

Tartu Ülikool  
Botaanika ja ökoloogia instituut  
Rakendusökoloogia õppetool

Olaf Räim

**Hariliku kuuse (*Picea abies*) fotosünteesiparameetrite  
sõltuvus puu vanusest ja võrse valgustingimustest**

Magistritöö

Juhendajad:  
MSc. Ingmar Tulva  
Prof. Olevi Kull

Tartu 2006

## **Sisukord**

Sissejuhatus.....	3
Materjal ja metoodika .....	5
Tulemused.....	9
Arutelu .....	18
Kokkuvõte.....	22
Summary .....	23
Tänuavaldused .....	24
Kasutatud kirjandus .....	25

## Sissejuhatus

Mitmeaastaste puittaimede vananemisprotsesse on vähe uuritud. See on osaliselt tingitud mitmeaastaste taimede suurusest ja pikaelasticusest, mis raskendab uurimisprotsessi. Kliimamuutuste ja keskkonna saastatuse uurimisega seoses on täheldatud vanade ja noorte puude erinevat käitumist ning sellega seoses on kasvanud vajadus uurida muutusi, mis toimuvad puude vananedes (Kolb jt. 1998). Kuna puude suurus reeglina kasvab vanusega, siis on raske eristada, kas muutused füsioloogilistes ja morfoloogilistes parameetrites on põhjustatud vanuse või suuruse poolt (Bond 2000). Erinevad staadiumid puude elutsüklis on silmaga nähtavad, kuid mehhanismid, mis neid põhjustavad, ei ole selged (Ryan jt. 1996; Gower jt. 1996).

Metsade maapealne primaarne netoproduksioon langeb puistu vananedes ning see on suurim boreaalsetes ja külmades parasvöötme metsades (Gower jt. 1996). Primaarse netoproduksiooni langus on oluline nii süsinikuvoogude seisukohalt, seoses metsade potentsiaalse C sidumise võimega kui ka majanduslikult, seoses puiduproduksiooni ja rotatsiooni pikkusega. Puistu vanuse tõustes maapealse primaarse netoproduksiooni vähenemist selgitavad hüpoteesid võib jagada kolmeks: allokatsioonil, assimilatsioonil ja konkurentsil baseeruvad hüpoteesid. Allokatsioonil baseeruvad hüpoteesid näevad põhjusena vanusega kaasnevaid proportsioonide omavahelisi muutusi fotosünteesilistes ja mittefotosünteesilistes kudedes (Gower jt. 1996). Assimilatsioonil baseeruvad hüpoteesid näevad põhjusena vanusega kaasnevat lehe fotosünteesi intensiivsuse langust (Day 2000), mille põhjuseks omakorda võib olla toitainete puudus, hüdraulilised piirangud või muutused ontogeneesis. Konkurentsil baseeruvad hüpoteesid näevad aga põhjusena isenditevahelisi suhteid, mille tulemusena puistu kui terviku produktsioon langeb (Binkley jt. 2002).

Assimilatsioonil baseeruvad hüpoteesid rõhutavad vanusega kaasaskäivat fotosünteesi langust. Seda on mõõdetud ja täheldatud mitmetel liikidel (Day 2000). Langeva fotosünteesi põhjuseks võib olla toitainete puudus, kuna elusa biomassi ja varise hulga suurenedes väheneb taimedel lämmastiku kättesaadavus (Gower jt. 1996). Lämmastiku hulk lehtedes on aga tihedalt seotud fotosünteesi võimega (Meir jt. 2002). Samas aga ei seleta see, miks aladel, kus kasvavad koos erineva vanusega

puud, on ainult vanad puud piiratud kasvuga (Yoder jt. 1994) või miks eraldiseisvad vanad puud parkides, millel on piiramatu toitainete ja vee varu, ei kasva lõputult kõrgusesse.

Veel võib puude vanusega seoses põhjustada fotosünteesi langust puude hüdrauliline juhtivus. Puude kõrgemaks ja suuremaks kasvamisel hüdrauliline takistus suureneb, kuna vesi peab läbima pikema tee juurtest lehtedesse. Et ületada suuremat takistust, mis tekib pikemal teekonnal, on ksüleemis vaja madalamat veepotentsiaali, see aga omakorda soodustab õhumullide teket ksüleemis. Vältimaks kavitatsiooni ja ajutist juhtsoonte kaotamist, sulgevad kõrged puud oma õhulõhed päeva jooksul varem. See toob aga endaga kaasa madalama õhulõhede juhtivuse ja fotosünteesi languse (Ryan ja Yoder 1997).

Lisaks võivad puude vananemisel fotosünteesi languse kaasa tuua ontogeneetilised muutused. Kõikidel organismidel ilmneb aja jooksul vananemise ilminguid. Puudel muutuvad harunemis-suhted, biokeemia ja geeniekspressioon, füsioloogia ja morfoloogia, väheneb fotosüntees (Greenwood ja Hutchinson 1993, Day 2000). Pookimiskatsetega on näidatud, et vanade puude pookimisel nooremate külge vananemise ilmingud jätkuvad (Greenwood jt. 1989, Greenwood ja Hutchinson 1993, Ryan ja Yoder 1997, Day jt. 2001). Sellest võib järeldada, et meristeemkoes jätkub geenide ekspressioon, mis põhjustab neid ilminguid.

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida vanuselisi muutusi fotosünteesi parameetrites harilikul kuusel, mis on üks enamlevinud ning nii majanduslikus kui ka ökoloogilises mõttes tähtsamaid puuliike Eesti ja Põhja-Euroopa metsades. Vanusega seotud okka fotosünteesi langust on täheldatud kuuse erinevatel liikidel (Kull ja Koppel 1987; Day 2000; Richardson jt. 2000). Punasel kuusel on fotosünteesi langus tingitud õhulõhedega mitte-seotud põhjustest (Day 2000), kuid hübriidisel kuusel on nii õhulõhede juhtivus kui fotosüntees vanematel puudel madalam (Richardson jt. 2000). Kuna puu võra eri osades on valgustingimused erinevad ning fotosünteesi reaktsioon valgusele sõltub ka puu vanusest (Kull ja Koppel 1987; Richardson jt. 2000), sooritati käesoleva töö raames mõõtmisi nii heades valgustingimustes asuvatel valgusokastel kui ka varjuokastel, kaasates kaks okaste vanusklassi.

## **Materjal ja metoodika**

Käesoleva töö andmed koguti Tartumaal Järvelja Öppe- ja Katsemetskonnas (geograafilised koordinaadid: 58°22'N, 27°20'E) 2005. aasta augustis. Selleks ajaks vegetatsiooni perioodi lõpus on erinevas vanuses okaste fotosünteesiline täisvõimsus saanud/taastunud (Lundmark jt. 1998) uurimisala koosnes neljast erinevasse vanuseklassi kuuluvast puistust. Kõik neli puistut olid jänsekapsa-mustika kasvukohatüüpi ning kõikide alade muldadeks olid leetunud gleimullad. Nende nelja erineva puistu vanuseks oli 13, 27, 50 ja 80 aastat ning andmed koguti neil aladel domineerinud puuliigilt, harilikult kuuselt (*Picea abies* (L.) H.Karst.). Kõige noorema 13-aastase puistu moodustasid hõredalt kasvavad kuused, kased ja haavad (3-6 meetri kõrgused puud). 27-, 50-, ja 80-aastase puistu aga moodustasid valdavalt kuused (vastavalt 8-13, 20-25 ja 25-30 meetri kõrgused puud) mõne üksiku lehtpuuga nende seas. Kõige rohkem esines lehtpuid 80-aastase puistu seas, kus oli nii täiskasvanud haabasid kui ka kaski. Teistest erines 27-aastane puistu, mis oli väga tihe kuna seal ei olnud sooritatud harvendusraiet.

Uurimisobjektiks olid erivanuselised ja eri kõrguspositsioonidel asuvad võrsed. Vaatluse all olid kahe aastakäigu võrsed: uurimishetkel käesolnud (edaspidi 0-aastased) ning sellele eelnenud kasvuperioodil kasvanud võrsed (edaspidi 1-aastased). Võrsete valimisel jälgiti, et uuritavad 0-aastased võrsed oleksid kasvanud uuritavatel 1-aastastel võrsetel (soovitavalt terminaalsed) või juhul, kui ei olnud võimalik sellist oksa valida, jälgiti, et nad oleksid võimalikult lähestikku ja sama oksa küljes. Valgus- ja varjulehtede erinevuste hindamiseks koguti võrseid kõikidelt puudelt kahelt kõrguspositsioonilt. Ülemine positsioon asus võimalikult puu ladvas, et uuritavad võrsed oleksid kasvanud heades valgustingimustes, alumine positsioon aga valiti võra alaosast, alumiste roheliste okste küljest. Puude valimi suurus oli 20 puud, seega igast vanuseklassist 5 puud.

