

Tartu Ülikool
Botaanika ja ökoloogia instituut
Ökofüsioloogia õppetool

Katre Kets

**Kõrgendatud CO₂ ja/või O₃ kontsentratsioonid fotosünteesi
intensiivsuse mõjutajana ameerika haava (*Populus Tremuloides* Michx.)
lehestikus. Kuidas muutub fotosüntees päeva jooksul?**

Magistritöö

Juhendaja:
Vanemteadur Anu Sõber

Tartu 2007

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
Muutused CO ₂ ja O ₃ kontsentratsioon	3
Lehtede fotosünteesi intensiivsus produktsiooni määrajana	4
Millest sõltub fotosünteesi intensiivsus	4
Kuidas mõjuvad CO ₂ ja/või osoon fotosünteesi intensiivsusele	4
Taime veega varustatus. Õhulõhede juhtivus kasvu ja fotosünteesi määrajana	6
Kuidas sõltuvad kasv ja õhulõhede juhtivus veereziimist	6
Kuidas mõjutab õhulõhede juhtivust ja veereziimi CO ₂ ja/või osoon	6
Miks fotosüntees võib päeva jooksul muutuda	7
Töö eesmärk	7
2. Metoodika	9
Eksperimendi ülesehitus. Aspen FACE	9
Taimne materjal	10
Fotosünteesi mõõtmine	11
Klorofüllisisalduse mõõtmine	11
Veepotentsiaali mõõtmine	12
Andmetöötlus	13
3. Tulemused	14
Kõrgendatud [CO ₂] ja/või [O ₃] toime fotosünteesi intensiivsusele, õhulõhede juhtivusele, klorosüllisisaldusele ja veepotentsiaalile ameerika haava lehestikus	14
Kloonidevahelised erinevused	14
Fotosüntees ja õhulõhede juhtivus	14
Klorofüllisisaldus SPAD	16
Veepotentsiaal	17
Fotosünteesi intensiivsuse päevane dünaamika	17
Tulemuste kokkuvõte	25
4. Arutelu	26
Kõrgendatud [CO ₂] ja/või [O ₃] toime fotosünteesi intensiivsusele, õhulõhede juhtivusele, klorosüllisisaldusele ja veepotentsiaalile ameerika haava lehestikus	26
Mis võis põhjustada päevase languse fotosünteesi intensiivsuses	29
Kokkuvõte	31
Summary	32
Tänuõnad	33
Kasutatud kirjandus	34
Lisa 1	43
Lisa 2	44

1. Sissejuhatus

Muutused CO₂ ja O₃ kontsentratsioonid

Süsinikdioksiidi kontsentratsioon ([CO₂]) atmosfääris on suurenenud 280 ppm-ilt (tööstusliku revolutsiooni eelne tase) praeguse 367 ppm-ni (Stott *et al.*, 2000, IPCC 2001). CO₂ kontsentratsiooni kasv on peamiselt seotud fossiilsete kütuste (põlevkivi, maagaas, kivisüsi) põletamisega (Keeling *et al.*, 1995, Gielen & Ceulemans, 2001) ja vihmametsade pindala vähenemisega (Keeling *et al.*, 1995). Fossiilsete kütuste põletamisel eralduvate lämmastikoksiidide (NO_x) ja lenduvate orgaaniliste ühendite tõttu on troposfääri osooni kontsentratsioonid ([O₃]) viimase 100 aasta vältel kahekordistunud (Ryerson *et al.*, 2001, Andersen 2003, Karnosky *et al.*, 2003). Käesoleval sajandil prognoositakse 0,5-2%-list CO₂ ja O₃ kontsentratsioonide kasvu aastas (IPCC 2001, Vingarzan, 2004).

Kõrgendatud [CO₂] ja [O₃] mõjude kohta taimede kasvule ja arengule on nüüdseks läbi viidud väga palju uurimustöid (Allen 1990, Ceulemans & Mosseau 1994, Kull *et al.*, 1996, Matyssek & Innes 1999, Donnelly *et al.*, 2001, Karnosky *et al.*, 2003, Nowak *et al.*, 2004, Riikonen *et al.*, 2004, Liu, King & Giardina 2005, Oksanen *et al.*, 2006). Suur hulk nendest katsetest on läbi viidud potikatsetena kasvuhuone tingimustes, hiljem ka ülalt lahtistes kilekambrites (nn “open-top” kambrid). Sellistes tingimustes on aga tuule kiirus väiksem ja temperatuur kõrgem kui välikatsete korral. Oluliseks võib osutuda ka katse kestus. Näiteks on lühiajalised eksperimendid kõrgendatud [CO₂] näidanud puude kasvu suurenemist ligemale 50% (Saxe *et al.*, 1998) samas, kui mõnes pikaajalises eksperimendis kasv suurenes vaid eksperimendi algusaastatel (Rey & Jarvis 1997, Centritto *et al.*, 1999). Samuti on tõestatud, et lühiajaline eksperiment kõrgendatud [O₃]-ga alahindab pikaajalise kõrgendatud [O₃] mõju taimedele (Oksanen 2003). Seetõttu on pikemaajalised katsed erinevate ökosüsteemidega välitingimustes (nn. FACE eksperimendid) jätkuvalt aktuaalsed.

Lehtede fotosünteesi intensiivsus produktsiooni määrana

- ***Millest sõltub fotosünteesi intensiivsus***

Atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tõus on otseselt seotud fotosünteesi intensiivsuse suurenemisega (Karnosky *et al.*, 2003). Muutused fotosünteesi intensiivsuses tulenevad peamiselt sellest, et looduslik CO₂ kontsentratsioon on liiga madal ja piirab fotosünteesi aga ka fotosünteesiaparaadi hulga muutustest lehestikus. Fotosünteesiaparaadi hulk sõltub klorofüllil ja CO₂-e siduva ensüümi (Rubisco) hulgast lehtedes (Wustman *et al.*, 2001) ja lehtede hulgast. Nii Rubisco, klorofüllil, kui ka lehtede hulk kujunevad vastavalt valgustingimustele (Niinemets & Tenhunen 1997, Niinemets & Kull 1998, Rosati *et al.*, 2000). Kõrgematel CO₂ kontsentratsioonidel on Rubisco aktiivsus tihti suurem aga Rubisco kontsentratsioon tihti väheneb (Drake *et al.*, 1997). Maksimaalse fotosünteesi intensiivsuse saavutamiseks on oluline nii see, et fotosünteesiaparaadi efektiivsus poleks välistingimuste (temperatuur, vesi, valgus, toitained aga ka osoon ja CO₂) poolt piiratud, kui ka see, et fotosünteesiaparaati oleks võimalikult palju. Fotosünteesiaparaadi hulk (nii Rubisco, klorofüllil, kui lehtede hulk) sõltub ka mulla lämmastiksisaldusest (Rosati *et al.*, 2000). Seda seetõttu, et siis jõuab rohkem lämmastikku lehtedesse, kus ligikaudu pool lämmastikust on Rubiscos ning ka klorofüllil on seotud lämmastikurikaste valkudega (Evans 1989). Lehtede klorofüllisisaldus on üldiselt positiivses korrelatsioonis lämmastiksisaldusega, kuid täheldatakse ka fotosünteesiaparaadi komponentide suhte muutumist valguse mõjul (Casella & Ceulemans 2002). See võimaldab fotosünteesiaparaadi hulka hinnata ka lehtede lämmastiksisalduse järgi (Rosati *et al.*, 2000). Kui fotosünteesiaparaati on lehe pinnauhiku kohta rohkem, saadakse mõõtmisel tavaliselt ka suuremaid fotosünteesi intensiivsusi (Niinemets & Tenhunen 1997).

- ***Kuidas mõjuvad CO₂ ja/või osoon fotosünteesi intensiivsusele***

Kõrgendatud CO₂ suurendab fotosünteesi intensiivsust (Evans *et al.*, 2000, Noormets *et al.*, 2001a., Long *et al.*, 2004) ja taimede maapealset kasvu (Peterson *et al.*, 1999, McDonald *et al.*, 2002). Praeguse atmosfäärse CO₂ kontsentratsiooni juures on enamusel taimedel fotosünteesi intensiivsused limiteeritud kuna CO₂ kontsentratsioonid ei ole

Rubisco küllastumiseks piisavalt suured. Rubisco enda sisaldus kõrgetel CO₂ kontsentratsioonidel tihti väheneb. Seda on dokumenteeritud paljudes artiklites erinevate puuliikide osas (Moore *et al.*, 1999, Centritto & Jarvis 1999, Eichelmann *et al.*, 2004). Suurenenud CO₂ korral väheneb tavaliselt ka klorofüllisisaldus (Centritto & Jarvis 1999, Lütz *et al.*, 2000, Eichelmann *et al.*, 2004) ja lehestiku lämmastikuisaldus (Long *et al.*, 2004). Samas näiteks Herrick'i ja Thomase (Herrick & Thomas 2001) töö ameerika ambrapuuga (*Liquidambar styraciflua* L) muutusi klorofüllisisalduses ei näidanud.

FACE katsed ameerika haaval on näidanud fotosünteesi intensiivsuse suurenemist 33 - 38% sõltuvalt kloonist (Noormets *et al.*, 2001b). See suurenemine oleks võinud olla veelgi suurem, kui poleks olnud Rubisco ja klorofüllü kontsentratsiooni vähenemist lehtedes (Noormets *et al.*, 2001b, Wustman *et al.*, 2001).

Kõrgendatud osoon on puude kasvu ja metsa produktiooni seisukohalt kahjulik, avaldades mõju eelkõige just fotosünteesile sh. süsihappegaasi sidumisele ja valguse absorbeerimisele (Noormets *et al.*, 2001b, Long & Naidu 2002). Üheks esimeseks vastusreaktsiooniks on Rubisco hulga ja aktiivsuse vähenemine (Oksanen & Saleem 1999, Noormets *et al.*, 2001b, Wustman *et al.*, 2001, Yamaji *et al.*, 2003). Tavaliselt väheneb ka klorofüllü hulk (Oksanen & Saleem 1999, Wustman *et al.*, 2001) ja on pärsitud PSII-s asetleidvad fotokeemilised reaktsioonid (Lorenzini *et al.*, 1999, Shavnin *et al.*, 1999). Taimede vastused kõrgendatud osooni kontsentratsioonidele sõltuvad ümbritsevatest ilmastikutingimustest (Pääkonen *et al.*, 1998). Näiteks on selgunud, et põua korral on taimed osooni eest rohkem kaitstud kuna õhulõhed on suletud (Reiner *et al.*, 1996) ja osoon ei pääse taime rakku.

Kuna CO₂ ja O₃ käituvad teineteisele vastupidiselt, kõrgenenud CO₂ kontsentratsioonid üldiselt suurendavad taimede kasvu ja intensiivistavad fotosünteesi, siis võiks arvata, et CO₂ kontsentratsiooni suurenemine tasakaalustab suureneva O₃ kontsentratsiooni kahjulikud mõjud. Rubisco sisaldus (Wustman *et al.*, 2001, Noormets *et al.*, 2001b), lehtede lämmastikuisaldus (Karnosky *et al.*, 2003) ja karboksüleerimise efektiivsus (Kull *et al.*, 1996) vähenevad CO₂ ja O₃ koosmõju tõttu rohkem kui ainult O₃ mõjul, kuid

fotosünteesi intensiivsus muutub kontrolltingimustega võrreldes vähe (Karnosky *et al.*, 2003).

Taime veega varustatus. Õhulõhede juhtivus kasvu ja fotosünteesi määrjana

- ***Kuidas sõltuvad kasv ja õhulõhede juhtivus veerežiimist***

Õhulõhede juhtivus on üheks vee voolu reguleerivaks mehhanismiks süsteemis muld – taim – atmosfäär (Maherali & DeLucia 2000). Fotosünteesi intensiivsus ja õhulõhede juhtivus on omavahel tihedalt seotud, sest õhulõhed võivad piirata CO₂ difundeerumist lehte ning reguleerivad veeauru difundeerumist lehest välja. Samas sõltub õhulõhede juhtivus olulisel määral taime veega varustatusest. Kui vett on piisavalt siis õhulõhe sulgrakud on veega täidetud ja õhulõhed avanevad. Veestressi korral hakkavad õhulõhede sulgrakud vett kaotama ja õhulõhed sulguvad. See takistab omakorda ka CO₂ difundeerumist lehte ja fotosünteesi intensiivsus väheneb.

- ***Kuidas mõjutab õhulõhede juhtivust ja veerežiimi CO₂ ja/või osoon***

Kõrgendatud [CO₂] põhjustab üldjuhul õhulõhede juhtivuse vähenemist (Field *et al.*, 1995, Söber *et al.*, 2000, Wang *et al.*, 2000, Gunderson *et al.*, 2002, Ainsworth *et al.*, 2003). Gundersoni (Gunderson *et al.*, 2002) FACE tüüpi eksperiment ameerika ambrapuuga näitas, et õhulõhede juhtivus vähenes lehestiku üla - ja keskosas vastavalt 14% ja 24% ning see põhjustas olulise vee kasutamise efektiivsuse suurenemise. Samuti näitasid Noormetsa (Noormets *et al.*, 2001a) katsed Aspen FACE'il ameerika haavaga õhulõhede juhtivuse vähenemist kõrgendatud CO₂ korral. Vee kasutamise efektiivsus suurenes selles katses (Söber *et al.*, 2000).

Osooniga töötlemine põhjustab tavaliselt õhulõhe juhtivuse vähenemise (Oksanen & Saleem 1999, Noormets *et al.*, 2001a, Wustman *et al.*, 2001, Long & Naidu 2002, Yamaji *et al.*, 2003). Osoon võib vähendada õhulõhede juhtivust kas otseselt (Moldau 1998) kahjustades sulgrakke või kaudselt, vähendades kõigepealt fotosünteesiapparaadi töövõimekust mesofüllis (Long & Naidu 2002). Aspen FACE katsetel on õhulõhede

juhtivus kõrgendatud O₃ korral nii vähenenud kui suurenenud, sõltuvalt kloonist (Noormets *et al.*, 2001a).

