CO₂ and to naturally occurring drought. *New Phytologist* 129: 265-273.

Drake B. G., Gonzalez-Meler M. A., Long S. P., 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology* 48: 609-639.

Eamus D., Jarvis P. G., 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research* 19: 1-55.

Ellsworth D. S., 1999. CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected? *Plant, Cell and Environment* 22: 461-472.

Ellsworth D.S., Reich P.B., 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* 6: 423-435.

Ellsworth D.S., Reich P.B., 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96: 169-178.

Eriksson, H., 1984. Yield of aspen and poplars in Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Ecology and Environmental Research, Report 15, Uppsala, 393-419.

Evans J.R., 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.

Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry J.A., 2001. Models of Photosynthesis. *Plant Physiology* 125, 42-45

Gunderson C. A., Wullschlegel S. D., 1994. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: a broader perspective. *Photosynthesis Research* 39: 369-388.

Gutschick V. P., Wiegand F.W., 1988. Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. *The American Naturalist* 132: 67-86.

Herrick J. D., Maherali H., Thomas R. B., 2004. Reduced stomatal conductance in sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) sustained over long-term CO₂ enrichment. *New Phytologist* 162: 387-396.

Hikosaka K., Hanba Y.T., Hirose T., Terashima I., 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Functional Ecology* 12: 869-905.

Hollinger D.Y., 1992. Leaf and simulated whole-canopy photosynthesis in two co-occurring tree species. *Ecology* 73: 1-14.

Hynynen, J., Karlsson, K., 2002. Intensive management of hybrid aspen in Finland. In: Hynynen, J., Sanaslahti, A. (Eds.), Management and Utilization of Broadleaved Tree Species in Nordic and Baltic Countries – Birch, Aspen and Alder. Research Paper 847.

Isebrands J. G., Ceulemans R., Wiard B., 1988. Genetic variation in photosynthetic traits among *Populus* clones in relation to yield. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 427-437.

Jacob J., Greitner C., Drake B.G., 1995. Acclimation of photosynthesis in relation to Rubisco and non-structural carbohydrate contents and in situ carboxylase activity in *Scirpus olneyi* at elevated CO₂ in the field. *Plant, Cell and Environment* 18, 875-884.

Johnsson H., 1945. The triploid progeny. *Hereditas* XXXI: 411-440.

Johnsson H., 1967. Different ways of genetic improvement of forest trees in Scandinavia. *Silva Fennica* 3: 29-56.

Jurik T.W., 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany* 73: 1083-1092.

Karlsson, K., Holm, S., 2002. Industrial aspen plantations in Finland. In: Pulkkinen, P., Tigerstedt, P. M. A., Viros, R. (Eds.), Aspen in Papermaking. Publication No 5. Department of Applied Biology, University of Helsinki, Helsinki.

Kimura K., Ishida A., Uemura A., Matsumoto Y., Terashima I., 1998. Effects of current-year and previous-year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. *Tree Physiology* 18: 459-466.

King D.A., 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany* 81: 948-957.

King D.A., Leigh E.G., Condit R., Foster R.B., Hubbell S.P., 1997. Relationships between branch spacing, growth rate and light in tropical forest saplings. *Functional Ecology* 11: 627-635.

King, D., 2005. Climate change: the science and the policy. *Journal of Applied Ecology* 42, 779-783.

Kohyama T., 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* 5: 83-90.

Kohyama T., Hotta M., 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521.

Kioke T., Watanabe T., Toda H., Haibara K., 1998. Morphological diversity of stomata of representative broadleaved trees in a temperate region: detection with the Sump method. *For. Res. Environment* 36: 57-65.

Koike T., Kitao M., Maruyama Y., Mori S., Lei T. T., 2001. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology* 21: 951-958.

Kozlowski T. T., Pallardy S. G., 1997. Physiology of woody plants. Academic press, San Diego.

Kull O., Niinemets Ü., 1993. Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiology* 12: 311-318.

Le Roux X., Grand S., Dreyer E., Daudet F.A., 1999. Parameterisation and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology* 19: 481-492.

