

Tartu Ülikool  
Loodus-ja tehnoloogiateaduskond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Ökofüsioloogia õppetool

Aleksandra Krivoglazova

**Ekstreemsete ilmastikutingimuste ja kliimamuutuste mõju  
puittaimede talitlusele ja kasvule**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Priit Kupper

Tartu 2015

# Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
2. Kliimamuutuste üldised trendid ja prognoosid.....	4
2.1 Muutused õhutemperatuuris.....	4
2.2 Muutused sademetes.....	4
2.3 Muutused atmosfääri keemilises koostises.....	5
3. Puittaimede adaptatsioonid muutuvatele tingimustele.....	6
3.1 Mullavee defitsiidi (põua) mõju.....	6
3.2 Kõrgete temperatuuride mõju.....	8
3.3 Madalate temperatuuride mõju.....	10
3.4 Mulla liigniiskuse (üleujutuste) mõju.....	13
3.5 Osooni mõju.....	14
3.6 Süsihappegaasi mõju.....	15
3.6.1 Positiivne mõju.....	16
3.6.2 Negatiivne mõju.....	16
3.7 Muutused toitainete kättesaadavuses.....	17
4. Ekstreemsete ilmastikum muutuste tagajärjed.....	19
4.1 Metsade hävimine ja puude suurenenud suremus.....	19
4.2 Putukarüüste puhangud.....	21
4.3 Liikide invasioon.....	23
5. Arutelu.....	25
6. Kokkuvõtte ja järeldused.....	27
7. Summary.....	28
8. Tänuavaldused.....	29
9. Kasutatud kirjandus.....	30

# 1. Sissejuhatus

Hinnanguliselt 31% maismaa pinnast (~4 miljardit hektarit) on kaetud metsaga. Mets täidab ökoloogilist (liigirikkuse säilitamine, osalemine vee, süsiniku ja lämmastiku biokeemilistes ringetes), majanduslikku (puidu ja bioenergia allikas), ühiskondlikku (rekreatsioon) funktsiooni (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Kliimamuutused võivad puittaimi ja metsaökosüsteeme mõjutada mitmel moel - nii positiivselt (metsa produktiivsuse tõus CO<sub>2</sub> väetamise kaudu, suurenev veekasutuse efektiivsus, pikemad kasvuperioodid) kui ka negatiivselt (puude kasvu vähenemine ja suurenev suremus, metsade produktiooni vähenemine) (Allen *et al.*, 2009; Sykes, 2009; Stinziano & Way, 2014). Ferranini *et al.*, (2014) väidavad, et kliimamuutused soodustavad liikide kadumist, ohustades eriti taksoneid, mis omavad rangeid nõudmisi kliimale ja millel on piiratud levimisvõime.

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on välja selgitada kuidas prognoositav kliimamuutus mõjutab puude talitlust ja kasvu ning millised on puittaimede adaptatsioonid, et paremini toime tulla muutuvates keskkonnatingimustes. Selles töös vaadeldakse globaalse kliimamuutuse üldiseid trende ja prognoose ning analüüsitakse kuidas taimed reageerivad ekstreemsetele ilmastikutingimustele ning millised tagajärgi võivad endaga tuua kliimamuutused.

## 2. Kliimamuutuste üldised trendid ja prognoosid

Käimasoleva kliimamuutuse tõttu hakkavad ekstreemsed ilmastikutingimused esinema sagedamini, ohustades seega oluliselt pikaajaliste puittaimede kasvu ning ellujäämist. Kliimamuutus toob tõenäoliselt kaasa äärmuslikke ilmastikutingimusi nagu põuad, kuumalained, paduvihmad ja muutlikud temperatuurid (Teskey *et al.*, 2014; Levesque *et al.*, 2014; Zwieniecki & Secchi, 2014; Niu *et al.*, 2014).

### 2.1 Muutused õhutemperatuuris

Kliimamudelid ennustavad kõrgemaid talviseid temperatuure põhjapoolsetel laiuskraadidel ning vähenenud sademete hulka ning pikenenud põuasid Lõuna-Euroopas (Sykes, 2009; Stinziano & Way 2014; Ghannoum & Way, 2011). Tuleviku kliimamuutuste stsenaariumid osutavad, et kuumalainete sagedus ja intensiivsus kasvab jätkuvalt läbi 21 sajandi. Prognoositakse, et kuumalainete mõju all jääv maa-ala kahekordistub 2020 aastaks ja neljakordistub aastaks 2040. Viis kõige ekstreemsemat kuumalainet alates 1871 aastast leidsid aset alles peale 2000 aastat. Kuumalained on kaasa aidanud keskmise globaalse temperatuuri 0,5 °C kasvule. Hästi dokumenteeritud ulatusliku kuumalaine ja põua juhtum leidis aset Euroopas 2003. aastal suvel, mil juuli temperatuur oli keskmisest 6 °C kõrgem ja sademete puudujääk oli kuni 300 mm võrreldes pikaajalise keskmisega (Teskey *et al.*, 2014).

### 2.2 Muutused sademetes

Praegune globaalne hüdroloogiline tsükel erineb oluliselt 100 aasta tagasest tsüklist. Globaalne sademete jaotus võib nihkuda – sealjuures muutuvad kõrgemad laiuskraadid niiskemateks, aga subtroopika kliimatingimused kuivemateks. (Anderegg *et al.*, 2013). Prognoositakse, et sademete hulk võib suurened eeskätt boreaalsete metsade piirkonnas ning üleujutused ja paduvihmad hakkavad seal esinema sagedamini, mõjutades oluliselt taimede kasvu (Niu *et al.*, 2014; Stinziano & Way, 2014). Kreuzwieser & Rennenberg (2014) väidavad samuti, et enamik mudeleid ennustavad ekstreemsete sademetehulkade sagenemist.

Muutused sademete mustris toovad endaga kaasa suurenenud sademete hulga talvel ja kevadel, suurendades seega üleujutuse ohtu Kesk- ja Põhja-Euroopas, samas kui suviste sademete hulk võib oluliselt väheneda (Kreuzwieser & Gessler, 2010). Alates 1870. aastast on Euroopas sademete hulk talvekuudel suurenenud 19% võrra, suvekuudel aga langenud 3% võrra (Pretzsch *et al.*, 2014). Suurbritannia kohta prognoositakse, et kliimamuutus põhjustab 30% talviste sademete hulga kasvu ning 30% languse suvises sademete hulgas aastaks 2080 (Rahman *et al.*, 2014).

## 2.3 Muutused atmosfääri keemilises koostises

Tänu inimtegevusele kasvab kasvuhoonegaaside (metaani, diämmastikoksiidi, süsihappegaasi) kontsentratsioon atmosfääris. Industriaalajastu eelsest perioodist 21 sajandi alguseni on süsihappegaasi, metaani ja naerugaasi kontsentratsioon kasvanud vastavalt 36 (280-379  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 148 ( 715-1774  $\text{nmol mol}^{-1}$ ) ning 18 % (270-319  $\text{nmol mol}^{-1}$ ) võrra (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014; Pretzsch *et al.*, 2014). Tõenäoliselt jõuab atmosfääri  $[\text{CO}_2]$  2100. aastaks 730-1020 ppm'ni; seda peamiselt inimtegevuse tulemusena (Stinziano & Way, 2014). Troposfäärilise osooni kontsentratsioon on põhjapoolkeral kahekordistunud alates esimesest otsesest mõõtmisest 1874. aastal ja võib veelgi suurened 21. sajandi vältel (Hoshika *et al.*, 2013). Osooni, mis on moodustatud troposfääris fotokeemiliste reaktsioonide käigus lämmastikoksiidist ( $\text{NO}_x$ ) ja orgaanilistest lenduvatest ühenditest (VOC), peetakse kõige fütotoksilisemaks gaasiliseks saasteaineks metsapuudele ja teistele taimedele nii maa- kui ka linnapiirkondades (Hartikainen *et al.*, 2009).

### 3. Puittaimede adaptatsioonid muutuvatele tingimustele

Tuleb arvestada, et kõrgemad õhutemperatuurid ja suurenenud potentsiaalne evapotranspiratsioon, samuti muutused hooajalistes sademete mustris suurendavad põua stressi, seda eriti semiariidsetes ja Vahemere piirkondades. Selles kontekstis sageneb taimede suremus, leiavad aset pikaajalised nihked taimestiku koosseisus, väheneb puittaimede radiaalne kasv ning suureneb võrastiku defoliatsioon (Marco *et al.*, 2014).