Valgustingimuste hindamiseks puude võras tehti kõikide puude ülemisel ja alumisel kõrguspositsioonil 0-aastase võrse kohalt poolsfäärifoto, millega hinnati nii 0- kui ka 1- aasta võrsete valgustingimusi. Poolsfäärifotod pildistati kasutades digitaalkaamerat

Nikon CoolPix 950 ning resolutsiooni 5MP. Kaamera oli varustatud hemisfäärobjektiviiga (Nikon Fisheye Converter FC-E8 0,21x, Jaapan). Otsese (DSF) ja hajusa (ISF) kiirguse läbituleku koefitsendi arvutamiseks kasutati programmi WinSCANOPY Pro 2001 (Regent Instruments Inc., Canada).

Fotosünteesi intensiivsust mõõdeti kaasaskantava gaasivahetussüsteemiga CIRAS II (PP Systems, UK), mis oli varustatud okaspuu-lehekambriga PLC5(C) ja halogeenlambiga. Fotosünteesiparameetrite mõõtmiseks toodi oks, mille küljes olid 0- ja 1-aastased võrsed, puu otsast alla ja lõigati koheselt vee all umbes 5cm pikkuselt tagasi, vältimaks õhumullide sattumist juhtsoontesse. Enne võrse lehekambrisse paigutamist lõikamist korrati. Võrseid koguti puudelt päevas kaks korda, kuna ühe võrse mõõtmiseks kulus umbes tund, koguti hommikul 4 võrset ja lõunapaiku teised 4 võrset. Võrseid lõigati ja hoiti mõõtmiste sooritamisel destilleeritud vees.

Lehekamber oli silindri kujuline ja ~10 cm pikkune, osa võrseid aga olid pikemad ja ei mahtunud kambrisse. Lekete vältimiseks lehekambris eemaldati võrsetel okkad, mis jäid kambri sulgemisel tihendite vahele. Selle tulemusena oli kõige väiksem okaste arv võrsel, mis korraga lehekambrisse pandi - 19, kõige suurem - 85 (edaspidi fotosünteesiokkad). Fotosünteesi mõõtmiseks hoiti lehekambris lehtede temperatuur 25°C ja valguse intensiivsus 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  juures. Fotosünteesiaparaadi võimsuse hindamiseks muudeti okastele pealeantavas gaasisegus süsihappegaasi kontsentratsiooni. Mõõtmist alustati süsihappegaasi kontsentratsioonilt 400ppm ning vähendati sammhaaval 50ppm-ni, seejärel tõsteti uuesti 400 ppm peale ning tõsteti sammhaaval kuni 1800ppm-ni. Sellest tötlusest saadi okaste assimilatsiooni intensiivsus (A) sõltuvalt lehesisesest süsihappegaasi kontsentratsioonist ( $C_i$ ).

$A/C_i$  kõverate analüüsimisel ilmnes, et praktiliselt kõik kõverad sobitusid tervenisti Farquhar jt. (1980) mudeli süsihappegaasi limiteeritud piirkonda. Kuusel asuvad okkad spiraalselt ümber võrse ning valgustpüüdev lehepind on enamvähem võrdselt avatud igas suunas. Sellest tulenevalt ei ole võimalik võrset valgusega küllastada ühelt küljelt valgustades. Okaspuu-lehekambris aga valgustab valgusallikas võrset ainult ühelt küljelt, mistõttu osad okkad jäävad teiste varju. Seetõttu ei olnud põhimõtteliselt

võimalik mõõta kogu võrse valgusküllastatud fotosünteesi; mõõdetud assimilatsiooni väärtused kujutavad endast iga  $C_i$  juures valgusküllastatud ja –küllastamata okaste fotosünteeside summat. Vältimaks traditsioonilist tähendust kandva karboksülatsiooniefektiivsuse ( $V_{cmax}$ ) eksitavat interpreteerimist, iseloomustatakse edaspidi võrse fotosünteesiaparaadi võimsust  $A/C_i$  kõvera algtõusuga, mis on saadud sel teel, kui kogu kõverale on lähendatud Farquhari jt. (1980) mudeli  $CO_2$ -limiteeritud osa algtõus.

Pärast fotosünteesiparameetrite mõõtmist valiti igal võrsel okaste hulgast, millel fotosünteesi mõõdeti, juhuslikult 10 okast. Nendel mõõdeti mikromeeterkruviga pikkus ( $L$ ) ja kaks ristlõikediagonaali, eeldades, et okka ristlõige on rombi kujuline (Sellin 2000). Kuna okka anatoomiline laius on tavaliselt väiksem kui okka paksus, nimetati lühemat diagonaali laiuseks ( $D_1$ ) ja pikemat diagonaali okka paksuseks ( $D_2$ ) (Sellin 2000). Projektsoonipindala ( $PLA$  - *projected leaf area*) mõõtmiseks asetati okkad juhuslikult alusele, väljavalitud 10 okast paigutati teistest eraldi et oleks võimalik nende  $PLA$  tuvastada ning skaneeriti arvutisse (kasutades pealtvalgustusega skannerit Canon CanoScan 9950F, ning pindalade arvutamiseks programmi Scion Image, Beta 4.0.2). Teades 10 okka mõõtmeid ning kogu fotosünteesivõrse okaste arvu sai arvutada kogu võrse  $TLA$  ja  $PLA$ . Okaste pindalade arvutamiseks kasutati Sellini (2000) võrrandeid (2) ja (9):

$$(1) \quad PLA = \frac{L \cdot D_2^2}{\sqrt{D_1^2 + D_2^2}} \quad (\text{Sellini (2000) võrrand (2)})$$

$$(2) \quad TLA = 2 \cdot L \cdot \sqrt{D_1^2 + D_2^2} \quad (\text{Sellini (2000) võrrand (9)})$$

Seejärel väljavalitud kümme okast kuivatati  $70^\circ C$  juures 24 tunni jooksul ning kaaluti. Kaalumiselt saadud tulemuste ja okka mõõtude põhjal arvutati okaste mass ruumala

(okka tihedus –  $m/V$ ) ja lehepinna kohta (LMA – *leaf mass per unit leaf area*). Okaste ruumala arvutamiseks kasutati valemit:

$$(3) \quad V = \frac{L \cdot D_1 \cdot D_2}{2}$$

Klorofüllisisalduse määramiseks võeti võrselt fotosünteesiokaste hulgast juhuslikult kaks okast ning mõõdeti mikromeeterkruviga nende pikkus ja kaks diagonaali ning arvutati nende PLA ja TLA, kasutades Sellini (2000) valemeid (2) ja (9). Okkad lõigati umbes 1 mm pikkusteks lõikudeks ja paigutati 3ml N,N'-dimetüülformamiidi lahusesse, ning hoiti kaks päeva pimedas. Seejärel mõõdeti spektromeetriga (Avantes AvaSpec 2048-2, kasutades programmi Avantes AvaSpec 2.4 (2005)) valguse läbituleku spektrid ning arvutati Porra jt. (1980) ekstinktsioonikoeffitsiente kasutades klorofüllid a ja b hulk lahuses. Sellest lähtudes leiti klorofüllid hulk okastes pinnaühiku kohta.