Vee tarbimise efektiivsus reeglina väheneb kõrgendatud [O₃] korral (Lefohn, 1992, Pääkonen *et al.*, 1998, Söber *et al.*, 2000).

CO₂+O₃ kõrgendatud kontsentratsioonide kohta taimede veevahetusele on andmeid vähe. Uurimused erinevate liikidega näitavad, et erinevad genotüübid reageerivad CO₂ ja O₃ koosmõjudele väga erinevalt (McDonald *et al.*, 2002, Karnosky 2003). Aspen FACE katsetel on saadud, et õhulõhede juhtivus on vähenenud (Söber *et al.*, 2000; Noormets *et al.*, 2001a) ning vee tarbimise efektiivsus suurenenud (Söber *et al.*, 2000).

Miks fotosüntees võib päeval jooksul muutuda?

Nagu eelpool mainitud, mõjutavad fotosünteesi nii õhulõhede sulgrakkudes, kui mesofüllis toimuvad protsessid. Välised (eksogeensed) faktorid nagu valgus, vee kättesaadavus, VPD (lehe-õhu vaheline veeauru rõhu erinevus) ja endogeensed faktorid nagu suhkrude või hormoonide kontsentratsioonid võivad neid protsesse mõjutada (Singsaas *et al.*, 2000). Näiteks suureneb fotosünteesi intensiivsus valguse intensiivsuse tõustes, kuid väga kõrgetel valguse intensiivsustel väheneb tihti elektronide transpordi ahela efektiivsus (Watling *et al.*, 1997). Kõikide endo- ja eksogeensete tegurite koosmõju määrabki päevase käigu fotosünteesi intensiivsuses (Singsaas *et al.*, 2000).

Töö eesmärk

Käesolevas töös uurisin kahte ameerika haava (*Populus tremuloides* Michx.) klooni 2004. ja 2005. aastal kogutud andmete põhjal. Haavad kasvasid Aspen FACE uurimisalal kõrgendatud CO₂ ja/või O₃ kontsentratsioonidel. Peamisteks ülesanneteks oli:

- 1) uurida ameerika haava kloonidel 42E ja 271 CO₂, O₃ ja (CO₂+O₃) kõrgendatud kontsentratsioonide mõju fotosünteesi intensiivsusele (A), klorofüllisisaldusele ja õhulõhede juhtivusele (g_s);

- 2) uurida CO_2 , O_3 ja (CO_2+O_3) kõrgendatud kontsentratsioonide mõju veepotentsiaalile (Ψ), mida selles katses polnud varem tehtud;
- 3) uurida, kuidas muutub fotosünteesi intensiivsus päeva jooksul ja millised keskkonna faktorid neid päevaseid käike mõjutavad.

2. Metoodika

Eksperimendi ülesehitus. Aspen FACE

Mõõtmised viidi läbi 2004. ja 2005. aasta suvel USA Metsateenistuse Harshaw Eksperimentaaljaamas Rhinelanderi lähedal Wisconsinis (W 89.7°, N 45.7°) Aspen FACE'i uurimisjaamas. "Free - Air Carbon dioxide Enrichment" ehk FACE kujutab endast ümbritseva õhu rikastamist süsinikdioksiidiga. Aspen FACE uurib peale kõrgendatud [CO₂] ka kõrgendatud [O₃] mõju eraldi ning kombineeritult [CO₂]-ga ameerika haavale (*Populus tremuloides* Michx), paberi kasele (*Betula papyrifera* Marsh) ja suhkruvahtrale (*Acer saccharum* Marsh). Uurimisala suuruseks on 32 ha, millele on paigutatud 12 ringi kujulist eraldi asuvat puid täis istutatud ala (3 kontrolltöötlustega ringi, 3 kõrgendatud [CO₂] ringi, 3 kõrgendatud [O₃] ringi ja 3 kõrgendatud [CO₂+O₃] ringi).

Iga ringi diameeter on 30 m ning ringid asuvad teineteisest vähemalt 100 m kaugusel. Iga ring on jagatud ida ja lääne pooleks ning lääne külg on omakorda jagatud põhja ja lõuna sektoriks. Ida poole peal kasvavad ameerika haava kloonid 8L, 42E, 216, 259 ja 271. Loode sektoris kasvavad segamini suhkru vahtrad ja ameerika haava kloonid 216 ning edela sektoris paberi kased ja ameerika haava kloonid 216. Taimi töödeldakse spetsiaalsete kooslusesse paigutatud seadeldiste abil päikesetõusust päikeseloojanguni neljal viisil: kontroll (ümbritsev [CO₂] ja ümbritsev [O₃]); kõrgendatud [CO₂] (560 ppm); kõrgendatud [O₃] (1,5 x ümbritsev); kõrgendatud CO₂+O₃ kombinatsioon. Kõiki töötlusvariante on kolmes korduses, seega kokku 12 ringi. Ümbritsev päevane [CO₂] ulatus keskmiselt 360 ppm, öine [CO₂] varieerus 360 – 500 ppm vahel. Kõrgendatud [CO₂] töötluste korral kasutati ümbritsevast [CO₂] 200 ppm võrra suuremat kontsentratsiooni. Ümbritsev päevane [O₃] varieerus sõltuvalt päevast. Päikesepaisteliste päevade korral võis kontsentratsioon tõusta 36 ppb-ni. Kõrgendatud [O₃] töötluste korral fumigeeriti taimi 1.5 korda suurematel kontsentratsioonidel. Osooni kontsentratsioon seadistus automaatselt vastavalt välistingimustele. Näiteks kuumade ja päikesepaisteliste ilmade korral, kui [O₃] on keskmisest kõrgem, töödeldi taimi ka suuremate kontsentratsioonidega. Jahedatel ja pilvistel ilmadel valiti seevastu madalamad

konsentratsioonid. Kõrgendatud osooniga ei töödeldud taimi külmade (< 15°C) või vihmaste ilmade korral ja juhul, kui taimede lehepind oli udu või hommikuse kaste tõttu märg (Karnosky *et al.*, 2002). Kõrgendatud osooni ja CO₂ kontsentratsioonide keskvaärtused, päevased maksimaalsed temperatuurid ja mulla niiskuse sisaldused 2005. a. suve kohta (juuni-sept.) on toodud tabelis 1.

Tabel 1. Kõrgendatud ja ümbritseva CO₂ ja O₃ kontsentratsioonide, keskmise maksimaalse temperatuuri (°C) ja mulla niiskuse sisalduse (5-35 cm, mm³ mm⁻³) keskvaärtused (±SD) 2005 a. andmete põhjal juuni – september Aspen FACE'il.

	Töötlus	juuni	juuli	august	september
Päevane CO ₂ (ppm)	CO ₂	524 ± 84	528 ± 90	530 ± 83	525 ± 79
	kontroll	387 ± 38	379 ± 39	381 ± 35	389 ± 32
Päevane O ₃ (ppb)	O ₃	56,2 ± 21,3	52,5 ± 25,3	49,7 ± 23,1	48,5 ± 25,6
	kontroll	40,3 ± 19,5	36,9 ± 17,8	33,8 ± 14,2	35,1 ± 16,9
T _{max} (°C)		26,1 ± 0,6	27 ± 0,7	24,8 ± 0,7	22,9 ± 0,8
SM (mm ³ mm ⁻³)		0,17 ± 0,004	0,11 ± 0,005	0,09 ± 0,004	0,09 ± 0,005

Taimne materjal

Ameerika haava (*P. tremuloides* Michx.) kloonide pistoksad koguti Põhja - Ameerikale iseloomulikest lehtpuumetsadest Suure Järvistu piirkonnast (Dickson *et al.*, 2000). Kogutud haava pistoksi töödeldi esialgselt kasvuhoones. 1997. a juuni alguses istutati kuue kuused pistoksad (20 – 40 cm kõrgused) uurimisalale viljakasse mulda (lämmastikusisaldus 0.12 – 0.15%) 1 m vahedega (Kaakinen *et al.*, 2004). Taimi on fumigeeritud kõrgendatud CO₂ ja O₃ kontsentratsioonidega igal aastal alates 1998. a. Fumigeerimine algab pungade moodustumisega (mai) ja lõpeb lehtede langemisega (septembri lõpp, oktoobri algus). 2005 aasta suvel alustati fumigeerimisega 23ndal mail ja lõpetati 12ndal oktoobril. Aspen FACE'il kasvavad viis haava klooni: 8L, 42E, 271, 216 ja 259. Kolm nendest kloonidest valiti tuginedes nende erinevale tundlikkusele osooni osas: 216 ja 271 = suhteliselt tolerantid, 259 = tundlik osoonile (Karnosky *et al.*, 1996). Kloonid 8L ja 42E valiti põhinedes nende lehe fenoloogiale ja erinevatele reageeringutele kõrgendatud CO₂ osas (Kubiske *et al.*, 1998). Klooni 42E peetakse veel

ka lehekahjustuste järgi hinnates osoonile tundlikuks klooniks (Karnosky *et al.*, 2002). Antud töös kogusin andmeid kahelt haava kloonilt: 42E (osoonile tundlik) ja 271 (osoonile tolerantne).

Fotosünteesi mõõtmine

Neto fotosünteesi (A) ja õhulõhede juhtivuse (g_s) mõõtmiseks võtsime mõlemalt kloonilt juhuslikult 3 lehte, näidud keskmistasime. Lehed võtsime päikesele eksponeeritud võrastiku ülaosast. Päikesepaisteliste ilmade korral varieerus fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR) 1800 – 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ vahel. Fotosüntees küllastus 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ juures. Fotosünteesi päevaste käikude saamiseks käisime mõõtnas kuuel korral päevas alustades päikesetõusust ja lõpetades päikeseloojanguga. Üks mõõtmiskord kestis umbes 1 – 1,5 tundi ja ühe päeva jooksul saime andmeid ühe katsekorralduse kohta (ühe ringi lõikes). Mõõtmisteks valisime sarnaste ilmastiku tingimustega päikesepaistelised päevad. Vihmaste ja pilviste ilmade korral mõõtmisi ei toimunud. Fotosünteesi mõõtsime avatud gaasivahetussüsteemiga, Li-Cor 6400 (mudel LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), joonis 1A. Lehekambri abil kinnitasime lehe 6 cm^2 kuveti vahele näitude saamiseks. Süsteem võimaldab seadistada kuvetis oleva PAR-i ja CO_2 kontsentratsiooni vastavalt sellele millist CO_2 kontsentratsiooni kasutame (kontrolli ja kõrgendatud O_3 ringis 360 ppm-i, kõrgendatud CO_2 ja kombineeritud töötuse ringis 560 ppm-i). Lehe temperatuur ja suhteline õhuniiskus ei ole kontrollitavad. Näidud logiti vastavalt sellele, kui kiiresti leht stabiliseerus. Keskmiselt võttis see aega 60 sekundit. A- C_i kõverat (fotosünteesi sõltuvus intertsellulaarsest CO_2 (C_i)) mõõtsime kahel korral päevas (kell 10.00 ja kell 16.00) küllastaval PAR –il. Ühe lehe jaoks kõvera mõõtmine võttis aega ~ 15 min.

Klorofüllisisalduse mõõtmine

Klorofüllisisaldust mõõtsime korra päevas, peale fotosünteesi intensiivsuse mõõtmist kella 9.00 – 10.00 ajal. Selleks võtsime võrastiku ülaosast juhuslikult kolm lehte, klorofüllisisaldust mõõtsime lehe mõlemalt servalt ja väärtused keskmistasime. Mõõtsime SPAD – 502'ga (Minolta Camera Co., Osaka, Japan), joonis 1B. Klorofüllimõõtja näit (SPAD) iseloomustab valguse neeldumist lainepikkuste vahemikus

650 – 750 nm. SPAD – meetri näidud kalibreeriti nii, et ekstrahheeriti kindla SPAD'iga lehtedest klorofüll ja määrati selle hulk spektrofotomeetriliselt (lisa 1). Klorofüllisisaldused on arvatatud lehe pinnauhiku kohta.



A



B

Joonis 1. Licor – 6400 (A) ja SPAD meeter 502 (B)

Veepotentsiaali mõõtmine

Veepotentsiaali (Ψ) mõõtsime vahetult pärast fotosünteesi mõõtmist kuuel korral päevas ja samadelt lehtedelt, millelt saime fotosünteesi näidud. Selleks eemaldasime lehe oksa küljest ja asetasime survekambrisse (joonis 2). Survekambriga rakendasime lehele rõhku kuni vesi hakkas lehe rootsu juhtkudedest väljuma. See rõhk on võrdne rõhuga, millega taim omastab vett st. veepotentsiaaliga.



Joonis 2. Survekamber

Andmetöötlus

Andmete sisestamisel ja töötlemisel kasutasin programme MS Excel ja Statistica 6.0.

Andmeid oli kahe suve lõikes 2 klooni ja 4 töötuse kohta.

Erinevate katsevariantide võrdlemisel fotosünteesi intensiivsuse, õhulõhede juhtivuse, klorofüllisisalduse ja veepotentsiaali osas kasutasin mitmefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA). Tulpdiagrammid parameetrite keskväärtuste kohta koostas MS Excelis.

Päevaste käikude analüüsimisel kasutasin nii MS Excelit, kui GLM'i (General Linear Model). MS Excelis leidsin erinevate parameetrite keskväärtused EL (enne lõunat) ja PL (peale lõunat) ja arvutasin kella 9:00 ja kella 16:30 ajal mõõdetud parameetrite suhtelised erinevused. Korreleerisin neid erinevusi omavahel ja leidsin korrelatsiooni kordajad (R^2) ja olulisuse nivood (P). Suhteliste erinevuste olulisust analüüsisin programmiga Statistica. Fotosünteesi päevaseid käike erinevate töötusvariantide vahel võrdlesin kasutades GLM'i. Erinevused, mille puhul tõenäosuse väärtused olid $\leq 0,05$ lugesin oluliseks.