#### 3.1 Mullavee defitsiidi (põua) mõju

Taimed vajavad fotosünteesi toimumiseks süsihappegaasi. Õhulõhed peavad olema avatud, selleks et CO<sub>2</sub> saaks lehte difundeeruda. Kuid avatud õhulõhed põhjustavad veekadusid aurumise kaudu (Sykes, 2009). Kui keskkonnatingimused muutuvad liiga kuivadeks, siis on parimaks strateegiaks õhulõhede juhtivuse vähendamine ja nende ajutine sulgemine. See vähendab veekadusid, kuid samuti süsiniku omastamist mis kajastub vähenenud kasvus (Levesque *et al.*, 2014). Sagedasemad põuad ja kuumalained põhjustavad ka taimede kiiremat vananemist, vegetatsiooniperioodi lühendamist ning fotosünteesilise pinna kadu. 2003. aastal augustis leidis mitmel pool Kesk-Euroopas aset tugev defoliatsioon pöögimetsades, mis tõi kaasa lehepinna indeksi (inglise keeles „leaf area index“, LAI ) vähenemise. Taimed võivad muuta oma morfoloogiat kohanemiseks põuale, suurendades süsiniku allokatsiooni mitte lehtedesse vaid juurestikku ning vähendades seeläbi nende võsu/juure suhet, lehtede suurust, lehepinna indeksit (Marco *et al.*, 2014). Defoliatsioon näitab kasvutendentsi Lõuna-Euroopas, esinedes tammeliikidel nagu *Quercus pubescens* Willd., *Quercus pyrenaica* Willd., *Quercus frainetto* L. (Bussotti *et al.*, 2014). Hariliku pöögi populatsioonid, mis kasvavad Kesk ja Põhja-Euroopas näitavad tulevikus tõenäoliselt väiksemat defoliatsiooni määra kui Vahemere piirkondades ja Ida-Euroopas kasvavad pöögi populatsioonid. Seda seetõttu, et harilik pöök on väga tundlik keskkonnatingimuste muutustele (vähenenud sademete hulk ja kõrgemad õhutemperatuurid) (Marco *et al.*, 2014). Okaspuud ja igihaljad laialehised puud on tundlikumad

põua suhtes nende okaste/lehtede pikaajalise tõttu. Heitlehised puud on selles osas vähem tundlikud (Bussotti *et al.*, 2014).

Selleks et teha prognoose, kuidas tuleviku kliimamuutus mõjutab erinevaid bioome, on oluline mõista füsioloogilisi mehhanisme, mis põhjustavad puude suremust põua tingimustes. Hüdraulilise rikke (inglise keeles „hydraulic-failure“) hüpoteesi kohaselt kutsub mulla veesisalduse vähenemine esile ksüleemi vedelikusammaste kavitatsiooni ja taimede veevarustuse halvenemise. Puittaimedel on kujunenud välja struktuursed, funktsionaalsed ja bioloogilised mehhanismid, et kaitsta ksüleemi elemente transpordifunktsiooni kadumise eest. Uuringute kohaselt on suurema juhtsoone valendikuga ja suurema hüdraulilise juhtivusega puittaimed kavitatsioonile tundlikumad (Scholz *et al.*, 2013). Suurenenud põuataluvusega seotud morfoloogilised muutused sisaldavad õhulõhede arvu vähenemist, lehe rakuseinte paksenemist, õhulõhede sukeldumist sukulentidel ja kserofüütidel. Füsioloogilised muutused seisnevad õhulõhede vähenenud juhtivuses ja pindtiheduses, mis viivad vee aurumise vähenemisele lehtedest (Niu *et al.*, 2014).

Põua tingimustes väheneb pilvisus - see suurendab päikesekiirguse ja maapinna soojenemist, mis omakorda põhjustab õhu suhtelise niiskuse vähenemist. Sellest tingitud veeauru rõhu defitsiidi (inglise keeles “vapor pressure deficit”, VPD) tõus on põhjuseks suurenenud aurumisele. Edasine mulla kuivatamine kiirendab ja võimendab põua tagajärgi. Põuad võivad olla soodustavaks teguriks ka põlengute tekkimises. Kui tulevikus Lõuna-Ameerikas õhutemperatuur tõuseb 3 °C võrra siis metsatulekahjud võivad 2050 aastaks toimuda 60% sagedamini (Thornton *et al.*, 2014). Õhulõhede kontroll on taimede esmane vastus põua poolt tekitatud ksüleemielementide kavitatsioonile. Lehtede transpiratsiooni reguleeriv õhulõhede kontroll määrab lehtede veepotentsiaali. Erinevust minimaalse ksüleemielementide vee potentsiaali ( $\Psi_{min}$ ) ja ksüleemielementide vee potentsiaali vahel, mis põhjustab veejuhtivuse 50% kadu ( $\Psi_{50}$ ) nimetatakse hüdraulilise turvalise piiriks, mis võimaldab hinnata ksüleemielementide haavatavust madalatele veepotentsiaalidele. Liigid, mis on tundlikud kavitatsioonile (kõrgem  $\Psi_{50}$ ) kipuvad näitama madalamat hüdraulilise turvalisuse piiri ja võivad kogeda embooliat isegi kerge põua jooksul (Ogasa *et al.*, 2013). “Carbon-

starvation“ hüpoteesi kohaselt vähendab õhulõhede sulgemine veekadude vältimiseks süsiniku omastamist fotosünteesi käigus, mis koos jätkuva metaboolse nõudlusega süsivesikute järele põhjustavad taimede nälgimist (Niu *et al.*, 2014; Butt *et al.*, 2014).

Põud mõjutab oluliselt mullas toimuvaid protsesse. Vähenenud mullavee kättesaadavus piirab mikroobset tegevust mullas ning sõltuvalt põua intensiivsusest ja kestvusest võib täielikult peatada mikroobide metabolismi. Mulla mikroorganismide ning nende poolt eritatud ekso-ensüümide (näiteks proteaaside) liikuvus väheneb kui põud intensiivistub. Samuti on pärsitud mikroobide rakusisesed protsessid kui rakkude veekadu jätkub (Kreuzwieser & Gessler, 2010).

Hiljutised kliimamuutuste simulatsioonid näitavad, et sademete hulga tõus ei ole piisav, et kompenseerida suurenenud aurumist, mis on põhjustatud kõrgemate õhutemperatuuride ning piiratud niiskuse kättesaadavuse poolt (Fréchette *et al.*, 2011). Kuivemad tingimused, milledega võivad kaasneda metsapõlengute sagenemine ja intensiivistumine, võivad vähendada maapealset samblarinde kasvu ja seeläbi mulla temperatuuritingimusi.

### **3.2 Kõrgete temperatuuride mõju**

Soojemas kliimas toimub taimede kasv ja areng kiiremini, kuid liiga külm või liiga kuum ilm mõjutab negatiivselt nende kasvu ja paljunemist. Viimasetel aastakümnetel on dokumenteeritud mõnede põllumajanduslike kultuuride kiirenenud õitsemine ja küpsemine, mis on seotud kõrgemate õhutemperatuuride esinemisega. Maksimaalsete õhutemperatuuride suurenemine viib aga saagi vähenemiseni ning reproduktiivsus langeb (Teskey *et al.*, 2014). Kõrgedel temperatuuridel leiab aset netofotosünteesi langus, mis on tingitud mitmetest protsessidest - nagu näiteks suurenenud valgus- ja pimehingamisest (Eastaugh *et al.*, 2011); samuti ka vähenenud fotosüsteemi II aktiivsusest ja tülakoidide membraani kahjustustest, mis põhjustavad ATP sünteesi languse ja suurendavad tülakoidide membraani läbitavust H<sup>+</sup> ioonidele (Teskey *et al.*, 2014). On näidatud, et kuumastressi tolerantsus suureneb siis, kui esineb eelnev kokkupuude mõõdukalt kõrgete temperatuuridega. Näiteks musta kuuse (*Picea*

*mariana* (Mill.) seemikute eeltöötlemisel 38 °C juures (3 tundi päevas, 6 päeva jooksul) põhjustas vähendanud ja hilinenud okaste langemist 49 °C juures. 30 minutit väldanud kokkupuude temperatuuriga 49 °C põhjustas 100% kahjustusi seemikutes, mis ei saanud eeltöötlust, kuid kahjustas ainult 25% eeltöödeldud seemikutest. Termilise taluvuse suurenemine oli tõenäoliselt seotud kuumašokivalkude (inglise keeles „heat shock proteins“, HSP) sünteesiga, mille sisaldus tõusis termilist eeltöötlust saanud taimedes. Selliste madalmolekulaarsete proteiinide sünteesi on täheldatud nii mustal kuusel kui ka kanada kuusel *Picea glauca* (Moench) Voss (Teskey *et al.*, 2014).

Osadel taimedel jäävad õhulõhed avatuks ka kõrgetel temperatuuridel kui veeauru rõhu defitsiit on väga kõrge ja fotosüntees on vähenenud. Selline reaktsioon on dokumenteeritud ainult mõndadel liikidel ja tõenäoliselt kasutavad nad lehtede transpiratsioonilist jahutamist selleks, et vältida või minimeerida kuumastressi (Teskey *et al.*, 2014). Peab mainima, et kuumusega kokkupuutel toimub esialgu Rubisco aktiivsuse langus. Aktiivses olekus oleva Rubisco osatähtsus oli vähenenud umbes 30% võrra nii boreaalsel (*Populus balsamifera* L.) kui ka parasvöötme papli liigil (*Populus deltoides* L.), kui temperatuur oli 27 °C asemel 40°C (Teskey *et al.*, 2014).

Kõrgemate temperatuuridega kaasneb ka intensiivsem lenduvate orgaaniliste ühendite tootmine. Tänu oma pikale elueale ja suurtele mõõtmetele võivad puud toota lenduvaid orgaanilisi ühendeid (inglise keeles „volatile organic compounds“, VOC) palju suuremas hulgas kui teised taimed. VOC-id on orgaanilised molekulid, millel on piisavalt madal keemispunkt, mistõttu nad lähevad vedelast faasist gaasifaasi füsioloogiliselt realistliku temperatuuri juures. Kui need molekulid jõuavad gaasifaasi, siis võivad need difundeeruda kiiresti taimest atmosfääri. VOC-id on väga mitmekesine rühm, mis hõlmab >1700 lenduvaid keemilisi ühendeid. Keemiliselt kuuluvad VOC-id mitmesse rühma nagu aromaatsed ühendid (metüülsalitsülaat ja indool), alkaanid, alkeenid, alkoholid, estrid, aldehüüdid ja ketoonid. VOC tootmine võib olla pidev, kuid emissiooni määr varieerub suuresti vastuseks abiootilistele faktoritele, nagu valgus ja temperatuur. VOC tootmine võib olla ka indutseeritud, kus nende tootmine on aktiveeritud väliste abiootiliste tegurite poolt nagu mehhaaniline kahjustus

(põhjustatud tuule poolt) või tingitud fütotooksilistest saasteainetest ja välistest biotilistest faktoritest nagu patogeenid ja herbivoorid (Holopainen, 2011).