Le Roux X., Walcroft A.S., Daudet F.A., Sinoquet H., Chaves M.M., Rodrigues A., Osorio L., 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of

changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology* 21: 377-386.

Leuning R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment* 18: 339-355.

Lewis J. D., Lucash M., Olszyk D. M., Tingey D. T., 2002. Stomatal responses of Douglas-fir seedlings to elevated carbon dioxide and temperature during the third and fourth years of exposure. *Plant, Cell and Environment* 25: 1411-1421.

Li, B., Howe, G. T., Wu, R., 1998. Developmental factors responsible for heterosis in aspen hybrids (*Populus termuloides* x *P. tremula*). *Tree Physiology* 18, 29-36.

Li, B., Wyckoff G. W. And Einspahr, D. W. 1993. Hybrid aspen performance and genetic gains. *NJAF* 10 (3): 117-122.

Lieseback, M., Wuehlisch, G., Muhs, H.-J., 1999. Aspen for short-rotation coppice plantations on agricultural sites in Germany: Effects of spacing and rotation time on growth and biomass production of aspen progenies. *Forest Ecology and Management* 121, 25-39

Loats K.V., Rebbeck J., 1999. Interactive effects of ozone and elevated carbon dioxide on the growth and physiology of black cherry, green ash, and yellow-poplar seedlings. *Environmental Pollution* 106, 237-248.

Makino A., Osmond C.B., 1991. Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology* 96: 355-362.

McMillen G. G., McClendon J. H., 1983. Dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants grown in sun and shade. *Plant Physiology* 72: 674-678.

Medlyn B. E., Barton C. V. M., Broadmeadow M. S. J., Ceulemans R., De Angelis P., Forstreuter M., Freeman M., Jackson S. B., Kellomaki S., Laitat E., Rey A.,

Robertz P., Sigurdsson B. D., Strassmeyer J., Wang K., Curtis P. S., Jarvis P. G., 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytologist* 149: 247-264.

Morison J. I. L., 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: Zeiger E., Cowan I. R., Farquhar G. D., eds. *Stomatal Function*. Stanford, CA, USA: Stanford University Press, 229-251.

Murchie E. H., Horton P., 1998. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell and Environment* 21: 139-148.

Niinemets Ü., 1995. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. *Acta Oecologica* 16: 525-541.

Niinemets Ü., 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* 11: 518-531.

Niinemets Ü., Kull O., 1995. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree Physiology* 15: 307-315.

Niinemets Ü., Oja V., Kull O., 1999. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant, Cell and Environment* 22: 1497-1513.

Noble R., Jensen K.F., Ruff B.S., Loats K., 1992. Response of *Acer saccharum* Seedlings to Elevated Carbon Dioxide and Ozone. *Ohio J. Sci.* 3, 60-62.

Noormets A., Sõber A., Pell E.J., Dickson R.E., Podila G.K., Sõber J., Isebrands J. G., Karnosky D.F., 2001. Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and/or O₃. *Plant, Cell and Environment* 24, 327-336.

Pan Q., Wang Z., Quebedeaux B., 1998. Responses of the apple plant to CO₂ enrichment: changes in photosynthesis, sorbitol, other soluble sugars, and starch. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 293-297.

Pearcy R.W., Yang W., 1996. A tree dimensional shoot architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* 108: 1-12.

Pearcy R.W., Yang W., 1998. The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understorey plant. *Functional Ecology* 12: 543-553.

Pettersson R., McDonald A.J.S., Stadenberg I., 1993. Response of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) to elevated CO₂ and nitrogen supply. *Plant Cell Environ.* 16, 1115-1121.

Pulkkinen P., Lepistö M., Tarvainen N., 1999. Properties of the woody tissue of aspen as the subject of genetic improvement. In: Napola J., (Ed.), Annual Report of Foundation for Forest Tree Breeding in Finland 1998. Auranen, Forssa, pp. 34-35. ISSN 0355-1024.

Ramos J., Grace J., 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. *Funct. Ecol.* 4: 667-677.

