

Tartu ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Marta Korts-Laur

**MULLAHINGAMISE ROLL METSAÖKOSÜSTEEMIDE SÜSINIKURINGES JA
SEDA MÕJUTAVAD TEGURID**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Mai Kukumägi

Tartu 2013

Sisukord

1.Sissejuhatus	3
2.Kirjanduse ülevaade	5
2.1.Keskkonnategurite mõju mullahingamisele	5
2.1.1.Temperatuur	5
2.1.2.Niiskus.....	11
2.2.Kliimamuutuste mõju	14
2.2.1.CO ₂ kontsentratsiooni ja temperatuuri tõus.....	14
2.2.2.Sademed	16
2.3.Mullahingamise komponendid ja seda mõjutavad tegurid	16
2.4.Metsamajandamise mõju mullahingamisele.....	21
3.Eksperimentaalne osa	23
3.1.Katseala kirjeldus ja meetodika.....	23
3.2.Tulemused	25
4.Arutelu.....	28
5.Kokkuvõte	31
6.Summary	32
7.Tänuavaldused.....	33
8.Kasutatud kirjandus.....	34

1.Sissejuhatus

Mullahingamine ehk mulla CO₂ voog on globaalse süsinikuringe üks suuremaid vooge (68-100 Pg C aastas) ning ühtlasi selle üks olulisemaid komponente (Raich ja Schlesinger 1992). Maismaa taimkate, eeskätt metsad on ookeani järel teiseks suureks süsiniku talletuskohaks ehk reservuaariks. Maismaa taimkate võib talletada umbes 650 Gt (10⁹ t) süsinikku aastas (Griffiths ja Jarvis 2005). Ookeani ja taimkatte kõrval on oluliseks talletuskohaks mullad. Mullas on 2/3 maismaa süsinikust (Klopatek 2002) ehk 3300 Gt süsinikku (Griffiths ja Jarvis 2005), mis on kaks kuni kolm korda rohkem kui atmosfääris või maismaa taimkattes. Looduslikud protsessid ning ka inimtegevus võivad põhjustada süsiniku emissiooni. Näiteks võivad maakasutuse muutused (nt metsaalade metsastumine või lageraie) põhjustada mulla orgaanilise süsiniku varu muutusi. Uuringute järgi moodustab 2000 aasta jooksul kogunenud süsiniku kadu atmosfääri mullast ja taimkattest 200-220 Gt (Griffiths ja Jarvis 2005). Teine väga oluline süsiniku emissioonide põhjustaja on fossiilsete kütuste põletamine, mis on hinnanguliselt umbes 6,0 Gt süsinikku aastas (Cline 1992). Kolmandaks toimuvad süsiniku emissioonid looduslike protsesside tulemusena, mida inimene ei saa mõjutada (nt metsatulekahjud) (Arain 2002).

Muld on oma koostise tõttu väga dünaamiline ja reageerib ümbritseva keskkonna muutustele. Süsiniku sidujana võib muld olla kas CO₂ talletaja või allikas. Metsad säilitavad üleüldist süsiniku tasakaalu, võttes atmosfäärist süsinikku fotosünteesi käigus süsihappegaasina, aga kui eraldumine hingamisena on suurem kui sidumine muutub metsa ökosüsteem süsiniku allikaks. Nii globaalsel kui regionaalsel tasandil on temperatuur ja niiskus mullahingamist oluliselt mõjutavad keskkonnategurid (Raich ja Schlesinger 1992, Lloyd ja Taylor 1994, Luo ja Zhou 2006). Seega mõjutavad kliimamuutused metsaökosüsteemi aineriinget. Juba praegu on tuvastatud temperatuuri tõus boreaalsetes metsades (Alcamo *et al.* 2002). Ennustatakse, et keskmine aastane temperatuur kasvab 1.8-4.0°C ja sademete sagedus ning tugevus muutub nii regionaalses kui ka globaalses skaalas järgmise sajandi jooksul (IPCC, 2007).

Metsaökosüsteemide mullahingamine moodustub juurte hingamisest, varise, juurte ning mulla orgaanilise aine lagunemisest pärit CO₂-st (Luo ja Zhou 2006). Viimase kahekümne aasta jooksul on läbi viidud palju uuringuid maismaa mullahingamist mõjutavate faktorite kohta (Saiz *et al.* 2006). Juure- ehk autotroofselt ja mikroobselt ehk heterotroofselt hingamisel on erinev temperatuuritundlikkus (Boon *et al.* 1998). Peenjuured on oma kõrge ringluse kiiruse tõttu tundlikud tõusvale temperatuurile, CO₂ ja nende interaktsioonile (Raich ja Schlesinger 1992) ning võivad mõjutada atmosfääri CO₂ sidumist aastaid. Boreaalsetes metsades on

juurehingamise osakaal kogu mullahingamisest 62-89% (Bonan 1993). Mikroobse ehk heterotroofse hingamise osakaal koguhingamisest võib veestressi ajal suureneeda (Hanson *et al.* 2000) ka näiteks talvel on mikroobse hingamise osakaal suurem, samuti on sel ajal mikroobse hingamise temperatuuritundlikkus suurem. Auto-ja heterotroofse hingamise osakaal kogu mullahingamisse varieerub suuresti ning nende komponentide hindamine oluline, kuid looduslikus keskkonnas on neid väga keeruline eristada.

Metsade langetamisest vabaneb igal aastal hinnanguliselt $1,6 \pm 1$ Pg süsinikku (Cline 1992). Suured süsiniku hulgad, mis on metsa kümnete või sadade aastate jooksul talletatud, võivad peale häiringut vabaneda atmosfääri lühikese aja jooksul peale häirimist. Mullahingamine varieerub erineva vanusega puistutes (Liski *et al.* 2002), samuti avaldab metsamajandamine süsinikuringele olulist mõju (Peng *et al.* 2008). Süsiniku sidumise ja varumise seisukohast on oluline majandamisviise arvesse võtta.

Minu töö eesmärgiks on anda ülevaade olulisematest metsaökosüsteemi mullahingamist mõjutavatest teguritest ja selle rollist globaalses süsinikuringes. Referatiivses osas räägin põhilistest mullahingamist mõjutavatest keskkonnatingimustest nagu temperatuur ja niiskus, ning biotilistest teguritest. Lisaks puudutan eraldi peatükkides kliimasoojenemise ja metsamajandamise mõju. Eksperimentaalses osas hindan oma katsest saadud tulemusi kirjandusest saadud andmetega.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1. Keskkonnategurite mõju mullahingamisele

2.1.1. Temperatuur

Mullahingamine on üks suuremaid ja olulisemaid vooge süsinikuringes, seega on oluline teada, millised keskkonnafaktorid seda voogu kõige enam mõjutavad ja millises suunas. Kõige olulisem mullahingamist mõjutav keskkonna faktor on temperatuur (Rustad *et al.* 2000, Lloyd ja Taylor 1994, Kirchbaum 1995, Singh ja Gupta 1977). Lamberty ja Thomson (2010) leidsid, et õhutemperatuuri anomaaliad (erinevus 1961-1990 aastate keskmisest) korreleerusid märkimisväärselt ja positiivselt muutustega mullahingamises. Mullahingamise tundlikkus temperatuuri muutustele on kriitiline parameeter globaalse süsiniku (C) tasakaalu regulatsioonis (Luo ja Zhou 2006). Iga kraad, mille võrra tõuseb keskmine aastane temperatuur, suurendab mullahingamise üleüldist emissiooni 24,6 g C m⁻² aastas (Wei *et al.* 2010). Kuna mullas sisalduv C hulk on märkimisväärne (Dixon *et al.* 1994), võivad muutused mullahingamises mõjutada atmosfääris sisalduva süsihappegaasi (CO₂) kontsentratsiooni tasakaalu (Crowley 2000). Euroopas on 20. sajandi jooksul keskmine õhutemperatuur tõusnud juba 0,8 °C (Alcamo *et al.* 2007). 21. sajandiks on kõrgete laiuskraadide ökosüsteemidele ennustatud märgatavat temperatuuri tõusu (IPCC 2007). Mullahingamise dünaamika paremaks mõistmiseks pikaajaliste temperatuuri muutuste tagajärjel on vaja hästi korraldatud eksperimentidega koguda veenvaid andmeid.

Mullahingamise temperatuuritundlikkuse kohta käivad hinnangud on oluliseks vahendiks globaalsete ja regionaalsete süsinikuringete ja kliimamuutuste pikaajaliste ennustuste ja mudelite tegemisel (Luo ja Zhou 2004). Täpsemalt, teadmine, millised mehhanismid põhjustavad muutusi ökosüsteemi produktioonis, on oluline, et ennustada maismaa süsinikuringe reaktsioone tõusvale temperatuurile ja CO₂ sisaldusele (Pendall *et al.* 2004). Metsa süsinikubilansi moodustab süsiniku omastamise (fotosüntees, puude kasv, metsa vananemine, süsiniku akumulatsioon mulda) ja süsiniku vabastamise protsesside (elusbiomassi hingamine, puude suremine, varise lagunemine, mulla süsiniku oksüdatsioon, mulla orgaanilise ja mineraalosa muundumine) vaheline tasakaal. Neid protsesse reguleerivad paljud mulla parameetrid ja kliimatingimused, k.a. temperatuur (Malhi *et al.* 1999).

Ideaalis valitseb süsinikuringes tasakaal, kuid väiksemgi nihe süsiniku omastamise ja hingamise vahel võib muuta tasakaalu positiivsest negatiivseks või *vice versa* (Lindroth *et al.* 1998). Tasakaalulist süsteemi iseloomustab mullahingamise proportsionaalsus

brutoprimaarproduktiooniga (*GPP*, mis on kogu fotosünteesi käigus fikseeritud süsinik, ca 120 Pg C aastas (Gifford 1982)) ning nende vahel esinev positiivne lineaarne seos (Raich ja Schlesinger 1992). Füsioloogilised protsessid nagu fotosüntees, puude biomassi produktsioon ja hingamine on otseselt seotud temperatuuri ja CO₂ kontsentratsiooniga (The Royal Society 2001), kuid temperatuuri mõju kasvuperioodi pikkusele on üksikfaktorina suurim (Hyvönen *et al.* 2007). Taimede kasvu ja mullas toimuvate lagundamisprotsesside jaoks on oluline optimaalne temperatuuri vahemik. Puude kasv on optimaalne temperatuurivahemikus 0-15 °C ning kasvab 10-40% atmosfääri CO₂ sisalduse kahekordistumisel (Grace 2005). CO₂ suurema kontsentratsiooni mõjul intensiivistunud fotosüntees tasakaalustub aja jooksul suurenenud hingamisega ning varise ja mullasüsiniku lagunemisega, mille käigus CO₂ eraldub (The Royal Society 2001). Mullahingamise ja temperatuuri vahelise seose kohta on saadud vastukäivaid tulemusi. Bond-Lamberty ja Thomson (2010) leidsid, et boreaalses ja arktilises ökosüsteemis aastatel 1961-1990 oli mullahingamise ja kõrgenenud temperatuuri vahele tugev negatiivne korrelatsioon. Davidson ja Janssen (2006) leidsid, et tagasiside võib olla negatiivne, kui taimede poolt mulda transporditud süsiniku hulk ületab lagunemisel eralduva süsiniku hulga. Seda võib seletada sellega, et kõrgemad temperatuurid seostuvad madalama mullahingamise aktiivsusega (Bond-Lamberty ja Thomson 2010). Siiski, enamasti on uuringute tulemused vastupidised. Näiteks Lindroth *et al.* (1998) märkas, et vood muutusid positiivseks ehk metsaökosüsteem kaotas süsinikku atmosfääri, kui temperatuur oli üle 23-24 °C. Positiivne tagasiside tekib, kui soojenemisest põhjustatud kiirema lagunemise tõttu vabastatakse atmosfääri maa alla varutud mulla süsinikku (Cox *et al.* 2000). On oluline aru saada CO₂ hulga suurenemise tagajärjel globaalse temperatuuritõusu ja sademete hulga muutuste koosmõju süsinikuringele, sest muutused CO₂ kontsentratsioonis ja temperatuuris mõjutavad nii taimede produktsiooni kui hingamist.

Temperatuuritõus mõjutab otseselt mullas oleva orgaanilise aine lagundamist, tõstes seal olevate juurte ja mikroobide ensüümide aktiivsust ja keemiliste reaktsioonide kiirust ning seeläbi vähendades neto ökosüsteemi produktsiooni (NEP) (Peterjohn *et al.* 1994, Pendall *et al.* 2004). Nende mullakomponentide hingamiskiirused võivad temperatuurimuutustele erinevalt reageerida ja põhjustavad seeläbi suurt mõju neto süsinikuvoole (Malhi *et al.* 1999). Peab ka arvestama, et temperatuur võib põhjustada mikroobsele ja juureaktiivsusele ka vähendavat mõju. Näiteks on mitmetes ökosüsteemi soojendamise eksperimentides märgatud langust mulla niiskusesisalduses, mis tõenäoliselt vähendab juure- ja mikroobset aktiivsust, vähendades seetõttu ka lagundamist (Peterjohn *et al.* 1994). Oluline on teha katseid eraldi

mõlema komponendiga. Pregitzer *et al.* (2000) leidis, et peenjuurte (<2.0 mm diameetriga) pikkus, elumus ja hingamine kasvavad eksponentsiaalselt koos soojema mullatemperatuuriga. Peenjuurte ringlus mängib olulist rolli ökosüsteemi C tasakaalu reguleerimises ja täpsed maaaluse netoprimaarproduktiooni (NPP) hinnangud on vajalikud NEP-i ennustamiseks. Ligikaudu 33% aastasest globaalsest NPP-st kasutatakse peenjuurte produktiooniks (Jackson *et al.* 1994). Peenjuured on oma kõrge ringluse kiiruse tõttu tundlikud tõusvale temperatuurile, CO₂ ja nende interaktsioonile (Raich ja Schlesinger 1992) ning võivad mõjutada atmosfääri süsihappegaasi sidumist aastaid. Suurenenud juurehingamine kõrgematel temperatuuridel võib viia madalama mulla süsiniku hulga talletamiseni (Boone *et al.* 1998). Temperatuuritõus avaldab mõju ka mikroobsele hingamisele (Pendall *et al.* 2004). Aerts (1997) näitas oma ülevaates, et globaalses skaalas on kliima (väljendatud kui aastane tegelik evapotranspiratsioon) faktor, mis kõige paremini ennustab esimese aasta lehe varise lagunemise kiirust. Tugevat, kuid üsna lühiajalist algset reaktsiooni temperatuuritõusule võib seletada kõige labiilsemate mulla süsiniku komponentide oksüdatsiooniga (Peterjohn *et al.* 1994), mis on kooskõlas Niinistö *et al.* (2004) neli aastat kestnud mulla soojendamise tulemustega. Süsiniku kadu, mis on seotud uute juurte kudede ehitusega, peaks olema modelleeritud eraldi sesoonsetest temperatuurimustritest, sest need võivad põhjustada tahtmatult kõrgeid temperatuuritundlikkuse ennustusi (Boone *et al.* 1998). Ka heterotroofse hingamise reageerimist temperatuurile tulevikus võidakse soojema kliimaga piirkondades ülehinnata (Borken *et al.* 2002). Eksisteerivad vastuolud rõhutavad mullahingamise temperatuuritundlikkuse määramise tähtsust (Wei *et al.* 2010).