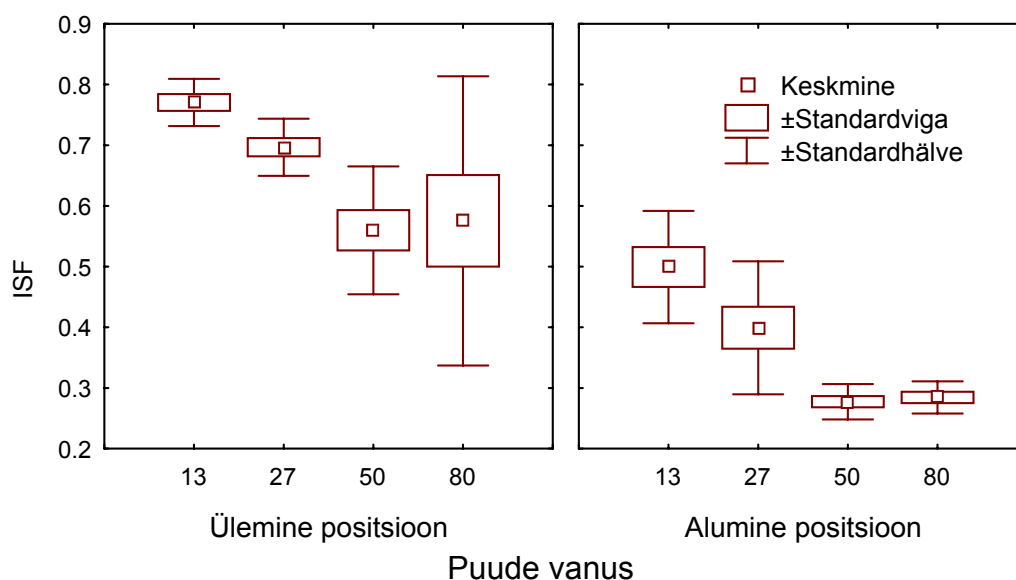
Puude eri vanuseklasside, erivanuseliste võrsete ja erinevate valgustingimuste vaheliste sõltuvuste ja koosmõjude hindamiseks kasutati fikseeritud faktoritega dispersioonanalüüsi ristmudelit III tüüpi ruutude summaga. Dispersioonanalüüsi eelduseks on sõltuvate tunnuste normaaljaotus faktortunnuste tasemetel, mida kontrolliti Cochran, Hartley ja Bartletti testiga. Erinevusi dispersioonanalüüsi keskmiste vahel loeti statistiliselt oluliseks, kui p-väärtus dispersioonanalüüsi F-testis oli  $<0,05$ . Kõik statistilised analüüsid sooritati kasutades statistika paketti Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. USA).



## Tulemused

Valgustingimused olid paremad ülemistel ja kehvemad alumistel kõrguspositsioonidel puude võras (joonis 1), samas ühel kõrguspositsioonil olid eri vanusklasside vahel olulised erinevused. Noortes puistutes oli keskmine valgusehulk suurem, samas vanemates puistutes oli valgustingimuste varieeruvus puude vahel suurem. Valgustingimuste varieeruvus 50- ja 80-aastasest puistus oli ilmselt põhjustatud puude suurest kõrgusest ning sellest tingitud raskest ligipääsetavusest, eriti valgusvõrsetele.

Kõige suurem keskmine okka pikkus oli 27-aastaste kuuskede alumisel kõrgusel (15,4 mm), kõige väiksem 13-aastaste kuuskede alumisel kõrgusel (11 mm). Okka ristlõike diagonaalide keskmised väärtused olid kõige suuremad ja väiksemad 80-aastaste puude 0-aastastel võrsetel ( $D_1$  vastavalt 1,17mm üleval ja 0,45mm all ning  $D_2$  1,64mm üleval ning 1,01mm all, tabel 1). Okaste mõõtmed varieerusid oluliselt erivanuseliste puistute, kahe kõrguspositsiooni ning teatud määral ka võrse vanusklasside vahel.



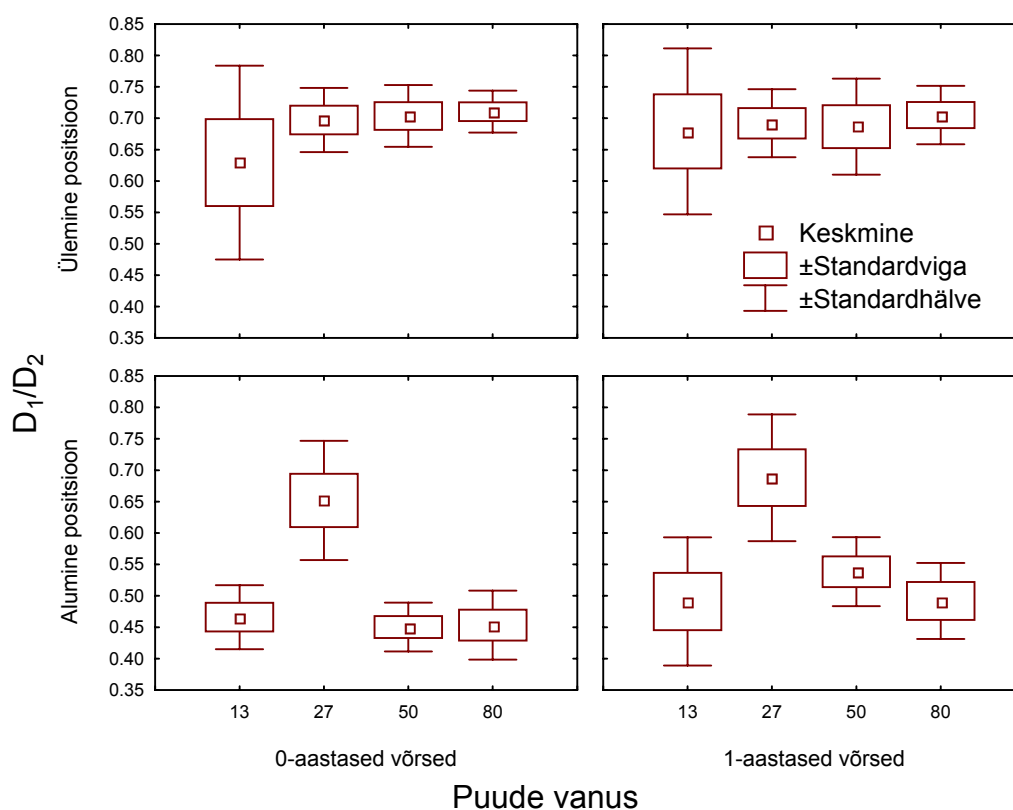
Joonis 1. Hajusa kiirguse läbituleku koefitsendi (ISF) sõltuvus ülemisest ja alumisest kõrguspositsioonist puude vanuseklasside kaupa. Ülemine ja alumine positsioon on statistiliselt oluliselt erinevad ( $F=88,504$ ,  $p<0,001$ ). Puude vanus näidatud aastates.

Tabel 1. Okaste morfoloogilised parameetrid erivanuseliste puude eri kõrguspositsioonidel okaste vanuse kaupa; viie puu keskmised  $\pm$  standardhälbed (mm).  $D_2$  – okka paksus (mm),  $D_1$  – okka laius (mm), PLA - okka projektsioonipindala ( $\text{mm}^2$ ), TLA – okka pindala ( $\text{mm}^2$ ), võrse vanus: “0” - 0-aastased võrsed ja “1” - 1-aastased võrsed.

Puistu vanus	Võrse positsioon võras	Võrse vanus	Okka pikkus	$D_2$	$D_1$	PLA	TLA
15	üleval	0	14.4 $\pm$ 2.0	1.31 $\pm$ 0.03	0.82 $\pm$ 0.19	16.8 $\pm$ 2.4	47.9 $\pm$ 11.1
		1	12.6 $\pm$ 1.7	1.28 $\pm$ 0.03	0.87 $\pm$ 0.17	13.9 $\pm$ 2.3	41.4 $\pm$ 10.6
	all	0	14.6 $\pm$ 2.3	1.32 $\pm$ 0.19	0.61 $\pm$ 0.10	17.0 $\pm$ 2.8	41.4 $\pm$ 5.9
		1	11.0 $\pm$ 2.7	1.21 $\pm$ 0.17	0.60 $\pm$ 0.18	11.6 $\pm$ 3.8	29.0 $\pm$ 10.3
27	üleval	0	12.4 $\pm$ 2.1	1.48 $\pm$ 0.20	1.03 $\pm$ 0.13	14.3 $\pm$ 2.0	42.9 $\pm$ 6.3
		1	11.3 $\pm$ 2.3	1.47 $\pm$ 0.20	1.01 $\pm$ 0.07	14.7 $\pm$ 3.0	43.3 $\pm$ 8.4
	all	0	15.4 $\pm$ 2.4	1.14 $\pm$ 0.12	0.75 $\pm$ 0.16	13.6 $\pm$ 4.6	39.2 $\pm$ 16.2
		1	12.9 $\pm$ 1.9	1.10 $\pm$ 0.15	0.77 $\pm$ 0.19	12.1 $\pm$ 2.1	36.1 $\pm$ 10.2
50	üleval	0	14.5 $\pm$ 3.2	1.43 $\pm$ 0.12	1.00 $\pm$ 0.06	18.1 $\pm$ 3.3	54.2 $\pm$ 10.9
		1	13.1 $\pm$ 3.0	1.49 $\pm$ 0.16	1.02 $\pm$ 0.07	16.9 $\pm$ 4.2	50.0 $\pm$ 13.7
	all	0	14.7 $\pm$ 3.2	1.15 $\pm$ 0.09	0.52 $\pm$ 0.06	15.3 $\pm$ 4.2	39.8 $\pm$ 14.0
		1	14.1 $\pm$ 1.2	1.14 $\pm$ 0.06	0.62 $\pm$ 0.09	14.8 $\pm$ 1.7	38.4 $\pm$ 5.8
80	üleval	0	14.7 $\pm$ 2.3	1.64 $\pm$ 0.11	1.17 $\pm$ 0.04	22.1 $\pm$ 2.4	66.6 $\pm$ 8.3
		1	14.5 $\pm$ 0.9	1.59 $\pm$ 0.17	1.11 $\pm$ 0.09	20.7 $\pm$ 1.7	62.0 $\pm$ 5.4
	all	0	13.8 $\pm$ 1.2	1.01 $\pm$ 0.09	0.45 $\pm$ 0.03	13.0 $\pm$ 1.4	31.3 $\pm$ 2.6
		1	14.8 $\pm$ 2.1	1.07 $\pm$ 0.06	0.52 $\pm$ 0.05	14.4 $\pm$ 1.6	35.8 $\pm$ 4.1