3. Tulemused

Kõrgendatud [CO₂] ja/või [O₃] toime fotosünteesi intensiivsusele, õhulõhede juhtivusele, klorofüllisisaldusele ja veepotentsiaalile ameerika haava lehestikus

Antud peatükis leitud fotosünteesi, õhulõhede juhtivuse, klorofüllisisalduse ja veepotentsiaali keskväärtused on saadud 2005. a. suvel (juuni, juuli ja august) sooritatud mõõtmiste tulemustena. Hindamaks kõrgendatud [CO₂] ja/või [O₃] üldist mõju eelpool nimetatud parameetritele arvutasin keskväärtused (n = 27) kella 9:00 – 10:00 vahel sooritatud mõõtmiste tulemustest.

Kloonidevahelised erinevused

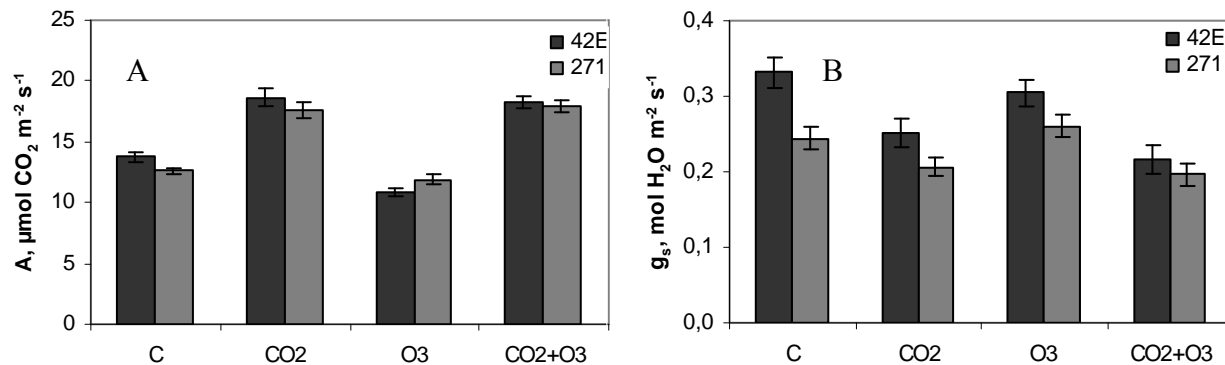
Valgusküllastatud fotosünteesi (A) keskväärtused ameerika haava (edaspidi "haab") kloonidel 42E ja 271 statistiliselt oluliselt (P = 0,247) ei erinenud (tabel 2, joonis 1). Õhulõhede juhtivus (g_s) oli madalam (P < 0.001) haava kloonil 271, kui kloonil 42E (tabel 2, joonis 1). Klorofüllisisalduse keskväärtused lehe pinnaühiku kohta (SPAD) olid kloonidel sarnased (P = 0,176, tabel 2, joonis 2). Veepotentsiaali (Ψ) keskväärtused olid suuremad (vähem negatiivsemad) kloonil 271 (P = 0,047, tabel 2, joonis 3).

Fotosüntees ja õhulõhede juhtivus

A suurenes kõrgendatud [CO₂] (530 ppm) korral ~ 35% kloonil 42E ja ~ 40% kloonil 271 võrreldes haabadega, mis kasvasid ümbritsevate [CO₂] (360 ppm) ja [O₃] tingimustes (P < 0,001, tabelid 1 ja 2, joonis 1A). Kõrgendatud CO₂ kontsentratsioonid põhjustasid õhulõhede juhtivuse (g_s) olulise vähenemise (P < 0,001) mõlemal haava kloonil võrreldes kontrolltingimustega, kusjuures kloonil 42E põhjustas kõrgendatud [CO₂] suurema g_s vähenemise (~ 27% väiksem õhulõhede juhtivus), kui kloonil 271 (~ 14% väiksem õhulõhede juhtivus), joonis 1B.

Kõrgendatud [O₃] korral vähenes A mõlemal kloonil (P = 0,011). Kloonil 42E vähenes A seejuures tunduvalt rohkem (~ 21%), kui kloonil 271 (~ 6%), (tabelid 1 ja 2, joonis 1A).

Õhulõhede juhtivusele kõrgendatud osooni kontsentratsioonid statistiliselt olulist mõju ei avaldanud (tabelid 1 ja 2, joonis 1B).



Joonis 1. Valgusküllastatud fotosüntees (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ja õhulõhede juhtivus (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ameerika haava kloonidel 42E ja 271. Mõõtmised viidi läbi Aspen – FACE uurimisjaamas Rhinelanderis 2005. a. juunis, juulis ja augustis. Töötlusvariandid: kontrolltingimused ümbritseva $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ (C), kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ (CO2), kõrgendatud $[\text{O}_3]$ (O3), kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötlus (CO2+O3). Tulpdiagrammidel on mõõtmistulemuste keskmised \pm standard vead ($n = 27$, ANOVA). Keskväärtused ja standard vead on toodud tabelis 1.

A suurenes oluliselt ($P = 0,016$) kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötluse korral 32% kloonil 42E ja 42% kloonil 271 (tabelid 1 ja 2, joonis 1A). Õhulõhede juhtivus oli seejuures võrreldes ümbritsevate CO_2 ja O_3 kontsentratsioonidega $\sim 33\%$ madalam kloonil 42E ja $\sim 17\%$ madalam kloonil 271 (tabelid 1 ja 2, joonis 1B).

Tabel 1. Valgusküllastatud fotosüntees (A), õhulõhede juhtivus (g_s), SPAD ja veepotentsiaal (Ψ) ameerika haava kloonidel 42E ja 271. Töötlusvariandid: kontroll (ümbritsev $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$), kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ (530 ppm), kõrgendatud $[\text{O}_3]$ ja kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötlus. Parameetrid on mõõdetud Aspen – FACE uurimisjaamas Rhinelanderis 2005. a. suvel (juuni – august). Väärtused tabelis on juuni, juuli ja augusti keskmised \pm SE ($n = 27$). Olulisuse nivood on toodud tabelis 2.

Parameeter	Kloon	Kontroll (ümbritsev $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$)	Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$	Kõrgendatud $[\text{O}_3]$	Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	42E	13,8 \pm 0,42	18,6 \pm 0,74	10,9 \pm 0,34	18,2 \pm 0,53
	271	12,6 \pm 0,23	17,6 \pm 0,69	11,9 \pm 0,42	17,9 \pm 0,49
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	42E	0,33 \pm 0,020	0,25 \pm 0,018	0,30 \pm 0,018	0,22 \pm 0,019
	271	0,24 \pm 0,014	0,21 \pm 0,012	0,26 \pm 0,015	0,20 \pm 0,014
SPAD	42E	37,7 \pm 0,84	37,8 \pm 0,49	32,3 \pm 0,84	36,2 \pm 0,94
	271	38,3 \pm 0,45	39,4 \pm 0,71	32,8 \pm 0,70	36,3 \pm 0,46

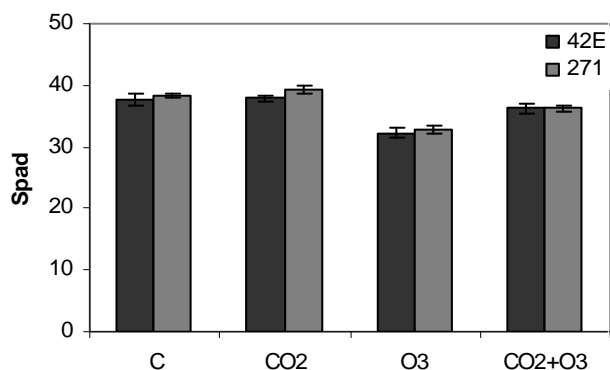
Ψ (MPa)	42E	2,24 ± 0,26	1,76 ± 0,06	1,70 ± 0,09	1,55 ± 0,04
	271	2,00 ± 0,24	1,52 ± 0,08	1,62 ± 0,09	1,33 ± 0,06

Klorofüllisisaldus SPAD

SPAD iseloomustab klorofüllisisaldust lehe pinnaühiku kohta suhtelistes ühikutes (üleminekufunktsioon SPAD-ilt absoluutsetesse ühikutesse on toodud lisas 1).

Klorofüllisisaldus lehe pinnaühikul oli sarnane mõlema klooni puhul (tabelid 1 ja 2, joonis 2). Ümbritseva [CO₂] ja [O₃] korral olid SPAD'i väärtused 37,7 kloonil 42E ja 38,3 kloonil 271 (tabel 1, joonis 2). Kõrgendatud [CO₂] põhjustas SPAD'i väärtuste statistiliselt olulise suurenemise võrreldes kontrolltötlusega (P < 0,001).

Kõrgendatud [O₃] korral vähenesid SPAD'i väärtused mõlemal haava kloonil ~ 14% (P < 0,001). Kõrgendatud [CO₂] ja [O₃] kombineeritud töötuse korral jäid SPAD'i keskvaartused 36 juurde (tabelid 1 ja 2, joonis 1).



Joonis 2. SPAD'i keskvaartused ameerika haava kloonidel 42E ja 271. Mõõtmised viidi läbi Aspen – FACE uurimisjaamas Wisconsinis 2005. a. juunis, juulis ja augustis. Töötusvariandid: kontrolltingimused ümbritseva [CO₂] ja [O₃] (C), kõrgendatud [CO₂] (CO2), kõrgendatud [O₃] (O3), kõrgendatud [CO₂] ja [O₃] kombineeritud töötus. Tulpdiagrammid on mõõtmistulemuste keskmised ± standard vead (n = 27, ANOVA). Keskvaartused ja standard vead on toodud tabelis 1.

Tabel 2. Kokkuvõtte P – väärtustest mitmefaktorilisel dispersioonanalüüsil (ANOVA) hindamaks kõrgendatud [CO₂] ja/või [O₃] mõjusid fotosünteesile (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), õhulõhede juhtivusele (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), SPAD'ile ja veepotentsiaalile (Ψ , MPa). Andmed koguti ameerika haava kloonidelt 42E ja 271 Aspen – FACE uurimisjaamast Rhinelanderis 2005. a. juunis, juulis ja augustis. Olulised seosed (P < 0,05) on märgitud tumedalt.

	A	g_s	SPAD	Ψ
CO ₂	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,001
O ₃	0,011	0,083	< 0,001	0,001
Kloon	0,247	< 0,001	0,176	0,047

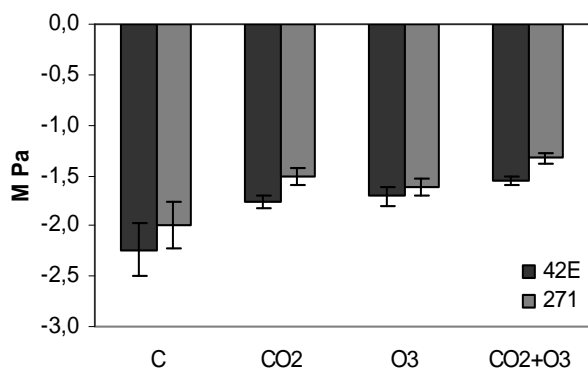
CO ₂ *O ₃	0,016	0,011	0,002	0,001
CO ₂ *Kloon	0,419	0,045	0,827	0,718
O ₃ *Kloon	0,047	0,042	0,401	0,656
CO ₂ *O ₃ *Kloon	0,317	0,418	0,515	0,732

Veepotentsiaal

Kontrolltingimustes olid veepotentsiaali (Ψ) keskvaartused -2 MPa (kloon 271) ja -2,24 MPa (kloon 42E) vahel (tabel 1, joonis 3).

Kõrgendatud [CO₂] korral olid Ψ väärtused 21% kõrgemad (vähem negatiivsed) kloonil 42E ja 24% kõrgemad kloonil 271 võrreldes kontrolltingimustega ($P < 0,001$; tabel 1, joonis 3).

Kõrgendatud [O₃] korral sarnanesid Ψ väärtused kõrgendatud [CO₂] töötuse omadele, jäädes samuti -1,7 MPa lähedale ja seda mõlema klooni puhul ($P = 0,001$; tabelid 1 ja 2, joonis 3).



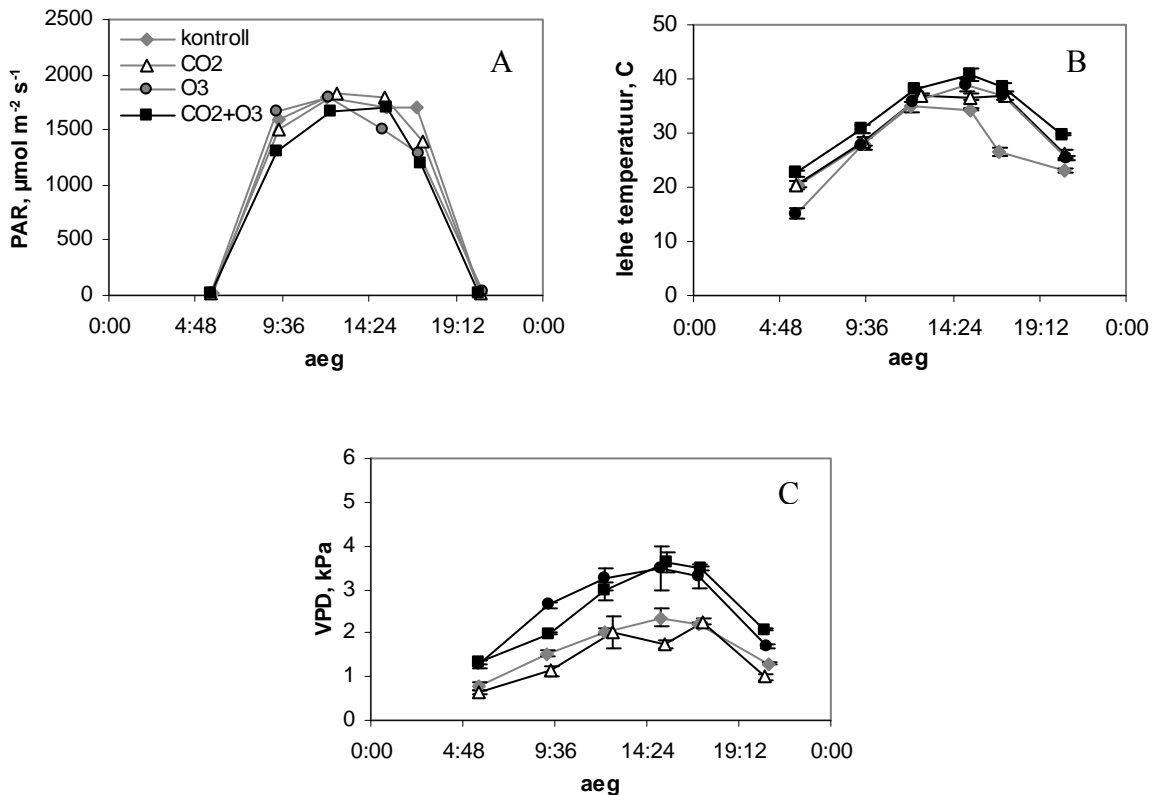
Joonis 3. Veepotentsiaal (Ψ , MPa) ameerika haava kloonidel 42E ja 271. Mõõtmised viidi läbi Aspen – FACE uurimisjaamas Wisconsinis 2005. a. juunis, juulis ja augustis. Töötusvariandid: kontrolltingimused ümbritseva [CO₂] ja [O₃] (C), kõrgendatud [CO₂] (CO₂), kõrgendatud [O₃] (O₃), kõrgendatud [CO₂] ja [O₃] kombineeritud töötus. Tulpdiagrammid on mõõtmistulemuste keskmised \pm standard vead ($n = 27$, ANOVA). Keskvaartused ja standard vead on toodud tabelis 1.