Kõrgetel laiuskraadidel on temperatuur üks olulisemaid mullahingamist piiravaid faktoreid (Jarvis *et al.* 2000, Zou *et al.* 2001, Davidson *et al.* 2006). Boreaalsetes metsades (mulla süsinikusisaldus 39 000 gC/m²) (Malhi *et al.* 1999) ja tundras on selle mulla osas, kus ringeajad kõige lühemad (*labile pool*) (Schlesinger ja Andrews 2000), suurim mulla orgaanilise aine varu, mis on kõrge temperatuuritundlikkusega (Lindroth *et al.* 1998, Liski *et al.* 1999). Muldade soojenemine mõjutab mullahingamist enim külmades regioonides (Goulden *et al.* 1998), samas kui boreaalsete metsade süsiniku varu on suurem kui üheski teises ökosüsteemis, 559 Pg (10¹² kg) C (Grace 2001), mis on koos teiste kõrgetel laiuskraadidel asuvate ökosüsteemidega 49% kogu metsaökosüsteemide C varust (Dixon *et al.* 1994). Troopiliste ja parasvöötme metsade süsiniku varu moodustavad vastavalt 20% ja 7% (Dixon *et al.* 1994). Suurim osa (62%) boreaalsete metsade süsiniku varust on surnud orgaanilises aines, mis on koguliselt kõige varieeruvam (Bhatti *et al.* 2002) ja kõrge

temperatuuritundlikkusega (Lindroth *et al.* 1998). Knörr *et al.* (2005) leidis aga, et väga aeglaselt laguneva C varude, mineraalse mulla stabiilset orgaanilist ainet sisaldava osa temperatuuritundlikkus on hoopis suurem. Gaudinski *et al.* (2000) andmetel on see osa 41%. Boreaalsete metsade süsinikuringe bilanss on temperatuurimuutustele tundlik ja probleem seisneb selles, et nad võivad muutuda süsiniku salvestajast süsiniku allikaks (Lindroth *et al.* 1998).

Kõrgema temperatuuri juures on mulla orgaanilise materjali lagundamine kiirem, produtseerides enam mineraalset lämmastikku, mis on koheselt kättesaadav taimejuurtele (Jarvis *et al.* 2000). Kuna boreaalsetes metsades on toitaineid piiratult, siis suurem lämmastiku hulk (kõrgema temperatuuri juures) viib parema produktiivsuseni. Need mudel-eksperimendid oletavad, et mulla toitainete tingimused mängivad olulist rolli boreaalsete ökosüsteemide vastuses temperatuurile. Näiteks leidis Chen *et al.* (2003), et soojendamise eksperimentaalses katses viiekraadine mullatemperatuuri tõus 5-aastases boreaalses metsas suurendas kasvu umbes 80%. Samuti oletas Niinistö *et al.* (2004), et männi (*Pinus Sylvestris* L.) puistu kõrgem lämmastiku sisaldus ühikulise orgaanilise aine kohta võib seletada temperatuuri poolt põhjustatud lühiajalist aga tugevat mõju lagunemisele. See lubab oletada, et globaalse süsinikuringe modelleerimisel on oluline arvestada süsiniku ja toitainete paarisdünaamikat (Khomik *et al.* 2006).

Selle kohta, kas boreaalsed metsad on süsiniku neelajad või allikad, on palju vastakaid andmeid. Chen *et al.* (2006) leidis, et boreaalsed ökosüsteemid on süsiniku talletajad (*sink*) ($10,8 \pm 14,2$ g C m⁻² aastas). Boreaalsed metsad on olulised C neelajad, 0,5-0,8 tC hektari kohta aastas (Grace 2001). Hinnangute järgi on boreaalsed metsad põhjapoolkeral tugevama süsiniku talletamise jõudlusega, kui siinamaani oodatud. Soojem kasvuperiood võib boreaalsed metsad muuta süsiniku talletajast selle allikaks (Goulden *et al.* 1998). Euroopas kogutud andmete põhjal on näha, et mullahingamine kasvab piki laiuskraadi Itaaliast Islandini (Valentini *et al.* 2000, IPCC 2007). Seega on põhjust arvata, et globaalse soojenemise tagajärjel suureneb mullahingamine (Raich ja Schlesinger 1992). On ilme, et on vaja üsna põhjalikke simulatsioonimudeleid, mis katavad tervet aastast tsüklit, et seletada süsiniku tasakaalu mõjutavaid kliimaatilisi efekte (Lindroth *et al.* 1998).

Tavaliselt kirjeldatakse temperatuuri ja hingamise biokeemiliste protsesside vahelist suhet eksponentsiaalse või Arrheniuse võrrandiga (Luo ja Zhou 2004). Van't Hoff täheldas, et paljudel keemilistel reaktsioonidel on sarnane sõltuvus temperatuurist. Arrhenius täiustas

tema võrrandid aktivatsioonienergia parameetriga. Need mõlemad kirjeldavad hingamise eksponentsiaalset kasvu vastusena kasvavale temperatuurile. Mõned kasutavad lineaarset regressiooni analüüsi, eriti kui lisatakse juurde keskkonna muutjad nagu mulla niiskus (Gupta ja Singh 1981). Suhteliselt väikse temperatuuri vahemiku puhul võib olla parema sobivusega ja sarnasemaid jääkväärtusi andev eksponentsiaalne funktsioon, võrreldes Arrheniuse võrrandiga. Arrheniuse tüüpi mudelid annavad temperatuuri ja hingamise suhte kohta sobiva kirjelduse, kuigi praktikas lihtsamast eksponentsiaalsest suhtest tavaliselt piisab. Hingamisprotsesside temperatuuritundlikkust iseloomustatakse tihti Q_{10} -ga, koefitsient, mis iseloomustab hingamise kiiruse muutumist 10 °C temperatuuri tõusu kohta. Q_{10} väärtused varieeruvad palju, <1 (madal tundlikkus) – >10 (suur tundlikkus), sõltudes geograafilisest asukohast ja ökosüsteemi tüübist (Lloyd ja Taylor 1994). Ligi 24 aastat tagasi kogutud andmete põhjal saadi Q_{10} keskmiseks väärtuseks 2.4 globaalses skaalas (Raich ja Schlesinger 1992). Q_{10} väärtused varieeruvad Euroopa ja Põhja-Ameerika metsa ökosüsteemides 2.0 ja 6.3 vahel (Davidson *et al.* 1998). Kõrges Q_{10} väärtuses ehk suures temperatuuritundlikkuses sisaldub temperatuuri mõju paljudele protsessidele, mis varieeruvad koos valguse ja niiskusega (Davidson *et al.* 1998, 2006). Mullahingamise madalamat temperatuuritundlikkust soodustab juurte hingamise aklimatisatsioon kontrastsetele temperatuuridele (Atkin *et al.* 2000). Q_{10} varieerub ökosüsteemides ja temperatuuride vahemikes, sest mullahingamise erinevatel komponentidel on erinev temperatuuritundlikkus (Trumbore *et al.* 1996). Mullahingamise Q_{10} on mõjutatud juurte kasvu poolt. Juure ja risosfääri hingamise kiirus kasvab temperatuuri tõusuga rohkem kui mikroobse hingamise kiirus (Ruehr ja Buchmann 2009). Mõlemad mullahingamise komponendid kasvavad eksponentsiaalselt mullatemperatuuriga kasvuhooaja jooksul, aga risosfäärihingamine on sesoonselt temperatuuritundlikum (Gaumont-Guay *et al.* 2008). Q_{10} mõõtmise andmed lühema ajaperioodi kohta annavad parema hinnangu (Vicca *et al.* 2009). Wei *et al.* (2010) rõhutas ka mõõtmisügavuse tähtsust, kui välikatsetest saadud Q_{10} väärtuseid rakendatakse praegustesse maismaa ökosüsteemi mudelitesse. Q_{10} väärtus tõuseb sügavusega, sest mullatemperatuur fluktueerib sügaval mullas vähem .

Mullahingamise sesoonset varieeruvust on enim uuritud ja seda kontrollib põhiliselt temperatuur (Raich ja Schlesinger 1992, Buchmann 2000, Raich 2002, Reichstein 2003, Luo ja Zhou 2006, Davidson *et al.* 2006, Khomik *et al.* 2006, Gaumont-Guay *et al.* 2008, Wei *et al.* 2010), seletades umbes 2/3 hingamise sesoonsest varieerumisest (Andersen *et al.* 2005, Khomik *et al.* 2006). Mullahingamine muutub vastavalt aastaajalisele erinevusele mulla

temperatuuris, järgides kellakujulist kurvi (Saiz *et al.* 2006), mis tähendab, et mullahingamine ja mullatemperatuur on kõrgemad suvel ja madalamad kevadel ja sügisel (Janssens ja Pilegaard 2003, Kukumägi *et al.* 2011). Temperatuuril on mullahingamises domineeriv roll tingimustes, kus mulla niiskuse sisaldus ei limiteeri (Hanson *et al.* 2000). On täheldatud, et põud ja kõrge veesisaldus mõjutavad mullahingamise tundlikkust temperatuurile. Mullatemperatuur ja mullaniiskus varieeruvad koos, seega on mõlema faktori mõju hingamisele eraldi raske eristada (Khomik *et al.* 2006). Mudelid peaksid eristama süsihappegaasi voogusid eraldi nii juurtest kui ka mikroobidest, kuid ka hingamist nii pinna orgaanikast ja varise kihist, kui ka mineraalse mulla horisondist, sest temperatuuri ajaline dünaamika, niiskus ja toitained varieeruvad ruumiliselt (Pendall *et al.* 2004).

Temperatuur seletab oluliselt erinevate lauskraadide iseloomulikku mullahingamist määrates sealsete alade vegetatsiooniperioodi pikkuse, biomassi produktsiooni, toitainete ringluse ja lagunemiskiiruse (Luo ja Zhou 2006). Boreaalsed alad on kõige rohkem mõjutatud sesoonselt päeva pikkusest ja õhutemperatuurist (Khomik *et al.* 2006), sest kasvuperiood umbes 100 päeva (Malhi *et al.* 1999). Uuematel andmetel võib Eestis kasvuperioodi pikkuseks (päevane keskmine temperatuur $>5^{\circ}\text{C}$) olla isegi 212,5 päeva (Tullus *et al.* 2012). Boreaalsetes metsades mulla niiskuse ja temperatuuri tingimused erinevad palju kasvuperioodi jooksul, põhjustades mullahingamises suure sesoonse varieerumise. Kevadise soojenemise algusel on tähtis roll ökosüsteemi süsinikuringele (Chen *et al.* 2006). Parasvöötme heitlehises metsas on oluline, millal algab kevadine lehtede ilmumine ja järgnev lehevõrastiku areng. Võrastiku arenguga algab kiiresti fotosüntees, mis kulmineerub kesk juunis umbes 12 g C m^{-2} päevas (Malhi *et al.* 1999). Võrsete ja juurte feneoloogiline varieerumine võib märkimisväärselt mõjutada mullahingamise sesoonsust. Muutused temperatuuris ühe või kahe kraadi võrra kevadel lehtemineku perioodil heitlehises metsas vallandab suure, vahel isegi järsu muutuse lehe pindala indeksis (LAI), fotosünteesi aktiivuses ja mullahingamises (Curiel Yuste *et al.* 2004). Ka aastate vahelist varieeruvust mullahingamises põhjustavad muutused kliima tingimustes, sellest põhjustatud taimede erinev aktiivsus ja muutused toitainete kättesaadavuses. CO_2 voog saavutab oma kõrgpunkti suvel, kui taimekasv on kõige aktiivsem nii parasvöötmes kui lähisekvatoriaalregioonides (Raich ja Potter 1995, Boone *et al.* 1998, Davidson *et al.* 1998, Buchmann 2000). Curiel Yuste *et al.* (2004) leidis, et taime fenoloogial on suur mõju mullahingamisele erineva juurdekasvu, ringluse ja varisehulga erineva ajastuse tõttu. Tugev lineaarne suhe on leitud aastase CO_2 kontsentratsioonist tuleneva GPP ja aastase keskmise õhutemperatuuri vahel (Chen *et al.* 2006).

Temperatuuri kui tugevalt mullahingamist mõjutava üksikfaktori kohta on palju veenvaid andmeid, vastavalt Reichstein *et al.* (2003) tehtud mahuka mullahingamist mõjutavate faktorite kokkuvõtte põhjal peab jälgima alati ka teiste keskkonna parameetrite võimalikku segavat mõju. Temperatuuri mõju uurimine metsaökosüsteemides nõuab pikaajalisi eksperimente ja pidevat seiret, et ennustada kliima muutuste mõju süsnikuringele.

2.1.2. Niiskus

Mullaniiskus on teine oluline abiootiline mullahingamist mõjutav faktor. Teatud tingimustel piiravad mulla CO₂ voogu sademed või mullaniiskus ja seetõttu globaalsed mudelid tüüpiliselt kasutavad mullaniiskust suureplaaniiliste mulla süsihappegaasi voogude arvestustes (Buchmann 2000). Süsihappegaasi voo ja mullaniiskuse sisalduse vaheline suhe on väga keerukas, hõlmates suurt arvu mehhanisme ja varieerudes nii regioonide vahel kui ka ajaskaalal.

Mulla CO₂ voog on madal väga kuivades või väga niisketes tingimustes ja suurim keskmise niiskuse taseme juures (Luo ja Zhou 2006). Mullaniiskus mõjutab hingamist otseselt juurte ja mikroorganismide füsioloogiliste protsesside ja kaudselt substraatide ja hapniku difusiooni kaudu. Kõrge niiskuse taseme juures hingamine väheneb, sest tekkinud anaeroobne keskkond takistab aeroobsete bakterite elutegevust. Davidson *et al.* (1998) leidis, et kõrge veesisaldus võib limiteerida hingamist. Hapniku (O₂) difusioon kontrollib aeroobsete mikroobide aktiivsuse kiirust märjas mullas. Mullas olevad gaasid O₂ ja CO₂ vajavad liikumiseks ruumi ja see sõltub veega täitunud mullapooride osakaalust. Liivmullas on difusiooni vähenemine palju väiksem kui savimullas antud veepotentsiaali juures. Substraadiga varustamine on peamine aeroobsete mikroobide aktiivsust piirav protsess kuivas mullas. Juurte risosfääris asuvate mikroobide hingamine ei ole niiskusest nii palju mõjutatud, kuna paljud taimed võivad kompenseerida veedefitsiiti, tõmmates vett mulla sügavamatest kihtidest (Borken *et al.* 2006).