Terpeenid on VOC-ide kõige mitmekesisem rühm. Isopreen (1-metüül-1,3-butadieen) on kõige lihtsam terpeen (C<sub>5</sub>), mis on eritatud taimede poolt. Eeldatav aastane ülemaailmne isopreeni emissioon taimestiku poolt on  $> 600 \times 10^{12}$  g C (Holopainen, 2011). Üheks kõige tavalisemaks VOC-ks lühiajalisele kuumusele on isopreeni produtseerimine - seda sünteesivad puud perekondadest *Quercus*, *Populus* ja *Eucalyptus*. Isopreeni emissioon võib aidata stabiliseerida fotosünteesilist kompleksi tülakoidide membraanis. Isopreeni eraldavad ameerika haavad (*Populus tremuloides* Michx.) suutsid paremini toime tulla kuumusega (36-39 °C), kui *Betula papyrifera* Marsh. puud, mis isopreeni ei toota. Isopreeni ei talletata, vaid eritatakse kohe pärast tootmist (Teskey *et al.*, 2014). Lisaks sellele, on isopreen väga tõhus antioksüdant taimedes, olles kaitseks reaktiivsete hapniku ühendite vastu (Hartikainen *et al.*, 2009).

Taimed eralduvad ka muid lenduvaid aineid, sealhulgas lipoksügenaasi radadest saadud ühendeid, mida nimetatakse roheliste lehtede lenduvateks ühenditeks (inglise keeles “green leaf volatiles”, GLV). GLV-d vabanevad peamiselt pärast kudede mehhaanilist kahjustust ja herbivooriat, kuid samuti võivad kõrged O<sub>3</sub> kontsentratsioonid ja õhutemperatuurid stimuleerida nende emissiooni. Lisaks kaitse- ja taimede vahelisele kommunikatsioonile mõjutavad taimede poolt eraldatud VOC-id oluliselt õhu keemilisi protsesse nagu sekundaarsete aerosoolide teke ja [O<sub>3</sub>] (Holopainen, 2011). Isegi mõõdukas lehetäi rünnakul võib olla piisav, et esile kutsuda VOC emissiooni taimedes. Lehetäide rünnak põhjustas peamiselt virsikul (*Prunus persica* (L.) Batsch) metüül-salitsülaadi ja terpenoidi emissiooni samas kui kunstlikult taime haavates nende ühendite emissiooni ei täheldatud (Staudt *et al.*, 2010).

### 3.3 Madalate temperatuuride mõju

Puhkefaas on kõrgetel laiuskraadidel kasvavatel puudel ülioluline talvekülmade üleelamiseks. Seevastu õhutemperatuuri kasv võib muuta pungade puhkemise ajastamist ja teisi, puhkeseisundist väljumisega seotud protsesse. Kuna pungade puhkemine võib muutuda

varasemaks, võib suureneda ka varakevadiste külmade poolt tekitatud vigastuste tõenäosus (Hänninen, 2006). Kasvuperioodi jooksul võib külm hävitada pungasid ning kogu taime terminaalseid oksid. Lisaks sellele on külmakahjustatud taimed vastuvõtlikumad putukate ründe- ning haigustele (Nitschke & Innes, 2008). Prognoositavate kliimamuutuste stsenaariumite tulemuste põhjal võib harilikul ebatsugaal pungade puhkemine leida aset praegusest 10-21 päeva varem 2025. aastaks, 22-36 päeva varem 2055. aastaks ning 42-52 päeva varem 2085. aastaks. Puittaimed on eriti vastuvõtlikud külma suhtes kasvuperioodi esimestel nädalatel pärast pungade puhkemist (Nitschke & Innes, 2008). Näiteks on kuused seemikud tundlikumad soojema talve suhtes kui vanemad puud. See tundlikkus võib olla seotud vähenenud kaitsega, mida lumikate pakub lumi 0 °C lähedasel temperatuuril iseäranis kevadel, kui hilised külmad võivad põhjustada kahjustusi (Sykes, 2009).

Selleks et ellu jääda vee külmumisest madalamatel temperatuuridel, on parasvöötmes kasvutel puittaimedel kujunenud välja külmutamise vastased resistentsusmehhanismid. Külmakindluse sesoonne kujunemine on käivitatud fotoperioodi lühenemise ning temperatuuri languse poolt. Külmale aklimatsiooni perioodil väheneb taimekudede veesisaldus. Mulla temperatuuri langus vähendab juurerakkude membraani läbilaskvust veele. Seeläbi taime veevarustus juurestiku kaudu tasapisi väheneb, samas kui vesi jätkab aurustumist maapealsetest osadest, põhjustades kudede dehüdratsiooni. Samaaegselt sünteesivad taimed kasvuperioodil kogutud reservidest lahustavaid osmootseid ühendeid. Need ühendid etendavad kaitsvat rolli läbi osmoosi (vähendades tsütoplasma külmumistemperatuuri), krüoprotektsiooni (stabiliseerides membraani makromolekulide struktuuri) ning suurendavad vee viskoossust.

Taimed võivad saada külmakahjustusi, kui rakusisene vesi külmub või rakuväline vesilahuse külmutamine dehüdreerib rakke ohtliku määrani. Mitmeaastastel parasvöötme taimedel on seetõttu välja töötanud võime kohaneda elutegevuseks allpool vee külmumistemperatuuri. Need keskkonna stiimulid käivitavad füsioloogilisi ja keemilisi muutusi, mis kutsuvad esile taimede kõrgemat vastupanu külmumistemperatuuridele. Süsivesikute dünaamikat (eriti tärglise muundamist vesilahustavateks suhkruteks) on põhjalikult uuritud ja seostatakse taimede külmatolerantsuse kasvuga (Charrier *et al.*, 2013).

Sammal- ja lumikate on olulised mullapinna isolaatorid boreaalses tsoonis. Samblad püüavad kinni pealelangevat päikesekiirgust ja kasutavad seda fotosünteesiks. Arvestades nende madalamat soojusjuhtivust mulla pinnakihi võrreldes, loovad samblad füüsilise barjääri ning vähendavad seega mulla läbisoojenemist. Mulla temperatuur mõjutab selle toitainete dünaamikat, aeglustades orgaanilise aine lagunemist ja vähendades seega toitainete kättesaadavust. Lumi, millel on samuti madal soojusjuhtivus, takistab mulla külmumist talvel ning suuri temperatuuride kõikumisi sügisel ja kevadel luues seeläbi soodsamad tingimused mullaorganismidele ja mükoriissetele seentele (Fréchette *et al.*, 2011). Lisaks sellele pärsib läbikülmunud muld juurte kasvu ja ainevahetust, mis omakorda vähendab juurte veevoolu. Okaspuude okastes võib esineda vee defitsiiti kevadel, kui kõrge õhutemperatuur suurendab VPD-d ja transpiratsiooni, kuid läbikülmunud muld takistab vee omastamist juurte kaudu.

Kanada boreaalsed metsad (Quebec) erinevad kliimaatilisel Fennoskandia metsadest selle poolest, et seal esinevad ekstreemsemad aastased temperatuuri kõikumised, paksem talvine lumikate ja paksem metsaalune samblarinne. Nendes ökosüsteemides on risofääri temperatuur kontrollitud sammalde katvuse ja lumekatte poolt ning seetõttu võivad muutused mulla pinnakihi isolatsioonil oluliselt mõjutada puude füsioloogilisi protsesse. Näiteks must mänd (*Pinus nigra* J.F.Arnold) kasvab hästi külmadel, halvasti kuivendatud muldadel ja on tolerantne madalatele temperatuuridele. Seevastu ameerika haab eelistab soojemaid, hästi kuivendatud muldi ning on tundlikum madalatele temperatuuridele. Ida-Kanadas tehti kindlaks, et sambla lisamine lükkas edasi mulla sulamist kevadel 3 nädala võrra, kuid samblarinde eemaldamine põhjustas kõrgemat mulla temperatuuri ja kiirenenud lume sulamist. Looduslikes tingimustes oli lumikatte alune mulla temperatuur lähedane külmumispunktile, samas kui katmata mulla temperatuur oli pärast lume eemaldamist vahemikus  $-2...-7$  °C (Fréchette *et al.*, 2011).

### 3.4 Mulla liigniiskuse (üleujutuste) mõju

Inimtegevus - nagu taimestiku eemaldamine, ehitustööd ning põllukultuuride liigne niisutamine võib põhjustada üleujutuste sagenemist (Dat & Parent, 2012). Ka tugevad vihmasajud võivad põhjustada üleujutusi, kui sademete äravool on piiratud mullastruktuuri poolt. Mulla liigniiskus on peamine hapniku puuduse põhjus mullas (Kreuzwieser & Gessler, 2010). Üleujutuse regulaarset esinemist on põhjalikult uuritud lammi ökosüsteemides (Dat & Parent, 2012). Sellistes ökosüsteemides võib üleujutus tuua palju toitaineid ökosüsteemi, aidates kaasa metsade kõrgele tootlikusele. Teisalt, mulla füüsikalised ja keemilised omadused on väga mõjutatud üleujutusest, mis võib põhjustada üksikute toitainete kontsentratsioonide tõusu või langust (Kreuzwieser & Gessler, 2010).

