

Tartu Ülikool
Bioloogia-geograafiateaduskond
Botaanika ja ökoloogia instituut

Jane Türbsal-Trolla

**Mullahingamine ja seda mõjutavad
keskkonnafaktorid kuusiku vanusereas**

Magistritöö

Juhendaja:
Prof. Olevi Kull

Tartu
2006

SISUKORD

1. Sissejuhatus	4
1.1. Süsinikuringe	4
1.1.1. Globaalne süsinikuringe ja kliima muutused	4
1.1.2. Metsade tähtsus	7
1.2. Varis	11
1.3. Respiratoorsed vood	13
1.4. Töö eesmärgid	18
2. Materjal ja metoodika	19
2.1. Uurimisala	19
2.2. Andmete kogumine	20
2.2.1. Mullahingamine, mullaniiskus ja mulla temperatuur	20
2.2.2. Varisekihi kogumine	21
2.3. Mulla süsiniku hulga arvutamine	22
2.4. Proovide ja andmete analüüs	23
3. Tulemused	26
3.1. Mullahingamise ja keskkonnafaktorite sesoonne dünaamika	26
3.2. Mullahingamise ööpäevasisene dünaamika	29
3.3. Statistiliste mõõtmistulemuste võrdlus püsiproovialadel tehtud mõõtmistega	32
3.3.1. Sesoonsete mõõtmistulemuste võrdlus püsiproovidega	32
3.3.2. Ööpäevasisene suhteliste väärtuste võrdlus püsiproovidega	34
3.4. Mullahingamise temperatuuri sõltuvus	36
3.4.1. Sesoonne mullahingamise temperatuuri sõltuvus	36
3.4.2. Ööpäevasisene mullahingamise temperatuuri sõltuvus	37
3.5. Mullahingamise niiskussõltuvus	39
3.5.1. Sesoonne mullahingamise niiskussõltuvus	39
3.6. Süsiniku vood	40
4. Arutelu	44
5. Kokkuvõte	54

6. Summary	56
7. Tänuavaldused	57
8. Kasutatud kirjandus	58
Lisa 1	64
Lisa 2	65
Lisa 3	66
Lisa 4	69
Lisa 5	72

1. Sissejuhatus

1.1. Süsinikuringe

1.1.1. Globaalne süsinikuringe

Süsiniku tsükli moodustavad kaks olulist voogu, milledeks on süsiniku talletamine ja süsiniku emissioon. Mahukate, aeganõudvate ja keeruliste uurimuste tulemusena on järeldatud, et süsinik talletub globaalselt ookeanidesse, maismaa taimkattes ja mulda (sh ka maakoore vormid nagu näiteks kivilüüsi, nafta jm.). *Ookeanides* mõjutavad süsiniku ringet vaid ookeani pealmised kihid ja regioonid, mis ulatuvad kuni 1000 meetri sügavuseni. Ookeani on hinnanguliselt talletatud 20×10^{15} tonni süsinikku (Berner ja Berner 1996). Teiseks suureks süsiniku talletuskohaks ehk reservuaariks on *maismaa taimkate*, eeskätt just metsad. Metsad sisaldavad umbes 45% globaalsest süsiniku varust. Maismaa taimkate talletab umbes 650 Gt süsinikku aastas (Griffiths ja Jarvis 2005). Süsiniku talletuskohtadest on olulisel kohal ka *mullad*. Näiteks boreaalsetes metsades on muldadesse talletatud kaheksa korda rohkem süsinikku, kui seda on taimkattes (Pypker ja Fredeen 2002). Arvatakse, et globaalselt on muldadesse ja detriiti võimalik talletada 1500 Gt süsinikku aastas (Berner ja Berner 1996). Jämedalt võttes võib öelda, et mullas on 2/3 maismaa süsinikust (Klopatek 2002) ehk 3300 Gt süsinikku (Griffiths ja Jarvis 2005).