Sõltuvalt aastaajast korreleerub mulla veesisaldus positiivselt või negatiivselt mullahingamisega (Raich ja Schlesinger 1992, Davidson *et al.* 2000, Saiz *et al.* 2006). Suvel on niiskus ja temperatuur positiivselt ja talvel negatiivselt seotud (Khomik *et al.* 2006). Väga hästi ilmneb mullatemperatuuri ja mulla veesisalduse mõju mullahingamisele just noorimates puistutes. Kuival perioodil on mullaniiskuse ja mullahingamise vahel tugev korrelatsioon (Andersen *et al.* 2005).

Kõrgetel laiuskraadidel määrab fotosünteesiliselt aktiivse aastaaja alguse mullavee kättesaadavuse (Malhi *et al.* 1999). Kevadel, kui lumi hakkab sulama, mullaniiskuse sisaldus

tõuseb ja hingamine suureneb (Khomik *et al.* 2006). Mulla veevarude täienemine pärast kevadist lumesulamist soodustas mikroobse hingamise suurenemist, aga ei omanud mõju juurehingamisele (Gaumont-Guay *et al.* 2008). Kõrgetel ja keskmistel laiuskraadidel võib madal mullaniiskuse sisaldus piirata fotosünteesi ja kasvu hilissuvel.

Vegetatsiooniperioodil on mullaniiskuse kättesaadavus sõltuv sademetest, äravoolust, evapotranspiratsiooni kiirustest ning mulla omadustest (Luo ja Zhou 2006). Seetõttu on mullaniiskusel metsaökosüsteemis rohkem väikseskaalalist ruumilist varieerumist kui temperatuuril (Malhi *et al.* 1999). Mikroskaalal suuresti varieeruv vee kättesaadavus võib suvekuudel põhjustada suurt puistusisesest varieerumist (40%) (Buchmann 2000). Sademete stohhastilise jaotumise tõttu on ka suuremal skaalal mullaniiskus väga dünaamiline ja fluktueerib aja jooksul.

Sademete ebakorrapärasus ja mullaniiskuse suur fluktueerimine põhjustavad mullahingamise varieerumist, eriti kuivemates ökosüsteemides. Ökosüsteemides, nagu savannad, rohumaad ja kõrbed korrelerub mullahingamise aastasisene erinevus märkimisväärselt aastasisese erinevustega sademetes (Luo ja Zhou 2006). Vahemerelise kliimaga aladel on suvel vesi väga limiteeriv tegur. See ei pruugi olla nii teistes regioonides. Boone *et al.* (1998) leidis, et mullahingamine kas pole seotud või on nõrgalt seotud mulla aastaajalise niiskusega. Mullahingamine on kergelt ja positiivselt korreleeruv mullaniiskusega kõigis parasvöötme metsatüüpides, seega parasvöötme metsades pole niiskus kriitiline hingamist määrav tegur (Zhu *et al.* 2008). Vaid põuaperioodidel on mullaniiskuse tulemusena detekteeritavad muutused mullahingamises (Borke *et al.* 2002).

Sademed on peamine mullaniiskuse allikas. Mulla CO₂ madalad vood kõrge mullaniiskuse juures tulenevad ilmselt gaasilise liikumise takistamisest veega küllastunud mullas, mis piiravad CO₂ produktsiooni (Khomik *et al.* 2006). Niisutamise (*rewetting*) ja kuivatamise tsükli jooksul reguleerivad mulla süsihappegaasi voogu mitmed mehhanismid (Luo ja Zhou 2006). Isegi väga väike vihmakogus, lisatuna kuiva mulda, põhjustab mullast süsihappegaasi „purske“ ehk siis eraldub suurel hulgal CO₂-te (Liu *et al.* 2002a). Vihmasaju ajal tungib vesi mulla pooridesse ja asendab CO₂ kõrgelt kontsentreerunud õhuga, mille tulemuseks on degaseerumine. Degaseerumine pole mullahingamine, vaid pigem varutud süsihappegaasi vabastamine mullast, mis on pärit varasemast mikroobsest ja juure hingamisest. Mõni tund kuni mõni päev pärast vihmasadu mikroobid aktiveeruvad, mistõttu suureneb ka mullahingamine. Mõni päev pärast vee lisandumist kuiva mulda suureneb spetsiifiline

juurehingamine ja juurekasv. Puud, mis kasvavad hästi niisutatud regioonides, võivad äkilise põua tulemusena tõenäoliselt kannatada tõsisemalt kui puud, mis on aklimatiseerunud põuaga (Landsberg ja Sands 2011). Stressi mõju puudele sõltub suuresti sellest, kas stressi tingimused avaldusid järsult või aegamööda.

Temperatuuri ja teiste keskkonnafaktorite nagu näiteks niiskuse interaktiivne mõju mullahingamisele pole selge (Davidson *et al.* 1998, Hobbie *et al.* 2000, Bond-Lamberty *et al.* 2004). Niiskus mõjutab mullahingamise Q_{10} väärtust. On leitud, et Q_{10} väärtused on kõrgemad niiskematel aladel (Xu ja Qi 2001). Mullaniiskuse ja mullatemperatuuri vaheline seos on sageli negatiivne (Davidson *et al.* 1998). Madala mullaniiskusega metsadel on suurem tundlikkus temperatuurist sõltuvale mullahingamisele (Saiz *et al.* 2006). Kõrge niiskus võimendab nii madala kui kõrge mullatemperatuuri mõju hingamisele. Madala mullatemperatuuri korral kõrge veesisaldus vähendab lisafaktorina hingamist ja tõusva mulla temperatuuri korral kõrge niiskuse efekt omab võimendavat lisamõju hingamise aktiivsusele. Niisutamine (kasv mullaniiskuses 10% kuni 38%-ni) ei tõsta alati mulla süsihappegaasi voogu, vaid selle varieerumine sõltub algsest mullaniiskusest (10-24%) (Kim *et al.* 2010).. Kim *et al.* (2010) leidis, et madala algse niiskusega puhul (10-24%) oli hingamises palju suurem tõus (60-170%) kui kõrgema algse niiskuse korral (16-24%), kus mõju hingamisele oli 6-40%. Kuiva mulla suurenenud CO_2 -e eraldumise kiirus (60-170%) ja mulla süsihappegaasi kõrgeim näit ($11.3 \pm 0,7 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2}$) pärast vihma poolt niisutamist metsatüüpide vahel ei erine.

Temperatuuri ja CO_2 kontsentratsiooni taseme tõusuga kaasneva atmosfääri veesisalduse muutuse mõjust ökosüsteemile on väga vähe teada (IPCC 2007). Samas on teada, et tuleviku kliimamuutuse stsenaariumid ennustavad kõrgemate laiuskraadidele niiskemaid tingimusi ja Põhja-Euroopale sademete hulga kasvu. Atmosfääri süsihappegaasi hulga kasvu tõttu on 20. sajandi jooksul sademete hulk Põhja-Euroopas tõusnud 10-20% (Alcamo *et al.* 2007). Suurem sademete hulk avaldub koos pilvisuse ja niiskete päevade sagedusega (Kupper *et al.* 2011). Selle tulemusel kasvab ka õhuniiskus. Veel enam, kui kliima soojeneb globaalselt kasuhoonegaaside hulga suurenemise tagajärjel, tõuseb ka üleüldine atmosfääri veeauru hulk õhu suurenenud veeauru mahutavuse tõttu. Seega on oluline ka sellele tähelepanu pöörata. Suurenenud sademete hulk avaldab mõju ka mullaniiskuse sisaldusele ja seega võib mõjutada ka mullahingamist.

2.2.Kliimamuutuste mõju

2.2.1.CO₂ kontsentratsiooni ja temperatuuri tõus

Kasvav atmosfääri CO₂ kontsentratsioon on peamine kliimasoojenemise põhjustaja (Malhi *et al.* 1999). Iga 3 Pg C emissiooni tulemusel kasvab atmosfääri CO₂ kontsentratsioon 1 ppm (*parts per million*) ja globaalne keskmine temperatuur kasvab 0,01 °C võrra (IPCC 2001). Kasvab konsensus väite üle, et kliima soojeneb (Harris *et al.* 2006) ja 1 °C suuruse globaalse temperatuuri tõusu tulemuseks ennustatakse atmosfääri lisanduvat 11-30 Pg C aastas (Schimel *et al.* 1994), mis süvendab soojenemist. Inimtegevuste, nagu fossiilse kütuse põletamine, tsemendi tootmine ja ulatuslik metsaraie, tagajärjel vabastatakse igal aastal atmosfääri 7,2 Gt C (IPCC 2007). Kuigi on teada, et globaalselt sisaldavad metsaökosüsteemid taimestikus kolm korda vähem süsinikku kui mullas (Dixon *et al.* 1994, IPCC 2007), on metsadel võtmeroll süsiniku lisamisel mulda ja nende hävitamine mitmekordistab süsiniku emissiooni maismaalt atmosfääri. Pika aja jooksul saadud andmed kinnitavad globaalse mullahingamise suurenemist seoses kliimamuutustega (Bond-Lamberty 2010). Soojenemine, mille mõju on ennustatud kõige suuremaks kõrgetel laiuskraadidel (Houghton *et al.* 2001), võib suurendada mullahingamist mulla orgaanilise aine lagunemise kaudu (Andrews ja Schlesinger 2001, Niinistö *et al.* 2004), mis omakorda tõstab atmosfääri CO₂ hulka (Kirschbaum 1995). Kõrgetel laiuskraadidel on mullas suuremad orgaanilise aine varud ja nende lagunemise temperatuuritundlikkus on kõrgem. Aastane CO₂ voog mullast atmosfääri on 10-11 korda suurem kui fossiilsete kütuste põletamisel (Schlesinger 1997), seega juba väikestel muutustel mullahingamises võib olla globaalsele süsinikuringele etteennustamatu ja suur mõju (Luo ja Zhou 2006, Peng *et al.* 2008). Seega on väga oluline mõista kõrgeenenud CO₂ kontsentratsiooni ja temperatuuritõusu koosmõju süsinikuringele.

On tehtud mitmeid eksperimente (FACE – *Free-Air CO₂ enrichment*), kus tõstetakse CO₂ kontsentratsiooni ([CO₂]) ja uuritakse selle mõju ökosüsteemile. Mullahingamine enamasti suureneb kõrgendatud [CO₂] tingimustes (Luo ja Zhou 2006). Selle kohta, kuidas kõrgendatud temperatuur ja [CO₂] mõjuvad mullahingamisele, pole siiani piisavalt eksperimente tehtud. Niinistö *et al.* (2004) uuris kõrgendatud [CO₂], temperatuuritõusu ja nende kahe teguri koosmõju mullahingamisele 20-aastases hariliku männi puistus Soomes ning leidis, et mullahingamine oli kõige suurem (35-59%) kahe teguri koosmõju puhul. Aastatevahelised võrdlused mulla CO₂ voo kohta kõrgendatud [CO₂] eksperimentides näitavad tavaliselt esimesel aastal tugevamat reaktsiooni kui järgnevatel aastatel (Niinistö *et al.* 2004). Vabas õhus läbi viidud eksperimentide puhul teeb aastatevaheliste tulemuste võrdlemise keeruliseks

erinev temperatuur, mis soojematel aastatel võimendab süsihappegaasi mõju mullahingamisele. Veel üheks oluliseks puuduseks kõrgendatud süsihappegaasi mõju uurimisel mullahingamisele on nende ebasobivus pikema aja kohta käivate järelduste tegemiseks (Niinistö *et al.* 2004). Vaadeldud pikaajalised reaktsioonid neto fotosünteesis on mõnevõrra madalamad kui lühiajalised (Hyvönen *et al.* 2007). Selle põhjuseks on talvise aja kohta puuduvad tulemused ja kõrgema [CO₂] järsk rakendamine eksperimentides võrreldes loodusliku kliima soojenemise kiirusega.

Muutuva kliima tingimustes sõltuvad mulla CO₂ voo muutused metsaökoüsteemi assimileeriva komponendi suutlikkusest (Norby 1994), sest puude biomass ja CO₂ omastamine kasvab kõrgendatud süsihappegaasi tingimustes (Saxe *et al.* 1998) koos suurenenud juurte kasvuga ja sellele järgneva süsiniku suurema talletamisega mulda (Tingey *et al.* 2000). Biomassi suurenemist on leitud laialeheliste heitlehiste liikide puhul (Puhe ja Ulrich 2001). Sellest, kui varases arengujärgus olid puud kõrgema süsihappegaasi eksperimentides, sõltub nende puude suurus (Lee *et al.* 1998). Enamikel juhtudest on kasvu stimulatsioon kõrgeim kohe pärast seemikute ilmumist (Overdieck 1993a). Selle kohta, kuidas mulla toitainete ja niiskuse sisaldus reageerivad kliimasoojenemisele, pole ühtset vastust (Niinistö *et al.* 2004).

CO₂ kontsentratsiooni muutused avaldavad mõju ka varise kvaliteedile ja aineringle, näiteks, kõrgem süsihappegaasi tase viib madalama lämmastiku sisaldusega biomassi tootmiseni (Cotrufo *et al.* 1998b). Seal, kus toitained limiteerivad kasvu, ei pruugi lehe ja puidu biomassi produktsioon kõrgendatud süsihappegaasi juures kasvada (Oren *et al.* 2001, Sigurdsson *et al.* 2001; Körner *et al.* 2005). Kõrgendatud [CO₂] mõjutab ka peenjuurte produktsiooni, mis võib enam kui kahekordistuda kõrgendatud süsihappegaasi ja piiratud lämmastiku tingimustes (Norby *et al.* 2004). Tänapäevani on enamus uuringuid kõrgendatud süsihappegaasi juures keskendunud varise produktsioonile ja vähem uurimusi on tehtud mulla orgaanilise süsiniku (SOC) lademete kohta metsa ökosüsteemides (Hyvönen *et al.* 2007). Tulemused viitavad perioodile, mis on lühemad kui aastakümne ja tihti pole piisavalt pikaajalised, et terviklikult hinnata SOC muutusi. Eeldatakse, et kõrgendatud CO₂ toodab energiarikast, kuid toitainete vaest kōdu, millel on näiteks kõrgem C:N suhe (van de Geijn ja van Veen 1993). Vanade lehtede meta-analüüsi andmetest (Norby *et al.* 2001) leiti keskmiseks N vähenemise protsendiks 7.1% ja kasvu 6.5% ligniinis, võrreldes taimede lehti, mis olid kasvanud kõrgendatud ja tegeliku [CO₂] juures.

Lisaks temperatuurile mõjutab kliima soojenemine ka teisi keskkonnategureid nagu sademete hulk, päikesekiirguse intensiivsus, mullaniiskus, ookeani tase. (Klopatek 2002, Griffiths ja Jarvis 2005).