Üleujutus toob mullas kaasa hapniku defitsiidi, sest üleujutusvesi sisenedes mulda, takistab hapniku difusiooni väliõhust. Taimed ja mikroobid tarbivad kiiresti ära mulla poorides oleva hapniku, mis põhjustab hüpoksilisi (hapniku madal kontsentratsioon: mitokondriaalse hingamise vähenemine) või anoksilisi (hapniku puudus) tingimusi (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Lisaks sellele muutuvad üleujutusest tingitud hapnikupuuduse tõttu mulla füσιοkeemilised omadused, nagu pH (vesinikeksponent) ja redokspotentsiaal. Vähenenud gaasi difusiooni kiirus mulla ja atmosfääri vahel põhjustab gaasiliste ühendite akumulatsiooni üleujutatud mullas (taimehormoon etüleen, ainevahetuse produkt süsinikdioksiid). Hapniku kättesaadavus mõjutab mulla mikroobikooslusi ja protsesse mis tekitavad muutusi mulla keemilises koostises. See võib põhjustada vähenenud oksüdeeritud toitainete kättesaadavust ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ) ning suurendada redutseerunud orgaaniliste ühendite osakaalu (alkaanid, hapad, karbonüülid, jt), mis võivad taimedele olla toksilised (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Peamised puude füsioloogilised reaktsioonid üleujutusele on fermentatiivsete radade stimulatsioon ning kiirenenud glükolüütiline vool. Paljud energiamahukad anaboolsed protsessid aeglustuvad energiakriisi ületamiseks. Oluliseks üleujutuse tolereerimise mehhanismiks on glükolüüsi protsessi pidev varustamine süsivesikutega, eriti juurtes. Protsessid, mis tarbivad palju energiat, on pärsitud hüpoksia tingimustes. Näiteks rakuseina

komponentide (tselluloos, ligniin, hemitselluloos) biosüntees. Kooskõlas aeglustunud anaboolsete protsessidega, on üleujutatud kasvukohtade puudel täheldatud vähenenud kasvu (Kreuzwieser & Rennenberg, 2014). Talviste sademete ennustatud kasv mõnedes Euroopa piirkondades võib põhjustada hüpoksiat mitmetel liikidel nagu näiteks harilikul pöögil (*Fagus sylvatica* L.). Selle tulemusena leiavad aset juurte kahjustused ning puud muutuvad tundlikumateks suvisele põuale (Bussotti *et al.*, 2014).

Regulaarselt üleujutatud ökosüsteeme asustavatel puuliikidel on arenenud adaptiivsed strateegiad selleks, et liigniiskusest tingitud stressiga toime tulla. Märgaladel kasvavad liigid lülitavad sisse stressi vältimise strateegiaid, mis põhinevad morfoloogilistel-anatoomilistel iseärasustel. Paljud üleujutusi taluvad liigid moodustavad õhulõvesid puude tüve alusel vastuseks üleujutusele. Need organid soodustavad gaasivahetust taimekudede ja keskkonna vahel. Seega võimaldavad õhulõved hapniku paremat omastamist, kuid samas aitavad need kaasa gaasiliste ühendite (süsihappegaasi, etanooli, atsetaaldehüüdi) vabastamisele atmosfääri. Teiseks oluliseks adaptatsiooniks üleujutusele on lisajuurte moodustamine. Need juured tekkivad siis, kui primaarne juurestik on kahjustatud hapnikupuuduse tingimustes. Nendes juurtes on suur rakuvaheruumide osakaal, mis hõlbustab hapniku transporti. Kesk-Amazonase piirkonna puudel nagu *Salix martiana* Leyb. ja *Tabernaemontana juruana* (Markgr.) K.Schum. ex J.F.Macbr näidati, et atmosfääri-hapniku peamiseks sisenemiskohaks taime on õhulõved lisajuurtel. Muljetavaldavad lisajuurte näited on *Rhizophora* ja *Avicennia* puude tugijuured, mis kasvavad mangroovimetsade ökosüsteemides. Kolmandaks peamiseks adaptatsiooniks on aerenhüümi moodustamine. Õhuruumide moodustamine suurendab juurte kudede poorsust, hõlbustades hapniku difusiooni juurtesse ning aidates kaasa fütotoksiliste lenduvate metaboliitide (atsetaaldehüüdi, etanooli) ekspordile.

### 3.5 Osooni mõju

Osooni sisenemisel õhulõhede kaudu lagundatakse see kiiresti apoplastis ning tekivad reaktiivsed hapnikuühendid (inglise keeles “reactive oxygen species”, ROS), mis võivad põhjustada rakkude vigastusi ning kahjustada taimede kasvu ja produktsiooni. Kõrgeenenud

õhutemperatuurid indutseerivad liigset ROS moodustumist, põhjustades oksüdatiivse stressi taimedes. Oksüdatiivne stress mõjutab taimi mitmel moel, põhjustades sealhulgas kiirenenud raugastumist, langenud fotosünteesilist efektiivsust ja rakulisi vigastusi, mida on täheldatud nii puudel kui rohttaimede liikidel mis on kasvanud kõrgenenud  $[O_3]$  (Hartikainen *et al.*, 2009). Kuid taimed omavad resistentsusmehhanisme  $O_3$  poolt esilekutsutud stressile. Kui taimed puutuvad kokku osooniga, siis õhulõhede ava suurus ning õhulõhede juhtivus väheneb. Õhulõhede sulgemist võib samuti põhjustada lehesisene  $[CO_2]$  tõus, mis tuleneb osooni poolt indutseeritud süsiniku assimilatsiooni inhibeerimisest kloroplastis. Lisaks on mitmed uuringud leidnud tõendeid, et  $O_3$  kutsub esile õhulõhede sulgumist, mis tuleneb sulgrakkude  $K^+$  kanalite ja  $Ca^{2+}$  muutunud homöostaasist (Hoshika *et al.*, 2013).

Taime vastus  $[O_3]$  ja kõrgenenud õhutemperatuurile sõltub kokkupuute intensiivsusest ja kestusest, taimeliigist, genotübist ning taime arenguetapist. Lisaks mõjutavad õhulõhede reaktsiooni osoonile erinevad väliskeskkonna tegurid, nagu vee kättesaadavus ja toitained. Ka lehtede struktuursed iseärasused, nagu lehe paksuse või intertsellulaarse ruumi osakaalu muutmine iseloomustavad taime tolerantsust või tundlikkust nende stressifaktorite suhtes. Paksemate lehtede ja vähenenud rakkudevahelise ruumi osakaaluga liigid näitavad  $O_3$  suhtes tolerantsust, samas kui õhemate lehtede ning väiksema sammaskoe ja kobekoe suhte ja suurenenud rakkudevahelise ruumi osakaaluga taimed näitavad  $O_3$  suhtes suuremat tundlikkust (Hartikainen *et al.*, 2009).

### **3.6 Süsihappegaasi mõju**

Puittaimi iseloomustab C3 fotosünteesi rada. Seetõttu mõjutab nende kasvu, tootlikkust ja toitainete nõudlust oluliselt atmosfääris olev  $[CO_2]$  ja kasvukoha temperatuur. Arusaam sellest, kuidas taimed reageerivad kasvavale süsihappegaasi kontsentratsioonile on hädavajalik mõistmises kogu globaalse kliimamuutuse mõju maismaaökosüsteemidele (Leakey *et al.*, 2009). Maismaaökosüsteemid on juba preaegu kõrgenenud  $[CO_2]$  tingimustes võrreldes Miotseeniga. Valitsustevaheliste Kliimamuutuste Nõukogu (inglise keeles „Intergovernmental Panel on Climate Change“, IPCC) prognooside järgi kasvab kasvuhoonegaasi kontsentratsioon ka

tulevikus. Igasugune edasine [CO<sub>2</sub>] kasv mõjutab tõenäoliselt oluliselt taimede kasvu nii otseselt (stimuleerides fotosünteesi) kui ka kaudselt - kutsudes esile planeedi keskmise temperatuuri kasvu (Kreuzwieser & Gessler, 2010).

### 3.6.1 Positiivne mõju

Suurenenud CO<sub>2</sub> kontsentratsioon atmosfääris mõjutab otseselt puude füsioloogiat. Praeguse CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni tasemel on fotosüntees piiratud RuBisCO karboksüleerimise võimsuse poolt. Seega - suurenenud süsihappegaasi kontsentratsioonid võivad stimuleerida fotosünteesi ning suurendada taimede produktsiooni (Asshoff et al., 2006). Näiteks, suurenenud [CO<sub>2</sub>] (550 ppm) suurendas ameerika haava (*Populus tremuloides* Michx.) lehepinna indeksit ja fotosüsteemi II efektiivsust. Lisaks otsesele mõjule fotosünteesile ja kasvule, suurendas [CO<sub>2</sub>] kasv ka vee kasutamise efektiivsust (inglise keeles „water-use efficiency“, WUE), potentsiaalselt suurendades põua tolerantsust (Stinziano & Way, 2014).