Kõrgendatud kontsentratsioonidega kombineeritud töötuse korral olid Ψ väärtused 31% kõrgemad kloonil 42E ja 34% kõrgemad kloonil 271, kui kontrolltöötluste korral ($P < 0,05$, tabelid 1 ja 2, joonis 3).

Fotosünteesi intensiivsuse päevane dünaamika

Et selgitada, kuidas muutub fotosünteesi intensiivsus (A) päeva jooksul, mõõtsime fotosünteesi 2004. a. suvel (juuli ja august) ning 2005. a. suvel (juuni, juuli ja august). Mõõtmisi viisime läbi kuuel korral päevas (nagu kirjeldatud ptk. 2). Päevaseid käike iga

töötlusvariandi (C, CO₂, O₃, CO₂+O₃) kohta oli iga kuu lõikes kokku 3. Lisaks A päevastele käikudele mõõtsime õhulõhede juhtivuse (g_s), lehtede veepotentsiaali (Ψ) ja intertsellulaarse [CO₂] (C_i) päevaseid käike. Joonisel 5 on toodud tüüpilised A, g_s -i, Ψ ja C_i päevased käigud haava klooni 42E näitel. Keskkonnafaktoritest mõõtsime fotosünteetiliselt aktiivset kiirgust (PAR), veeauru rõhu defitsiiti (VPD) ja lehe temperatuuri (T_L). Joonisel 4 on toodud tüüpilised PAR-i, VPD ja T_L -i päevased käigud.



Joonis 4. Fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), lehe temperatuuri (T_L , °C) ja VPD (kPa) tüüpiline päevane muutus 2005. a. juunis haava klooni 42E näitel. Andmed on saadud paralleelselt fotosünteesi mõõtmisega kuuel korral päevas. Erinevad kõverad näitavad erinevatel päevadel ja erinevates töötlustes (kontroll, kõrgendatud [CO₂] (CO₂), kõrgendatud [O₃] (O₃), kõrgendatud [CO₂] ja [O₃] kombineeritud töötlus (CO₂+O₃)) saadud väärtusi. Punktid joonisel on erinevate lehtede mõõtmisel saadud keskvaärtused \pm SE (n=3).

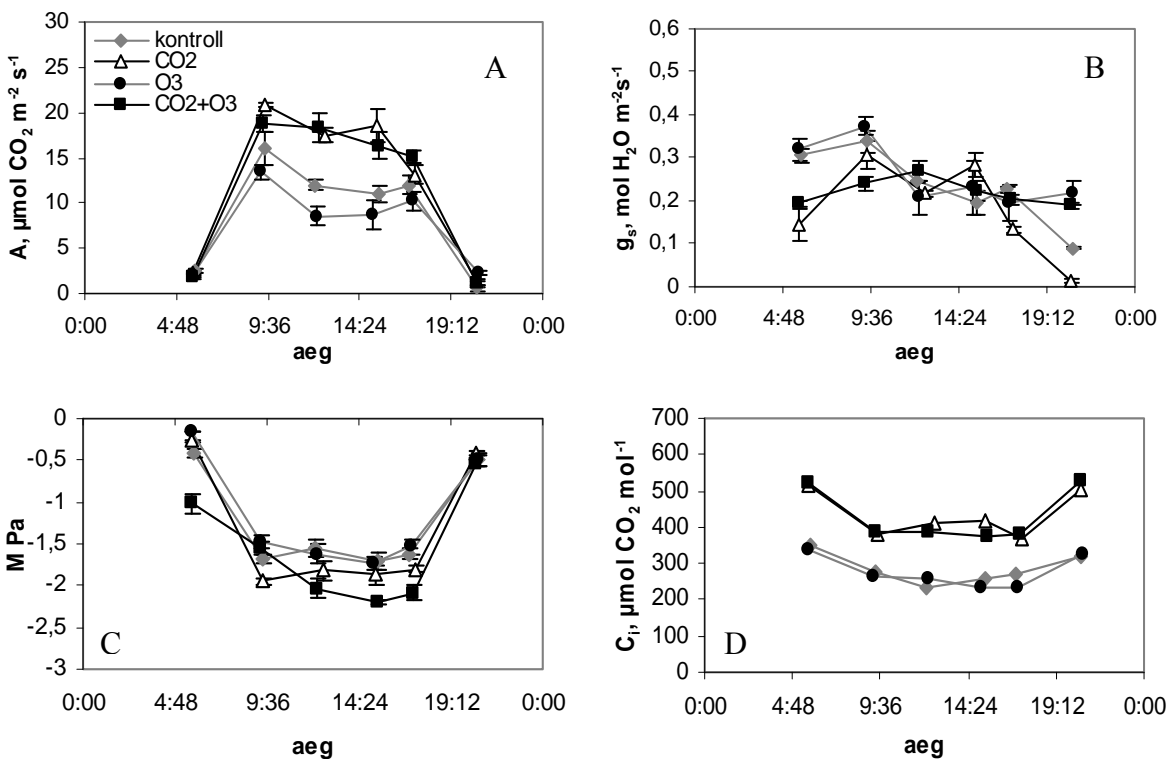
Fotosünteesi intensiivsust mõõtsime päikesepaisteliste ilmadega mil fotosünteetiliselt aktiivne kiirgus (PAR) varieerus päeval (09.00 – 17.00) vahemikus 1300 – 1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ulatudes vahel 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -ni. PAR'i päevase kõvera kuju oli enamasti

sümmeetriline maksimumiga keskpäeval (joonis 4A) ja valgus oli fotosünteesi jaoks küllastav (fotosünteesi küllastus PAR-i väärtustel $\sim 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) kogu päeva (09.00 – 17.00). Juhuslikud langused PAR-i kõverates on seotud pilvede tekke ja liikumisega. Lehe temperatuur tõusis päeva jooksul, olles keskmiselt $26 \text{ }^\circ\text{C}$ EL (kell 9:00) ja $31 \text{ }^\circ\text{C}$ PL (kell 16:30), (joonis 4B). VPD väärtused tõusid päeva jooksul sarnaselt lehe temperatuuriga, jäädes keskmiselt $1,63 \text{ kPa}$ juurde EL ja $2,53 \text{ kPa}$ juurde PL (joonis 4C).

A vähenes päeva jooksul (võrreldud kl 9:00 ja kl 16.00 A väärtuseid) kõikide töötusvariantide korral (joonis 5A, tabel 3). Enamikel juhtudest olid A väärtused maksimaalsed hommikul (9:00 – 10:00) ning hakkasid seejärel langema (joonis 5A). Madalaimad fotosünteesi väärtused (küllastava PAR'i korral) saadi ajavahemikul 15:00 – 16:00.

Päevane käik õhulõhede juhtivuses varieerus, kuid oli enamasti sarnane A päevase käiguga. g_s oli maksimaalne 9:00 – 10:00 ajal ning vähenes seejärel (joonis 5B, tabel 3).

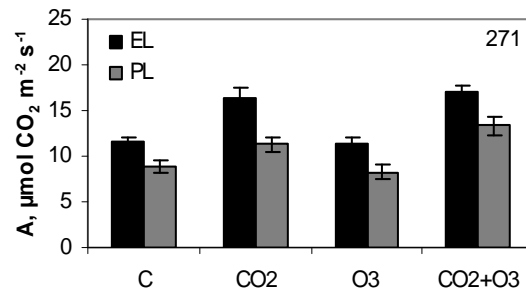
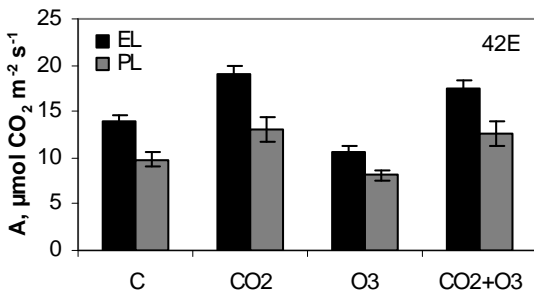
Veepotentsiaali väärtused olid kõrgeimad (vähem negatiivsemad) 9-10 ajal ning muutusid päeva jooksul negatiivsemaks (joonis 5C, tabel 3). C_i vähenes õhtu poole (joonis 5D, tabel 3).

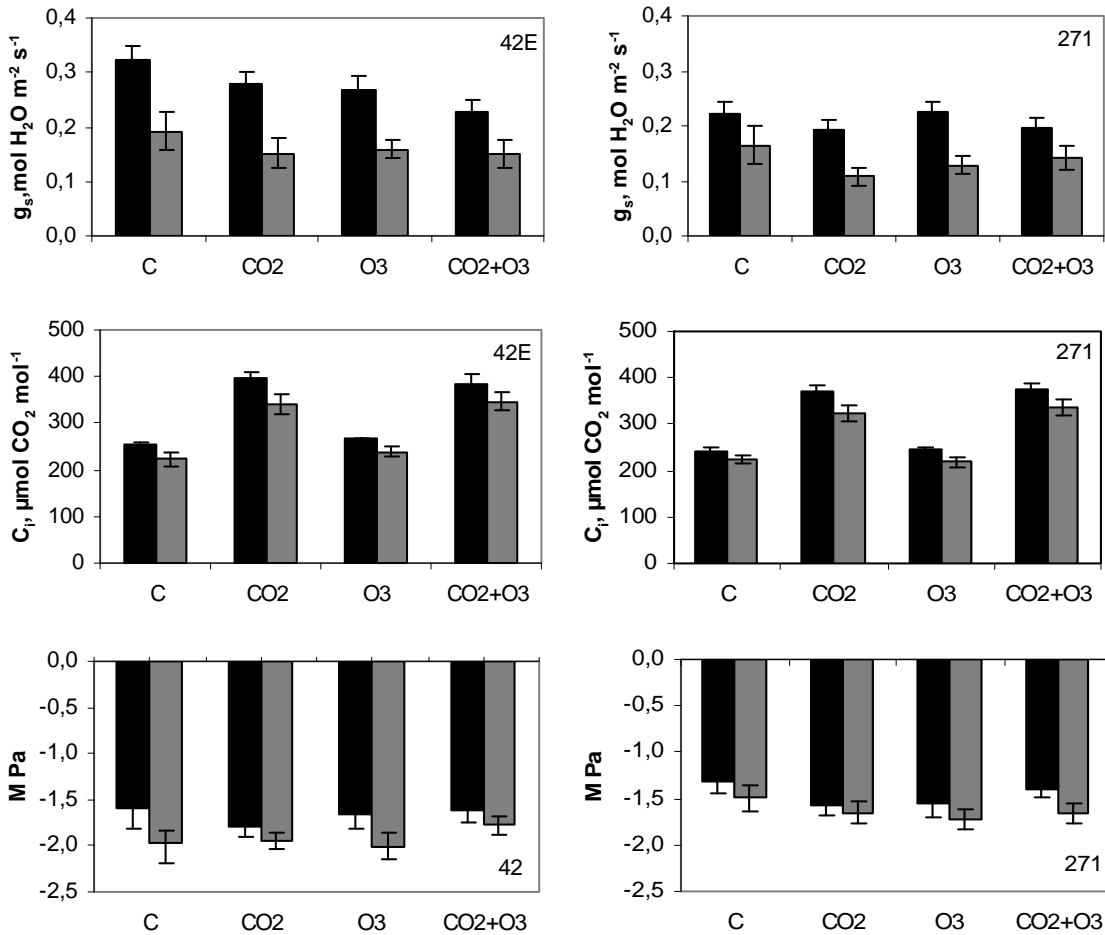


Joonis 5. Fotosünteesi intensiivsuse (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), õhulõhede juhtivuse (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), veepotentsiaali (Ψ , MPa) ja intertsellulaarse $[\text{CO}_2]$ (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) tüüpilised päevased käigud haava kloonil 42E. Erinevad kõverad näitavad erinevatel päevadel kogutud andmeid. Töötlusvariantideks: kontroll (ümbritsev $[\text{CO}_2]$ ja ümbritsev $[\text{O}_3]$), kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja/või kõrgendatud $[\text{O}_3]$. Andmed on kogutud kuuel korral päevas, seega 6 punkti ühel kõveral ühe katsekorraldus variandi kohta. Punktid joonisel on keskvaartused \pm SE ($n=3$).

Tabel 3. Fotosünteesi intensiivsuse (A), õhulõhede juhtivuse (g_s), intertsellulaarse $[\text{CO}_2]$ (C_i) ja veepotentsiaali (Ψ) hommikused (EL – enne lõunat, kl 9:00) ja õhtused (PL – peale lõunat, kl 16:30) keskvaartused. Väärtused tabelis on 2004. a. (juuli, august) ja 2005. a. (juuni, juuli, august) keskmised \pm SE ($n=12$). Tulpdiagrammid antud tabelis olevate keskvaartuste kohta on toodud joonisel 6.