2.2.2.Sademed

Lisaks CO₂-le ja temperatuurile mõjutavad mullahingamist ka sademed. Maismaa süsinikuringe on tundlik sademete mustris suhtes, mis määrab taimestiku jaotumise globaalses skaalas. Kliimamuutuste stsenaariumid ennustavad muutusi sademete hulgas ja intensiivuses, mis regiooniti on erinevad (IPCC 2007). Kuni 40% sademete hulga suurenemist on ennustatud põhja-Euroopale ja 5-30% Eesti kohta (IPCC 2007, Kont *et al.* 2003). Muutused sademete mustris on seotud suureneva veeauru sisaldusega atmosfääris, mis on temperatuuritõusu tagajärg (IPCC 2007), seega suurem sademete hulk suurendab ka õhuniiskuse sisaldust. Eestisse on rajatud unikaalne eksperiment FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*), kus uuritakse kõrgenud õhuniiskuse mõju metsaökosüsteemile täpsemalt noortele lehtpuupuistutele (Kupper *et al.* 2011). Esialgsed tulemused näitavad, et suurem suhteline õhuniiskus mõjutab transpiratsiooni (Kupper *et al.* 2011). Väga oluline on ennustada ka kliimamuutuse tagajärjel muutunud sademete mustris mõju mullahingamisele, sest muutused sademete hulgas ja ajalises varieerumises muudavad mulla veesisaldust ja seega avaldavad mõju ka mullahingamisele. Kim *et al.* (2010) tegi järjestikuse niisutamise (*dry-wet cycles*) katseid ja leidis, et mullahingamine vähenes (kuni 36%) juba pärast teist katset ning ka kordustel progressiivselt, kuid pole selge, mis seda põhjustab. Mullaniiskuse mõjust mullahingamisele räägin täpsemalt keskkonna mõju puudutavas peatükis. Teades, kas kõrge niiskuse juures mullahingamise temperatuuritundlikkus tõuseb (Davidson *et al.* 1998) või langeb (Dörr ja Münnich 1987) saab paremini ennustada soojeneva kliimaga kaasneva sademete muutuse mõju metsaökosüsteemide süsinikuringele.

2.3.Mullahingamise komponendid ja seda mõjutavad tegurid

Mullahingamine jaguneb heterotroofseks (mikroobne) ja autotroofseks (juured ja risosfääri mikroorganismid) hingamiseks (Boone *et al.* 1998), Oluline erinevus mikroobse ja juurehingamise vahel on nende poolt kasutatud süsiniku päritolus ja omadustes. Juured, nendega seotud mükoriissed seened ja risosfääri mikroorganismid kasutavad oma elutegevuseks fotosünteesiprodukte (Högberg *et al.* 2001). Mullas vabalt elavad mikroobid lagundavad süsinikku, mis on pärit värskest taime varisest või mulla vanemast orgaanilisest materjalist (Ruehr ja Buchmann 2009).

Globaalses ja reginaalses skaalas korreleerub mullahingamine nii ökosüsteemi bruto- kui netoprimaarproduktiooniga (GPP, NPP) (Raich ja Schlesinger, 1992; Janssens *et al.* 2001, Payeur-Poirier *et al.* 2012). Janssens *et al.* (2001) võrdles 18 Euroopa riigi metsa ja leidis, et aastane GPP on oluline faktor, mis mõjutab mullahingamist samamoodi seda suurendades erinevatel aastatel ja puistutes. Seega on mõjutatud ka mullahingamise komponendid. Laiemas skaalas on nii mikroobne kui juurehingamine tihedalt seotud primaarproduktiooniga (Luo ja Zhou 2006). Näiteks mikroobne hingamine on seotud värske orgaanilise materjali (surnud lehed ja peenjuured) lagunemisega. Heterotroofset hingamist reguleerivad mulla mikroobide ensümaatiline ja metaboolne aktiivsus (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Muutused nendes tegurites mõjutavad ka netoökosüsteemi produktiooni (NEP) (Valentini *et al.* 2000). Fakt, et primaarproduktioon tagab mullas metaboolsete protsesside jaoks nn. „orgaanilise kütuse“, kinnitab taime produktiivsuse ja mullahingamise tihedat seost (Bond-Lamberty *et al.* 2004; Luo ja Zhou 2006).

Auto- ja heterotroofse hingamise osakaal kogu mullahingamisse varieerub suuresti. Hanson *et al.* (2000) leidis, et autotroofne hingamine moodustab ligikaudu poole kogu mullahingamisest, kuid võib varieeruda 10-90% piires. Heterotroofne komponent võib esineda mulla süsihappegaasi voos nii suuremat (Buchmann 2000) kui ka väiksemat fraktsiooni (Gaumont-Guay *et al.* 2008) varieerudes üsnagi suure asukoha spetsiifilisuse tõttu (Hanson *et al.* 2000). Ka metsatüüp on oluline. Segametsades on juurehingamine väiksema osakaaluga kogu hingamisest (Zhu *et al.* 2009). Mikroobne hingamine võib okaspuumetsas moodustada üle 70% kogu hingamisest (Buchmann 2000). On leitud, mikroobne ja juurehingamine on erineva temperatuuritundlikkusega (Ruehr ja Buchmann 2009, Lalonde ja Prescott 2013), samas tulemused on vastukäivad. Näiteks, parasvöötme lehtpuumetsades on mikroobne hingamine vähem temperatuuritundlik (Boone *et al.* 1998) kui parasvöötme okaspuumetsades (Lalonde ja Prescott 2013). Kuna lehtpuumetsas on palju varist, siis mikroobne hingamine on ühtlasem, sõltudes pigem varise hulgast ja kvaliteedist. Samuti leidis Boone *et al.* (1998), et lehtpuu segametsas mõjutab kogu mulla süsihappegaasi voogu proportsionaalselt rohkem autotroofne hingamine, mis on temperatuurile tundlikum. Wei *et al.* 2010 tõestas vastupidist: nii heitlehise lehtpuumetsa kui igihalja okaspuumetsa juurehingamine on temperatuurile vähem tundlik kui mikroobne hingamine. Samal mullatüübil kasvavates okaspuumetsades on mullahingamise näit 10% madalam kui laialehistes metsades (Kim *et al.* 2010). Boreaalsetes metsades on juurehingamise osakaal kogu mullahingamisest 62-89% (Bonan 1993).

Mullast eralduva CO₂ produktsiooni mõjutab metsaökosüsteemides kahe teguri, substraadi (koostise ja hulga) ja mullaelustiku, suhe antud kohas. Mullahingamine on lineaarses seoses substraadi hulgaga (Luo ja Zhou 2006). Metsa varise kiht mõjutab positiivselt mullahingamise keskmist väärtust (Zhu *et al.* 2009). Varisevoo ja mikroobse hingamise vahel on märkimisväärne ja positiivne suhe (Bond-Lamberty *et al.* 2004). Substraadi tüübist oleneb, millise kiirusega mullaorganismid selle CO₂-ks muudavad (Berg *et al.* 1982). Erinevat tüüpi substraatide lagundamise kiirus on järgmine (alates kõige kiiremini lagundatavast): lihtsad suhkrud > tselluloosid, hemitselluloosid, ligniinid ja fenoolid > humiinhape (Luo ja Zhou 2006). Orgaanilise kihi paksus on tähtis faktor mulla süsiniku varu ja mullahingamise ruumilise varieerumise ennustamises (Scott-Denton *et al.* 2003; Saiz *et al.* 2006).

Mullahingamine ja fotosünteesist pärit substraat on otseselt ja dünaamiliselt seotud. Mullahingamise ajaline varieeruvus tuleneb osaliselt juurte biomassi ja produktsiooni muutustest (Boone *et al.* 1998). Maa-alune keskkond mõjutab juurekasvu ja süsivesinikke vajavat maapealset fotosünteesi (Luo ja Zhou 2006). *Girdling* eksperimendi (katkestatud on fotosünteesiproduktide voog juurtesse) tulemusena vähenes mullahingamine kuni 53% (Högberg *et al.* 2001). Varieerumine esineb ka aastate vahel. Autotroofne hingamine võib kogu mullahingamises olla suurema osakaaluga pigem niisketel kui kuivadel aastatel (Andersen *et al.* 2005).

Mullahingamise komponentide osakaal varieerub erineva vanusega puistutes (Saiz *et al.* 2006). Aasta madalaim mullahingamise voog on kõige külmemal ajal vanimas puistus ning kõrgeimad näidud on soojal ajal erineva vanusega puistutes, kuid maksimaalne voog enamasti kõige nooremates puistutes (Saiz *et al.* 2006). Autotroofne hingamine võib nooremates metsades hõlmata suurema osa kogu mullahingamisest kui vanemates metsades (Andersen *et al.* 2005) ulatudes 59.3%-ni (Saiz *et al.* 2006). Vanemates puistutes on autotroofse hingamise osakaal kogu mullahingamisest madalam võrreldes nooremate puistutega (vastavalt 49,7% ja 59.3%). Asukohast sõltuvalt võib hingamine varieeruda orgaanilise aine juurdetuleku ja mikroobide aktiivsuse erinevuste tõttu (Buchmann 2000). Süsinikku varutakse (või siis süsinikuvaru mullas suureneb), kui see pole kättesaadav mikroorganismidele (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Aasta jooksul võib mulla süsihappegaasi produktsiooni asukoht mullaprofiilis või kihiti varieeruda, vastavalt temperatuuri ja niiskuse sisalduse muutustele mulla profiilis. Erinevates mulla kihtides produtseeridakse CO₂ erineval hulgal sõltuvalt aastaajast. Kasvuperioodil on kõige aktiivsem kiht mullast 12-20 cm sügavusel asuv tiheda varise (LFH-*litter-fibric-humic*) kiht (Khomik *et al.* 2006). Boreaalses ökosüsteemis

mängivad varise lagundamises olulist rolli seened, kes eelistavad kõrge lämmastiku kontsentratsiooniga substraati (ehk väike C:N suhe) (Cotrufo *et al.* 2000). Seega aladest, kus C:N suhe on madal, võib oodata suuremat mullahingamist. Mulla mikroobikooslused mõjutavad mullahingamist (Allison *et al.* 2008). Näiteks külmade ja soojade alade liigid ja mikroobsete koosluste funktsionaalsed koostised on märkimisväärselt erinevad. (Luo ja Zhou 2006).

Juure-risosfääri ja mikroobset hingamist uuritakse järjest enam eraldi, sest nendel voogudel on täheldatud selgelt nii erinev sesoonne varieerumine, temperatuuritundlikkus (Raich ja Schlesinger 1992; Boone *et al.* 1998; Davidson *et al.* 2000; Davidson *et al.* 2006; Saiz *et al.* 2006; Ruehr ja Buchmann 2009; Wei *et al.* 2010; Lalonde ja Prescott 2013) kui ka tundlikkus niiskusele. Hanson *et al.* (2000) leidis, et veestressi ajal võib heterotroofse hingamise osakaal olla suurem (kas ta ütleb, kui palju suurem-ei öelnud). Heterotroofsed organismid ja autotroofsed mükoriissed juured asuvad teineteise vahetus läheduses ja seetõttu on nende aktiivsust looduslikus keskkonnas keeruline eristada, eriti kuna risosfääri organismid võivad olla osaliselt auto-, osaliselt heterotroofsed ja selles suhtes omakorda ajaliselt varieeruda. Talvel on mikroobse hingamise temperatuuritundlikus märkimisväärne, sest sel ajal võib lagunemise kiirus olla väga tundlik tõusvatele temperatuuridele. Temperatuuri tõusu on ennustatud Kesk-Euroopale järgmisteks aastakümneteks (Ruehr ja Buchmann 2009). Samas Elberling ja Brandt (2003) näitasid, et mikroobne hingamine jätkub ka temperatuuridel alla -18 °C. Boone *et al.* (1998) uuris juurehingamise temperatuuritundlikkust. Ta leidis et juurehingamise Q_{10} väärtus (väärtus, mis näitab kui palju kasvab mullahingamise kiirus 10°C tõusuga temperatuuris) on 4.6, mis on märgatavalt kõrgem kui juurevaba mulla (*bulk soil*) hingamisel ($Q_{10}=3.5$). Mullahingamise temperatuuritundlikkus võib sõltuda juurte ja nendega seotud risosfääri mikrofauna suhtelisest hulgast kogu mulla CO₂ voos. Juurte ja nendega assotsieerunud risosfääri kõrgem Q_{10} väärtus näitab, kuidas mulla CO₂ voog võib olla mõjutatud soojemast kliimast. Oodatakse, et mulla Q_{10} väärtused tõusevad, kui kõrgem atmosfääri CO₂ sisaldus viib kõrgema maa-aluse süsiniku allokatsioonile (sidumisele metsakomponentidesse) (Luo ja Zhou 2006). Autotroofse hingamise suurem fenoloogiline sesoonsus (Boone *et al.* 1998) võib tuleneda selle kõrgema Q_{10} väärtuse tõttu. Seega Q_{10} väärtused, mis on tuletatud välimõõtmistest, kaasaarvatud autotroofne hingamine, võivad ülehinnata heterotroofse mullahingamise reaktsiooni temperatuuri muutustele soojema kliimaga tulevikus (Borken *et al.* 2002). Faktoreid, mis määravad juurte ja risosfääri suhtelist osakaalu mulla süsihappegaasi voogudes, pole piisavalt uuritud (Boone *et al.* 1998). Auto- ja heterotroofse hingamise suhtest sõltub oluliselt, kuidas mulla süsinikuvood võivad

temperatuuri tõustes muutuda (Buchmann 2000). Nende suhteline osakaal varieerub nii sesoonselt kui ka ökosüsteemide vahel (Boone *et al.* 1998). Seega pole alati lihtne otsustada, kas tõusnud mullahingamine pärineb auto- või heterotroofsest aktiivsusest.