Okaste pikkus oli 0-aastastel võrsetel mõningal määral suurem kui 1-aastastel võrsetel. Sarnane trend ilmnes ka PLA ja TLA väärtustes (tabel 1), aga statistiliselt oluline oli ainult pikkus ja PLA (tabel 2). Okka diagonaalidel erinevalt pikkusest ja PLA-st olulised erinevused erivanuste võrsete vahel puudusid, küll aga esinesid olulised erinevused kõrguspositsioonide vahel puude võras. Suuremad  $D_1$  ja  $D_2$  väärtused esinesid ülemistel kõrguspositsioonidel ( $D_1$   $F=218.82$ ,  $p<0.001$ ;  $D_2$   $F=110.12$ ,  $p<0.001$ , tabel 1).

Ülevalpool puude võras  $D_1$  ja  $D_2$  oluliselt suurenesid puistu vanuse kasvades, allpool aga vähenesid. Lisaks varieerus okka lühema diagonaali suurus oluliselt erivanuste puistute vahel ( $F=6.2931$ ,  $p<0.001$ ). Okka ristlõikediagonaalide suhe ( $D_1/D_2$ ) ülemistel kõrguspositsioonidel oli erinevast vanuseklassist puistute vahel sama, alumisel kõrguspositsioonil aga erines teistest 27-aastane puistu, kus  $D_1/D_2$  oli samaväärne ülemise kõrguspositsiooni väärtustega (joonis 2).



Joonis 2. Okka laiuse ( $D_1$ ) ja paksuse ( $D_2$ ) suhe võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning puude vanuse kaupa. Kõrguspositsioonide ja erivanuseliste puude vahel on olulised erinevused (vastavalt  $F=77,779$ ,  $p<0,001$  ja  $F=8,039$ ,  $p<0,001$ ). Puude vanus näidatud aastates.

Tabel 2. Okaste morfoloogiliste parameetrite dispersioonanalüüsi tulemused puu vanuse, võrse vanuse ja kõrguspositsioonide vahelistes seostes. Kasutati fikseeritud faktoreid ja III tüüpi ruutude summat. Statistiliselt oluliseks loeti väärtuseid:  $p < 0,05$  - \* ;  $p < 0,01$  - \*\* ;  $p < 0,001$  - \*\*\* . TLA – okka pindala; PLA – okka projektsioonipindala; pikkus – okaste pikkus;  $D_1$  – okka laius;  $D_2$  – okka paksus;  $D_1/D_2$  – okka laiuse ja paksuse suhe.

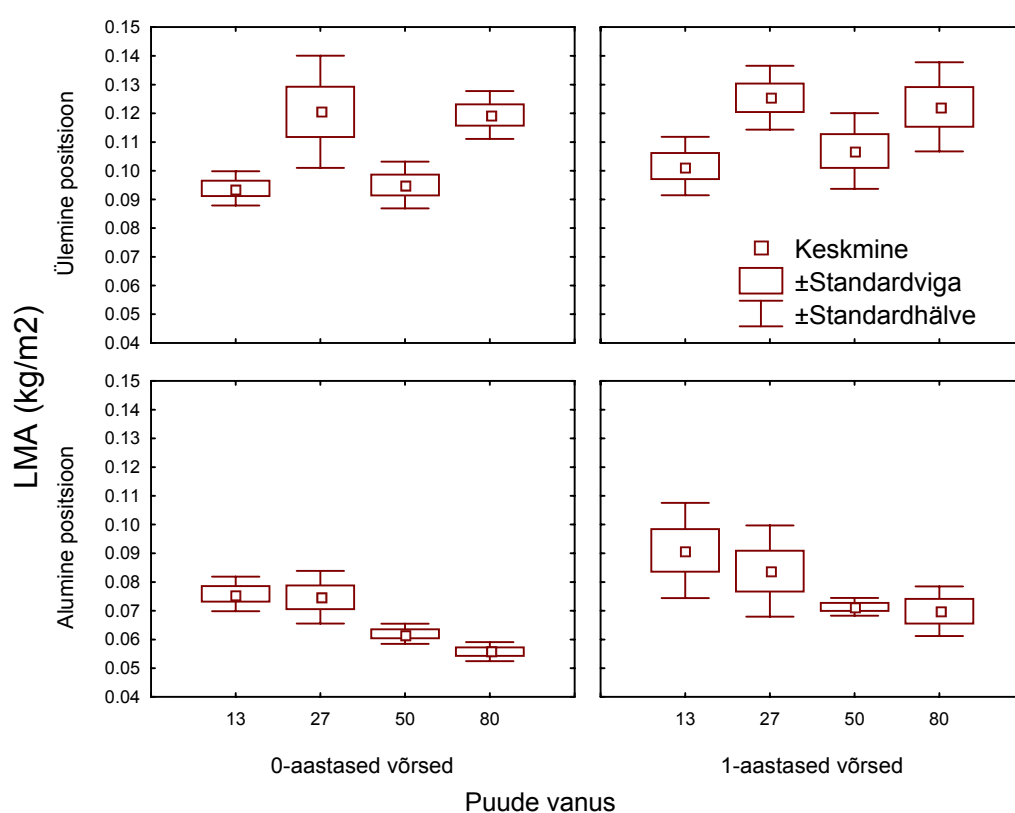
	TLA	PLA	Pikkus	$D_1$	$D_2$	$D_1/D_2$
Kõrguspositsioon	***	***		***	***	***
Võrse vanus		*	*			
Puistu vanus	*	**		***		***
Kõrguspositsioon* võrse vanus						
Kõrguspositsioon* puistu vanus	**	**		***	***	***
Võrse vanus*Puistu vanus						
Kõrguspositsioon*Võrse vanus*Puistu vanus						

Tabel 3. Okaste füsioloogiliste parameetrite ja hajusa kiirguse läbituleku koefitsendi dispersioonanalüüsi tulemused puu vanuse, okaste vanuse ja kõrguspositsioonide vahelistes seostes. Kasutati fikseeritud faktoreid ja III tüüpi ruutude summat. Statistiliselt oluliseks loeti väärtuseid:  $p < 0,05$  - \* ;  $p < 0,01$  - \*\* ;  $p < 0,001$  - \*\*\*. ISF – hajusa kiirguse läbituleku koefitsent; LMA – okka mass pinnatühiku kohta; tihedus – okka füüsiline tihedus; algtõus – okka fotosünteesi võimsust iseloomustav suurus; Chl a/b – klorofüllü a ja b suhe okastes; Chl/TLA – klorofüllü a ja b hulk okastes.