Parameeter	Kloon	Aeg	Kontroll ümbritsev $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$	Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$	Kõrgendatud $[\text{O}_3]$	Kõrgendatud CO_2+O_3
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	42E	EL	13,9 \pm 0,64	19,0 \pm 1,00	10,7 \pm 0,45	17,4 \pm 1,00
		PL	9,8 \pm 0,78	13,0 \pm 1,29	8,1 \pm 0,60	12,7 \pm 1,25
	271	EL	11,5 \pm 0,58	16,5 \pm 0,98	11,4 \pm 0,58	17,1 \pm 0,70
		PL	8,9 \pm 0,57	11,3 \pm 0,79	8,2 \pm 0,79	13,4 \pm 0,95
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	42E	EL	0,32 \pm 0,027	0,28 \pm 0,022	0,27 \pm 0,022	0,23 \pm 0,024
		PL	0,19 \pm 0,034	0,15 \pm 0,028	0,16 \pm 0,017	0,15 \pm 0,027
	271	EL	0,22 \pm 0,022	0,19 \pm 0,018	0,23 \pm 0,018	0,20 \pm 0,018
		PL	0,17 \pm 0,034	0,11 \pm 0,016	0,13 \pm 0,017	0,14 \pm 0,022
C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	42E	EL	254 \pm 6,8	397 \pm 10,4	266 \pm 3,7	385 \pm 18,8
		PL	223 \pm 14,7	341 \pm 21,0	238 \pm 10,9	347 \pm 21,1
	271	EL	241 \pm 7,0	369 \pm 12,9	248 \pm 4,5	374 \pm 12,3
		PL	225 \pm 8,9	322 \pm 17,8	219 \pm 10,4	337 \pm 15,8
Ψ (MPa)	42E	EL	1,59 \pm 0,12	1,79 \pm 0,08	1,67 \pm 0,14	1,62 \pm 0,07
		PL	1,96 \pm 0,22	1,94 \pm 0,10	2,00 \pm 0,14	1,76 \pm 0,12
	271	EL	1,30 \pm 0,13	1,57 \pm 0,10	1,56 \pm 0,13	1,39 \pm 0,09
		PL	1,50 \pm 0,14	1,65 \pm 0,12	1,72 \pm 0,12	1,66 \pm 0,10





Joonis 6. Fotosünteesi intensiivsuse (A), õhulõhede juhtivuse (g_s), intertsellulaarse $[\text{CO}_2]$ (C_i) ja veepotentsiaali (Ψ) hommikused (kl 9:00, EL) ja õhtused (kl 16:30, PL) keskvaartuste tulpdiaграмmid. Joonisel on 2004. a. (juuli, august) ja 2005. a. (juuni, juuli, august) keskmised \pm SE ($n = 12$). Keskvaartused antud joonisel olevate tulpdiaграммide kohta on toodud tabelis 3.

Päevane langus fotosünteesi intensiivsuses võib olla põhjustatud nii õhulõhede sulgumisest, kui ka fotosünteesiapparaadi töövõime vähenemisest (Špunda *et al.*, 2005).

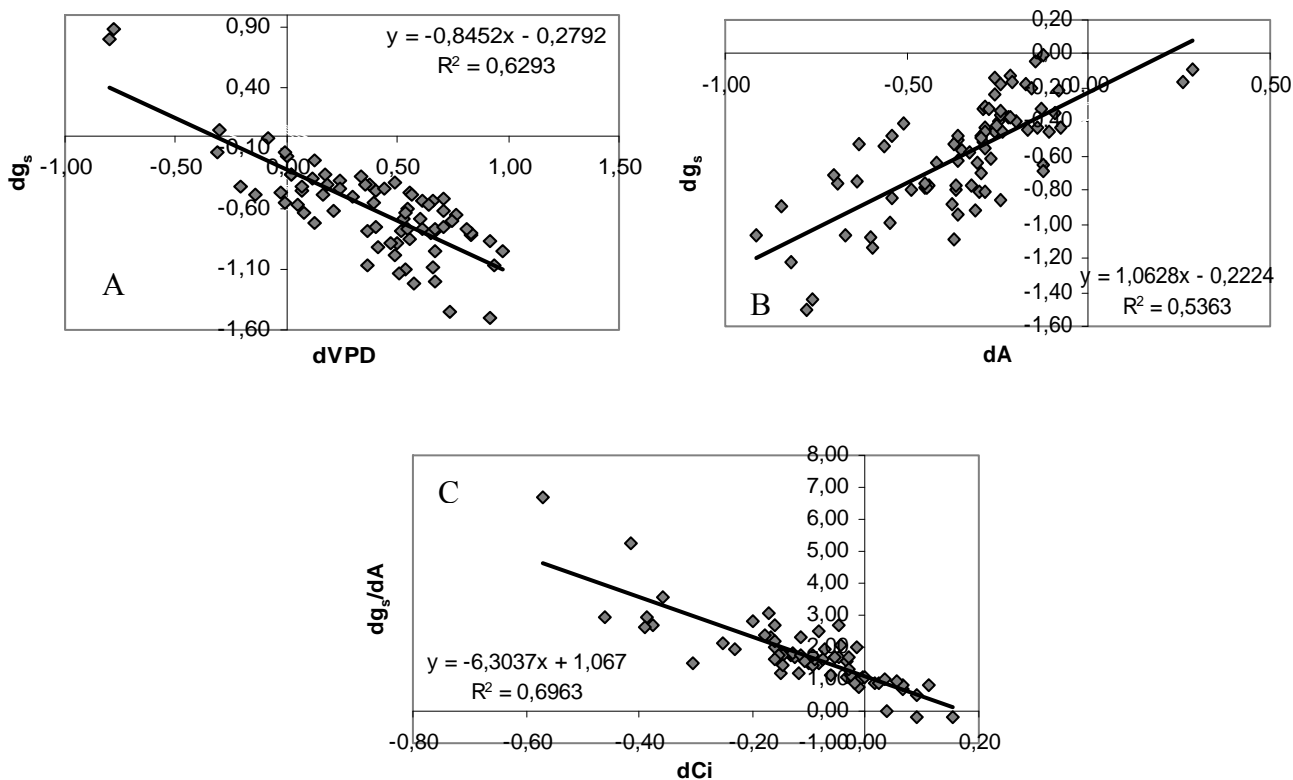
A päevase languse põhjuste uurimiseks arutasin kella 9:00 ja kella 16:30 mõõdetud parameetrite suhtelised muutused, tähistades need vastavalt: dA , dg_s , $d\Psi$, $dVPD$, dC_i , dT_L ja $dPAR$ ning korreleerisin neid omavahel. Leidsin järgmised olulised seosed (joonis 7, tabel 4):

1. $dVPD$ ja dg_s vahel $R^2 = 0,63$ ($P < 0,001$), joonis 7A. See näitab, et õhtupoolikul suurenev VPD korreleerub õhulõhede juhtivuse vähenemisega õhtupoolikul. Seega, 63% g_s muutustest on seletatav VPD muutumisega;

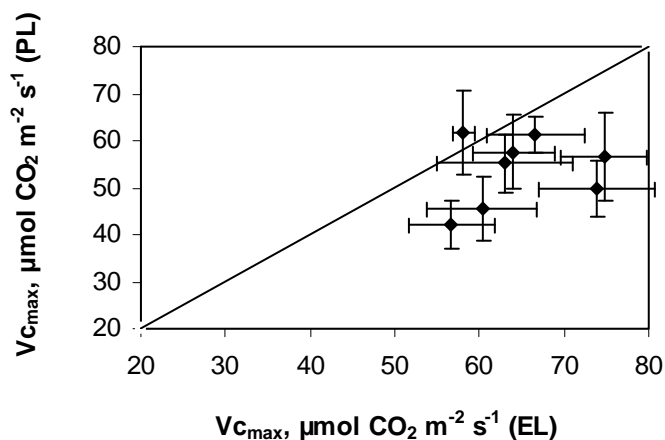
2. dA ja dg_s -i vahel $R^2 = 0,54$ ($P < 0,001$), joonis 7B. Seos näitab, et õhulõhede sulgumine on ka tõenäoliselt üheks fotosünteesi intensiivsuse vähenemise põhjuseks õhtupoolikul;
3. dC_i ja dg_s vahel $R^2 = 0,62$ ($P < 0,001$). Õhulõhede sulgumine põhjustab C_i vähenemise õhtupoolikul, mis omakorda võib viia A vähenemisele;
4. dg_s/dA ja dC_i vahel $R^2 = 0,7$ ($P < 0,001$), joonis 7C. See seos on parem kui seos dg_s -i ja dA vahel ning näitab, et C_i vähenemine ei ole A vähenemise ainuke põhjus. Võimalik, et g_s ja A vähenevad õhtupoolikul sõltumatult ja mõjutavad mõlemad C_i -d. Kuna A võib väheneda ka suhteliselt rohkem kui g_s ja sellistel juhtudel C_i hoopis suureneb, mitte ei vähene (positiivsed C_i väärtused joonisel 7C), siis ei saa C_i vähenemine olla A vähenemise ainuke põhjus. A vähenemine, mis toimub samal lehel samal päeval sõltumatult C_i -st on tõenäoliselt põhjustatud Rubisco aktiivsuse vähenemisest. Seda näeme ka $V_{c_{max}}$ -i (Rubiscost tingitud piirangut iseloomustav suurus) jooniselt 8, kus $V_{c_{max}}$ -i väärtused on õhtupoolikul väiksemad.
5. $d\Psi$ ja dA vahel $R^2 = 0,1$ ($P = 0,036$). See seos näitab, et veepotentsiaali vähenemine päraslõunal mõjutab ka fotosünteesi.

Tabel 4. Korrelatsiooni kordajad (R^2) ja olulisuse nivood (P). Andmed on saadud 2004. a. ja 2005. a. hommikuste ja õhtuste A, g_s , Ψ , C_i , PAR ja T_L väärtuste suhteliste muutuste omavahelisel korreleerimisel.

Parameeter	R^2	P
dA ja dg_s	0,54	< 0,001
$dVPD$ ja dA	0,03	0,808
$dVPD$ ja dg_s	0,63	< 0,001
dC_i ja dA	0,02	0,358
dC_i ja dg_s	0,62	< 0,001
dg_s/dA ja C_i	0,7	< 0,001
dT ja dA	0,006	0,489
dT ja dg_s	0,2	< 0,001
$d\Psi$ ja dA	0,1	0,036
$d\Psi$ ja dg_s	0,02	0,12
$dVPD$ ja dT	0,7	< 0,001
$dPAR$ ja dA	0,03	0,821
$dPAR$ ja dg_s	0,02	0,439

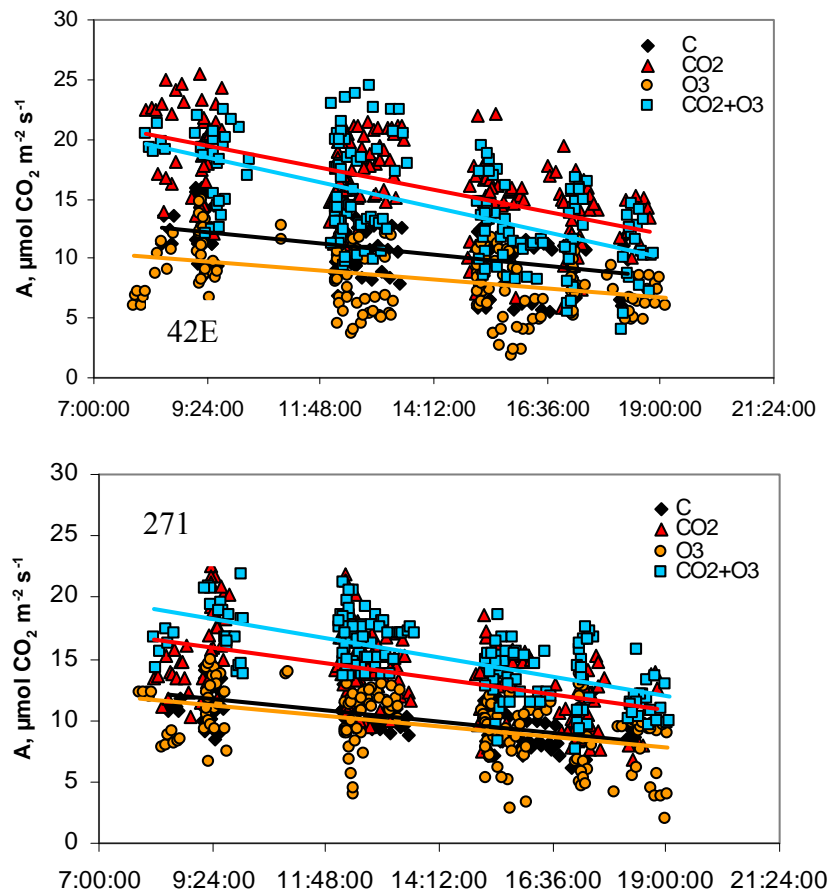


Joonis 7. Statistiliselt olulised korrelatsiooni graafikud. Andmed on saadud 2004. a. (juuli, august) ja 2005. a. (juuni, juuli, august) A, g_s -i ja C_i hommikuste (EL, kell 9:00) ja õhtuste (PL, kell 16:00) väärtuste analüüsil. Punktid joonisel tähistavad suhtelisi muutusi kella 9:00 (EL) ja kella 16.30 (PL) andmete võrdlusel. dg_s – õhulehede juhtivuse suhteline muutus; dA – fotosünteesi intensiivsuse suhteline muutus; dC_i – intertsellulaarse $[CO_2]$ suhteline muutus; $dVPD$ – veeauru rõhu defitsiidi suhteline muutus. R^2 – korrelatsiooni kordaja.