Godbold et al., (2014) leidsid, et kõrgenenud [CO<sub>2</sub>] kiirendab süsiniku allokatsiooni juurtesse ja mükoriitsetele sümbiontidele ning suurendab tsütokiniinide tootmist, mis aitavad pärsida lehtede vananemist. Teskey et al., (2014) märkisid, et kõrgenenud atmosfääri CO<sub>2</sub> kontsentratsioon võib leevendada kuumastressi tagajärgi. Ilmnes, et CO<sub>2</sub> kontsentratsioonil 180 μmol<sup>-1</sup> oli fotosünteesi temperatuuri optimum 20 °C juures, samal ajal kui kuni CO<sub>2</sub> kontsentratsioonil 700 μmol<sup>-1</sup> oli temperatuuri optimum 38 °C juures. Näiteks kreosoodi-põõsa taastumine üheksapäevasest kuumalainest oli kiirem kõrgenenud CO<sub>2</sub> kontsentratsioonil (Teskey et al. 2014). Kõrgenenud süsihappegaasi sisaldus põhjustab õhulõhede osalist sulgemist paljudel (iseäranis laialehistel) puuliikidel, võimaldades säilitada mulla niiskust ning suurendada transpiratsiooniks vajaliku vee kättesaadavust kasvuperioodi vältel (Teskey et al. 2014).

### 3.6.2 Negatiivne mõju

Kõrged CO<sub>2</sub> kontsentratsioonid võivad mõjutada taimi ka negatiivselt, näiteks vähendades külma tolerantsust. Seda täheldati metsapiiril kasvaval euroopa lehisel; samas ei täheldatud sellist efekti konksmännil (*Pinus uncinata* Raymond ex A. DC.). Kuigi suurenenud

[CO<sub>2</sub>] vähendab õhulõhede juhtivust lehe tasemel, siis võrastiku lehtede pindala pigem kasvab ning see võib põhjustada taime veekao suurenemist. Samas võib vähenenud aurumine põhjustada lehestiku temperatuuri kasvu ja seeläbi süvendada kuumastressi (Stinziano & Way, 2014; Teskey *et al.*, 2014).

### 3.7 Muutused toitainete kättesaadavuses

Toitainete ringlus taimede ja mulla vahel on üks olulisemaid ökosüsteemi toimimise protsesse. Toitainete kättesaadavus võib piirata ökosüsteemide tootlikkust ja isegi taimede ellujäämist. Kuigi vaid 16 keemilist elementi on vajalikud kõrgematele taimedele, siis ka ühe elemendi puudumisel ei ole taimed võimelised jätkama oma elutsükli. Vastavalt iga elemendi doosile mis on vajalik taimede normaalseks kasvuks, liigitatakse neid makro- ja mikroelementideks. Makrotoitaineid vajatakse suurel hulgal ja nad moodustavad tavaliselt rohkem kui 0,1% taimede kuivmassist (C, H, O, N, P, K, Ca, Mg, S); samas mikroelemente vajatakse väikestes kogustes ning nad moodustavad kuivmassist vaid 0,05% (Zn, Fe, Mn, Cu, B, Mo, Cl) (Lukac *et al.*, 2010). Toitainete omastamine on temperatuurist väga sõltuv protsess. Toitainete omastamine suureneb õhutemperatuuri tõustes kuni optimaalne temperatuuri lävi on saavutanud. Näiteks harilikul kuusel oli ammoniumi omastamine maksimaalne 20 °C juures, kuid kõrgematel temperatuuridel hakkas omastamise määr langema ((Lukac *et al.*, 2010). Ka kivimite murenemine ja porsumine on väga olulised toitainete allikad ning nende määr sõltub suuresti mulla temperatuurist ja niiskusest. Kasvav õhutemperatuur kiirendab toitainete vallandumist mulla mineraalsest osast, samas kui vähenenud mulla niiskus võib seda protsessi piirata (Lukac *et al.*, 2010).

Taimede fotosünteesilist aktiivsust ja kasvutempot võib stimuleerida N lisamisega N-vaestes tingimustes. Samuti muudab pikaajaline kokkupuude kõrgeenenud [CO<sub>2</sub>] lehtede N sisaldust. Lämmastiku jaotus lehestikus ja samuti N omastamine on peamised tegurid mis mõjutavad lehtede N kontsentratsiooni. Täheldatud lehtede N sisalduse langus kõrgeenenud [CO<sub>2</sub>] on tingitud vähenenud N omastamisest biomassi ühiku kohta (Kreuzwieser & Gessler, 2010). Suurenenud N ladestumine taimes stimuleerib lehepinna kasvu, mis võib omakorda

vähendada põua taluvust. Lisaks sellele põhjustab oksüdeeritud N ladestumine muutusi mulla hapestumises ning aluseliste kationide kadusid (Ca). Vähenenud kaltsiumi kättesaadavus võib rikkuda rakumembraani talitlust, vähendades külma tolerantsust ning suurendades potentsiaali külmumisest tingitud vigastuste tekkeks. Seega võivad mulla N sisaldus ja kliimamuutus muuta koosluse liigilist koosseisu põua- ja külmakahjustuste kaudu, vähendades seeläbi bioloogilist mitmekesisust (Marco *et al.*, 2014).

Lämmastiku (N) kõrval on väga oluline makroelement fosfor (P), mida kasutatakse energia salvestamiseks ja ülekandmiseks ning see on oluline nukleiinhapete, koensüümide, nukleotiidide, fosfoproteiinide ja fosfolipiidide struktuurielement. Orgaanilise P osakaal metsa mullas on väga varieeruv ning selle kättesaadavus on sõltuvuses juurte poolt toodetud ektoensüümide, mükoriisestest hüüfidest ja mulla mikroorganismidest. On täheldatud, et fosfori ja fosfaatide ( $PO_4^{3-}$ ) kontsentratsioonid langevad hariliku pöõgi maapealsetes ja maa-alustes kudedes juba pärast 3 nädala pikkust eksperimentaalset põuda (Lukac *et al.*, 2010).

Taimed saavad kasu kooseksisteerimisest seentega - mükoriisast. Nii endo- kui ka ektomükoriisa parandab taimede veevarustust ning mõjutab toitainete omastamist. Lisaks sellele, pakub ektomükoriisa kaitset patogeensete mikroorganismide vastu. Erinevalt endomükoriisast, on ektomükoriisa tundlikum kõrgele mulla niiskuse sisaldusele ja üleujutustele. On täheldatud, et puud mis kasvavad perioodiliselt üleujutatud aladel, moodustavad peaaegu eranditult endomükoriisat, samas kui parema äravooluga aladel moodustavad sama liigi puud tavaliselt ektomükoriisat (Kreuzwieser & Gessler, 2010).

## 4. Ekstreemsete ilmastikumuutuste tagajärjed

Globaalse soojenemise ja vähenenud vee kättesaadavuse tagajärjed on juba näha kogu maailmas. Euroopas põhjustasid pikaajaline vee defitsiit ja suured põuad puude suremust, olulist metsa pindala vähenemist ning taimkatte muutusi kuivadel uurimisaladel ning liikide leviala servades (Levesque *et al.*, 2014).

### 4.1 Metsade hävimine ja puude suurenenud suremus

Ulatuslik metsade suremus võib muuta kohaliku, piirkondlikku ja ülemaailmset süsiniku bilanssi. Metsad salvestavad süsinikku tunduvalt rohkem kui atmosfäär ja metsade hävimisel jaotuvad ümber ökosüsteemi sisesed süsiniku varud ja vabastatakse rohkem süsinikku tagasi atmosfääri. On võimalik, et laialt levinud metsa suremus võib muuta käesoleva sajandi jooksul maailma troopilised metsad süsiniku neelajast suureks süsiniku allikaks (Allen *et al.*, 2009). Minevikus aset leidnud massilised puude ja metsade hävimised on põhjalikult dokumenteeritud. Siiski ei saa neid sündmusi seostada tingimata vaid kliimamuutustega.

**Euroopa.** Euroopas oli hiljutine puude suurenenud suremus seotud kuivade ja kuumade keskkonnatingimustega aastatel 1990-2000 Vahemere piirkonnas. Eriti suur erinevate puuliikide suremuse määr oli Hispaanias; suurenenud oli tamme, kuuse, pöõgi ja männi suremus Prantsusmaal (tingituna kuumalainest 2003 aasta suvel). Tugev põud 2000. aastal hävitas palju *Abies cephalonica* L. puistuid Kreeka mandriosas. Kaugemal põhjas põhjustas suvine põud koos biotiliste stressifaktoritega hariliku tamme suurenenud suremust Poolas, hariliku kuuse suurenenud suremust Kagu-Norras ja siberi kuuse (*Picea obovata* Ledeb.) suurt suremust Loode-Venemaal (Allen *et al.*, 2009). Arvatakse, et ka kastanipuu (*Castanea*) ei saa püsida tuleviku kliimatingimustes, sest ta on väga nõudlik toitainete ja valguse suhtes ja näitab kõrget defoliatsiooni määra kogu Euroopas (Marco *et al.*, 2014). Hariliku tamme (*Quercus robur* L.) kõrge suremuse tulemuseks on muutunud vanuseklassilised proportsioonid ja vähenenud seemikute uuenemine (Levanic *et al.*, 2011). Põua tagajärjel toimus ulatuslik hariliku männi

suremus aastatel 1940-1955 Šveitsis; hariliku tamme suremus paljudes Euroopa riikides pärast tugevaid põudasid aastatel 1892-1897, 1910-1917, 1922-1927, 1946-1949 (Allen *et al.*, 2009).