Äärmiselt keeruline on mullahingamise komponente eraldada, kuna nad on tihedalt seotud ning ühe osapoolega manipuleerimine võib viia teise poole voo hulga muutumisele (Hanson *et al.* 2000). Siiski on auto- ja heterotroofset hingamist võimalik mõõta kasutades erinevaid meetodeid (Luo ja Zhou 2006). Kõige sagedamini kasutatakse nn *trenching* ehk juurte läbilõikamise meetodit, mille abil saab hinnata heterotroofse hingamise osakaalu. See seisneb mingi väikse taimestiku vaba ala ümbritsevatest puude juurtest eraldamises mulda piisavalt sügavate kraavide kaevamise abil selle ala piirjoontes. See tähendab, et kaevatakse allapoole juurte tsooni umbes 30cm kuni 2 m. Edasist sissekasvu takistab eraldamiseks pandud plastikust või vett läbilaskvast materjalist kate (Epron *et al.* 1998). Kaudsem meetod on näiteks aastase mulla CO₂ voo võrdlemine varise aastase mahalangenud hulga ja juure neto primaarproduktiooniga (Buchmann 2000). Autotroofset hingamist saab hinnata puude *girdling* meetodit kasutades, mille (nagu eelnevalt mainitud) käigus takistatakse fotosünteesi produktide transport juurtesse. Isotoop meetodite põhimõtte seisneb erinevate süsiniku isotoopide (peamiselt ¹⁴C, ¹³C) kasutamist erinevat päritolu mullahingamise komponentide tuvastamiseks. Igal meetodil on omad head küljed ja omad puudused, mis mõjutavad juure- või mikroobse hingamise hinnanguid (Hanson *et al.* 2000). Näiteks juurte läbilõikamise (*trenching*) meetodi mõjul võib niiskuse sisaldus mullas tõusta, piirates taime vee ülesvõttu (Epron *et al.* 1998; Buchmann 2000), mis võib vähendada lagundamise ja hingamise kiirust (Hanson *et al.* 2000). Oluline on arvesse võtta juurte lagunemise kiirust *trenched* katsealal ja niiskusesisaldust ja vastavalt teha korrektureid. Kaevamise mõju võib avalduda isegi kuni 15 kuud, kuid tavaliselt kestab see umbes 3 või 4 kuud (Lalonde ja Prescott 2013).

On oluline eraldada juure ja mikroobset hingamist, sest neil on erinev temperatuuritundlikus põhjustades erinevaid voogude käitumisi erinevatel ajaskaaladel ja asukohtades (Kuzyakov ja Domanski 2000). Neid eristades saab mõista paremini maismaa ökosüsteemi ja atmosfääri vahelise CO₂ vahetuse muutuste efekte (Bond-Lamberty *et al.* 2004). Kuigi esimesed mullahingamise uurimused viidi läbi juba 94 aastat tagasi, hingamise voo eraldamine selle peamisteks komponentideks ja nende seostamine biotiliste kui ka abiotiliste tekitajatega on endiselt keeruline ülesanne ning tulemused on väga varieeruvad (Subke *et al.* 2006).

2.4. Metsamajandamise mõju mullahingamisele

Metsadel on oluline roll süsinikuringes ning metsade majandamine mõjutab metsa süsinikuringet (Peng *et al.* 2008). Aastakümnete jooksul on häirimata metsade süsiniku bilanss lähedal tasakaalule ($NEE \approx 0$) (Hyvönen *et al.* 2007). Kui metsale avaldub mingisugune häiring, siis tasakaal kaob ning peamine küsimus on, kui kiiresti ja millist rada pidi häiritud mets kohaneb uue olukorraga. Lühikes ajaskaalas on peamine küsimus, kuidas temperatuur, $[CO_2]$ ja lämmastik mõjutavad fotosünteesi ja lagunemist, sest biomassi produktsioon ja C sidumine on omavahel seotud. Metsa uuendamine, hooldamine ja raie häirivad metsade looduslikku süsinikuringet ja paiskavad esialgu õhku süsihappegaasi, mis tekib erinevate raiejääkide lagunemisel, aga targalt majandades võib pikemas perspektiivis suurendada atmosfääri CO_2 sidumist ja varu mullas (Jandl *et al.* 2007). Metsade raie tõttu vabaneb atmosfääri kuni $2 \cdot 10^{15}$ grammi C aastas (Richter *et al.* 1999). Metsamajandamise praktiline väljund on säilitada ja siduda süsinikku, mida saab jagada järgnevalt a) säilitavad olemasolevaid C varusid, b) laiendada olemasolevat süsiniku neelamist (*sink*) ja varusid, teisisõnu suurendades C tihedust läbi muutuste metsa struktuuris ja kasvus, c) luua uusi võimalusi C sidumiseks ja varumiseks ehk siis metsastades uusi alasid ja d) asendada fossiilsed kütused taastuvate puidust saadud energiaga (Dixon *et al.* 1994). Häiringud nagu tulekahju, putukate suur arvukus, tuulemurrud ja raie avaldavad süsinikuringele väga suurt mõju lühiajalises plaanis (mõni aasta kuni aastakümned) lehe pindala vähenemise, puude hävitamise või eemaldamise kaudu, mis interaktsioonis suurenenud laguneva materjali võivad muuta häiritud metsa ala ajutiseks CO_2 allikaks (Kowalski *et al.* 2003, Law *et al.* 2003). Oluline on, et selliste lühiajaliste häiringute sagedus ei kasvaks, sest selle ajaga ei jõua metsa taastumine toimuda täies ulatuses ja süsiniku akumulereerumine mulda ei jõua taastuda. Pumpanen *et al.* (2004) uuris raie mõju mullahingamisele ja leidis, et puude eemaldamisega vähenesid CO_2 vood vähem kui arvatud, sest juure ja risofääri hingamine „asendus“ suureneva lagunemiskiirusega, sest võrastiku eemaldamisega jõudis päeval mullapind palju rohkem. Suur osa maha jäänud süsinikust emiteerub aeglaselt jämedatest puidujäänustest, nagu oksad, juured ja kännud.

Mullahingamine varieerub erineva vanusega puistutes, seega on vaja teha katseid metsamajandamise mõju selgitamiseks hingamisele erineva vanusega puistutes (Liski *et al.* 2002). Noored boreaalsed okaspuumetsad võivad muutuda süsiniku allikast süsiniku sidujaks alates 15 aasta vanuselt (Liski *et al.* 2001) ning olla jätkuvalt süsiniku sidujad, kui akumulereerumine mulda ületab mulla orgaanilise aine lagunemise (Pumpanen *et al.* 2004).

Pärast taimeestiku taastumist häiringust ja võrastiku sulgumist toimub ökosüsteemi muutumine C allikast C talletajaks (Hyvönen *et al.* 2007). Mida kiiremini see vahetus toimub, seda produktiivsem on ökosüsteem. Ainult aasta pärast võrastumist uute kasvavate austria tamme (*Quercus cerris*) võrsete bruto primaarproduksioon tasakaalustab ökosüsteemi hingamise, samal ajal, kui boreaalses metsas aeglaselt kasvaval harilikul männil (*Pinus sylvestris*) läheb sama protsessi jaoks pärast lageraiet 20 või enam aastat (Law *et al.* 2001; Rannik *et al.* 2002; Kowalski *et al.* 2004). Sarnaselt on leitud, et Ameerika kaguosa toitainevaesel liivasel pinnal asuv tõrvikumänni (*Pinus taeda*) mets jäi süsiniku allikaks kuueks aastaks pärast lageraiet, samas kui väetatud mets muutus tagasi süsiniku talletajaks märgatavalt kiiremini (Lai *et al.* 2002).

Metsa süsiniku sidumise efektiivsust mõjutab ka puuliik (Hyvönen *et al.* 2007). Näiteks segametsa C sidumine on suurem kui okaspuumetsal (de Wit ja Kvindesland 1999). Teisest küljest jälle sellised metsa ökosüsteemid, kus domineerivaks liigiks on okaspuud, võivad paljudel juhtudel C isegi efektiivsemalt ja pikaajalisemalt talletada kui ökosüsteemid, kus domineerivad heitlehised puud. See tuleneb sellest, et paljude okaspuude kasvukiirus on suurem kui heitlehistel puudel (Cannell 1989). Veel enam, okaspuude varise lagunemise kiirus on üldiselt madalam kui heitlehiste puude varise oma (Hyvönen *et al.* 2007).

Metsamajandamine kontrollib metsa produktiivsust, muutes võrastiku konkurentsi ja lehepinna indeksit, modifitseerides nii NEE-d (Black *et al.* 2005). Intensiivselt majandatud metsad käituvad kui tugevad C allikad pärast lageraiet. Mitte majandatud vanad metsad on C emiteerimise poolest kas peaaegu neutraalsed või nõrgad talletajad (Malhi *et al.* 1999). Majandatava ja majandamata metsa süsiniku sidumise erinevus saab kõige ilmsemaks mittemajandatava metsa loomuliku hõrenemise ajal (Hyvönen *et al.* 2007). Majandamisel ei paista olevat püsivat mõju mulla mineraalsetele kihtidele: on täheldatud nii kasvu kui ka langust, aga lämmastikuga väetamine annab mulla C akumulatsioonile üldiselt positiivse efekti (Johnson ja Curtis 2001). Boreaalsetes ja parasvöötme metsades võib metsa kasvu märgatavalt suurendada väetamine lämmastikuga kombineeritult teiste toiteelementidega (Tamm 1001, Linder 1995, Bergh *et al.* 1999, Jarvis ja Linder 2000). Samas N-ga väetamine võib pikas plaanis vähendada SOM-i lagunemist, kasvatades mulla süsiniku varu (Freeman *et al.* 2005). On oluline võtta arvesse täiskasvanud metsade mulda salvestatud süsiniku hulka enne nende majandamist (Hyvönen *et al.* 2007). Palmroth *et al.* (2005) leidis, et CO₂ voog oli kõrgem tamme-hikkoripuu metsades, võrreldes lähedal asuva tõrvikumänni istandusega.

Kuna metsad on olulised atmosfääri CO₂ sidujad ja majandamine mõjutab süsinikuringet ja seega ka mullahingamist, on oluline majandamise mõju uurida kliima muutuste kontekstis ja selle käigus ja parandada majandamismeetodeid. Seega on metsamajandamise uueks väljakutseks näha metsa kui süsiniku ressursi ning säilitada olemasolevaid varusid ja atmosfäärsit sinna lisa tekitada atmosfäärist süsiniku eemaldamise teel (Malhi *et al.* 1999).

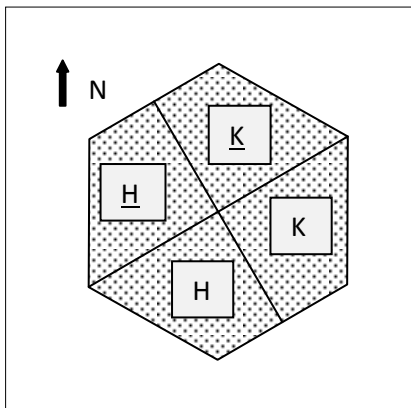
3. Eksperimentaalne osa

3.1. Katseala kirjeldus ja metoodika

Uurimistöö andmeid koguti 2012. aastal Kagu-Eestis Tartu maakonnas Rõka külas asuvast Järvelja õppe- ja katsemetskonnast (58°14'N, 27°18'E, kõrgus 40-48 m). Aastane keskmine sademete hulk on 610 mm, millest suurem osa (55%) jaotub kasvuperioodi peale maist kuni septembri lõpuni ja keskmine temperatuur ulatub juulis 16,7 °C ja veebruaris -4,7 °C (Jaagus 1999). Aastatel 2006-2007 rajati õhuniiskusega manipuleerimist võimaldav katseala FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*), et uurida kõrgema õhuniiskuse mõju noorte kiirelt kasvavate heitlehiste puuliikide funktsioneerimisele ja üldisemalt puistu süsiniku- ja toitaineringele (Sellin *et al.* 2010, Kupper *et al.* 2011, Hansen *et al.* 2012). Endisele 2,7 hektarilisele taraga ümbritsetud mahajäetud põllumaale rajati üheksa 14 m x 14 m eksperimentaalset katseringi, mis olid üksteisest minimaalselt 26 m kaugusel ja nende ümber hübriidhaabadest puhvertsoon võimaliku veeauru levimise vältimiseks. Igasse ringi istutati arukase (*Betula pendula* Roth.) ja hübriidhaava (*Populus tremula* L x *P. tremuloides* Michx.) ühe-aastased istikud, mis mõlemad on Eestis metsamajanduslikult olulised liigid, moodustades kogu metsa pindalast vastavalt 31% ja 5% (Eesti metsandus 2011). Hübriidhaab on Põhja-Euroopas ja boreaalsel alal üks kiiremini kasvavaid puuliike ja seega sobivaim lühikese rotatsiooni istanduste jaoks (Tullus *et al.* 2009, 2012). Katseala asub lainjal moreenitasandikul keskmise kõrguste vahega kuni ca 8 m (Kupper *et al.* 2011). Muld (*Endogenic Mollic Planosol*) on viljakas, pinnaveest mõjutatud ning sisaldab 27 cm paksust A-horisoni ehk huumusekihti.

Üheksast kuusnurksest katsealast on kuus avatud katseringi (edaspidi kasutan nimetust FAHM); ülejäänud kolm on kilega ümbritsetud (nn. Open-top) katseringi, mida selles töös ei kasutatud (Kupper *et al.* 2011). FAHM eksperimendi alla kuuluvad kolm niisutuse (H1, H2, H4) ja kolm kontrollringi (C1, C2, C4), kus vahekaugusega 1 m kasvas 196 puud, millest pooled olid (selle töö ajaks olid arukased maha võetud) arukased ja pooled hübriidhavad (selle töö mõõtmise ajal olid hübriidhaavad 6-aastased) (<http://www.lote.ut.ee/FAHM/>). Niisutamist

alustati 2008. aastal ja sellega tõsteti suhtelise õhuniiskuse taset *ca* 7%, kõige rohkem võimaldas veeauruga piserdamine tõsta suhtelist õhuniiskust 18% sõltuvalt tuulekiirusest. Igasse ringi on toodud või külvatud kaht tüüpi alustaimestikku (Joonis 1.), et uurida mullaelustiku ja metsaaluste liikide mitmekesisuse mõju ökosüsteemi funktsioneerimisele. Üks on tüüpilist Järvelja lageraiejärgset ehk häiritud metsa taimestikku esindav liigirikkam alustaimestiku tüüp. Teine on varajast suksessiooni ja mahajäetud põllumaade taimestikku esindav tüüp, kus domineerivaks liigiks teiste kõrreliste (*Poaceae*) seas on põldtimut (*Phleum pratense* L.). Kõikidel katseringidel on juurte lahutamiseks, paralleelselt puuliike eraldava 1 m laiuse jalgteega, mulda paigutatud õhuke kallakut järgiv veekindel plastikplaat.



Joonis 1. Ühe FAHM-i kuusnurkse katseala üldine plaan. H ja H tähistavad lihtsa ja keerulise taimestikuga hübriidhaava ala, K ja K lihtsa ja keerulise taimestikuga arukase ala.