Joonis 8. Maksimaalne karboksüleerimise efektiivsus ($V_{c_{max}}$) EL- enne lõunat ja PL- peale lõunat. Andmed on saadud A- C_i kõverate analüüsil. Arvutused tehti A- C_i kõverate mõtmiste andmete põhjal kasutades von Cammereri ja Farquhari mudeli alusel koostatud programmi, mis arvestab ka temperatuuri erinevusi.

Päevane käik fotosünteesis oli erinevate töötluste korral erinev. Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ töötlus ning kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötlus põhjustasid valgusküllastatud fotosünteesis õhtupoolikul järsema languse ($P < 0,05$), kui see oli kontrolltöötluses ja kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötluses (joonis 9). Kloonil 42E oli seejuures A langus nimetatud töötluste korral järsem, kui kloonil 271 (joonis 9).



Joonis 9. Valgusküllastatud A päevased langused kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja/või kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötluse korral haava kloonidel 42E ja 271. Andmed on saadud 2004. a. ja 2005. a. fotosünteesi päevaste käikude mõõtmisel. Punktid joonisel on päeva jooksul mõõdetud valgusküllastatud fotosünteesi väärtused erinevates töötlustes. Tähisted joonisel: must – kontrolltöötlus ümbritsevate CO_2 ja O_3 kontsentratsioonidega; punane - kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ töötlus; kollane - kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötlus; sinine - kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötlus. Sirge tõsusud näitavad A langust päeva jooksul erinevates katsekorraldustes. Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja CO_2+O_3 kombineeritud kontsentratsioonide töötlus põhjustas mõlemal kloonil järsema languse fotosünteesis ($P < 0,05$).

Tulemuste kokkuvõte

- **Fotosüntees**, A , suurenes 35% kloonil 42E ja 40% kloonil 271 kõrgendatud CO_2 töötuses ja vähenes oluliselt kõrgendatud O_3 töötuses. Vähenemine oli suurem osoonile tundlikul kloonil 42E (~21%) ja väiksem osoonile tolerantsel kloonil 271 (~6%). Kombineeritud töötuses suurenes A 32% kloonil 42E ja 42% kloonil 271.
- **Klorofüllisisaldus**, SPAD, suurenes vähe, kuid statistiliselt oluliselt kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ töötuses ja vähenes oluliselt kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötuses mõlemal kloonil.
- **Õhulõhede juhtivus**, g_s , oli üldiselt madalam kloonil 271, kui kloonil 42E. Kõrgendatud CO_2 kontsentratsioonid vähendasid õhulõhede juhtivust 27% kloonil 42E ja 14% kloonil 271. g_s ei muutunud oluliselt kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötuses. Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötuses vähenes õhulõhede juhtivus 33% kloonil 42E ja 17% kloonil 271.
- **Veepotentsiaali**, Ψ , väärtused olid üldiselt suuremad kloonil 271, kui kloonil 42E. Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ korral suurenes veepotentsiaal 21% kloonil 42E ja 24% kloonil 271. Kõrgendatud $[\text{O}_3]$ korral suurenes Ψ sarnaselt kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ töötusele. Kombineeritud töötuses olid Ψ väärtused 31% kõrgemad kloonil 42E ja 34% kõrgemad kloonil 271.
- Valgusküllastatud A väärtused olid maksimaalsed 9:00 – 10:00 ajal ja minimaalsed 15:00 – 16:00 ajal.
- Õhtupoolikul suurenev VPD korreleerus õhulõhede juhtivuse vähenemisega õhtupoolikul.
- A langus pärastlõunal korreleerus nii õhulõhede juhtivuse langusega kui Rubisco aktiivsuse ($V_{c_{\max-i}}$) vähenemisega.
- Tugev seos dg_s/dA ja dC_i vahel ($R^2 = 0,7$) näitab, et g_s ja A võivad väheneda õhtupoolikul sõltumatult ja mõjutada mõlemad C_i -d.
- Kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ning kõrgendatud $[\text{CO}_2]$ ja $[\text{O}_3]$ kombineeritud töötuse korral kukkusid valgusküllastatud A väärtused õhtupoolikul rohkem võrreldes kontrolltöötuse ja kõrgendatud $[\text{O}_3]$ töötusega.

4. Arutelu

CO₂ jätkuv ca 2% kontsentratsiooni kasv aastas toob endaga kaasa CO₂ kontsentratsiooni tõusu ~ 560 ppm-ni aastaks 2100 (IPCC, 2001), mis tähendab praegusega võrreldes umbes 50 protsendilist kontsentratsiooni tõusu. Troposfääri O₃ kontsentratsioonide jätkuva suurenemise tõttu võib [O₃] sama aja jooksul tõusta 12 – 60% võrra, sõltuvalt piirkonnast. Vabas õhus teostatavad pikaajalised eksperimendid, kus imiteeritakse looduslikke kooslusi, annavad taimede vastusreaktsioonidest nendele muutustele kõige tõesema ja täpsema pildi. Antud töös kirjeldatud "Aspen – FACE" eksperimendis saadud tulemused ameerika haava (*Populus Tremuloides* Michx.) kohta näitavad kliima muutustega kaasnevat olulisi muutusi lehestikus.

Kõrgendatud [CO₂] ja/või [O₃] toime fotosünteesi intensiivsusele, õhulõhede juhtivusele, klorosüillisaldusele ja veepotentsiaalile ameerika haava lehestikus

Atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tõus on enamikel liikidel otseselt seotud fotosünteesi intensiivsuse (A) suurenemisega (Evans *et al.*, 2000, Gunderson *et al.*, 2002, Nowak *et al.*, 2004), sama kehtib ka ameerika haava kohta (Karnosky *et al.*, 2003). Ameerika haava puhul on näidatud 20 – 33% A suurenemist kõrgendatud [CO₂] toimel (Noormets *et al.* 2001a, 2001b, Söber *et al.* 2003). Antud uurimustöös suurenes A 35 – 40% sõltuvalt kloonist (joonis 1A) ja see efekt on puude vanusega pigem kasvanud kui kahanenud. CO₂ mõju on seletatav karboksüleerimise kiiruse lühiajalise sõltuvusega CO₂ kontsentratsioonist. Tõepoolest, lisas 2 toodud joonisel (A-C_i kõver) tõusevad fotosünteesi intensiivsused [CO₂] tõusuga 31% (EL) ja 30% (PL). Seega oli A suurenemine CO₂ töötluses kontrolliga võrreldes enam vähem sama kui A-C_i kõvera alusel leitud A suurenemine. Praegused CO₂ kontsentratsioonid on ameerika haava lehtede fotosünteesi küllastumise seisukohalt liiga madalad ja piiravad seega fotosünteesi. Negatiivset aklimatsiooni fotosünteesiaparaadis ei esinenud. Klorofüllisisaldus ei vähenenud kõrgendatud [CO₂] mõjul vaid vastupidiselt näiteks Wustmani (Wustman *et al.*, 2001) uurimustööle hoopis suurenes veidi (joonis 2). Wustmani töös ameerika haavaga, kus mõõdeti teisi klooone, esines märgatav klorofüllisisalduse langus

kõrgendatud [CO₂] korral. Kuna meie katsetes klorofüllisisaldus ei vähenenud vaid suurenes, siis peaks nende kloonide produktsioon ka kõrgendatud [CO₂] korral rohkem suurenema ja tegu on pigem positiivse kui tavaliselt esineva negatiivse (Centritto & Jarvis 1999, Lütz *et al.*, 2000, Eichelmann *et al.*, 2004) aklimatsiooniga fotosünteesiapparaadis.

Tavaliselt vee kasutamise efektiivsus kasvab kõrgendatud [CO₂] mõjul nii fotosünteesi suurenemise kui õhulõhede juhtivuse vähenemise tõttu (Söber *et al.*, 2000). Paraneb ka lehtede veega varustus (Gunderson *et al.*, 2002). Jooniselt 1B nägime, et kõrgendatud CO₂ kontsentratsioonid põhjustasid haaval 14% -lise (kloon 42E) ja 27% -lise (kloon 271) õhulõhede juhtivuse vähenemise. Sarnane tulemus on saadud ka teiste kloonide jaoks (Noormets *et al.*, 2001a). Kuna õhulõhed on kõrgendatud [CO₂] all rohkem suletud, kui ümbritseva [CO₂] korral, siis ei aura taimest nii palju vett ära ja taime veega varustus peaks paranema (Yong *et al.*, 1997). Jooniselt 3 nägime, et haava kloonidel on veepotentsiaali väärtused vastavalt 21% ja 24% kõrgemad (vähem negatiivsemad), kui ümbritseva [CO₂] korral. Kõrgemad veepotentsiaali väärtused näitavad, et kõrgendatud [CO₂] parandab haavapuude veega varustatust.

Paljud uurimustööd on näidanud, et ameerika haab on tundlik kõrgendatud osooni kontsentratsioonide suhtes (Karnosky *et al.*, 1996, Noormets *et al.*, 2001 b, Karnosky *et al.*, 2003, Karnosky *et al.*, 2005). Üheks esimeseks vastusreaktsiooniks osoonile on fotosünteesi intensiivsuse vähenemine (Noormets *et al.*, 2001b). Antud töös vähenes A 21% kloonil 42E ja 6% kloonil 271. Viimast peetakse osoonile tolerantseks klooniks (Karnosky *et al.*, 1999). Seega kinnitavad ka antud töö tulemused, et kloon 271 on kõrgendatud osooni kontsentratsioonidele mitte ainult lehe kahjustuse vaid ka fotosünteesi vähenemise järgi tolerantsem kui kloon 42E (joonis 1A). Osooni mõjudest õhulõhede juhtivusele on saadud erisuguseid tulemusi (Oksanen & Saleem *et al.*, 1999, Söber *et al.*, 2000, Noormets *et al.*, 2001a, Oksanen *et al.*, 2003, Riikonen *et al.*, 2004). Antud töö tulemused näitasid, et g_s statistiliselt oluliselt ei muutunud (joonis 1B). Seega on ka selge, et kuna kumbki haava kloon õhulõhesid kõrgendatud [O₃] korral oluliselt ei sulge, siis pääseb osoon ka kergemini rakkudesse ja kahjustab seal asetleidvaid fotokeemilisi reaktsioone. Kuna kloonil 42E olid õhulõhed algselt rohkem avatud kui

kloonil 271 (joonis 1B), siis pääseb osooni ka klooni 42E rakkudesse rohkem ja põhjustab ulatuslikumat kahju kui kloonil 271. Jooniselt 2 näeme, et kõrgendatud osoon on oluliselt alandanud klorofüllisisaldust (~ 14%). Klorofüllisisalduse vähenemine seletab ka seda miks fotosünteesi intensiivsus vähenes. Veepotentsiaali väärtused on kõrgemad, kui kontrolltingimuste korral (joonis 3).

Eelnevad tööd kõrgendatud CO₂+O₃ kontsentratsioonidega on näidanud, et valgusküllastatud A väärtused pole oluliselt muutunud võrreldes ümbritsevate CO₂ ja O₃ kontsentratsioonidega (Noormets *et al.*, 2001, Karnosky *et al.*, 2003). Antud töös suurenes A sarnaselt kõrgendatud [CO₂] töötlusele ehk siis vastavalt 32% kloonil 42E ja 42% kloonil 271 (joonis 1A). Üheks põhjuseks miks kõrgendatud CO₂+O₃ korral saadi nii kõrged A väärtused võib olla see, et õhulõhed olid rohkem kinni (~ 33% madalam g_s kloonil 42E ja ~ 17% madalam g_s kloonil 271 võrreldes ümbritsevate CO₂+O₃ kontsentratsioonidega) ja seetõttu ei pääsenud ka nii palju osooni rakku.

Wustman (Wustman *et al.*, 2001) leidis ameerika haava kloonidel 259, 216 ja 271 klorofüllisisalduse vähenemise. Ka Eichelmanni (Eichelmann *et al.*, 2004) uurimustöö tulemused hariliku kasega näitasid, et klorofüllisisaldus lehe pinnaühiku kohta oli kõrgendatud CO₂+O₃ kontsentratsioonide korral oluliselt vähenenud. Antud töö katsetes vähenes klorofüllisisalduse näitaja, SPAD, võrreldes kontrolltingimustega olulisel määral (joonis 2) ja oleks pidanud pärssima ka A suurenemist. A sama suur suhteline suurenemine, kui ainult kõrgendatud CO₂ mõjul võis samuti olla tingitud madalamatest g_s väärtustest (joonis 1B).

Veepotentsiaali väärtused suurenesid kõrgendatud CO₂+O₃ kontsentratsioonidel 31% kloonil 42E ja 34% kloonil 271 (joonis 3). Veepotentsiaali suuremad väärtused tagasid ilmselt kinnisemad õhulõhed.

Mis võis põhjustada päevase languse fotosünteesi intensiivsuses

Antud töö üks eesmärk oli välja selgitada, mis võis tingida päevase fotosünteesi intensiivsuse languse. Fotosünteesi intensiivsuse päevaste käikude kohta "Aspen FACE" eksperimendis kuni meie mõõtmiseni andmeid polnud. Mitmel pool mujal on aga päevaseid käike ka varem mõõdetud (Singsaas *et al.*, 2000, Špunda *et al.*, 2005). Singsaas'i ja Špunda tööd näitasid fotosünteesi intensiivsuse langust 12:00 ja 14:00 vahel sarnaselt antud tööga, kus enamikel juhtudest olid valgusküllastatud A väärtused maksimaalsed hommikuti (9:00 – 10:00 ajal) ning langesid seejärel. Madalaimad valgusküllastatud A väärtused saadi ajavahemikul 15:00 – 16:00 (joonis 5A).

Valgusküllastatud A võib päeva jooksul varieeruda 40-60% ulatuses (Singsaas *et al.*, 2000). Sellist ulatuslikku kõikumist fotosünteesis võivad põhjustada muutused mitmetes protsessides nagu õhulõhede juhtivus, elektronide transport, süsiniku redutseerimine. Need protsessid on omakorda mõjutatud erinevate väliskeskkonna faktorite poolt nagu valgus, VPD, temperatuur, veepotentsiaal. Seega, ainuüksi gaasivahetuse mõõtmistest ei piisa, et selgitada välja milline mehhanism (kui üldse) kontrollib kõige rohkem fotosünteesi päevast muutumist. Päevaste PAR'i, VPD ja T_L 'i käikude jälgimine (lisaks A, g_s , Ψ ja C_i käikudele) võimaldas mõned seosed välja tuua.