Süsiniku emissioonid on põhjustatud nii looduslike protsesside (näiteks vulkaanipurse, pikselöögist tekkinud tulekahju) kui ka inimtegevuse tulemusena (näiteks raie, fossiilsete kütuste põletamine). *Maakasutuse muutused*, eeskätt metsaalade metsatustumine (lagedaks raiumine) põhjustavad mulla orgaanilise süsiniku varu muutusi. Arvatakse, et globaalselt on aastaks 2000 aja jooksul kogunenud süsiniku kadu atmosfääri mullast ja taimkattest 200-220 Gt (C) (Griffiths ja Jarvis 2005). *Fossiilsete kütuste põletamine* on teine väga oluline süsiniku emissioonide allikas. Fossiilsete kütuste kasutamine suurenes peale II Maailmasõda umbes 4,5% (Goudie 1993). Berner ja Berner (1996) leiavad, et viimase 100 aasta jooksul on süsihappegaasi emissioon fossiilsete kütuste (kivilüüsi, õli jt.) kasutamise kaudu suurenenud umbes 2,5% aastas, ning et sellest allikast pärit süsihappegaasi kontsentratsioon võib järgneva 100 aasta jooksul kolmekordistuda. Arvatakse, et fossiilsete kütuste põletamisel emiteeritakse aastas umbes $6,0 \pm 0,5$ Gt süsinikku (Berner ja Berner 1996, Cline 1992). Süsiniku emissioonid toimuvad ka *looduslike*

protsesside poolt, mida inimene juhtida ei saa. Näiteks metsatulekahjud ja ökosüsteemi respiratsioon (Arain *et al.* 2002).

Enne intensiivse tööstustegevuse algust oli Maa süsinikuringe enam-vähem tasakaalus: süsihappegaasi vabanemine ja neeldumine olid ühesuurused ja õhu süsihappegaasi kontsentratsioon püsis sajandeid ühel tasemel. Süsihappegaasi tase on varieerunud jää-ajal 180 ppm kuni 280 ppm-ni jää-aja vaheajal (Griffiths ja Jarvis 2005). Hinnanguliselt võis tööstusrevolutsioonile eelnenud perioodil süsihappegaasi tase atmosfääris olla 260-270 ppm (Goude 1993, Kirschbaum 1994, Berner ja Berner 1996, McKee *et al.* 1997, Griffiths ja Jarvis 2005). Võrreldes tööstusrevolutsioonieelse ajaga on süsihappegaasi tase tõusnud 25% (Saarnio *et al.* 1998) kuni 28% (McKee *et al.* 1997). Selleks, et saada tõeseid ja informatiivseid andmeid süsihappegaasi kontsentratsioonide muutumise kohta atmosfääris, on alates 1959.aastast tehtud Mauna Loa observatooriumis Havail atmosfääri süsihappegaasi kontsentratsioonide mõõtmisi. Tulemused näitavad, et süsihappegaasi tase on 2004-ks aastaks tõusnud 379 ppm-ni (King 2005). Süsihappegaasi hulk atmosfääris on kõige kiiremini ja rohkem tõusnud viimase viieteistkümne aasta jooksul mõningate hinnangute kohaselt ca 2 ppm aastas (King 2005). 21.sajandi keskpaigaks või selle viimaseks veerandiks võib süsihappegaasi kontsentratsioon atmosfääris saavutada isegi $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Kellomäki ja Wang 1997) või isegi aastaks 2100 540-970 ppm-i (Griffiths ja Jarvis 2005).

Peale süsihappegaasi on olulisteks kasvuhoonegaasideks ka metaan (CH_4) ja lämmastikoksiid (N_2O), mis samuti panustavad globaalsesse soojenemisse. Nad vabanevad orgaanilistest muldadest ja on mõjutatud metsade majandamise poolt. Metaani emissioone mõjutatakse kuivendamisega ja lämmastikoksiidi hulkasid väetamisega. Kuigi võrreldes süsihappegaasiga on nende gaaside emissioonid väikesed, omab metaan globaalse soojenemise potentsiaali umbes 23x ja lämmastikoksiid umbes 296x rohkem kui on süsihappegaasil, nii et isegi väikesed emissiooni määrad võivad olla olulised (Griffiths ja Jarvis 2005).