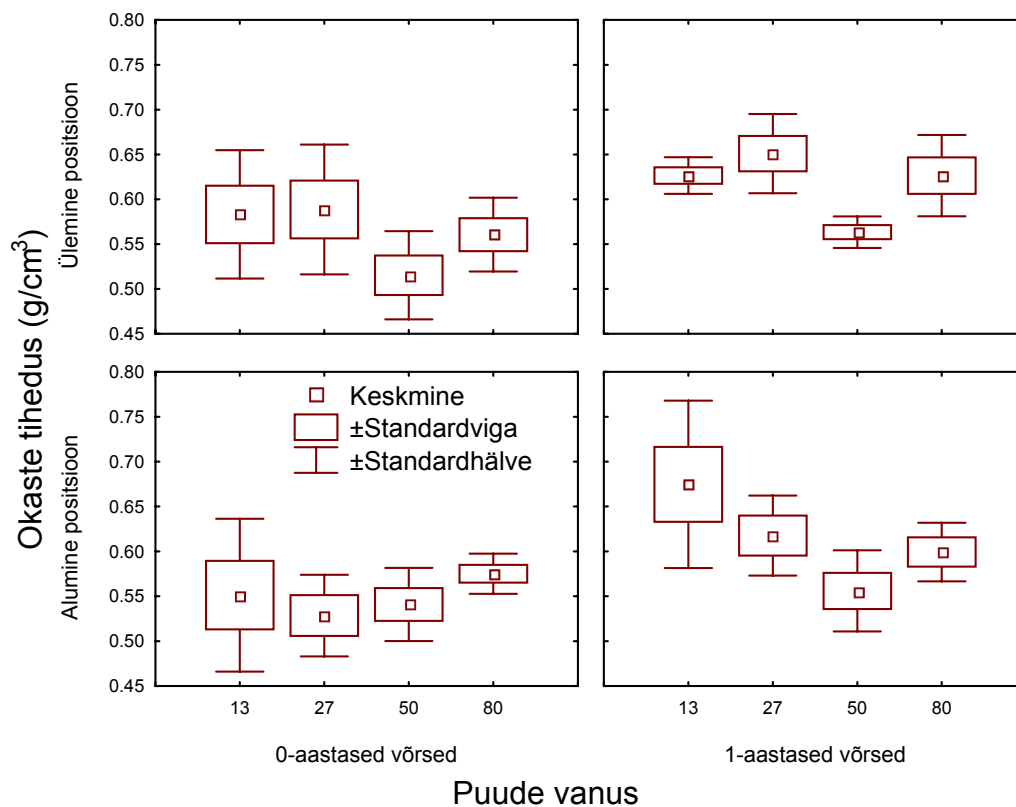
	ISF	LMA	Tihedus	Algtõus	Chl a/b	Chl/TLA
Kõrguspositsioon	***	***		*		***
Võrse vanus		***	***	**	***	***
Puistu vanus	***	***	**	***		
Kõrguspositsioon* võrse vanus						
Kõrguspositsioon* puistu vanus		***				***
Võrse vanus*Puistu vanus						
Kõrguspositsioon*Võrse vanus*Puistu vanus						

Okaste mass pindala kohta (LMA) erines oluliselt erinevatel kõrguspositsioonidel kasvanud võrsete vahel (tabel 3). LMA oli suurem ülemistel ning väiksem alumistel kõrguspositsioonidel. Ülemistel kõrgustel, kus olid paremad valgustingimused, oli LMA vanematel puudel noorematega võrreldes suurem, võras allpool aga väiksem (joonis 3). Teistest erines 27-aastane puistu, kus heades valgustingimustes oli oluliselt suurem LMA kui ülejäänud puistutes.

Olulised erinevused ilmnesid LMA väärtustes erivanuste võrsete vahel, olles suuremad 1-aastastel võrsetel (joonis 3). Okaste tihedus oli suurem 1-aastastel võrsetel ning see erines oluliselt erivanuseliste puistute vahel (joonis 4). Teistest erines jällegi 27-aastane puistu, kus ülemisel kõrguspositsioonil olid teiste puistutega võrreldes suurem okaste tihedus, alumisel kõrguspositsioonil 0-aastastel võrsetel aga kõige madalam.

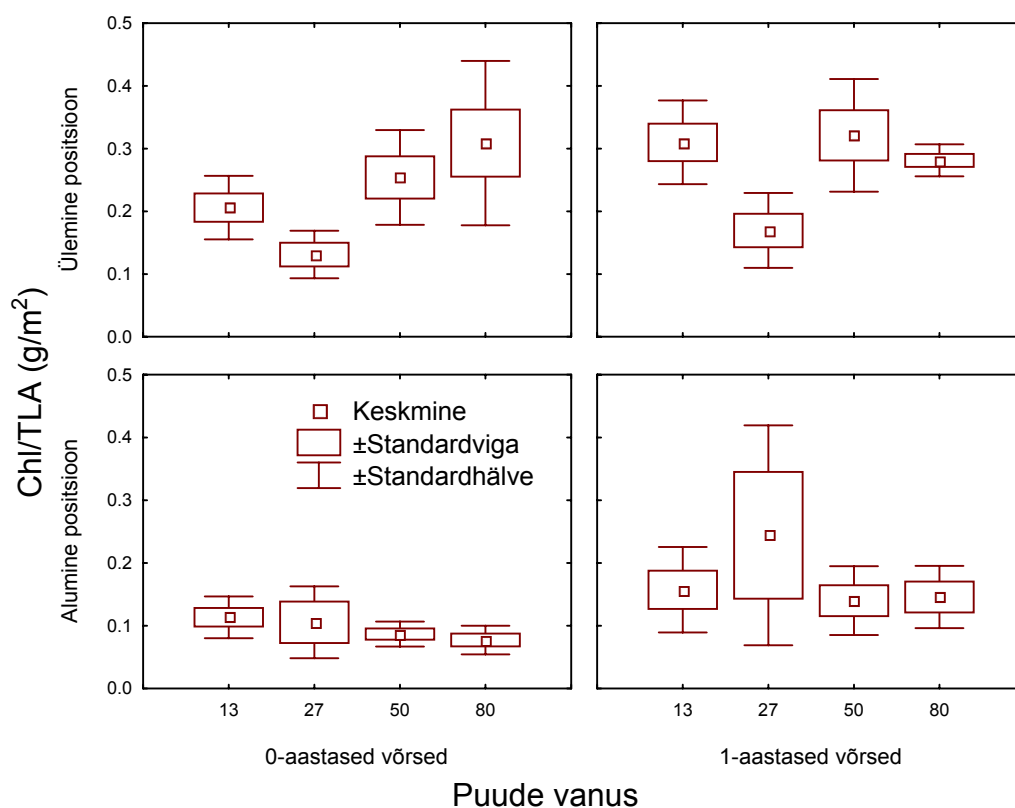


Joonis 3. Okaste mass pindala kohta (LMA) võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning puude vanuse kaupa esitatult. Erivanuste võrsete ( $F=14,148$ ,  $p<0,001$ ), kõrguspositsioonide ( $F=226,761$ ,  $p<0,001$ ) ning puude vanuse ( $F=8,267$ ,  $p<0,001$ ) vahel esinesid statistiliselt olulised erinevused. Puude vanus näidatud aastates.



Joonis 4. Okka tihedus (m/V) võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning vanuseklasside kaupa esitatult. Statistiliselt olulised erinevused esinesid võrsete vanuse ( $F=23,384$ ,  $p<0,001$ ) ja puude vanuste vahel ( $F=5,653$ ,  $p=0,002$ ). Puude vanused näidatud aastates.

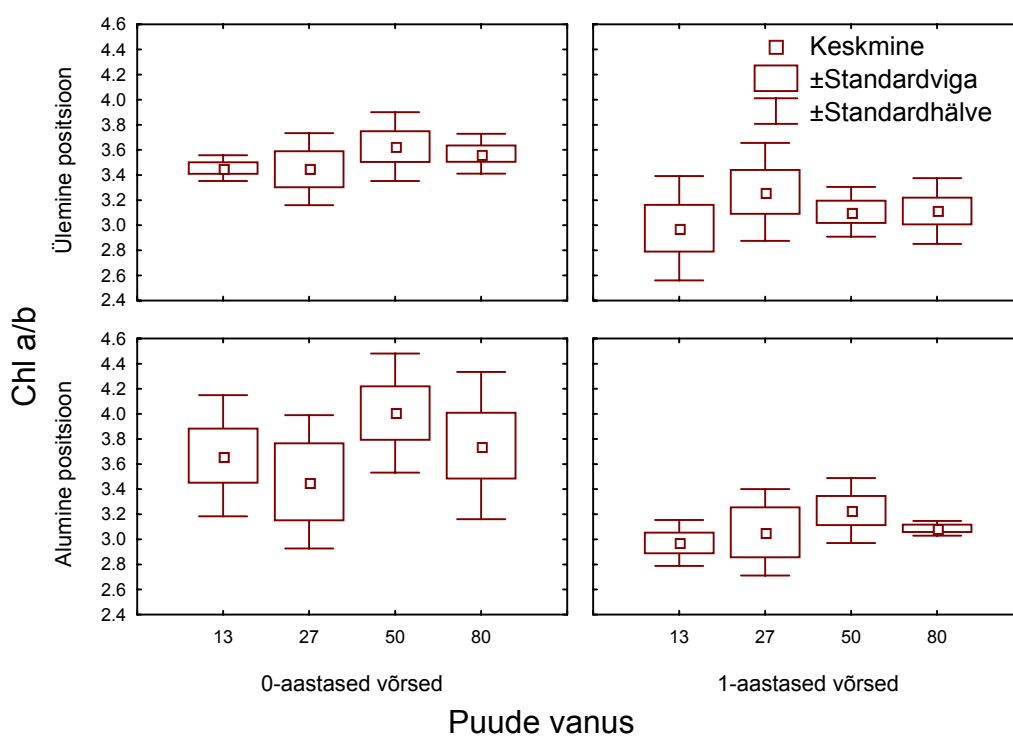
Klorofüllisisaldus varieerus oluliselt erinevate kõrguspositsioonide, erivanuste võrsete ja erinevast vanuseklassist puude vahel (tabel 3). Okaste klorofüllisisaldus oli oluliselt suurem ülemistel kõrguspositsioonidel, kus olid paremad valgustingimused, ning 1-aastaste võrsete okastes. Paremates valgustingimustes, 0-aastaste võrsete okastes klorofüllisisaldus kasvas puistu vanuse suurenedes, 1-aastaste võrsete okastes aga jäi samaks (joonis 5). Samuti käitus ka okaste klorofüllisisaldus kehvemates valgustingimustes. Teistest erines aga 27-aastane puistu, kus heades valgustingimustes oli okaste klorofüllisisaldus ülejäänud puistutest madalam, nii 0- kui 1-aastastes võrsetes. Võras allpool kehvemates valgustingimustes aga oli 1-aastaste võrsete okastel teistest puistutega võrreldes tunduvalt suurem varieeruvus.