**Aasia.** Malaisias ja Indoneesias Kalimantani troopilistes niisketes metsades põhjustasid puude suremust El Niño nähtusest tingitud põuad aastatel 1982/1983 ja 1997/1998. Lõuna-Koreas on põuade tulemusel suurenenud korea nulu (*Abies koreana* E.H.Wilson) suremus, Saudi Araabias abessiinia kadaka (*Juniperus procera* Hochst. ex Endl.), Türgis mitmete männi- ja kuuseliikide suremus. Hiljutised põuad põhjustasid Ida-Hiinas *Pinus tabulaeformis* Carr. puistute hävimist enam kui 0,5 miljonil hektaril. Põud põhjustas samuti Meyeri kuuse (*Picea meyeri* Rehd. & E.H.Wilson) ulatuslikku suremust Põhja-Hiinas aastatel 1920-1930 (Allen *et al.*, 2009).

**Aafrika.** Puude suurenenud suremus Aafrikas on seotud põuadega. Aastatel 1876-1881 põhjustas tugev põud Põhja-Aafrikas on põhjustatud atlase seedri (*Cedrus atlantica* (Endlicher) Carrière) suurenenud suremust Morokost kuni Alžeeriani (Allen *et al.*, 2009).

**Põhja-Ameerika.** Alates 1997 aastast on põuad ja kuumalained kogu Põhja-Ameerika lääneosas viimase kümne aasta jooksul põhjustanud ulatuslike putukarüüste masspuhanguid ja puude suurenenud suremust, mõjutades metsi 20 miljonil ha Alaskast kuni Mehhikoni. Mandri idaosas on suurenenud *Quercus* perekonna liikide suremus (Allen *et al.*, 2009).

**Lõuna- ja Kesk-Ameerika.** Põuad on võimendanud Costa Rica, Panama ja Kagu-Brasiilia troopiliste metsade suremust ja põhjustanud liigi *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Derst. ulatusliku suremust kogu Amazonase piirkonnas 2005. aastal. Ulatuslik *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pichi-Serm. & Bizzarri suremus leidis aset El Niño tagajärjel aastatel 1910-1920 ning 1950-1960 Argentinas (Allen *et al.*, 2009).

**Austraalia.** Kirde-Austraalia paras-niiskes metsades on mitmeaastased põuad suurendanud eukalüpti ja *Corymbia* perekonna liikide suremust ning on põhjustatud ka akaatsia (*Acacia*) suurenenud suremust. On tõendeid põua poolt põhjustatud lõunapöogi (*Nothofagus*) suurenenud suremusest Uus-Meremaal. Massiline eukalüpti, akaatsia ning *Callitris* liikide

suremus terve 20 sajandi vältel oli põhjustatud tugevatest põudadest Kirde-Austraalias (Allen *et al.*, 2009).

Tulemused näitavad, et kliimamuutusest tingitud suremus on oluliselt kõrgem noortes metsades. Arusaam sellest, kuidas noored metsad reageerivad kliimamuutustele on väga oluline selleks, et ennustada boreaalsete metsade vastust tulevastele kliimamuutustele (Hanson *et al.*, 2001). Näiteks ameerika haava, palsampapli (*Populus balsamifera* L.), musta kuuse ja kanada kuuse (*Picea glauca* (Moench) Voss) prognoositav aastane suremus oli 1958-2007 kasvanud noortes metsades vastavalt 2,88%, 4,70%, 5,64% ja 8,18%. Seevastu vanades metsades aga 1,65%, 2,24%, 3,89% ja 4,12% (Luo & Chen, 2013).

## 4.2 Putukarüüste puhangud

Temperatuur mängib olulist rolli putukate ja seente arvukuse ja leviku määramisel (Pinkard *et al.*, 2011). Kuna putukad on poikilotermised organismid, siis suurendab globaalne soojenemine nende talvist ellujäämist ja arengu kiirust, suurendades seeläbi nende populatsioonide arvukust ja rüüstepuhangute riski (Lindner *et al.*, 2014). Soojad ilmastikutingimused mõjutavad otseselt putukate populatsioonide dünaamikat (Allen *et al.*, 2009; Pinkard *et al.*, 2011). Taimede vastus putukate poolt põhjustatud defoliatsioonile sõltub kahjuri rünnaku sagedusest ja kestusest. Fotosünteesi määr kasvab defoliatsiooni sageduse suurenemisel ehkki fotosünteesiv lehepind väheneb (Pinkard *et al.*, 2011).

On täheldatud hariliku männi lõunapoolsete populatsioonide hukkumist Hispaanias putukarüüste tagajärjel. Oma lõunapoolseima leviku piiril on selle liigi kõrge suremus seotud kahjurite puhangutega (Ge *et al.*, 2011). Boreaalsetes piirkondades on hariliku männi suremus mõjutatud suurenenud kooreüraski populatsioonide poolt, olles seotud pehmede talvedega (Bussotti *et al.*, 2014; Grace *et al.*, 2002). Uuringust selgus, et seentega sümbioosis oleva kooreüraski populatsioon oli pärsitud monoterpeenide poolt (p-tsümeen ja terpinolen), mida eritatakse näiteks Jeffrey männi (*Pinus jeffreyi* (Balfour) Murray) poolt (Holopainen, 2011).

Ajaloolistest herbaariumi eksemplaaridest oli leitud palju *Melanaspis tenebricosa* putukate valmikuid. Ajaloolises andmekogumis oli putukate rohkus maksimaalne optimaalses temperatuuris vahemikus (16,7-26,1 °C); kuid valmikute arvukus oli väiksem kuumemate ja jahedamate temperatuuridega aladel. Taimemahla imevad herbivoorid nagu *Melanaspis tenebricosa* kahandavad peremeestaime ressursse, vähendades taime fotosünteesi, kasvu ning paljunemist (Youngsteadt *et al.*, 2014).

Metsad salvestavad 45% süsinikku (umbes 1600 Pg C), panustades 50% maismaa primaarproduksiooni (Wei *et al.*, 2014). Kahjurite tegevus võib aga oluliselt mõjutada metsade neto primaarproduksiooni (inglise keeles "Net primary production", NPP). Seda illustreerib mäestiku-männiüraski (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) näide. See liik põhjustas ulatusliku puude suremust, NPP vähenemist ning muutusi metsa liigilises koosseisus Põhja-Ameerika männimetsades (Pinkard *et al.*, 2011). Hinnanguliselt võivad mardikate massilised puhangud põhjustada süsiniku 270 megatonni suurust vähenemist aastatel 2000-2020, muutes metsa väikesest süsiniku neelajast suureks süsiniku allikaks. Samuti on täheldatud interaktsioone põua tugevuse ja floemi mahla imevate putukate (*Cardiaspina* spp.) vahel. See putukaliik muutis *Eucalyptus delegatensis* Labill. puistu läbi suurenenud puude suremuse ja vähenenud NPP kombinatsiooni CO<sub>2</sub> neelajast CO<sub>2</sub> allikaks.

Suur lämmastiku ja vee kättesaadavus võib suurendada puude taastumise määra defoliatsioonist, suurendades fotosünteesi määra, kuigi need tingimused võivad mõningatel juhtudel suurendada tõenäosust saada tulevikus kahjustusi sekundaarse kaitse keemiliste muutuste tõttu (näiteks tanniinide, fenoolide ja eeterlike õlide vähenenud kontsentratsioonid) (Pinkard *et al.*, 2011).

Põud suurendab paljude puuliikide vastuvõtlikkust putukarüüstele. See võib olla seotud selliste teguritega nagu vähenenud sekundaarsete kaitseühendite kontsentratsioonid, patogeeni kasvu soodustavate ühendite kontsentratsioonide (nagu glükoos) tõus, muutused peremeeskoe veesisalduses mis soodustab patogeene sisenemist tüvesse (Pinkard *et al.*, 2011). Kõrgemad õhutemperatuurid võivad soodustada ka mitte-putukatest kahjurite levikut, nagu

seeda on patogeensed seened. Lisaks sellele, kehvad mullaomadused koosmõjul põuaga põhjustavad vähenenud vaikude voolu ning kaitset putukate vastu. See võimaldab hiljem mardikalistega sümbioosis olevatel seentel koloniseerida ja ummistada maltspuitu, põhjustades kavitatsiooni ja transpiratsiooni vähenemist, võrade kuivatamist ja puude suurenenud suremust (Allen *et al.*, 2009).

Juurte kahjurid, vähendades juurte biomassi ja kasvu, mõjutavad taime võimet omastada vett ja toitaineid, mis omakorda kaudselt mõjutab fotosünteesilisi protsesse. Näiteks hallitusseen *Phytophthora cinnamomi* põhjustab lehestiku värvuse muutust, enneaegset lehestiku vananemist ja potentsiaalselt suurenenud suremust. Näiteks põhjustas *Phytophthora cinnamomi* 19% fotosünteesi vähenemise harilikul kastanil (*Castanea sativa* Miller) (Pinkard *et al.*, 2011).