Kliima reaktsioon suurenenud kasvuhoonegaasidele on leitud keerukate mudelite abil. Kasvuhoonegaaside kliimaefektid on tihti modelleeritud kahekordistunud süsihappegaasi taseme juures aastateks 2050-2090 ja eeldavad ka tulevikus jätkuvat

fossiilsete kütuste kasutamist. Kahekordistunud süsihappegaasi taseme juures ennustatakse maa soojenemist keskmiselt umbes 2,5 kraadi, jäädes sõltuvalt mudelist vahemikku 1,4-5,8 kraadi (Berner ja Berner 1996, Griffiths ja Jarvis 2005). Samas arvatakse, et kliima soojenemine kajastub pigem maismaal, kus arvatakse temperatuur tõusvat 3-4 kraadi võrra, samas kui ookeanides prognoositakse vaid 0-2 kraadilist temperatuuri tõusu. Ookeanide suhteliselt väike temperatuuri tõus on seletatav ookeanide suurema inertsiga (Malhi *et al.* 1999) ja suurema soojustahutavusega, mille tõttu toimub temperatuuri tõus ookeanides 20-30 aastat hiljem (Berner ja Berner 1996). Peaaegu kõik mudelid ennustavad boreaalsete alade temperatuuri tõusu 4-6 kraadi võrra, eriti hilissügisel ja talvel. Prognoositakse, et boreaalsete alade suvi soojeneb 2-3 kraadi võrra ja et talv soojeneb 1-2 kraadi võrra (Moren ja Lindroth 2000). Juba praegu on täheldatud, et boreaalsetes metsades on temperatuur võrreldes teiste aladega tunduvalt rohkem tõusnud. Näiteks on satelliitpiltidelt näha, et tundrad on muutunud rohelisemaks ja seetõttu ka nendest respiratsioonivood kasvanud (Griffiths ja Jarvis 2005). Parasvöötme regioonid arvatakse toimuvat soojenemist peamiselt talvel, kuid üldiselt väiksemas ulatuses, 2-4 kraadi võrra (Berner ja Berner 1996, Malhi *et al.* 1999).

Lisaks temperatuurile muutuvad kliima soojenedes ka teised keskkonnategurid nagu sademete hulk, päikesekiirguse intensiivsus, mulla niiskus, ookeani veetase ja paljud muud näitajad (Klopatek 2002, Griffiths ja Jarvis 2005). Näiteks boreaalsete metsade kohta on arvatud, et kuigi kliima muutumine ja lämmastiku depositsioon võivad põhjustada kogu primaarproduktiooni tõusu, võib juhtuda, et süsiniku sisenemine metsadesse ei kasva ja võib muutuda isegi negatiivseks seepärast, et soojemad temperatuurid stimuleerivad mulla orgaanilise ainese lagunemist. Muutunud mulla orgaanika lagunemine suurendab samuti toitainete kättesaadavust tänu kiirenenud mineralisatsioonile. See omab arvatavasti suurimat tähtsust maailma külmemates regioonides, kus mulla orgaanika hulgal on tihti suured, kuid toitainete muundamisprotsessid on aeglased. Teisest küljest võib aga kliimatingimuste muutumine ületada mõningate liikide tolerantsi andes tulemuseks alanenud produktiivsuse, kui need liigid ei ole kohanenud muutunud tingimustega (Jansons 1997). Väga täpselt on raske prognoosida, kuidas erinevad muutused keskkonnas mõjutavad üleüldist süsinikuringet ja kliimat.

1.1.2. Metsade tähtsus

Peale puidu saamisele majandatavatest metsadest on metsad äärmiselt olulised kui biodiversiteedi ja metsiku looduse säilitajad, jõgikondade ja muldade kaitsjad ning paljude hüvede pakkujad nagu näiteks spordi ja vaba aja veetmiseks (Griffiths ja Jarvis 2005). Lisaks eelmainitud omadustele on metsad kõige tõenäolisemalt süsiniku talletuskohaks, kuna nende puit ja muld on tohutu võimega süsinikku talletada. Võib öelda, et metsad (eriti hästimajandatud metsad) säilitavad üleüldist süsiniku tasakaalu, võttes atmosfäärist süsinikku süsihappegaasina, jättes osa sellest kasvavatesse puudesse, transportides teise osa mulda ja eksportides süsinikku metsa produktides.

Globaalselt jagatakse metsad kolmeks suureks metsabioomiks, milledeks on: **boreaalne, parasvöötme ja troopiline mets**. Need kolm metsabioomi katavad umbes 4,1 miljardit hektarit maakera maismaast (Pregitzer ja Euskirchen 2004) ja talletavad boreaalsesse 143 ± 93 , parasvöötme 239 ± 101 ja troopilisse metsa 174 ± 54 Mg süsinikku hektari kohta aastas (Pregitzer ja Euskirchen 2004).