Reich P.B., Kloeppel B.D., Ellworth D.S., Walters M.B., 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24-30.

Reich P.B., Walters M.B., Ellworth D.S., Uhl V., 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* 97: 62-72.

Sage R.F., 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. *Photosynth. Res.* 39, 351- 368.

Sage R.F., Sharkey T.D., Seemann J.R., 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* 89, 590-596.

Sands P.J., 1995. Modelling canopy production. II. From single leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 603-614.

Singsaas E. L., Ort D. R., DeLucia E. H., 2000. Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. *New Phytol.* 145: 39-49.

Singsaas E. L., Ort D. R., Delucia E. H., 2003. Elevated CO₂ effects on mesophyll conductance and its consequences for interpreting photosynthetic physiology. *Plant, Cell and Environment* 27: 41-50.

Souza G. M., de Oliveira R. F., Cardoso V. J. M., 2004. Temporal Dynamics of Stomatal Conductance of Plants under Water Deficit: Can Homeostasis be Improved by More Complex Dynamics? *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47 (3): 423-431.

Söber A.J., Moldau H.A., 1977. An apparatus with separate conditioning of the plant and the leaf for the determination of stomatal resistance and leaf water content. *Fiziologia Rastenij* 24: 1301-1307.

Tamm Ü., 2005. Haab, põlatud ja hinnatud metsapuu. *Eesti Loodus* 1: 6-14.

Tamm, Ü. 2000. Haab Eestis. Eesti Loodusfoto. Trt, 257 lk.

Thomas B.R., Macdonald S.E., Dancik B.P., 1997. Variance components, heritabilities and gain estimates for growth chamber and field performance of *Populus tremuloides*: gas exchange parameters. *Silvae Genet.* 46: 309-317.

Tissue D.T., Griffin K.L., Ball J.T., 1999. Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂. *Tree Physiology* 19, 221-228.

Valladares F., Pearcy R.W., 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1-10.

Vares, A., ja teised, 2003. Hübriidhaab ökoloogia ja majandamine. Triip. Tartu, 96 lk.

Volin J.C., Reich P.B., Givnish T.J., 1998. Elevated carbon dioxide ameliorates the effects of ozone on photosynthesis and growth: species respond similarly regardless of photosynthetic pathway or plant functional group. *New Phytol* 138, 315-325.

Will R.E., Ceulemans R., 1997. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis, respiration and carbohydrate status of coppice *Populus* hybrids. *Physiologia Plantarum* 100, 933-939.

Yamada T., Okuda T., Abdullah M., Awang M., Furukawa A., 2000. The leaf development process and its significance for reducing self-shading of a tropical pioneer tree species. *Oecologia* 125: 476-482.

Yu , Q., Tigerstedt, P. M. A., Haapanen, M., 2001. Growth and phenology of hybrid aspen clones (*Populus tremula* L.x*P. tremuloides* Michx.). *Silva Fennica* 35 (1), 15-25