Käesolevas töös kasutasin Mai Kukumägi 2012. aasta juunis, augustis ja oktoobris mõõdetud hübriidhaava mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse andmeid kokku kuuest (C1, C2, C4, H1, H2, H4) ringist. Mullahingamine, mullatemperatuur ja –niiskus mõõdeti iga ringi igast veerandist kolmest erinevast punktist. Antud töös hindan ainult niisutuse mõju ning erineva alustaimestiku mõju ei käsitle. Mõõtmiseks kasutati suletud dünaamilise kambri meetodit (PP Systems SRC-1 kamber ja gaasianalüsaator CIRAS-2). Kambri ristlõike pindala on 78,5 cm² ja ruumala 1170 cm³. Mullahingamist iseloomustab mullast maapinna kohta ajaühikus eralduv CO₂ voog μmol m⁻²s⁻¹. Selleks et mõõta ainult mullast eralduvat CO₂, eemaldati vajadusel kambri ja mõne cm sügavusele mulda paigaldatud ringikujulise toru vahelt iga sinna kasvanud roheline taime osa. Mullatemperatuuri (°C) ja -niiskust (mulla niiskusesisaldus mahuprotsentides %) mõõdeti 5 cm sügavuselt samast kohast, kus

hingamine, milleks kasutati vastavalt mõõteriistu STP-1 (ühendatud gaasianalüsaatori külge) ja HH2 *Moisture Meter Version 2*.

Andmete töötlemiseks ja analüüsiks kasutati Microsoft Excel 2007 ja Statistica 7.1 (StatSoft, Inc., 2005) programmipaketti. Analüüsides kasutati kuu jooksul tehtud keskmisi mõõtmisi (N=108). Arvtunnuste vastavust normaaljaotusele kontrolliti Lillieforsi ja Shapiro-Wilki testidega. Andmete jaotuvuse parandamiseks logaritmiti mullahingamise väärtused. Selleks, et teada, kas mullahingamine, -temperatuur ja -niiskus erinesid oluliselt kuude kaupa kontrolli ja niisutatud ringide vahel, kasutati paarikaupa *t-test*'i. Mullatemperatuuri ja -niiskuse mõju mullahingamisele hinnati mitmese regressioonanalüüsiga ($p = 0,05$, kus p on olulisustõenäosus) eraldi kontroll- ja niisutusringide kohta. Kõikidel juhtudel oli olulise nivoo $\alpha = 0,05$.

3.2. Tulemused

Kõikidel katseringidel on mullahingamise ja mullatemperatuuri ajaline käik sarnane (Joonis 2, 3), samas kui mullaniiskuse käik on vastupidine (Joonis 4). Mullahingamine ja mullatemperatuur on kõrgeim augustis ja madalaim oktoobris, samas augustis on muld kõige kuivem ja oktoobris kõige niiskem (Tabel 1). Võrreldes kolme kuu keskmisi väärtusi selgus, et mullahingamine on kõrgem kontrollringides kui niisutusringides (vastavalt $3,17 \pm 0,26$ ja $2,80 \pm 0,24$ CO₂ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Mullatemperatuurid on mõlemates ringides sarnased ($13,6 \pm 0,6$ °C kontroll ja $13,5 \pm 0,6$ °C niisutus). Mullaniiskus on kõrgem niisutusringides ($23,7 \pm 1,18$ % kontroll ja $33,1 \pm 1,02$ % niisutus).

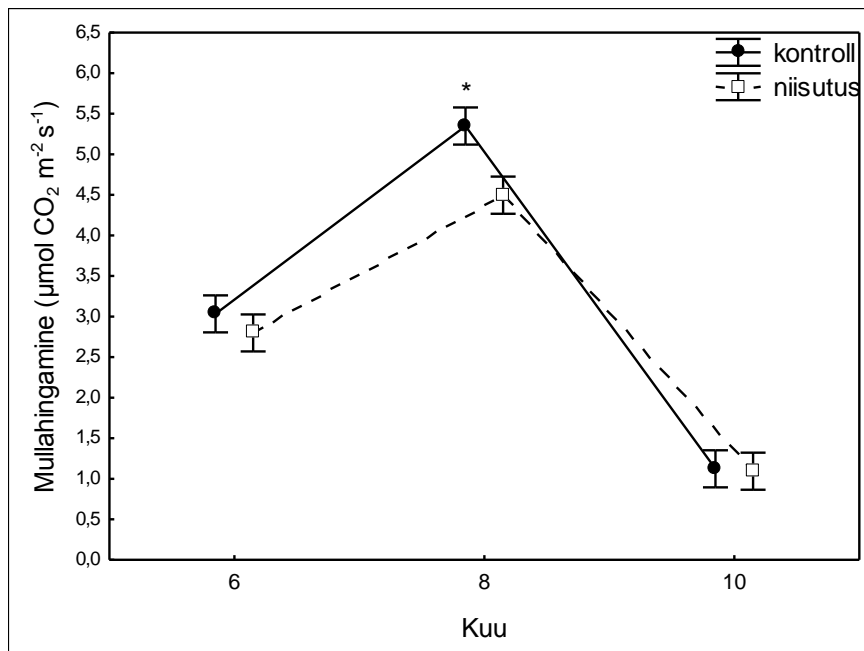
Võrreldes kuudevahelisi erinevusi selgus, et mullahingamine on kontrollringides oluliselt kõrgem niisutusringidest ainult augustikuus (Joonis 2, $p < 0,05$), teistel kuudel hingamine oluliselt kontroll- ja niisutusringide vahel ei erinenud. Mullatemperatuur varieerus väga vähe, olles ainult $0,1$ °C võrra madalam niisutusringides kui kontrollis (Joonis 3). Mullaniiskus aga erines oluliselt kõikidel kuudel, olles niisutusringides oluliselt kõrgem kui kontrollringides (Joonis 4, $p < 0,05$).

Regressioonanalüüsi tulemustest selgus, et olulisim mullahingamist mõjutav tegur on mullatemperatuur nii kontroll- ($p < 0,0001$) kui niisutusringides ($p < 0,0001$). R^2 ehk determinatsioonikordaja näitab, et mullatemperatuur seletab kontrollringides 74% hingamise koguvarieeruvusest ja niisutusringide puhul 77%. Võrrandid kontrolli ja niisutuse puhul on järgmised: kontroll $y = -1,295 + 0,161T$ ja niisutus $y = -1,029 + 0,137T$, kus y tähistab

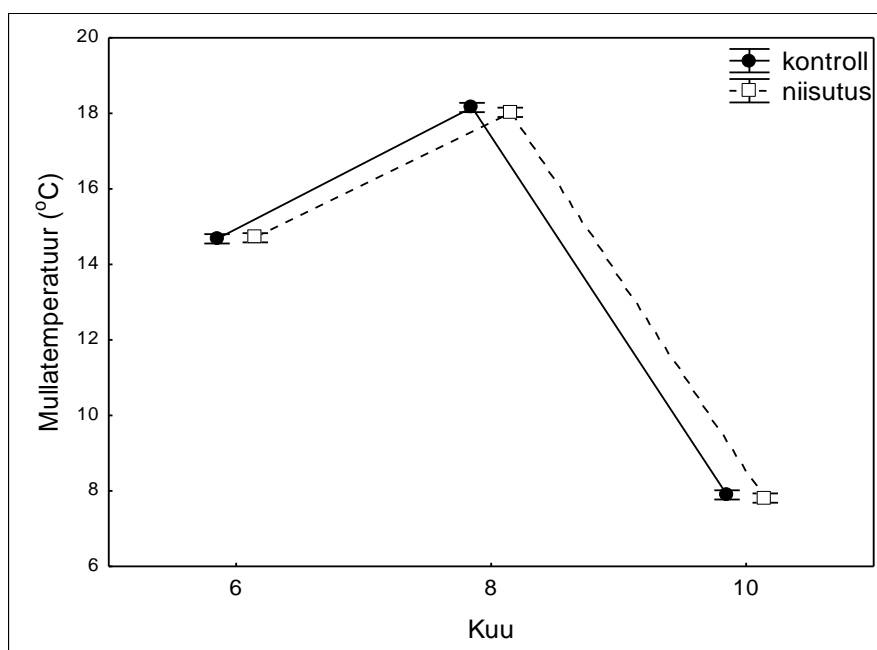
mullahingamist ja T mullatemperatuuri. Mullaniiskus mullahingamist oluliselt ei mõjutanud ($p > 0,05$)

Tabel 1. Mullahingamise ($\text{CO}_2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), mullatemperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) ja mullaniiskuse (%) keskmised väärtused ja standardvead kuude kaupa kontroll- (c) ja niisutusringides (h) 2012. aastal.

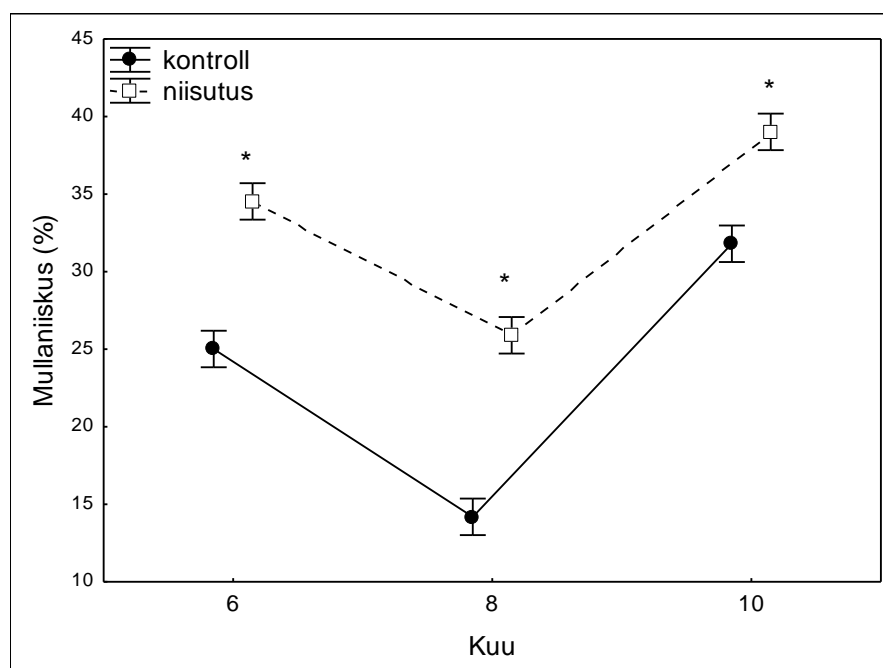
c/h	Kuu	Mullahingamine	Mullatemperatuur	Mullaniiskus
c	6	$3,03 \pm 0,13$	$14,7 \pm 0,2$	$25,0 \pm 1,2$
c	8	$5,35 \pm 0,29$	$18,2 \pm 0,1$	$14,2 \pm 1,3$
c	10	$1,12 \pm 0,15$	$7,9 \pm 0,1$	$31,8 \pm 0,8$
h	6	$2,80 \pm 0,21$	$14,7 \pm 0,1$	$34,5 \pm 1,3$
h	8	$4,50 \pm 0,37$	$18,0 \pm 0,1$	$25,9 \pm 1,6$
h	10	$1,09 \pm 0,09$	$7,8 \pm 0,1$	$39,0 \pm 0,6$



Joonis 2. Mullahingamise ($\text{CO}_2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ajaline käik 2012. aastal. Vertikaalsed jooned tähistavad keskmise standardviga. * tähistab olulist erinevust kontrolli- ja niisutusringide vahel ($p < 0,05$).



Joonis 3. Mullatemperatuuri (°C) ajaline käik 2012. aastal. Vertikaalsed jooned tähistavad keskmise standardviga.



Joonis 3. Mullaniiskuse (%) ajaline käik 2012. aastal. Vertikaalsed jooned tähistavad keskmise standardviga. * tähistab olulist erinevust kontroll- ja niisutusringide vahel ($p < 0,05$).

4. Arutelu

Antud eksperimentaalse osa eesmärk oli uurida kunstlikult kõrgendatud suhtelise õhuniiskuse mõju puistu mullahingamisele ja leida, milline keskkonnategur, mullatemperatuur ja mullaniiskus, seda oluliselt mõjutavad. Puistuks oli 6-aastaste hübriidhaabade monokultuur, seega on tegemist noorte aktiivselt kasvavate ja keskkonnatingimustele tundlike puudega. Niisutamist alustati aastal 2008 ja seega on selle mõju puudele kestnud 4 aastat.

Antud uurimustöös selgus, et niisutamise mõju mullahingamisele oli pärssiv, keskmine mullahingamine kontrollringides oli $3,17 \pm 0,26$ ja niisutustes $2,80 \pm 0,24$ CO_2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Hansen *et al.* (2012) leidis samuti, et CO_2 voog oli niisutusringides väiksem. Fierer ja Schimel (2002) pakkusid mullahingamise vähenemise põhjuseks mikroobikoosluste võime vastu pidada osmootilis potentsiaalimuutustele. Kim *et al.* (2010) uuris korduvate niiskustsüklite mõju mullahingamisele ja leidis, et CO_2 voog ei kasvanud alati pärast sademeid ja sõltus algsest niiskuse sisaldusest mullas. Ka Hansen *et al.* (2012) leidis, et mullaniiskus mitte ainult ei muuda mikroobset kooslust, vaid mõjutab mulla vahelise ruumi difuseerumist ja hapnikuga varustamist. Täpsemaid põhjusi hingamise vähenemisele on keeruline leida, sest andmeid kirjandusest pole, kus oleks tehtud sarnast pikaajalist manipulatsiooni niiskusega. Uurimistöös saadud kuude keskmised mullahingamise väärtused jäid vahemikku $1,09$ - $5,35$ CO_2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, mis jääb kirjanduses boreaalsete ja parasvöötme metsade kohta avaldatud mullahingamise väärtuste vahemikku $0,4$ - $6,9$ CO_2 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Davidson *et al.* 1998, Buchmann 2000, Bronson *et al.* 2008). Mullatemperatuur niisutuse ja kontrolli vahel ei erinenud. Mullaniiskus oli kontrolli ja niisutuse vahel väga varieeruv, andes kõigi kuude puhul olulise erinevuse ($p < 0,05$).

Sesoonselt järgisid mullahingamine ja temperatuur selgelt samasugust trendi. Suvekuudel need kasvasid, kulmineerudes augustis, ja langesid järsult oktoobriks. Mullatemperatuur on põhiline mullahingamise sesoonsust põhjustav faktor kõrgetel laiuskraadidel (Luo ja Zhou 2006). Temperatuur mõjutab heitlehiste puude kasvu ja mullahingamine korreleerub positiivselt lehe ala indeksiga, mis on taimestiku heitlehisuse mõõduks. Kuna antud töös leidis temperatuur ja hingamise samasugune käik ka niisutatud ringides, siis saab öelda, et niiskuse mõju ei ületa temperatuurist tulenevat sesoonsust. Ka Widèn ja Majdi (2001) leidsid, et boreaalsetes ja parasvöötme metsades mullaniiskus hingamist ei mõjuta, kuna mullatemperatuurid on seal madalamad ja mullaniiskus kõrgem ega limiteeri. Peamine piirang boreaalsete ja parasvöötme metsade süsinikuringes on päeva pikkus ja kasvuperioodi pikkus (Malhi *et al.* 1999) mitte niiskus.