Patogeen, mis põhjustab ebatsuga okka pudetõve on askomütseet (*Phaeocryptus gaeumannii* (T. Rohel)). Pärast umbes aasta kestnud inkubeerumist, mille jooksul mütseel koloniseerib okaste pinda ja sisemust, hakkab mütseel tootma viljakehi ning blokeerib õhulõhesid. See blokeerumine põhjustab olulist õhulõhede juhtivuse ja fotosünteesi vähenemist. Kui umbes 25-30% õhulõhesid on blokeeritud, siis jõuavad okkad negatiivse süsinikubilansini, muutuvad klorootilisteks ning langevad maha. Sellest tulenevalt võib puude kasv väheneda 20-50% võrra. *Phaeocryptus gaeumannii* ei toota ühtki toksiini ning ei põhjusta muud kahju peale süsihappegaasi difusiooni piiramise õhulõhede kaudu (Saffell *et al.*, 2014).

### 4.3 Liikide invasioon

Paljud puuliigid on elupaikadeks teistele liikidele ning nihked metsa koosseisus ja struktuuris mõjutavad teisi troofilisi tasemeid ökosüsteemis. Biootilised stressifaktorid, nagu invasiivsed putukkahjurid ja invasiivsed liigid võivad süvendada kliimaamuutustest põhjustatud stressi. Invasiivsed liigid võivad olla peamiseks probleemiks metsades kuna need vähendavad kohalike liikide arvukust ning mitmekesisust. Muud stressifaktorid (sealhulgas putukkahjurid) võivad hõlbustada invasiivsete taimede levikut ning kasvavad õhutemperatuurid võivad samuti

soodustada võõrliikide levikut (Fisichelli *et al.*, 2014). Euroopa Alpides on üldine trend, et liigirikkus kõrgel mägedes kasvab, kuna paljud lõunapoolse levikuga liigid liiguvad põhjapoole (kliima muutub soodsamaks). See võib põhjustada kohalike liikide väljasuremist, kuna uued liigid tõrjuvad vanu liike välja (Sykes, 2009).

Kuivades tingimustes näitab harilik mänd puittaimedele tüüpilist põua vältimise strateegiat. See liik vähendab õhulõhede juhtivust põua varases staadiumis, vältimaks embolismi ja ksüleemi hüdraulilise funktsiooni kadu, mis samaaegselt vähendab assimilatsiooni kiirust - seega ka kasvu. Hariliku männi võime taluda perioodilisi põuasid on aga piiratud ja see liik ei pruugi toime tulla ekstreemselt põuastes kasvutingimustes. Vastupidiselt, must mänd, mis pärineb Vahemere aladelt, on vähem mõjutatud tugevast mullavee defitsiidist. Sellel liigil esineb teistsugune põua vältimise strateegia - ta säilitab tõhusama õhulõhede kontrolli, et vähendada kuivades tingimustes veekadusid aurumise kaudu. See võimaldab säilitada positiivse süsiniku tasakaalu isegi kuivades oludes, muutes selle liigi vähem tundlikuks põuale (Levesque *et al.*, 2014).

## 5. Arutelu

Põhja-Euroopas toob tsonaalne õhuringlus endaga kaasa kõrgemaid talviseid õhutemperatuure ja madalamaid temperatuure suvel (Sepp & Jaagus, 2002). Aastatel 1951-2000 on Eestis täheldatud sademete hulga kasvu külmal poolaastal oktoobrist märtsini. Samuti on lumikatte kestus vähenenud 17-20 päeva võrra sisemaa piirkondades ning 21-36 päeva võrra rannikul (Jaagus *et al.*, 2008). Kui samalaadsed ilmastikutrendid Eestis jätkuvad, siis võib puudel esineda rohkem mulla liigniiskusest tingitud probleeme nagu näiteks mulla hapniku vaegus. Kui üleujutusvesi siseneb mulda, takistab see hapniku difusiooni välisõhust ning tulemuseks on hüpoksilised tingimused.

Kuna Eestis ilmastik läheb niiskemaks, hariliku kuuse kasv, mis on väga tundlik põuade suhtes, võib olla soodustatud. Samuti harilik mänd, mis on üks Eesti peamistest puuliikidest võib muutuvates niiskemates kliimatingimustes kasvada paremini, kuna see liik samuti ei talu tugevaid põuasid. Kuid peab arvestama, et Eestis, kus aastane sademete hulk ületab summaarse aurumise, ei kasva selliseid puuliike, mis on väga tundlikud liigniiskusele. Samas võib eeldada, et kuigi Eestis läheb ilmastik tõenäoliselt niiskemaks, suureneb samal ajal ekstreemsete ilmastikunähtuste (sh. põudade) esinemise tõenäosus. Samal põhjusel võib kuivemas Kesk-Euroopas esineda üleujutusi. Seega võib suurimaks probleemiks olla ekstreemumite mõju.

Prognooside kohaselt muutub Kesk-Euroopas kliima kuivemaks, sademeid hakkab esinema harvemini ning põuade kestus võib pikeneda. Euroopa kolm peamist parasvöötme metsa puuliiki on harilik kuusk, euroopa nulg ja harilik pöök. Harilik kuusk on majanduslikult väga oluline ja laialt levinud liik Euroopas, kuid teda peetakse väga vastuvõtlikuks põuale. Euroopa nulg seevastu on Kesk-Euroopas laialt levinud okaspuu, mis on palju resistentsem põua suhtes. Seetõttu peetakse seda muutuvates kliimatingimustes võimalikuks alternatiiviks harilikule kuusele looduslikes ökosüsteemides. Ka harilik pöök on tolerantsem põua suhtes võrreldes hariliku kuusega. Sellest võib järeldada, et hariliku kuuse leviala võib Kesk-Euroopas tulevikus oluliselt kahaneda. Seda juhul kui õhutemperatuur jätkab suurenemist ning võivad

hakata domineerima põua-tolerantsemad puuliigid, nagu näiteks euroopa nulg. Näiteks musta mäнди (*Pinus nigra* J.F.Arnold) võib käsitleda potentsiaalse hariliku männi asendajana Kesk-Euroopa kuivas kliimas.

Kliimamudelid ennustavad olulist sademete hulga vähenemist ning pikenenud põuasid Lõuna-Euroopas, mille tulemusena võivad tekkida metsatulekahjud. Sellistes tingimustes võivad mõned puuliigid saada asendatud kserofüütsete põõsaste ja rohttaimedega.

## 6. Kokkuvõte ja järeldused

- Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks oli välja selgitada kuidas kliimamuutus ja ekstreemsed ilmastikutingimused mõjutavad puude talitlust ja kasvu ning millised adaptatsioonid võimaldavad paremini toime tulla muutuvates keskkonnatingimustes.
- Puittaimede esinemine ja suur mitmekesisus on väga oluline inimkonna jaoks. Metsades toodetakse suurt osa hapnikust, samuti on mets oluline elupaik paljudele organismidele ning on majanduslikult tähtis resurss. Oma pikaeealisuse tõttu on puittaimed väga tundlikud kliima muutustele, kuid neil esinevad mehhanismid ilmastiku- ja kliimamuutustega kohanemiseks.
- Leidsin, et kliimamuutuse tõttu paljude taimede ja teiste organismide levilad nihkuvad nii suurematele kõrgustele kui kõrgematele laiuskraaditele. Kuna keskkonnatingimused muutuvad soojemaks, siis paljud haruldased liigid ei suuda tõenäoliselt püsima jääda nende praegustes elupaikades. Näiteks paljud märgalade liigid ei pruugi enam ellu jääda kui toimuvad muutused märgalade hüdroloogias või kui märgalad kuivavad.
- Tuleb tunnistada, et kitsa geneetilise varieeruvusega endeemsed ja reliiktsed liigid või populatsioonid on kõrgelt ohustatud. Need liigid/populatsioonid vajavad ennetavat elupaikade säilitamist ja *ex-situ* kaitset (näiteks botaanikaaedades).
- Üheks suurimaks väljakutseks tänapäeva metsanduses on välja valida sellised liigiomased genotüübid, mis on suutelised kasvama teisenevates 21 sajandi kliimatingimustes mil prognoositakse kuumalainete sageduse ja kestuse kasvu, suurenenud temperatuuri kõikumisi ja põuade/üleujutuste suurenenud sagedust. Tuleb otsida puuliike, mis on tolerantsemad varieeruvatele keskkonnatingimustele ja võimelised tootma piisavas koguses kvaliteeset puitu.

## 7. Summary

- The aim of this thesis was to find out how climate change and extreme weather conditions affect the performance of the trees and woody plants and what adaptations are established in order to better cope with changing environmental conditions.
- The presence and high diversity of woody plants is very important for humanity. Forests are the lungs of the Earth- there is produced most of the oxygen; furthermore, they serve as a habitat for organisms and they are economically and energetically important. Trees are very sensitive to climate change, but they possess mechanisms to adapt to changes in weather and climate.
- I analysed that due to the ongoing climate change, extreme weather conditions will occur more frequently, thus greatly endangering the survival and growth of plants. Climate change has led to the increase of climatic extremes such as droughts, heat waves, torrential rain and cold.
- The habitat areas of many plants are shifting to the greater height and to the higher latitudes. As environmental conditions become warmer, many rare species cannot survive in their current locations due to the changes in air temperature and precipitation regime. For example, many wetland species may not longer survive if the changes in hydrology of wetlands occur or if these will dry out.
- One of the biggest challenges in today's forestry is to select those species specific genotypes that are able to grow in altered climatic conditions which may occur in the 21st century, which is projected in increases of the frequency and duration of heat waves, increased temperature fluctuations and increased drought frequency. It is essential to find tree species that are able to grow in altered environmental conditions and can produce in sufficient quantities high-quality wood.