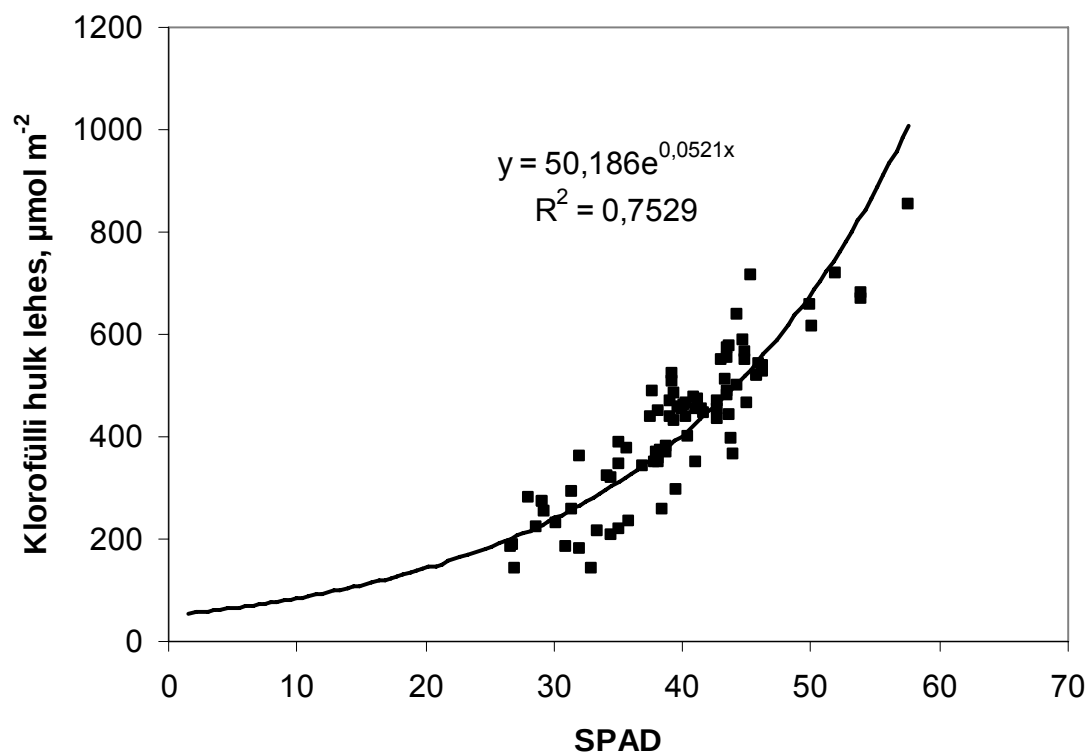
Yu Q., 2001a. Selection and propagation of hybrid aspen clones for growth and fibre quality. Academic dissertation in forest tree breeding. University of Helsinki. Finland.

Yu, Q., 2001 Can physiological and anatomical characters be used for selecting high yielding hybrid aspen clones? *Silva Fennica* 35(2): 137-146

Zacchini M., Morini S., Vitagliano C., 1997. Effect of photoperiod on some stomatal characteristics of *in vitro* cultured fruit tree shoots. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 49: 195-200.

Zelawski W., Goral I., 1966. Seasonal changes in the photosynthetic rate of Scots pine seedlings grown from seed of various provenances. *Acta Soc. Bot. Pol.* 35: 587-598.

Lisad



Joonis 1. Üleminekufunktsioon SPAD – väärtustelt absoluutsetesse ühikutesse.

Hübriidhaab P puu kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	4,249	7,105	Ei
	laboriruumis	5,920	14,199	
700 ppm	kambris	6,955	11,629	Ei
	laboriruumis	10,653	25,552	

Triploidne haab P puu kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	3,915	6,042	Jah
	laboriruumis	8,146	19,555	
700 ppm	kambris	6,023	9,293	Jah
	laboriruumis	14,993	35,989	

P puu kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm kambris	H-200	4,249	7,105	Ei
	Trip	3,915	6,042	
350 ppm laboriruumis	H-200	5,920	14,200	Ei
	Trip	8,146	19,555	

P puu kohta		95 % usaldus interval		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
700 ppm kambris	H-200	6,955	11,629	Ei
	Trip	6,023	9,293	
700 ppm laboriruumis	H-200	10,653	25,552	Ei
	Trip	14,993	35,989	

Hübriidhaab P puu kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	4,2494	7,1054	Ei
	700 ppm	6,9547	11,6288	
laboriruumis	350 ppm	5,9199	14,1993	Ei
	700 ppm	10,6531	25,5522	

Triploidne haab P puu kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	3,9154	6,0416	Ei
	700 ppm	6,0226	9,2930	
laboriruumis	350 ppm	8,1463	19,5547	Ei
	700 ppm	14,9925	35,9888	

Hübriidhaab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	0,596	0,899	Ei
	laboriruumis	0,117	0,597	
700 ppm	kambris	0,445	0,722	Ei
	laboriruumis	0,228	0,647	

Triploidne haab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	0,471	0,699	Jah
	laboriruumis	0,057	0,411	
700 ppm	kambris	0,352	0,580	Ei
	laboriruumis	0,199	0,464	