Joonis 5. Okaste klorofüllü sisaldus pindala kohta (Chl/TLA) võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning puude vanuse kaupa. Statistiliselt olulised erinevused esinesid kõrguspositsioonide ( $F=46,728$ ,  $p<0,001$ ) ja erivanuste võrsete vahel ( $F=13,298$ ,  $p<0,001$ ). Puude vanus näidatud aastates.

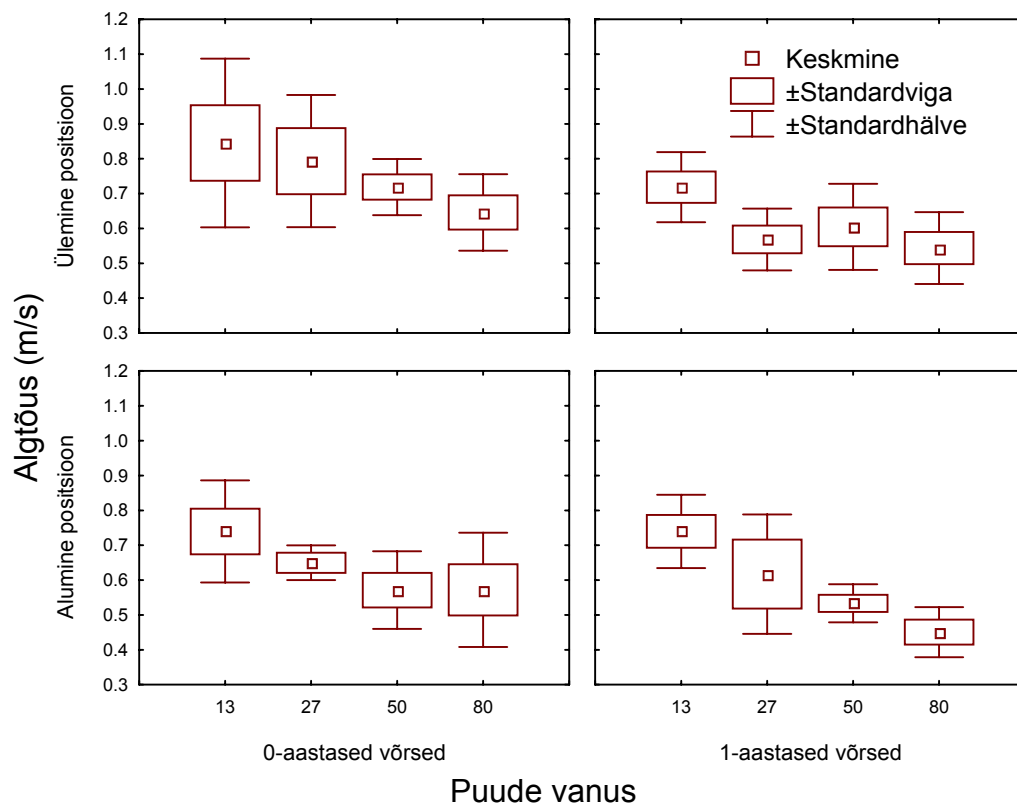
Klorofüll a ja b suhe oli suurem 0-aastastel võrsetel ( $F=13,298$ ,  $p<0,001$ ). Ülemise ja alumise kõrguspositsiooni vahel olulisi erinevusi ei esinenud. Mõnevõrra erines teistest 27-aastase puistu, millel 1-aastaste heades valgustingimustes kasvanud võrsete okastel oli klorofüllü a ja b suhe teatud määral suurem kui teistel puistutel ning 0-aastaste võrsete alumisekõrguse okastes veidi väiksem (joonis 6).

Fotosünteesiaparadi võimsust iseloomustava A/Ci kõvera algõusu väärtused vähenesid puude vanuse kasvades ( $F=9,123$ ,  $p<0,001$ ; joonis 7). Vanemate, 50- ja 80-aastaste puistute algõus ei erinenud nende kahe puistu vahel, kuid need erinesid 13-aastasest puistust (Tukey HSD test vastavalt  $p=0,002$  ja  $p=0,001$ ). Samuti olid algõusu väärtused väiksemad vanematel (1-aastastel) okastel ( $F=9,663$ ,  $p=0,003$ ). Ülemistel kõrguspositsioonidel, paremates valgustingimustes, olid oluliselt suuremad algõusu väärtused kui alumistel kõrguspositsioonidel ( $F=5,333$ ,  $p=0,03$ ). Erinevused võrse vanuseklasside vahel olid väiksemad kui erivanuste okaste vahel (joonis 7).



Joonis 6. Klorofüllide a ja b suhe (Chl a/b) okastes võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning puude vanuse kaupa. Statistiliselt olulised erinevused esinesid erivanuste võrsete vahel ( $F=42,946$ ,  $p<0,001$ ). Puude vanus näidatud aastates.





Joonis 7. Okka A/Ci kõvera algtõus võrse vanuse, kõrguspositsiooni ning puude vanuse kaupa. Statistiliselt olulised erinevused esinesid kõrguspositsioonide vahel ( $F=5,333$ ,  $p=0,03$ ), erivanuste võrsete vahel ( $F=9,663$ ,  $p=0,003$ ) ja erivanuste puude vahel ( $F=9,123$ ,  $p<0,001$ ). Puude vanus näidatud aastates.

## Arutelu

Okaste morfoloogilised ja füsioloogilised tunnused varieerusid suuremal või vähemal määral sõltuvalt võrse vanusest, valgustingimustest, puu vanusest.

Morfoloogilised tunnused üldjuhul võrse vanusest oluliselt ei sõltunud, väljaarvatud okaste pikkus ja vähesel määral PLA, mis olid suuremad 0-aastastel võrsetel. Et okaste pikkus oluliselt ei muutu erivanustel puudel erinevates valgustingimustes, on näidanud ka Niinemets (2002). Samas okaste paksus ja laius olid oluliselt erinevad kõrguspositsioonide vahel: paremates valgustingimustes olid okkad ümaramad, kehvemates aga lapikumad. Sama tulemust on näidanud ka Richardson jt. (2000). Ülemisel kõrguspositsioonil ja paremates valgustingimustes toimus okka paksuse ja laiuse kasv proportsionaalselt: paksuse ja laiuse suhtes muutusi ei ilmnunud. Alumisel kõrguspositsioonil aga oli suure okaste laiuse tõttu teistest oluliselt erinev 27-aastane puistu, mille okka paksuse ja laiuse suhe oli sarnane ülemisel kõrgusel kasvanud okastele. Sellist käitumist on kirjeldatud ebatsuga valgusokaste puhul, kus okaste mõõtmed olid suurimad 20-40 aastastel puudel, mis just olid reproduktiivsesse ikka jõudnud. Sellest east edasi aga hakkasid okaste mõõtmed vähenema (Apple jt. 2002).