## **8. TÄNUAVALDUSED**

Tahaksin öelda suur aitäh oma juhendajale Priit Kupperile, kes oli alati suureks abiks.

## 9. Kasutatud kirjandus

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2009) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**, 660-684.

Anderegg LDL, Anderegg WRL, Berry JA (2013) Not all droughts are created equal: translating meteorological drought into woody plant mortality. *Plant Physiology* **33**, 701-712.

Asshoff R, Zotz G, Körner C (2006) Growth and phenology of mature temperate forest trees in elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* **12**, 848-861.

Bussotti F, Pollastrini M, Holland V, Brüggemann W (2014) Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany* **111**, 91-113.

Butt N, Bebbler DP, Riutta T, Crockatt M, Morecroft MD, Malhi Y (2014) Relationships between tree growth and weather extremes: Spatial and interspecific comparisons in a temperate broadleaf forest. *Forest Ecology and Management* **334**, 209-216.

Charrier G, Poirier M, Bonhomme M, Lacoïnte A, Ameglio T (2013) Frost hardiness in walnut trees (*Juglans regia* L.): How to link physiology and modelling? *Tree Physiology* **33**, 1229-1241.

Dat JF & Parent C (2012) Differential responses in sympatric tree species exposed to waterlogging. *Tree Physiology* **31**, 115-118.

Eastaugh CS, Pötzelsberger E, Hasenauer H (2011) Assessing the impacts of climate change and nitrogen depositions on Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) growth in Austria with BIOME-BGC. *Tree Physiology* **31**, 262-274.

Ferranini A, Rossi G, Mondoni A, Orsenigo S (2014) Prediction of climate warming impacts on plant species could be more complex than expected. Evidence from a case study in the Himalaya. *Ecological Complexity*.

Fisichelli NA, Abella SR, Peters M, Krist FJ (2014) Climate, trees, pests, and weeds: Change, uncertainty, and biotic stressors in eastern U.S national part forests. *Forest Ecology and Management*.

Fréchette E, Ensminger I, Bergeron Y, Gessler A, Berninger F (2011) Will changes in root-zone temperature in boreal spring affect recovery of photosynthesis in *Picea mariana* and *Populus tremuloides* in a future climate? *Tree Physiology* **31**, 1204-1216.

Ghannoum O & Way DA (2011) On the role of ecological adaptation and geographic distribution in the response of trees to climate change. *Tree Physiology* **31**, 1273-1276.

Ge ZM, Kellomäki S, Peltola H, Zhao X, Wang KY, Väisänen H (2011) Impacts of changing climate on the productivity of Norway spruce dominant stands with a mixture of Scots pine and birch in relation to water availability in southern and northern Finland. *Tree Physiology* **31**, 323-338.

Godbold D, Tullus A, Kupper P, Söber J, Ostonen I, Godbold JA, Lukac M, Ahmed IU, Smith AR (2014) Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* x *tremuloides*. *Annals of Forest Science*, doi: 10.1007/s13595-014-0382-4.

Grace J, Berninger F, Nagy L (2002) Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* **90**, 537-544.

Hanson PJ, Todd DE, Amthor JS (2001) A six-year study of sapling and large-tree growth and mortality responses to natural and induced variability in precipitation and throughfall† *Tree Physiology* **21**, 345-358.

Hartikainen K, Nerg AM, Kivimäenpää M, Kontunen-Soppela S, Mäenpää M, Oksanen E, Rousi M, Holopainen T (2009) Emissions of volatile organic compounds and leaf structural

characteristics of European aspen (*Populus tremula*) grown under elevated ozone and temperature. *Tree physiology* **9**, 1163-1173.

Holopainen JK (2011) Can forest trees compensate for stress-generated growth losses by induced production of volatile compounds? *Tree Physiology* **31**, 1356-1377.

Hoshika Y, Watanabe M, Inada N, Koike T (2013) Model-based analysis of avoidance of ozone stress by stomatal closure in Siebold's beech (*Fagus crenata*). *Annals of Botany* **112**, 1149-1158.

Hänninen H (2006) Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiology* **26**, 889-898.

Jaagus J, Post P, Tomingas O (2008) Changes in storminess on the western coast of Estonia in relation to large-scale atmospheric circulation. *Climate Research* , doi: 10.3354/cr00725.

Kreuzwieser J & Gessler A (2010) Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology* **30**, 1221-1234.

Kreuzwieser J & Rennenberg H (2014) Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant, Cell and Environment* **37**, 2245-2259.

Leakey ADB, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DR (2009) Elevated CO<sub>2</sub> effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* **10**, 2859-2876.

Levanic T, Carter M, McDowell NG (2011) Associations between growth wood anatomy, carbon isotope, discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiology* **31**, 298-308.

Levesque M, Rigling A, Bugmann H, Weber P, Borang P (2014) Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* **197**, 1-12.

Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE, Reyer C, Delzon S, Maaten E, Schelhaas MJ, Lasch P, Eggers J, Maaten-Theunissen E, Suchow F, Psomas A, Poulter B, Hanewinkel M (2014) Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management. *Journal of Environmental Management* **146**, 69-83.

Lukac M, Calfapietra C, Lagomarsino A, Loreto F (2010) Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree Physiology* **30**, 1209-1220.

Luo Y & HYH Chen (2013) Observations from old forests underestimate climate change effects on tree mortality. *Nature Communications*, doi:10.1038/ncomms2681.

Marco A, Proietti C, Cionni I, Fischer R, Screpanti A, Vitale M (2014) Future impacts of nitrogen deposition and climate change scenarios on forest crown defoliation. *Environmental pollution* **194**, 171-180.

Niu S, Luo Y, Li D, Cao S, Xia J, Li J, Smith MD (2014) Plant growth and mortality under climatic extremes. *Environmental and Experimental Botany* **98**, 13-19.

Nitschke CG & Innes JL (2008) A tree and climate assessment tool for modelling ecosystem response to climate change. *Ecological Modelling* **210**, 263-277.

Ogasa M, Miki NH, Murakami Y, Yoshikawa K (2013) Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology* **33**, 335-344.

Pinkard EA, Battaglia M, Roxburgh S, O'Grady AP (2011) Estimating forest net primary production under changing climate: adding pests into the equation. *Tree Physiology* **31**, 686-699.

Pretzsch H, Biber P, Schütze G, Uhl E, Rötzer T (2014) Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications*, doi:10.1038/ncomms5967.

- Rahman M, Armson D, Ennos A (2014) Effect of urbanization and climate change in the rooting zone on the growth and physiology of *Pyrus calleryana*. *Urban Forestry & Urban Greening* **13**, 325-335.
- Saffell BJ, Meinzer FC, Woodruff DR, Shaw DC, Voelker SL, Lachenbruch B, Falk K (2014) Seasonal carbohydrate dynamics and growth in Douglas-fir trees experiencing chronic, fungal-mediated reduction in functional leaf area. *Tree Physiology* **34**, 218-228.
- Scholz A, Rabaey D, Stein A, Cochard H, Smets E, Jansen S (2013) The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species. *Tree Physiology* **33**, 684-694.
- Sepp M & Jaagus J (2002) Frequency of circulation patterns and air temperature variations in Europe. *Boreal Environment research* **7**, 273-279.
- Staudt M, Jackson B, El-Aouni H, Buatois B, Lacroze JP, Poëssel JL, Sauge MH (2010) Volatile organic compound emissions induced by the aphid *Myzus persicae* differ among resistant and susceptible peach cultivators and a wild relative. *Tree Physiology* **30**, 1320-1334.
- Stinziano JR, Way AD (2014) Combined effects of rising [CO<sub>2</sub>] and temperature on boreal forests: growth, physiology and limitations. *NRC Research Press* **92**, 425-436.
- Sykes MT (2009) Climate Change Impacts: Vegetation. *Encyclopedia of Life Sciences*, doi: 10.1002/9780470015902.a0022555.
- Teskey R, Wertin T, Bauweraerts I, Ameye M, McGuire MA & Steppe K (2014) Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plants, Cell & Environment*, doi: 10.1111/pce.12417.
- Thornton PK, Ericksen PJ, Herrero M, Challinor AJ (2014) Climate variability and vulnerability to climate change. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12581.

Youngsteadt E, Dale AG, Terando AJ, Dunn RR, Frank SD (2014) Do cities simulate climate change? A comparison of herbivore response to urban and global warming. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12692.

Wei S, Yi C, Hendrey G, Eaton T, Rustic G, Wang S, Liu H, Krakauer NY, Wang W, Desai AR, Montagnani L, Paw KT, Falk M, Black A, Bernhofer C, Grünwald T, Laurila T, Cescatti A, Moors E, Bracho R, Valentini R (2014) Data-based perfect-deficit approach to understanding climate extremes and forest carbon assimilation capacity. *Environmental Research Letters*, doi: 10.1088/1748-9326/9/6/065002.

Zwieniecki MA & Secchi F (2014) Threats to xylem hydraulic function of trees under 'new normal' conditions. *Plant, Cell and Environment*, doi: 10.1111/pce.12412.

**Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Aleksandra Keiboglarova,  
(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose  
„EKSTREEMSETE ILMASTIKUTINGIMUSTE ja KLIIMAMUUTUSTE  
MÕJU puittaimede TALITLUSELE ja KASVULE“.  
(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on Priit Kupper,  
(juhendaja nimi)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

30.04.2015

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, pp.kk.aaaa