Mullaniiskuse puhul on saadud erinevaid tulemusi. Mullaniiskus on temperatuuri kõrval teine tähtsaim mullahingamise sesoonsust põhjustav faktor (Saiz *et al.* 2006). Näiteks ühes Vahemerelise kliimaga alal tehtud uurimistöös oli mullaniiskus suvel väga madal (6,08%) ning kevadel ja sügisel kõrgem (51,7%) (Rey *et al.* 2002). Sügisel võib suurem sademete hulk põhjustada kõrgema mullaniiskuse. On ka leitud, et selget sesoonset trendi ei esine (Widèn ja Majdi 2001). Selles töös oli mullaniiskus vastupidiselt mullahingamisele ja mullatemperatuurile madalaim augustis ($14,2 \pm 1,2\%$) kontrollringides ja kõrgeim oktoobris ($39,0 \pm 0,6\%$) niisutusringides. Hansen *et al.* (2012) leidis, et mullahingamine korreleerub märkimisväärselt negatiivselt mulla veepotentsiaaliga (Spearman $R = -0,66$), mis on oluline, sest aeroobsete mikroobide optimaalseks elutegevuseks on vaja kindlat veepotentsiaali ($ca - 50$ kPa) ja nende aktiivsus väheneb, kui muld muutub niiskemaks või kuivab (Vorony 2007). Davidson *et al.* (1998) leidis, et kõrge mulla veesisaldus võib limiteerida mullahingamist. Mullaniiskusel esineb optimaalne tase, millest kõrgemal mullahingamine ei kasva enam lineaarselt, vaid hakkab hoopis vähenema (Wei *et al.* 2010). See võib seletada ka käesolevas töös esinevat mullaniiskuse mittelineaarset seost mullahingamisega. Siiski ei saa mullaniiskuse mõju täielikult välja arvata, kuna mullaniiskus ja mullatemperatuur kovarieeruvad. (Davidson *et al.* 1998). Aga see on ka põhjus miks temperatuuri ja niiskuse interaktiivne mõju mullahingamisele pole veel hästi teada. Selleks on vaja teha pikaajalisi (>5 aastat) katseid, sest aastate vahel võivad kliimatilised erinevused olla väga suured (Niinistö *et al.* 2010). Sademete ebaühtlase jaotumise tõttu on suuremal skaalal mullaniiskus väga dünaamiline ja fluktuueerib aja jooksul.

On teada, et kui niiskus ei limiteeri, on mullatemperatuur olulisim mullahingamist piirav faktor (Hanson *et al.* 2000). Käesolevas töös ilmus mullahingamise ja mullatemperatuuri vahel tugev seos. Kontrollringides seletas mullatemperatuur 74% ja niisutusringides 77% mullahingamise koguvarieerumisest. Ka Hansen *et al.* (2012) leidis, et mullahingamine sõltub eksponentsiaalselt mullatemperatuurist ja ilmneb kõrgem determinatsioonikordaja $R^2 = 0,92$. Kim *et al.* (2010) leidis oma katses temperatuuri ja mullahingamise korrelatsiooni kohta pisut väiksema väärtuse $R^2 = 0,71$, samas olid katses täiskasvanud heitlehised puud. Temperatuuri mõju hingamisele varieerub sõltuvalt mulla komponentide temperatuuritundlikkusest (Hanson *et al.* 2000), puistu vanusest (Saiz *et al.* 200) aga ka metsatüübist ja geograafilisest asukohast (Lloyd ja Taylor 1994) Seega tuleb erinevate katsete tulemusi võrrelda ettevaatlikkusega.

Kuna kliima soojenemisel väheneks paljude sademetevaeste piirkondade niigi vähene veehulk, siis tehakse palju mullahingamise kohta käivaid uurimusi seal (Luo ja Zhou 2006).

Samuti on huviorbiidis tundrad kui potentsiaalsed kasvuhoonegaasi metaani emiteerijad. Tänapäev pole palju informatsiooni kasvanud õhuniiskuse mõju kohta puude funktsioneerimisele, mis oleks aga kasulik, et ennustada globaalselt muutuva kliima võimalikku mõju põhjalaiustel asuvatele metsaökosüsteemidele (Kupper *et al.* 2011). Käesolev uurimus võib mingil määral aidata kaasa eksperimentidele, kus keskendutakse noortele puudele, mis on potentsiaalsed süsiniku neelajad. Noortes metsaökosüsteemides ületab netoprimaarproduktioon lagunemise kiirust ja CO₂ seotakse rohkem kui eraldub ehk C akumulatsioon mulda (Gaudinski *et al.* 2000).

Kuna tuleviku kliimamuutuse stsenaariumid ennustavad Põhja-Euroopale niiskemaid tingimusi ja sademete hulga kasvu on oluline uurida kõrgema õhuniiskuse mõju mullahingamisele FAHM'i põhimõttel töötavate eksperimentide abil.

5. Kokkuvõte

Mulla CO₂ voog on suuruselt teine maismaa süsinikuringes ning metsadel on selles oluline roll. Antud töö eesmärgiks oli anda ülevaade olulisematest metsaökosüsteemi mullahingamist mõjutavatest teguritest ja selle rollist globaalses süsinikuringes. Eksperimentaalses osas analüüsida mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse sesoonset käiku ning temperatuuri ja niiskuse mõju mullahingamisele õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) eksperimendis hübriidhaava (*Populus tremula* L x *P. tremuloides* Michx.) metsaökosüsteemis 2012. aastal.

Mullahingamisel, mullatemperatuuril- ja niiskusel esineb sesoonne käik, mis oli ka minu eksperimendi tulemus. Tulemustest selgus, et mullahingamine oli kontrollringides kõrgem kui niisutusringides, olulisel erinev siiski ainult augustikuus. Seega võib arvata, et pikaajaline niisutamine võib mullahingamist oluliselt mõjutada. Täpseid mehhanisme, mis seda põhjustavad on keerline leida, osalt, kuna tegemist on unikaalse eksperimendiga ja teisest küljest, kuna temperatuur ja niiskus on kovarieeruvad. Käesolevas töös ilmus mullahingamise ja mullatemperatuuri vahel tugev seos: mullatemperatuur seletas kontrollringides 74% hingamise koguvarieeruvusest ja niisutusringide puhul 77%. Selline tulemus on heas kooskõlas paljude kirjandusest leitud uurimistulemustega, mis näitavad mullahingamise eksponentsiaalset sõltuvust mullatemperatuurist. Mullaniiskus mullahingamist oluliselt ei mõjutanud. On teada, et kui niiskus ei limiteeri, on mullatemperatuur olulisim mullahingamist piirav faktor. Mullahingamise ajalist varieerumist kontrollib peamiselt mullatemperatuur, mullaniiskuse mõju võib avalduda väga kuivades tingimustes.

Kuna kliimamuutuste stsenaariumid ennustavad sademete hulga suurenemist Põhja-Euroopas, seega suureneb ka õhuniiskus, on oluline teha FAHM-i tüüpi eksperimente, et mõista kõrgema õhuniiskuse mõju metsaökosüsteemide süsinikuringele, sh mullahingamisele. Täpsemaks süsinikuringe mõistmiseks on oluline ka uurida mullahingamise komponente, juure ja mikroobset hingamist, järjest enam eraldi, sest neil on märgatud selgelt erinevat temperatuuritundlikkust. Arukalt metsa majandades võib selle praktiliseks väljundiks olla suurem atmosfäärsist CO₂ sidumine metsa biomassi ja mulda.

6. Summary

Factors influencing soil respiration and its role in carbon cycle of forest ecosystems

The world's carbon dioxide flux is the second largest carbon cycle on the land and forests have a large part of it. The aim of this analysis was to discuss the main factors influencing soil respiration of forest ecosystems and its bigger part in the global carbon cycle. In the experimental part I will examine the seasonal dynamics of soil respiration, soil temperature and soil moisture in an air humidity manipulating (FAHM) experiment in a hybrid aspen (*Populus tremula* L x *P. tremuloides* Michx) forest ecosystem in 2012.

Soil respiration, soil temperature and soil moisture follow a seasonal trend and my experiment confirmed it. The results demonstrated that soil respiration was higher in control plots than in humidified plots (respectively $3,17 \pm 0,26$ and $2,80 \pm 0,24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), but significantly higher in August. Thus it reveals that moisture causes discernible differences of soil respiration in the course of given time. The exact mechanisms being responsible of moisture mediated decrease in respiration are not known due to lack of similar experiments humidification with such longevity. The other cause to its uncertainty is the fact that temperature and moisture are covarying. The results revealed a strong correlation between soil respiration and soil temperature, where soil temperature explained 74% and 77% of the total variance of soil respiration respectively in the control and in the misting plots. This is a good result and in accordance with many models that demonstrate soil respiration growing exponentially with soil temperature. Soil moisture didn't affect soil respiration. It is known that when moisture doesn't limit, the soil temperature is the dominant factor restricting soil respiration. The seasonal changes of soil respiration is determined by soil temperature, the confounding effect of soil moisture occurs only in very dry environment.

Future scenarios of climate change in Northern Europe predict up to 40% of increased precipitation (IPCC 2007), therefore experiments like FAHM could be useful for understanding the effects of higher atmospheric moisture content on forest ecosystem carbon cycle, including soil respiration. This needs the separate examination of different soil respiration components, root and microbial, because it is proved they demonstrate highly different temperature sensitivities. By imposing the sustainable forest management practices, forest could mitigate climate warming with the uptake of atmospheric CO₂ to the biomass and soil.

7.Tänuavaldused

Tahan tänada oma juhendajat Mai Kukumäge, kes võttis mind juba sügisel metsa kaasa, et saaksin töö põhimõtetega tuttavaks. Samuti olen tänulik talle enda katseandmete kasutamise lubamise eest ja töö käigus antud vajalike konsultatsioonide eest.

8. Kasutatud kirjandus

- Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship *Oikos* 79 439-449.
- Alcamo, J., Moreno, J.M., Nováky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R.J.N., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J.E., Shvidenko, A. 2007. Europe., Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (eds.). *Climate Change 2007: Impacts Adaptation and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge. Cambridge University Press 541-580
- Allison, S.T., Treseder, K.K. 2008. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology* 14 2898-2909.
- Andersen, C.P., Nikolov, I., Nikolova, P., Matyssek, R., Häberle, K-H. 2005. Estimating „autotrophic“ belowground respiration in spruce and beech forests: decreases following girdling. *Eur J Forest Res* 124 155-163.
- Arain, M.A., Black, T.A., Barr, A.G., Jarvis, P.G., Massheder, J.M., Verseghy, D.L., Nesic, Z., 2002. Effects of seasonal and interannual climate variability on net ecosystem productivity of Boreal deciduous and conifer forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32 878-891
- Atkin, O. K., Edwards, E. J., and Loveys, B. R. 2000. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist* 147 141–154.
- Bergh J, Linder S, Lundmark T, Elving B. 1999. The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 119 51–62.
- Bhatti, J. S., Apps, M.J., Jiang, H., 2002. Influence of nutrients, disturbances and site conditions on carbon stocks along a boreal forest transect in central Canada. *Plant and Soil* 242 1-14.
- Black, A.T., Gaumont-Guay, D., Jassal, R.S., Amiro, B.D., Jarvis, G., Gower, T., Kelliher, F.M., Dunn, A., Wofsy, S.C. 2005. Measurement of CO₂ exchange between boreal forest and the atmosphere. In: Griffiths H, Jarvis PG, eds. *The carbon balance of forest biomes* pp 151–185 Oxford, UK Taylor & Francis.
- Bonan, G.B., 1993. Physiological controls of the carbon balance of boreal forest ecosystems *Can J For Res* 23 1453-1471
- Bond-Lamberty, B. & Thomson, A., 2010. Letters: Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* Vol 464 26 March.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C., Gower, S.T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration?. *Global Change Biology* 10 1756-1766.
- Boone, R.D., Nadelhoffer K.J, Canary, J.D. ja Kaye, J.P., 1998. Roots exert strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration *Nature* 396 570-572
- Borken, W., Muhs, A., and Beese, F. 2002. Application of compost in spruce forests: Effects on soil respiration, basal respiration and microbial biomass *Forest Ecology and Management* 159 49–58.
- Borken, W., Savage, K., Davidson, E.A., Trumbore, S.E. 2006. Effects of experimental

- drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology* 12 (2) pp 177-193.
- Borken, W., Xu, Y.-J., Davidson, E.A., Beese, F. 2002. Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology* 8 (12) pp 1205-1216.
- Borken, W., Xu, Y.-J., Davidson, E.A., Beese, F. 2002. Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology* 8 1205-1216.
- Bronson, D.R., Gower, S.T., Tanner, M., Linder, S., van Herk, I., 2008. Response of soil surface CO₂ flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology* 14 856-867.
- Buchmann, N. 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology & Biochemistry* 1625-1635.
- Chen, J.M., Chen, B., Higuchi, K., Liu, J., Chan, D., Worthy, D., Tans, P., Black, A. 2006. Boreal ecosystems sequestered more carbon in warmer years. *Geophysical Research Letters* vol 33 L10803
- Cline, W.R., 1992. *The economics of global warming*. The Institute of International Economics Washington D.C.
- Cotrufo, M. F., Ineson, P., and Scott, A. 1998. Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues? *Global Change Biology* 4 43-54.
- Curiel Yuste, J., Janssens, I. A., Carrara, A., and Ceulemans, R. 2004. Annual Q10 of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* 10 161-169.
- Davidson, E. A., Belk, E., and Boone, R. D. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounding factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology* 4 217-227.
- Davidson, E.A., Richardson, A.D., Savage, K.E., Hollinger, D.Y. 2006. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Global Change Biology* 12 (2) pp 230-239.
- de Wit HA, Kvindesland S. 1999. Carbon stocks in Norwegian forest soils and effects of forest management on carbon storage. *Rapport Fra Skogforskningen* S14 52.
- Dixon, R., K., Brown S., Houghton R. A., Solomon A. M., Trexler M. C., and Wisniewski J, 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 22 185-190.
- Dörr, H., and Münnich, K. O. 1987. Annual variation in soil respiration in selected areas of the temperate zone *Tellus* 39B 114-121.
- Epron, D., 2009. Separating autotrophic and heterotrophic components of soil respiration: lessons learned from trenching and related root-exclusion experiments. In: *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology* (eds. Kutsch W.L., Bahn M., Heinemeyer A.) 157-168 Cambridge University Press Cambridge UK.
- Fierer, N., and Schimel, J. P. 2003. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide

- production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal* 67 798–805.
- Gaumont-Guay, D., Black, T.A., Barr, A.G., Jassal, R.S., Nesic, Z. 2008. Biophysical controls on rhizosphere and heterotrophic components of soil respiration in a boreal black spruce stand. *Tree Physiology* 28 161-171.
- Goulden, M. L., Wofsy, S. C., Harden, J. W., Trumbore, S. E., Crill, P. M., Gower, S. T., Fires, T., Daube, B., Fan, S. M., Sutton, D. J., Bazzaz, A., and Munger, J. W. 1998. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil draw. *Science* 279 214–217.
- Grace, J., 2001. Carbon cycle. *Encyclopedia of Biodiversity* 1.
- Griffiths, H., Jarvis, P.G., 2005 *The Carbon Balance in Forest Biomes* Garland Science.
- Gupta, S. R., and Singh, J. S. 1977. Effect of alkali concentration, volume and absorption area on measurement of soil respiration in a tropical sward *Pedobiologia* 17(4) 233–239.
- Hansen, R., Mander, Ü., Soosaar, K., Maddison, M. Lõhmus, K., Kupper, P., Kanal, A., Sõber, J. 2002. Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecol.*
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., Andrews, J.A. 2002. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration A review of methods and observations *Biogeochemistry* 48 (1) pp 115-146
- Hobbie, S. E. 2000. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems* 3 484–494.
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D.J. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411 789-792.
- Högberg, P., Bhupinderpal-Singh, Löfvenius, M.O., Nordgren, A. 2009. Partitioning of soil respiration into its autotrophic and heterotrophic components by means of tree-girdling in old boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management* 257 1764-1767
- Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, P., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, D., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömberg, M., Oijen, M van., Wallin, G. 2007. Tansley review The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review *New Phytologist* 173 463–480
- IPCC (2001) *Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third assessment report of the intergovernmental panel on climate change* (J. T. Houghton, Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and C. A. Johnson, eds.) Cambridge University Press Cambridge UK and New York.
- IPCC (2007): *Summary for Policymakers*. - Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (eds.). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York Cambridge University Press 18 pp

- Jaagus, J. 1999. New data about the climate in Estonia. *Publicationes Instituti Geographici Universitatis Tartuensis* 85 28–40 (in Estonian) *Estonian Forestry* 2011. <http://www.keskkonnainfo.ee/failid/forestry2011/EstonianForestry.swf>
- Janssens I. A., Lankreijer, H., Matteucci, G., Kowalski, A. S., Buchmann, N., Epron, D., Pilegaard, K., Kutsch, W., Longdoz, B., Grünwald, T., Montagnani, L., Dore, S., Rebmann, C., Moors, E. J., Grelle, A., Rannik, Ü., Morgenstern, K., Oltchev, S., Clement, R., Guomundsson, J., Minerbi, S., Berbigier, P., Ibrom, A., Moncrieff, J., Aubinet, M., Bernhofer, C., Jensen, N. O., Vesala, T., Granier, A., Schulze, E.-D., Lindroth, A., Dolman, A. J., Jarvis, P. G., Ceulemans, R., and Valentini, R. 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology* 7(3) 269–278.
- Janssens, I.A., Pilegaard, K. 2003. Large seasonal changes in Q10 of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology* 9 (6) pp 911-918.
- Jarvis, P.G., Linder, S. 2000. Constraints to growth of boreal forests. *Nature* 405 904–905.
- Johnson, D.W., Curtis, P.S. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* 140 227–238.
- Khomik, M., Arain, M.A., McCaughey, J.H. 2006. Temporal and spatial variability of soil respiration in a boreal mixedwood forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140 (1-4) pp 244-256.
- Kim, D-G., Mu, C., Kang, S., Lee, D. 2010. Factors controlling soil CO₂ effluxes and the effects of rewetting on effluxes in adjacent deciduous, coniferous, and mixed forests in Korea. *Soil Biology & Biochemistry* 42 576-585.
- Kirschbaum, M. U. F. 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27 753–760.
- Klopatek, J.M., 2002. Belowground carbon pools and processes in different age stands of Douglas-fir *Tree Physiology* 22 197-204.
- Knörr, W., Prentice, I. C., House, J. I., and Holland, E. A. 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* 433 298–301.
- Kont, A., Jaagus, J., Aunap, R. 2003. Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia - *Global and Planetary Change* 36 1-15
- Kowalski, A.S., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., (...), Grace, J. 2004. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forest in Europe. *Global Change Biology* 10 (10) pp 1707-1723.
- Kowalski, S., Sartore, M., Burrell, R., Berbigier, P., Loustau, D. 2003. The annual carbon budget of a French pine forest (*Pinus pinaster*) following harvest. *Global Change Biology* 9 (7) pp 1051-1065.
- Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Löhmus, K., Tullus, A., et al. 2011. An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany* 72 432–438.
- Lai, C.-T., Katul, G.G., Butnor, J., Siqueira, M., Ellsworth, D., Maier, C., Johnsen, K.,

- McKeand, S., Oren, R. 2002. Modeling the limits on the response of net carbon exchange to fertilization in a southeastern pine forest. *Plant, Cell & Environment* 25 1095–1119.
- Lee, H.S.J., Overdieck, .G. 1998. Biomass, growth and carbon allocation. In: Jarvis P.G., (ed). *European forests and global change*. Cambridge University Press Cambridge pp 126-191
- Linder, S. 1995. Foliar analysis for detecting and correcting nutrient imbalances in Norway spruce. *Ecological Bulletins (Copenhagen)* 44 178–190.
- Lindroth, A., Grelle, A., Morén, A.-S. 1998. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. *Global Change Biology* 4(4) pp 443-450.
- Liski J., Pussinen A., Pingoud K., Mäkipää R. & Karjalainen T. 2001. Which rotation length is favourable to vcarbon sequestration? *Can J For Res* 31 2004-2013
- Liski, J., Ilvesniemi, H., Mäkelä, A., and Westman, C. J. 1999. CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambro* 28 171–174.
- Liski, J., Perruchoud, D., Karjalainen, T. 2002. Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. *Forest Ecology and Management* 169 (1-2) pp 159-175.
- Liski, J., Perruchoud, D., Karjalainen, T., 2002. Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. *For Ecol Manage* 169 159-175.
- Lloyd, J., and Taylor, J. A. 1994. On the temperature dependence of soil respiration . *Functional Ecology* 8 315–323.
- Luo, Y., Zhou, X., 2006. *Soil respiration and the environment*. Elsevier Academic Press UK.
- Malhi, Y., Baldocchi, D. D., and Jarvis, P. G. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 22(6), 715–740.
- Niinistö, S.M., Silvola, J., Kellomäki, S. 2004. Soil CO₂ efflux in a boreal pine forest under atmospheric CO₂ enrichment and air warming. *Global Change Biology* 10 1363-1376.
- Norby, R. J., and Luo, Y. 2004. Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist* 162 281–293.
- Norby, R. J., Cotrufo, M. F., Ineson, P., O’Neill, E. G., and Canadell, J. G. 2001. Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: A synthesis *Oecologia* 127 153–165.
- Norby, R.J. 1994. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide *PlantSoil* 165 9-20
- Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnson, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schäfer, K. V. R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S. G., and Katul, G. G. 2001. Soil fertility limits carbon sequestration by a forest ecosystem in a CO₂-enriched atmosphere *Nature* 411 469–472.
- Overdieck, D. 1993. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on CO₂ exchange of beech stands in small model ecosystems. *Water Air Soil Pollut* 70 259-277
- Palmroth, S., Maier, C.A., McCarthy, H.R., Oishi, A.C., Kim, H.-S., Johnsen, K., Katul, G.G., Oren, R. 2005. Contrasting responses to drought of forest floor CO₂ efflux in a loblolly pine plantation and a nearby oak–hickory forest. *Global Change Biology* 11 1–14.
- Payeur-Poirier, J-L., Coursolle, C., Margolis, H.A., Giasson, M-A. 2012. CO₂ fluxes of

- aboreal black spruce chronosequence in eastern North-America. *Agricultural and Forest Meteorology*. 153 94-105
- Pendall, E., Bridgman, S., Hanson, P.J., Hungate, B., Kicklighter, D.W., Johnson, D.W., Law, B.E., Luo, Y., Megonigal, J.P., Olsrud, M., Ryan, M.G., Wan, S. 2004. Research review Below-ground process responses to elevated CO₂ and temperature a discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist* 162 311–322
- Peng, Y., Thomas, S.C., Tian, D. 2008. Forest management and soil respiration: Implications for carbon sequestration. *Environmental Reviews* 16 pp 93-111.
- Peterjohn, W. T., Melillo, J. M., Steudler, P. A., Newkirk, K. M., Bowles, F. P., and Aber, J. D. 1994. Responses of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperatures. *Ecological Applications* 4, 617–625.
- Pregitzer, K. S., and Euskirchen, E. S. 2004. Carbon cycling and storage in world forests: Biome patterns related to forest age. *Global Change Biology* 10(12) 2052–2077.
- Pregitzer, K. S., King, J. S., Burton, A. J., and Brown, S. E. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* 147 105–115.
- Puhe, J., Ulrich, B. 2001. *Global Climate Change and Human Impacts on Forest Ecosystems*. *Ecological Studies* Vol. 143
- Pumpanen, J., Westman, C.J., Ilvesniemi, H. 2004. Soil CO₂ efflux from a podzolic forest soil before and after forest clear-cutting and site preparation. *Boreal Environment Research* 9 (3) pp 199-212.
- Raich, J. W., and Potter, C. S. 1995. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles* 9 23–36.
- Raich, J. W., and Schlesinger, W. H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B 81–99.
- Raich, J. W., Potter, C. S., and Bhagawati, D. 2002 Interannual variability in global soil respiration 1980–94. *Global Change Biology* 8 800–812.
- Rannik, Ü., Altimir, N., Raittila, J., Suni, T., Gaman, A., Hussein, T., Holtta, T., Lassila, H., Latokartano, M., Lauri, A., Natsheh, A., Petäjä, T., Sorjamaa, R., Ylä-Mella, H., Keronen, P., Berninger, F., Vesala, T., Hari, P., Kulmala, M. 2002. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over Scots pine forest and clearing. *Agricultural and Forest Meteorology* 111 187–202.
- Reichstein, M., Rey, A., Freibauer, A., Tenhunen, J., Valentini, R., Banza, J., Casals, P., Cheng, Y., Grünzweig, J. M., Irvine, J., Joffre, R., Law, B. E., Loustau, D., Miglietta, F., Oechel, W., Ourcival, J. M., Pereira, J. S., Peressotti, A., Ponti, F., Qi, Y., Rambal, S., Rayment, M., Romanya, J., Rossi, F., Tedeschi, V., Tirone, G., Xu, M., and Yakir, D. 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles* Vol 17 no 4 1104.
- Rey, A., Pegoraro, E., Tedeschi, V., De Parri, I., Jarvis, P.G., Valentini, R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8 (9) pp 851-
- Ruehr, N.K ja Buchmann, N. 2009. Soil respiration fluxes in a temperate mixed forest:

- seasonality and temperature sensitivities differ among microbial and root-rhizosphere respiration. *Tree Physiology* 30 165-176.
- Rustad, L. E., Melillo, J. M., Mitchell, M. J., Fernandez, I. J., Steudler, P. A., and McHale, P. J. 2000. Effects of soil warming on C and N cycling in northern U.S. forest soils In Responses of northern U.S. forests to environmental change (R. Mickler, R. Birdsey, and J. Hom, eds.) Springer-Verlag New York.
- Saiz, G., Byrne, K.A., Butterbach-Bahl, K., Kiese, R., Blujdea, V., Farrell, E.P. 2006. Stand age-related effects on soil respiration in a first rotation Sitka spruce chronosequence in central Ireland. *Global Change Biology* 12 (6) pp 1007-1020.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, Ø., Ryan, M.G., Vourlitis, G. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149 369–399.
- Saxe, H., Ellsworth, D.S., Heath, J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* 139 395–436.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, O., Ryan, M.G., Vourlitis, G. 2001. Tansley review no. 123 Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149 369–400
- Schimel, D. S., Braswell, B. H., Holland, A. B., McKeown, R., Ojima, D. S., Painter, T. H., Parton, W. J., and Townsend, A. R. 1994. Climatic, edaphic, and biotic controls over the storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemistry Cycles* 8 279–293.
- Scott-Denton, L. E., Sparks, K. L., and Monson, R. K. 2003. Spatial and temporal control of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil biology and biochemistry* 35 525–534.
- Sellin, A., Kupper, P. 2005. Variation in leaf conductance of silver birch: Effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. *Forest Ecology and Management*, 206 (1-3) pp 153-166
- Zhu, J., Yan, Q., Fan, A., Yang, K., Hu, Z. 2009. The role of environmental, root, and microbial biomass characteristics in soil respiration in temperate secondary forests of Northeast China. *Trees - Structure and Function*, 23 (1) pp 189-196.
- Tamm, C.O. 1991. Nitrogen in terrestrial ecosystems, questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability. *Ecological Studies* 81 Berlin Springer-Verlag.
- The Royal Society, 2001. The role of land carbon sinks in mitigating global climate change. The Royal Society July.
- Tingey, D. T., Phillips, D. L., and Johnson, M. G. 2000. Elevated CO₂ and conifer roots: Effects on growth, life span and turnover. *New Phytologist* 147 87–103.
- Tullus, A., Kanal, A., Soo, T., Tullus, H.. 2010. The impact of available water content in previous agricultural soils on tree growth and nutritional status in young hybrid aspen plantations in Estonia. *Plant and Soil* 333 129–145.
- Tullus, A., Rytter, L., Tullus, T., Weih, M., Tullus, H. 2012. Short-rotation forestry with hybrid aspen (*Populus tremula* L.6P. *tremuloides* Michx.) in Northern Europe. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27 10–29.
- Valentini, R., Matteucchi, G., Dolman, H., Schulze, E.-D., Rebmann, C., Moors, E. J.,

Granier, A., Gross, P., Jensen, N. O., Pilgaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grünwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A. S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Lousteau, D., Gudmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S., and Jarvis, P. G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404 861–865.

Valentini, R., Matteucci, G., Dolma, A.J., Schulze, E-D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grünwald, T., Aubinet, M., Ceulmans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Tannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Gudmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncreiff, J., Montagni, L., Minerbi, S., Jarvis, P.G., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404 861-864.

van de Geijn, SC., van Veen, JA. 1993. Implications of increased carbon dioxide levels for carbon input and turnover in soils. *Vegetatio* 104–105 283–292.

Wei, W., Weile, C., Wang, S., 2010. Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components Global patterns and responses to temperature and precipitation *Soil Biology & Biochemistry* 42 1236-1244

Xu, M., Qi, T. 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. – *Global Change Biology* 7 667-677.

Käsikirjad:

Kukumägi, M., Uri, V., Kull, O. 2011. Mullahingamise sesoonne dünaamika kuusikute aegreas. *Forestry Studies, Metsanduslikud uurimused* 54 5-17

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Marta Korts-Laur_____

(autori nimi)

(sünnikuupäev: 25.04.1991_)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Mullahingamise roll metsaökosüsteemi süsinikuringes ja seda mõjutavad tegurid

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on ___Mai Kukumägi_____.

(juhendaja nimi)

reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, 27.05.13(*kuupäev*)