Pookimiskatsetes on näidatud okaste keskmise kuivmassi ja LMA suurenemist vanuse kasvades (Greenwood 1984, Hutchinson jt. 1990). See oli põhjustatud okaste paksuse suurenemisest. Paksuse suurenemine aga võimaldab akumulierida suurema hulga fotosünteesivat biomassi (Niinemets 2002). Käesolevas töös okaste mass pinnaühiku kohta muutus erinevalt: ülemistel kõrguspositsioonidel kasvas puistu vanuse suurenedes, alumistel kõrguspositsioonidel aga vähenes. Kull ja Koppel (1987) on näidanud, et vanematel puudel on LMA erinevus ülemise ja alumise kõrguse vahel suurem kui noortel, sama tulemus saadi ka käesolevas töös. Okaste tihedus muutus samuti puude vanuse kasvades. Kui 27-aastane puistu kõrvale jätta, võis märgata trendi, kus okaste tihedus väheneb vanuse suurenedes teatud eani ning hakkab siis uuesti tõusma. 27-aastase puistu okaste tihedus ja LMA käitusid teisiti, olles heades valgustingimustes suuremad kui teistes puistutes.

Suured ja paksud okkad esinevad peamiselt kuivades ning valgusriikastes tingimustes (Givnish 1988). Vastavates tingimustes aitab okka paksus vähendada fotoinhibitsiooni. Selliste okaste kasvatamine on kulukas, samas on tulu jällegi suurema hulga fotosünteesiproduktide näol suurem (Sprugel jt. 1996). Richardson jt. (2000) näitasid, et heades valgustingimustes on 55-aastastel kuuskedel suuremad, jämedamad ja raskemad okkad kui 15- või 145-aastastel puudel. Käesolevas töös okaste LMA ja okaste jämedus suurenes 80-aastase puistuni. Thomas ja Winner (2002) näitasid et suuremas osas, kui mitte kõigis töödes LMA puude elu jooksul kasvab. Suurtel valgusokastel on väiksem pinna ja ruumala suhe, mis peaks vähendama veekadu, kuid sellistel okastel on ka suurem piirikihi takistus õhulõhedele, mis raskendab nii vee kui süsihappegaasi liikumist okka ja keskkonna vahel (Givnish 1988).

Warren ja Adams (2001) mõõtsid mitme aastakäigu okaste klorofüllisisaldust ja nad leidsid, et suurim klorofüllisisaldus on 2-3-aastastes okastes, sellest vanemates okastes on klorofüllit vähem, nooremates aga võib olla vähem või ka samaväärselt. Veel leidsid nad, et okaste klorofüllisisaldus on puu võra ülemistes osades suurem. Käesolevas töös mõõdetud 0- ja 1-aastaste okaste klorofüllisisaldus käitus samamoodi, olles suurem 1-aastastes okastes ning samuti oli okastes klorofüllisisaldus suurem paremates valgustingimustes. Klorofüllit a/b suhe oli vastupidiselt klorofüllit sisaldusele suurem 0-aastastes võrsetes. Klorofüllit a/b suhe näitab, kas tegu on valgus- või varjuokkaga, sest kehvemates valgustingimustes investeeritakse rohkem valgustpüüdvatesse antenni kompleksidesse, kus on klorofüllit a/b suhe madalam. Warren ja Adams (2001) näitasid, et klorofüllit a/b suhe kasvab paremates valgustingimustes. See on kooskõlas käesoleva töö tulemustega, eeldades, et võra välimises osas on paremad valgustingimused. Erinevuse mitteilmnemine kõrguspositsioonide vahel klorofüllit a/b suhtes oli ootamatu, sest hajusa kiirguse läbituleku koefitsient oli oluliselt suurem võrade ülemisel kõrgusel.

Fotosünteesi intensiivsuse langemist puude vanuse suurenedes on näidatud mitmetes töödes (Kull ja Koppel 1987, Grulke ja Miller 1994, Richardson jt. 2000, Day jt. 2001). Käesolevas töös fototsünteesivõimsust iseloomustav algtõus käitus sarnaselt, vähenedes puude vanuse ja kasvu suurenedes. Fotosünteesi languse ühe põhjusena

nähakse langevat lehesisest CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni puude vananedes, mis sõltub õhulõhede juhtivusest (Yoder jt. 1994, Fredericksen jt. 1996, Hubbard jt. 1999). Õhulõhede juhtivus aga omakorda väheneb puude vanuse suurenedes (Hubbard jt. 1999, Ryan jt. 2000, Schäfer jt. 2000). Õhulõhede juhtivuse vähenemist on seletatud takistuse suurenemisega vee liikumisel juurtest lehtedesse, puude vanuse ja kasvu suurenedes (Ryan ja Yoder 1997, Bond ja Ryan 2000, Mencuccini ja Magnani 2000). Kuid samas vanusega vähenev kogu assimilatsiooni hulk ei pruugi olla põhjustatud õhulõhede juhtivuse poolt, kuigi koos õhulõhede juhtivusega langeb ka fotosüntees (Niinemets 2002). Fotosünteesivõimsuse vähenemist okaste vananemisel, on kirjeldanud Turnbull jt. (1998), kes uurisid tõstetud CO<sub>2</sub> kontsentratsioonil kasvanud puid (*Pinus radiata*), ning leidsid et 1-aastastes okastes on fotosünteesi intensiivsus madalamal kui 0-aastastes okastes, ja et tõstetud [CO<sub>2</sub>] kasvanud puude 1-aastaste okaste fotosünteesi võimsus on madalam kui atmosfääri [CO<sub>2</sub>] kasvanud okastes. Nad pakkusid selle põhjuseks kiirendatud ontogeneetilist fotosünteesi vähenemist ja lehtede vananemist suurema [CO<sub>2</sub>] korral või fotosünteesi mahareguleerimist lätte ja allika (*source-sink*) suhete tõttu. Kuna fotosünteesi intensiivsus sõltub fotosünteesiaparaadi võimsusest ja õhulõhede juhtivusest, siis käesolevas töös leitud fotosünteesi võimsuse vähenemine näitab, et õhulõhede takistusele lisaks võivad ka muud faktorid mõjutavad fotosünteesi intensiivsust. Kuid samas avaldab mõju fotosünteesi võimsusele ka õhulõhede juhtivus, kus viimase vähenemise tõttu ei ole tarvis liigset võimsust ja fotosünteesi aparaadis võib toimuda maharegulatsioon.

Teistest vanuseklassidest erinevat käitumist 27-aastases puistus võib seletada reproduktiivsesse ikka jõudmisega (Bond 2000, Apple jt. 2002) ja ka võrade liitumisega antud puistus, kuna koosluse struktuur on oluline määraja puistu produktiooni seletamisel (Smith ja Long 2001). Okaste TLA määras ära põhiliselt okka paksus ja laius, kuna okka pikkus oli võrdlemisi ühtlane erinevatel puudel. Alumistel positsioonidel olid 27-aastaste kuuskede võrades teistest puistutest jämedamad okkad, ülemistel positsioonidel aga suurema tiheduse ja massiga lehe pinnapühiku kohta, kuid madalama klorofüllisisalduse ja madalama fotosünteesivõimsusega. Kuna 27-aastases puistus olid võrdlemisi head valgustingimused, võis ülemistel kõrguspositsioonidel olevate okaste suur tihedus ja

LMA olla tingitud suuremast varuainete sisaldusest okastes (Manter ja Kerrigan 2004).

Vanusega seotud muutusi okka morfoloogilistes ja füsioloogilistes parameetrites on seletatud nii hüdraulilise juhtivuse limitatsiooni, ontogeneetiliste muutuste, mineraalse limitatsiooni kui ka allokatsioonil põhinevate muutustega. Viimane seletab assimilatsiooni vähenemist vanuse suurenedes assimilaatide paigutamise maa alla ja reproduktiivsetesse organitesse. Kuid levinuim on siiski seisukoht, et tegu on kõigi nende faktorite koosmõjuga.

Kokkuvõtteks võib öelda, et assimilatsiooni hüpoteesi kinnitamiseks või ümberlukkamiseks on kindlasti vaja uurida okaste lämmastiksisalduse käitumist vananemisprotsessi käigus. Käesolevas töös leitud fotosünteesi võimsuse vähenemine valgus- ja varjuokastes, vanuse suurenedes viitab sellele, kuid kindlasti oleks vajalik jälgida okaste õhulõhede juhtivust ning võimaluse korral ka fotosünteesi *in situ*. Samas suurte puude uurimine on raskendatud ligipääsetavuse tõttu. Huvi pakkuvaks küsimuseks on ka okaste fotosünteesi parameetrite käitumine sõltuvalt valgustingimustest.