Kuna mõõtmised toimusid päikesepaisteliste ilmadega mil PAR'i väärtused jäid 1300 – 1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vahele (joonis 4A) ja valgus oli fotosünteesi jaoks küllastav terve päeva siis valguse vähesus ei saanud olla põhjuseks miks fotosünteesi intensiivsus päeval vähenes. Seda nägime ka tabelis 4 kus dPAR ja dA vahel korrelatsiooni kordaja $R^2 = 0,03$ ja $P = 0,821$ (seos puudub).

Üheks oluliseks signaaliks, mis võib põhjustada pärastlõunase languse fotosünteesis peetakse veeauru rõhu defitsiiti, VPD - d (Singsaas *et al.*, 2000). Küll aga ei saa VPD mõjuda otse fotosünteesi intensiivsusele, sest lehe sees on kogu päeva küllastav niiskus, vaid võib seda teha õhulõhede juhtivuse vähendamise kaudu (Bunce, 1996) või veepotentsiaali vähendamise kaudu. Tabelist 4 nägime, et dVPD ja dA vaheline korrelatsioon on nõrk, $R^2 = 0,03$ ja $P = 808$ (VPD ei põhjusta otseselt muutusi A-s) kuid dVPD ja dg_s vaheline korrelatsioon on tugev ($R^2 = 0,63$, $P < 0,001$), mis näitab, et

pärastlõunal suurenev VPD (mis on tingitud temperatuuri tõusust) on üheks õhulõhede sulgumise põhjuseks, seletades ära suure osa õhulõhede juhtivuse muutustest. Õhulõhede sulgumine VPD mõjul, mis avastati juba 70-ndatel võib olla erinevates tingimustes erinev (Sõber *et al.*, 1980, Bunce 1996, Franks & Farquhar, 1999).

Päevane langus fotosünteesi intensiivsuses korreleerus vähesel määral lehe veepotentsiaali päevaste käikudega (tabel 4). Veepotentsiaali väärtused olid pärastlõunal negatiivsemad, kui ennelõunal, mis näitab veedefitsiidi süvenemist pärastlõunal. Veepotentsiaali ja fotosünteesi muutuste vahelise seose korrelatsioon ei olnud väga tugev, aga seos osutus oluliseks. Tõenäoliselt avaldab veepotentsiaal siiski kaudelt mõju nii g_s -le kui A-le.

Õhulõhede sulgumine põhjustab intertsellulaarse $[CO_2]$ (C_i) vähenemise (dC_i ja dg_s vahel $R^2 = 0,62$). Sama tulemuse sai ka Špunda (Špunda *et al.*, 2005) hariliku kuuse fotosünteesi päevaste käikude uurimisel. Kuna dA ja dC_i vahel olulist seost ei esinenud, kuid tugev seos oli näha dg_s/dA ja dC_i vahel ($R^2 = 0,7$), siis on võimalik, et g_s ja A vähenevad õhtupoolikul sõltumatult ja mõjutavad mõlemad C_i -d: g_s vähenemine vähendab C_i -d, A vähenemine aga suurendab C_i -d (mistõttu C_i püsib päeva jooksul suhteliselt konstantsena). Kuna A võib väheneda ka suhteliselt rohkem, kui g_s ja sellistel juhtudel C_i hoopis suureneb, mitte ei vähene (positiivsed C_i väärtused joonisel 7C), siis ei saa C_i vähenemine olla A vähenemise ainuke põhjus. A vähenemine, mis toimub sõltumatult C_i -st on tõenäoliselt põhjustatud Rubisco aktiivsuse vähenemisest, sest $V_{c_{max}}$ -i väärtused (mis sõltuvad Rubisco aktiivsusest) olid ka enamasti õhtupoolikul väiksemad (joonis 8). Seega on kõige tõenäolisem põhjus miks A väheneb just Rubisco aktiivsuse ($V_{c_{max}}$) vähenemine pärastlõunal. Üheks faktoriks, mis selle languse põhjustas, võis olla veepotentsiaali pärastlõunane langus.

A päevane käik võib olla erinevates töötlustes erinev (Singsaas *et al.*, 2000). Antud töös nägime, et kõrgendatud $[CO_2]$ ning kõrgendatud $[CO_2]$ ja $[O_3]$ kombineeritud töötluse korral kukkusid A väärtused õhtupoolikul rohkem, kui kontrolltöötluses ja kõrgendatud $[O_3]$ töötluses (joonis 9). Seletada võiks seda tulemust kas õhulõhede tundlikumaks muutumisega (Bunce 1996) või assimilatsioonide kogunemise inhibeeriva mõjuga fotosünteesile.

Kokkuvõte

"Aspen FACE" uurimisjaamas (Rhineland, WI, USA) on alates 1997 aastast kasvatatud ameerika haava (*Populus tremuloides* Michx.) kloone ja töödeldud neid igal vegetatsiooniperioodil kõrgendatud [CO₂] (2 x ümbritsev [CO₂]), kõrgendatud [O₃] (1.5 x ümbritsev [O₃]), mõlema gaasi kõrgendatud kontsentratsioonidega ning kontrolliks ka ümbritseva õhuga (ümbritsev [CO₂] ~ 360 ppm, ümbritsev [O₃] ~ 36 ppm).

Antud töös uurisin 2004 ja 2005 aasta suvel kogutud andmete põhjal kuidas mõjuvad kõrgendatud CO₂ ja/või O₃ kontsentratsioonid kloonidel 42E (osoonitundlik) ja 271 (osoonile tolerantne) fotosünteesi intensiivsusele (A), klorofüllisisaldusele, õhulõhede juhtivusele (g_s) ja veepotentsiaalile (Ψ). Mõõtmisi tehti päikese tõusust loojanguni, et teada saada, kuidas ja millistel põhjustel muutub fotosünteesi intensiivsus päeva jooksul.

Kõrgendatud CO₂ suurendas fotosünteesi intensiivsust 35-40%, mis oli võrreldes eelnevate aastatega suurim muutus. CO₂ mõjul vähenes g_s ning suurenesid lehtede Ψ ja klorofüllisisaldus. Kõrgendatud O₃ kontsentratsioonid põhjustasid olulise vähenemise fotosünteesi intensiivsuses (6% kloonil 271 ja 21% kloonil 42E) ja klorofüllisisalduses. Veepotentsiaal suurenes, g_s aga ei muutunud. Kombineeritud töötamise korral A suurenes 32% (kloonil 42E) ja 42% (kloonil 271), g_s vähenes (33% kloonil 42E) ja 17% kloonil 271) ning Ψ väärtused suurenesid.

Valgusküllastatud fotosüntees muutus päeva jooksul, olles maksimaalne 9:00 – 10:00 ajal ning vähenes seejärel. Fotosünteesi pärastlõunase langusega kaasnes nii õhulõhede juhtivuse langus, kui ka Rubisco aktiivsuse (V_{c_{max}-i}) vähenemine. Õhulõhede juhtivuse vähenemine korreleerus veeauru rõhu defitsiidi (VPD) suurenemisega. Päevased muutused fotosünteesis sõltusid olulisel määral ka töötlustest. Kõrgendatud CO₂ ja kõrgendatud CO₂+O₃ töötamise korral kukkus fotosüntees päeva jooksul järsemini, kui kontrolltöötamise ja kõrgendatud O₃ töötamise korral.

Summary

The impacts of elevated atmospheric CO₂ and/or O₃ have been examined over 8 years since 1997 using an open – air exposure system (Aspen-FACE) in an aggrading northern temperate forest. Two aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones differing in their sensitivity to ozone (42E – sensitive, 271 – tolerant) were measured for diurnal courses of net photosynthesis, A, leaf chlorophyll content, stomatal conductance, g_s and leaf water potential, Ψ, during the growing season in 2004 and 2005. Since there was a depression in light saturated photosynthesis after 10:00 a.m., we examined which environmental factor (if any) could cause it.

Trees were exposed of four treatments consisting of elevated [CO₂] (2 x ambient [CO₂]), elevated [O₃] (1.5 x ambient [O₃]), a combination of elevated [CO₂] and [O₃] and an ambient control (ambient [CO₂] ~ 360 ppm, ambient [O₃] ~ 36 ppm).

Elevated CO₂ concentration increased A by 35-40% which is the greatest increase, compared to previous years. Stomatal conductance decreased, leaf chlorophyll content and leaf water potential increased. Elevated O₃ caused significant depression in photosynthesis (6% decrease in clone 271 and 21% decrease in clone 42E) and in leaf chlorophyll content. Leaf water potential increased whereas stomatal conductance was not affected by elevated O₃. The interaction of elevated CO₂ and O₃ showed significant increase in A (32% in clone 42E and 42% in clone 271) whereas stomatal conductance decreased 33% in clone 42E and 17% in clone 271 and Ψ increased.

The light saturated photosynthesis had maximum at 9:00 – 10:00 hours and decreased thereafter. The afternoon decline in photosynthesis corresponded with both decreased stomatal conductance and decreased Rubisco carboxylation efficiency (V_{cmax}). The decrease in g_s correlated with increase in water vapor pressure deficit (VPD). The diurnal drop in A was greater in elevated CO₂ and in elevated CO₂+O₃ concentrations compared to that in ambient and elevated ozone concentrations.

Tänuõnad

Soovin tänada kõiki, kes olid oma nõu ja jõuga abiks magistritöö ettevalmistamisel. Eriti tänan oma juhendajat, Anu Sõber'it, kes pühendas ohtralt aega minu magistritöö juhendamisele. Väga suured tänud FACE projektis osalejatele, Johanna Riikonen'ile ja Joseph Darbah'ile, kellega koostöös toimus osa praktilisest tegevusest. Erilised tänud David Karnosky'le minu magistriõpingute toetamise eest TÜ's. Tänan ka Jaan Liirat näpunäidete eest statistika vallas.

Kasutatud kirjandus

Ainsworth, E.A., Rogers, A., Blum, H., Nösberger, J. and Long, S.P. 2003. Variation in acclimation of photosynthesis in *Trifolium repens* after eight years of exposure to Free Air CO₂ Enrichment (FACE). *Journal of Experimental Botany*. Vol. 54, No. 393, pp. 2769-2774.

Allen, L.H., Jr. 1990. Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. *Journal of Environmental Quality*. 19: 15-34.

Andersen, C.P., 2003. Source – sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytol*. 157: 213 – 228.

Bunce J. A., 1996. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant, Cell and Environment* 19, 131-135.

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

Centritto, M.; Jarvis, P.G. 1999. Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). II. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency. *Tree Physiology*. 19: 807-814.

Ceulemans, R.; Mousseau, M. 1994. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytology*. 127: 425-446.

Dickson, R.E.; Coleman, M.D.; Pechter, P.; Karnosky, D. 2001. Growth and crown architecture of two aspen genotypes exposed to interacting ozone and carbon dioxide. *Environmental Pollution*. 115: 319-334.

Donelli, A., J. Craigon, C.R. Black, J.J. Colls and G. Landon 2001. Does elevated CO₂ ameliorate the impact of O₃ on chlorophyll content and photosynthesis in potato (*Solanum tuberosum*)? *Physiol. Plant.* 111:501-511.

Eichelmann, H.; Oja, V.; Rasulov, B.; Padu, E.; Bichele, I.; Pettai, H.; Möls, T.; Kasparova, I.; Vapaavuori, E.; Laisk, A. 2004. Photosynthetic parameters of birch (*Betula pendula* Roth) leaves growing in normal and in CO₂- and O₃- enriched atmospheres. *Plant, Cell and Environment.* 27: 479-495.

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

Evans, J.R.; Schortemeyer, M.; McFarlane, N.; Atkin, O.K. 2000. Photosynthetic characteristics of 10 Acacia species grown under ambient and elevated atmospheric CO₂. *Plant Physiology.* 27:13-25

Field, C.B.; Jackson, R.B.; Mooney, H.A. 1995. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment.* 18: 1214-1225.

Franks P. J., Farquhar G. D. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants, *Plant, Cell & Environment* volume 22 issue 11 page 1337.

Gielen, B.; Ceulemans, R. 2001. The likely impact of rising atmospheric CO₂ on natural and managed Populus: a literature review. *Environmental Pollution.* 115: 335-358.

Gunderson, C.A.; Sholtis, J.D.; Wullschleger, S.D.; Tissue, D.T.; Hanson, P.J.; Norby, R.J. 2002. Environmental and stomatal control of photosynthetic enhancement in the canopy of a sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) plantation during 3 years of CO₂ enrichment. *Plant, Cell and Environment.* 25: 379-393.

Herrick, J.D.; Thomas, R.B. 2001. No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua* L.) after three years of CO₂ enrichment at the Duke Forest FACE experiment. *Plant, Cell and Environment*. 24: 53-64.

IPCC (2001). A report of working group I of the Intergovernmental Panel of Climate Change. <http://www.ipcc.ch/>

Kaakinen, S.; Kostianen, K.; Ek, F.; Saranpää, P.; Kubiske, M.E.; Sober, J.; Karnosky, D.F.; Vapaavuori, E. 2004. Stem wood properties of *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera* and *Acer saccharum* saplings after 3 years of treatments to elevated carbon dioxide and ozone. *Global Change Biology*. 10: 1513 – 1525.

Karnosky, D.F.; Gagnon, Z.E.; Dickson, R.E.; Coleman, M.D.; Lee, H.; Isebrands, J.G. 1996. Changes in growth, leaf abscission and biomass associated with seasonal tropospheric ozone exposures of *Populus tremuloides* clones and seedlings. *Can. J. For. Res.* 26: 23-37.