Harilik haab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	0,419	0,735	Jah
	laboriruumis	0,063	0,216	
700 ppm	kambris	0,431	0,732	Jah
	laboriruumis	0,032	0,219	

Hübriidhaab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	0,5959	0,8991	Ei
	700 ppm	0,4452	0,7220	
labori ruumis	350 ppm	0,1171	0,5970	Ei
	700 ppm	0,2280	0,6474	

Triploidne haab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	0,4708	0,6992	Ei
	700 ppm	0,3521	0,5798	
laboriruumis	350 ppm	0,0567	0,4108	Ei
	700 ppm	0,1992	0,4639	

Harilik haab õhulõhede juhtivus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	0,4187	0,7354	Ei
	700 ppm	0,4308	0,7315	
laboriruumis	350 ppm	0,0631	0,2160	Ei
	700 ppm	0,0322	0,2193	

Kolme haava klooni õhulõhede juhtivuse võrdlus		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu (* tunnuste vahel on erinevus)
		alumine	ülemine	
350 ppm kambris	H-200	0,596	0,899	
	Trip	0,471	0,699	
	Harilik	0,419	0,735	
350 ppm laboriruumis	H-200	0,117	0,597	
	Trip	0,057	0,411	
	Harilik	0,063	0,216	
700 ppm kambris	H-200	0,445	0,722	
	Trip	0,352	0,580	
	Harilik	0,431	0,732	
700 ppm laboriruumis	H-200	0,228	0,647	*
	Trip	0,199	0,464	
	Harilik	0,032	0,219	*

Hübriidhaab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	16,811	22,140	Ei
	laboriruumis	7,816	17,511	
700 ppm	kambris	28,479	35,269	Jah
	laboriruumis	17,726	27,852	

Triploidne haab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	13,512	15,922	Ei
	laboriruumis	4,156	15,139	
700 ppm	kambris	21,083	24,191	Ei
	laboriruumis	13,248	22,261	

Harilik haab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
350 ppm	kambris	12,080	26,794	Jah
	laboriruumis	1,602	7,892	
700 ppm	kambris	22,017	55,359	Jah
	laboriruumis	7,956	14,326	

Hübriidhaab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	16,8109	22,1402	Jah
	700 ppm	28,4791	35,2687	
laboriruumis	350 ppm	7,8164	17,5112	Jah
	700 ppm	17,7256	27,8524	

Triploidne haab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	13,5116	15,9219	Jah
	700 ppm	21,0833	24,1907	
laboriruumis	350 ppm	4,1558	15,1387	Ei
	700 ppm	13,2484	22,2614	

Harilik haab P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	350 ppm	12,0796	26,7944	Ei
	700 ppm	22,0170	55,3592	
laboriruumis	350 ppm	1,6017	7,8916	Jah
	700 ppm	7,9556	14,3255	

P lehe kohta		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu (* tunnuste vahel on erinevus)
		alumine	ülemine	
350 ppm kambris	H-200	16,811	22,140	*
	Trip	13,512	15,922	*
	Harilik	12,080	26,794	
350 ppm laboriruumis	H-200	7,816	17,511	
	Trip	4,156	15,139	
	Harilik	1,602	7,892	
700 ppm kambris	H-200	28,479	35,269	*
	Trip	21,083	24,191	*
	Harilik	22,017	55,359	
700 ppm laboriruumis	H-200	17,726	27,852	*
	Trip	13,248	22,261	
	Harilik	7,956	14,326	*

Lehestiku pindala		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
H-200	kambris	0,218	0,365	Jah
	laboriruumis	0,468	1,121	
Trip	kambris	0,266	0,411	Jah
	laboriruumis	0,844	2,027	

Lehestiku pindala		95 % usaldusintervall		Erinevuse olemasolu
		alumine	ülemine	
kambris	H-200	0,218	0,365	Ei
	Trip	0,266	0,411	
laboriruumis	H-200	0,468	1,121	Ei
	Trip	0,844	2,027	