## **Kokkuvõte**

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida hariliku kuuse (*Picea abies*) fotosünteesiparameetrite käitumist sõltuvalt puu vanusest, valgustingimustest ja lehestiku vanusest. Selleks koguti andmed kahekümnelt nelja erinevasse vanuseklassi kuuluvalt kuuselt. Igalt puult kahelt kõrguselt puuvõras koguti käesolnud aastal ja sellele eelnenud aastal kasvanud võrseid.

Fotosünteesi võimsus puude vanuse kasvades langes kogu puu raames. Võrades ülevalpool, paremates valgustingimustes oli fotosünteesi võimsus suurem ning samuti oli fotosünteesi võimsus suurem käesolnud kasvuperioodil kasvanud okastes. Klorofüllisisaldus oli suurem paremates valgustingimustes ning eelmisel kasvuperioodil kasvanud lehestikus. Eri vanuseklasside puude klorofüllisisalduse võrdluses käitus teistest erinevalt 27-aastane puistu, kus oli toimumas võrastiku ühinemine. Klorofüllil a ja b suhe oli suurem käesolnud aastal kasvanud lehestikus. Üldiselt olid okkad võras ülevalpool ja vanematel puudel jämedamad ning suurema pindala ja LMA-ga. Töö käigus kerkis esile 27-aastane puistu, kus kuuskedel oli heades valgustingimustes madal, kehvemates valgustingimustes aga teiste puistutega võrreldes veidi kõrgem okaste klorofüllisisaldus.

## **Summary**

The goal of this study was to investigate age-related changes in rates of fotosynthesis at different light conditions, in current-year and previous-year foliage in Norway spruce (*Picea abies*). We collected samples from twenty trees of four different age-classes. Current-year and previous-year needles were collected from two different layers in canopy.

Fotosynthetic capacity decreased with increasing tree age in upper-canopy layers and in lower-canopy layers. Differences in fotosynthetic capacity also occurred between current-year and previous-year needles, the latter had smaller values. The chlorophyll content was larger in upper-parts of the canopy and in previous-year shoots. Chlorophyll a/b ratio was greater in current-year shoots. In general older trees and upperparts of the canopies had thicker needles with larger PLA and LMA. 27-year old trees were going through canopy closure and distinguished from other age-classes with larger chlorophyll content in lower-part of the canopy and lower chlorophyll content in upper-part of the canopy.

## **Tänuavaldused**

Ma olen väga tänulik Ingmar Tulvale juhendamise eest töö valmimisel, abi eest proovide analüüsimisel ning puu otsa ronimise eest. Soovin tänada Olevi Kulli ja Ebe Merilod uurimisteema eest ning kõiki, kes aitasid proovide kogumisel ja nende töötlemisel: Aveli Kükitit, Indrek Loolaidu ja Pille Mändi.



## **Kasutatud kirjandus**

- Apple, M., K. Tiekotter, M. Snow, J. Young, A. Soeldner, D. Phillips, D. Tingey, B. Bond. 2002.** Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas fir. *Tree Physiology* 22: 129-136.
- Binkley, D., J.L. Stape, M.G. Ryan, H. R. Barnard, J. Fownes. 2002.** Age-related Decline in Forest Ecosystem Growth: An Individual-Tree, Stand-Structure Hypothesis. *Ecosystems* 5: 58-67.
- Bond, J. B. 2000.** Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Sci.* 8: 349-353.
- Bond, J.B., M.G. Ryan. 2000.** Comment on “Hydraulic limitation of tree height: a critique” by Becker, Meinzer ja Wullschleger. *Funct. Ecol.* 14: 137-140
- Day, M.E. 2000.** Factors influencing net primary production in red spruce. A Thesis. The University of Maine.
- Day, M.E. 2000.** Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). *Tree Physiol.* 20(1): 50-73.
- Day, M. E., M. S. Greenwood, A. S. White. 2001.** Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology* 21: 1195-1204.
- Fredericksen, T.S., K.C. Steiner, J.M. Skelly, B.J. Joyce, T.E. Kolb, K.B. Kouteric, J.A. Ferdinand. 1996.** Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials of differentsized *Prunus serotina* Ehrh. *Trees. For. Sci.* 42: 359-365.

- Farquahr, G.D., S. Von Caemmerer, J.A. Berry. 1980.** A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149: 78-90.
- Givnish, T. J. 1988.** Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63-92.
- Gower, S.T., R.E. McMurtrie, D. Murty. 1996.** Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends Ecol. Evol.* 11, 378-382.
- Greenwood, M.S. 1984.** Phase change in loblolly pine: shoot development as a function of age. *Physiologia Plantarum* 61: 518-522.
- Greenwood, M.S., A.H. Catherine, K.W. Hutchison . 1989.** I. Effect of Age on Shoot Growth, Foliar Characteristics, and DNA Methylation. *Plant Physiol.* 1989 June; 90(2): 406–412.
- Greenwood, M.S. & Hutchinson, K.W. 1993.** Maturation as a developmental process. Ahuja, M.R., Libby, W.J. eds. *Clonal forestry I: Genetics and biotechnology.* Berlin, Springer-Verlag 14-33.
- Gulke, N.E. ja P.R. Miller. 1994.** Changes in gas exchange characteristics during the life span of giant sequoia: implications for response to current and future concentrations of atmospheric ozone. *Tree physiol.* 14: 659-668.
- Hubbard, R.M., B.J. Bond, M.G. Ryan. 1999.** Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree physiol.* 19: 165-172.
- Hutchinson, K.W., C. D. Sherman, J. Weber, S. S. Smith, P.B. Singer, M.S. Greenwood. 1990.** Maturation in larch. II. Effects of age on photosynthesis and gene expression in developing foliage. *Plant Physiol.* 94: 1308-1315.
- Kolb, T.E., T.S. Fredericksen, K.C. Steiner, J.M. Skelly. 1998.** Issues in scaling tree size and age responses to ozone: a review. *Environ. Poll.* 98, 195-208.

- Kull, O & A. Koppel. 1987.** Net photosynthetic response to light intensity of shoots from different crown positions and age in *Picea abies* (L.) Karst. Scand.J. Forest Res. 2, 175-166.
- Lundmark, T., J. Bergh, M. Strand, A. Koppel. 1998.** Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. Trees - Structure and Function 13(2): 63-37.
- Manter, D.K. & J. Kerrigan. 2004.** A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. J. of Plant Ecol. 408: 2581-2588.
- Meir, P., B. Kruijt, M. Broadmeadow, E. Barbosa, O. Kull, F. Carswell, A. Nobre, P.G. Jarvis. 2002.** Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. Plant Cell Environ. 25: 343-357.
- Mencuccini, M. ja F. Magnani. 2000.** Comment on “Hydraulic limitation of tree height: a critique” by Becker, Meinzer and Wullschleger. Funct. Ecol. 14: 135-140.
- Niinemets, Ü. 2002.** Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. Tree Physiol. 22: 515-535.
- Porra, R.J., W.A. Thompson, P.E. Kreidemann. 1989.** Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochemica et Biophysica Acta 975: 384-394.
- Richardson, A. D., G. P. Berlyn, P. MS Ashton, R. Thadani, I. R. Cameron. 2000.** Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. Can. J. Bot. 78: 305-317.

- Ryan, M.G., D. Binkley, J.H. Fownes. 1996.** Age-related decline in forest productivity: pattern and process, *Advances in Ecological Research* 27: 213-262.
- Ryan, M.G. & B.J. Yoder. 1997.** Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47: 235-242.
- Schäfer, K.V.R., R. Oren ja J.D. Tenhunen. 2000.** The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant Cell Environ.* 23: 365-375.
- Sellin, A. 2000.** Estimating the needle area from geometric measurements: application of different calculation methods to Norway spruce. *Trees* 13: 215-222.
- Smith, F.W. ja J.N. Long. 2001.** Age-related change in forest growth: an emergent property. *For. Ecol and Manag.* 15: 175-181.
- Sprugel, D.G., J.R. Brooks, T.M. Hinckley. 1996.** Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16: 91-98.
- Thomas, S.C. & W.E. Winner. 2002.** Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiol.* 22: 117-127.
- Turnbull, M.H., D.T. Tissue, K.L. Griffin, G.N.D. Rogers, D. Whitehead. 1998.** Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration in *Pinus radiata* D.Don. is related to age of needles. *Plant, Cell and Environ.* 21: 1019-1028.
- Yoder, J., G. Ryan, H. Waring, W. Schoettle, R. Kaufmann. 1994.** Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Sci.* 40: 513-527.
- Smith, F.W., J.N. Long. 2001.** Age-related decline in forest growth: an emergent property. *For. Ecol. and Manag.* 144: 175-181.

**Warren, C.R., & M.A. Adams. 2001.** Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environ.* 24: 597-609.