Karnosky, D.F.; Mankovska, B.; Percy, K.; Dickson, R.E.; Podila, G.K.; Söber, J.; Noormets, A.; Hendrey, G.; Coleman, M.D.; Kubiske, M.; Pregitzer, K.S.; Isebrands, J.G. 1999. Effects of tropospheric O₃ on trembling aspen and interaction with CO₂: results from an O₃- gradient and FACE experiment. *Air, Water and Soil Pollution*. 116: 311-322.

Karnosky, D.F., Percy, K., Xiang, B., Callan, B., Noormets, A., Mankovska, B., Hopkin, A., Söber, A., Jones, W., Dickson, R.E., Isebrands, J.E. 2002. Interacting elevated CO₂ and tropospheric O₃ predisposes aspen (*Populus tremuloides* Michx.) to infection by rust *Melampsora medusae* f. sp. *tremuloidae*. *Global Change Biology*. 8: 329-338.

Karnosky, D.F. 2003. Impacts of elevated atmospheric CO₂ on forest trees and forest ecosystems: knowledge gaps. *Environment International*. 29: 161-169.

Karnosky, D.F.; Zak, D.R.; Pregitzer, K.S.; Awmack, C.S.; Bockheim, J.G.; Dickson, R.E.; Hendrey, G.R.; Host, G.E.; King, J.S.; Kopper, B.J.; Kruger, E.L.; Kubiske, M. E.;

Lindroth, R.L.; Mattson, W.J.; McDonald, E.P.; Noormets, A.; Oksanen, E.; Parsons, W.F.J.; Percy, K.E.; Podila, G.K.; Riemenschneider, D.E.; Sharma, P.; Thakur, R.; Söber, A.; Söber, J.; Jones, W.S.; Anttonen, S.; Vapaavuori, E.; Mankovska, B.; Heilman, W.; Isebrands, J.G. 2003. Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology*. 17: 289-304.

Karnosky, D.F.; Pregitzer, K.S.; Zak, D.R.; Kubiske, M.E.; Hendrey, G.R.; Weinstein, D.; Nosal, M.; Percy, K.E. 2005. Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant, Cell and Environment*. 28: 965-981.

Keeling, C.D.; Whort, T.P.; Wahlen, M.; vander Plicht, J. 1995. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*. 375: 666-670.

Kubiske, M.E.; Pregitzer, K.S.; Zak, D.R.; Mikan, C.J. 1998. Growth and C allocation of *Populus tremuloides* genotypes in responses to atmospheric CO₂ and soil N availability. *New Phytology*. 140: 251-260.

Kull, O.; Söber, A.; Coleman, M.D.; Dickson, R.E.; Isebrands, J.G.; Gagnon, Z.; Karnosky, D.F. 1996. Photosynthetic responses of aspen clones to simultaneous exposures of ozone and CO₂. *Can. J. For. Res.* 26: 639-648.

Lefohn, A.S. 1992. Surface level ozone exposures and their effects on vegetation. Chelsea: Lewis Publishers, Inc. 271-286.

Liu, L., King, J.S., and Giardina, C.P. 2005. Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*. 25: 1511 – 1522.

Long, S.P. and Naidu, S.L. 2002. Effects of oxidants at the biochemical, cell and

physiological levels, with particular reference to ozone. *In Air Pollution and Plant Life*. Eds. J.N.B. Bell and M. Treshow. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, pp 69 – 88.

Long S, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR. 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology* **55**: 591-628.

Lorenzini, G., Guidi, L., Nali, C. and Soldatini, G.F. 1999. Quenching analysis in poplar exposed to ozone. *Tree Physiol.* 19: 607-612.

Lütz, C., S. Anegg, D. Gerant, B. Alaoui-Sosse, J. Gerard and P. Dizengremel. 2000. Beech trees exposed to simulated summer ozone levels: Effectson photosynthesis, chloroplast components and leaf enzyme activity.

Maherali, H., DeLucia, E.H. 2000. Interactive effects of elevated CO₂ and temperature on water transport in ponderosa pine. *American Journal of Botany.* 87:243-249.

Matyssek, R., Innes, J.R. 1999. Ozone – a risk factor for trees and forests in Europe? *Water, Air and Soil Pollution.* 116: 199-226.

McDonald, E.P., Kruger, E.L., Riemenschneider, D.E. and Isebrands, J.G. 2002. Competitive status influences tree-growth responses to elevated CO₂ and O₃ in aggrading aspen stands. *Functional Ecology.* 16: 792-801.

Moldau, H. 1998. Hierarchy of ozone scavenging reactions in plant cell walls. *Physiol. Plantarum.* 104: 617-622.

Moore, B.D., Cheng, S.H., Sims, D. and Seemann, J.R. 1999. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation of elevated atmospheric CO₂. *Plant Cell and Environment.* 22: 567-582.

Niinemets, Ü.; Tenhunen, J.D. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade – tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*. 20: 845-866.

Niinemets, Ü.; Kull, O. 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology*. 18: 467-479.

Noormets, A.; Söber, A.; Pell, E.J.; Dickson, R.E.; Podilla, G.K.; Söber, J.; Isebrands, J.G.; Karnosky, D.F. 2001a. 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.

Noormets, A., McDonald, E.P., Kruger, E.L., Söber, A., Isebrands, J.G., Dickson, R.E. and Karnosky, D.F. 2001b. The effects of elevated carbon dioxide and ozone on leaf – and branch level photosynthesis and potential plant-level carbon gain in aspen. *Trees*. 15: 262-270.

Nowak, R.S., Ellsworth, D.S. and Smith, S.D. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytol*. 162: 253-280.

Oksanen, E. & Saleem, A. 1999. Ozone exposure results in various carry-over effects and prolonged reduction in biomass in birch (*Betula pendula* Roth). *Plant, Cell and Environment*. 22. 1401-1411.

Oksanen, E. 2003. Physiological ozone responses of birch (*Betula pendula* Roth) differ between soil-grown trees in a multi-year exposure and potted saplings in a single-season exposure. *Tree Physiol*. 23: 603 – 614.

Oksanen E, Kontunen-Soppela S, Riikonen J, Uddling J, Vapaavuori E. 2006. Northern environment predisposes birches to ozone damage. Special Issue of Plant Biology, in press.

Peterson, A.G.; Ball, J.T.; Luo, Y.; Field, C.B.; Reich, P.B.; Curtis, P.S.; Griffin, K.L.; Gunderson, C.A.; Norby, R.J.; Tissue, D.T.; Forstreuter, M.; Rey, A.; Vogel, C.S.; CMEAL participants. 1999. The photosynthesis – leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta-analysis. *Global Change Biology*. 5: 331-346.

Pääkonen, E., Vahala, J., Pohjola, M., Holopainen, T. and Kärenlampi, L. 1998. Physiological, stomatal and ultrastructural ozone responses in birch (*Betula pendula* Roth.) are modified by water stress. *Plant, Cell and Environment*. 21:671-684.

Rey, A. and Jarvis, P.G. 1997. Growth response of young birch trees (*Betula pendula* Roth) after four and half years of [CO₂] exposure. *Ann. Bot.* 80: 809 – 816.

Riikonen, J., Lindsberg, M.M., Holopainen, T., Oksanen, E., Lappi, J., Peltonen, J., Vapaavuori, E. 2004. Silver birch and climate change: variable growth and carbon allocation responses to elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiology*. 24: 1227 – 1237.

Rosati, A.; Day, K.R. and DeJong, T.M. 2000. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiology*. 20: 271-276.

Ryerson, T.B., Frainer, M., Holloway, J.S., Parrish, D.D., Huey, L.G., Sueper, D.T., Frost, G.J., Donnelly, S.G., Schauffler, S., Atlas, E.L., Kuster, W.C., Goldan, P.D., Hubler, G., Meagher, J.F. & Fehsenfeld, F.C. 2001. Observations of ozone formation in power plant plumes and implications for ozone control strategies. *Science*. 272: 719 – 723.

Saxe, H., Ellsworth, D.S. and Heath, J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched [CO₂] atmosphere. *Transley Review* No. 98. *New Phytol.* 139: 395 – 436.

Shavnin, S., Maurer, S., Matyssek, R., Bilger, W. and Scheidegger, C. 1999. The impact of ozone fumigation and fertilization on chlorophyll fluorescence of birch leaves (*Betula pendula*). *Trees.* 14: 10-16.

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

Stott, P.A., Tett, S.F.B., Jones, G.S., Allen, M.R., Michell, J.F.B. & Jenkins, G.J. 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcings. *Science* 290, 2133 – 2137.

Söber (Syber), A. 1980. Stomatal responses to changes of air humidity and participation of CO₂ in these reactions. *Sov. Plant Physiol.* v.27, p. 383—85.

Söber, A., Noormets, A., Isebrands, J.G., Söber, J. and Karnosky, D.F. 2000. Hydraulic properties and stomatal conductance of aspen leaves as affected by leaf senescence and elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Proceedings of the Annual Meeting of the American Society of Plant Physiologists, San Diego, CA: Plant Biology 2000*, 97-98.

Söber, A.; Noormets, A.; Kull, O.; Isebrands, J.G.; Dickson, R.E.; Söber, J.; Karnosky, D.F. 2003. Photosynthetic parameters in aspen grown with interacting elevated CO₂ and tropospheric ozone concentrations as affected by leaf nitrogen. *Tree Physiology*, in press
Špunda, V.; Kalina, J.; Urban, O.; Luis, V.C.; Sibisse, I.; Puertolas, J.; Šprtova, M.; Marek., M.V. 2005. Diurnal dynamics of photosynthetic parameters of Norway spruce trees cultivated under ambient and elevated CO₂: the reasons of midday depression in CO₂ assimilation. *Plant Science.* 168: 1371-1381.

Vingarzan R. 2004. A review of surface ozone background levels and trends.

Atmospheric Environment 38: 3431-3442.

Wang, X.; Curtis, P.S.; Pregitzer, K.S.; Zak, D.R. 2000. Genotypic variation in physiological and growth responses of *Populus tremuloides* to elevated atmospheric CO₂ concentration. *Tree Physiology*. 20: 1019-1028.

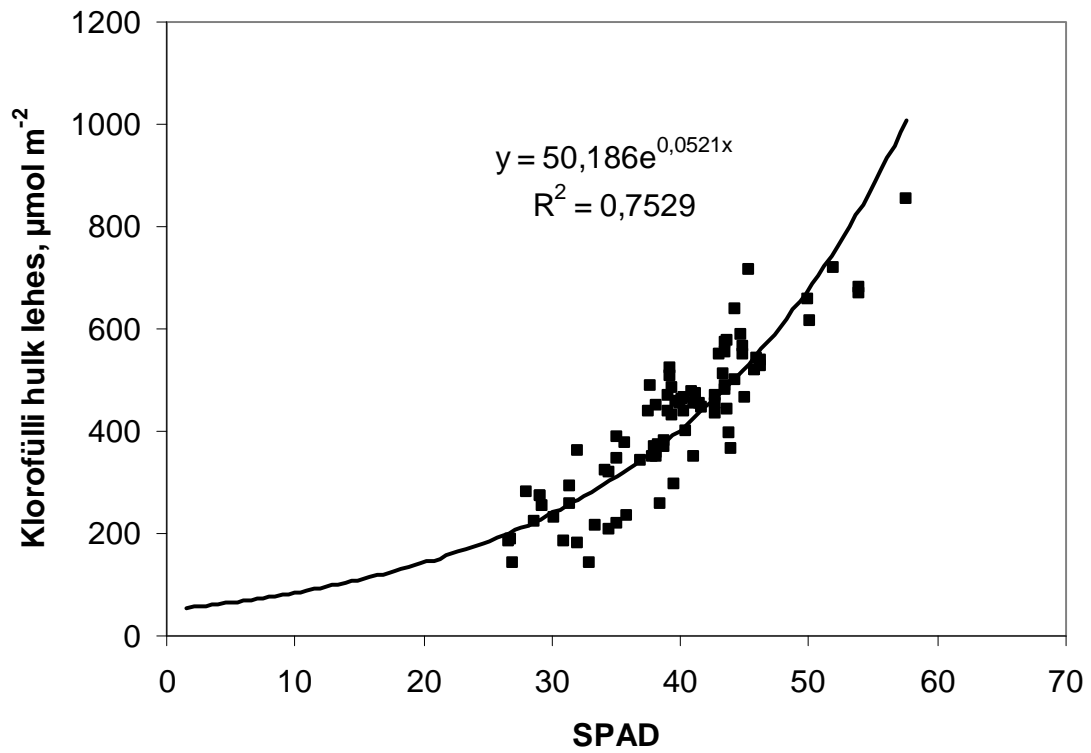
Watling, J.R.; Robinson, S.A.; Woodrow, I.E.; Osmond, C.B. 1997. Responses of rainforest understorey plants to excess light during sunflecks. *Australian Journal of Plant Physiology* 24: 17-25.

Wustman, B.A.; Oksanen, E.; Karnosky, D.F.; Noormets, A.; Isebrands, J.G.; Pregitzer, K.S.; Hendrey, G.R.; Sober, J.; Podila, G.K. 2001. Effects of Elevated CO₂ and O₃ on aspen clones varying in O₃ sensitivity: can CO₂ Ameliorate the harmful effects of O₃? *Environmental Pollution*. 115: 473-481.

Yamaji, K., Julkunen – Tiitto, R., Rousi, M., Freiwald, V., Oksanen, E. 2003. Ozone exposure over two growing seasons alters root – to – shoot ratio and chemical composition of birch (*Betula pendula* Roth). *Global Change Biology*. 9: 1363-1377.

Yong, J.W.H., Wong S.C., Farquhar, G.D. 1997. Stomatal responses to changes in vapor pressure difference between leaf and air. *Plant, Cell and Environment*. 20: 1213-1216.

LISA 1. Üleminekufunktsioon SPAD – väärtustelt absoluutsetesse ühikutesse.



LISA 2. Neto fotosünteesi, A , sõltuvus intertsellulaarsest CO_2 (C_i). Mõõdetud samal lehel enne lõunat (10:00 EL) ja peale lõunat (16:00 PL) erinevatel CO_2 kontsentratsioonidel haava klooni 42E näitel.