Boreaalsed metsad, mis paiknevad 50° ja 70°N polaar-ala regioonis, hõlmavad 12,0-14,7 miljonit km^2 (Baldocchi *et al.* 2000) ehk umbes 21% metsastatud maa-alast. Sellest 43% asub Siberis, 36% Põhja-Ameerikas ja 21% Euroopas (Griffiths ja Jarvis 2005). Boreaalsed metsad on erineva vanusega, peegeldades varem toimunud häiringuid, nagu näiteks tulekahjud. Selles bioomis on vähe erinevaid puuliike, kuna viimasest jää-ajast on suhteliselt vähe aega möödunud ning tänu karmile, külmale keskkonnale (Baldocchi *et al.* 2000, Griffiths ja Jarvis 2005). Boreaalsetes metsades moodustab alustaimestik maapealsest biomassist märkimisväärse osa, eriti nooremas eas, ja üldiselt etendab väga olulist rolli toitainete ringluses. Boreaalsetes metsades on taimeliikide koosseisu muutused aeglased, kuna liikide arv on väike ja alustaimestikus domineerivad aeglase kasvuga kлонаalsed liigid. Seega keskkonnatingimuste muutused peegelduvad suhtelisel liikide rohkusel enam kui liigilisel koosseisul. Boreaalsetes metsades on temperatuur ja toitainete kättesaadavus kõige olulisemad faktorid, mis kontrollivad ökosüsteemi produktiivsust (sh taimede rohkust). On teada, et boreaalsetes metsades on taimede kasvu limiteerivaks teguriks peamiselt lämmastik. Kuigi metsamullad sisaldavad tavaliselt suurtes kogustes orgaaniliselt seotud lämmastikku, on selle lagunemise kiirus siiski aeglane ja mineraliseerunud lämmastiku hulk on madal. Viimaste aastasadade jooksul on suurenenud lämmastiku

kättesaadavus tänu metsade väetamisele ja õhulämmastiku hulga suurenemisele. Kui lämmastiku kättesaadavus suureneb, võib metsa taimkate muutuda nitrofiilsemate liikide poole. Näiteks Kesk-Euroopas on kõige tundlikumate ökosüsteemide taimkate juba muutunud tänu pidevale lämmastiku depositsioonile (Mäkipää 1998). Kuna ökosüsteemi produktiivsus on limiteeritud kasvuperioodi pikkuse ja toitainete kättesaadavuse poolest, siis lämmastiku depositsioon ja arvatav kliima muutumine omavad nii otseseid kui kaudseid efekte toitainete ringlusele ning süsiniku varule mullas. Boreaalsetes metsades seisneb muutuva kliima peamine efekt selles, et see võib (kliima) suurendada mineraliseeritud lämmastiku kättesaadavust tänu suurenenud lagunemisele kõrgematel temperatuuridel (Mäkipää 1998).

Kümnete aastate pikkusel ajaskaalal akumulatsioonid enamuse metsi süsinikku, tehes seda süsiniku talletamisega tüvepuitu ja mulda, kuni tuleb häiring, mis sellise arengu peatab (Griffiths ja Jarvis 2005). Häiring võib olla nii looduslikku tekkega (näiteks tulekahju pikselöögist, tuulemurd, putukate kahjustused) või inimtekkeline (näiteks lageraie). Hiljuti häiritud ja uuesti taastuvad alad kaotavad alguses süsinikku, noored metsad omandavad süsinikku järsult, täiskasvanud metsad aga väiksemas koguses ja üleküpsenud metsad võivad süsinikku jällegi kaotada (Griffiths ja Jarvis 2005). Erinevatest töödest on samas leitud, et intensiivse metsaala parandamise (mida tehakse metsa kultiveerimisel ja loodusliku uuenemise kiirendamiseks) puudumisel omab raie vähest või mitte mingisugust mõju mulla orgaanilise süsiniku talletamisele mineraalsesse pinnasesse (Griffiths ja Jarvis 2005). Raie otsene tagajärg metsa süsiniku hulkadele seisneb puiduga süsiniku eemaldamises ja puude fotosünteesi puudumises (Pypker ja Fredeen 2002). Metsade langetamisest vabaneb igal aastal hinnanguliselt $1,6 \pm 1$ Gt süsinikku (Cline 1992). Troopikas on metsatustumise määraks hinnatud 6,4 miljonit hektarit aastas, mis hõlmab aastas ligikaudu 0,55% kogu troopilisest alast. Kui taimkatte poolt süsihappegaasi sissevõtt on vähenenud, oletatakse tavaliselt, et metsa ökosüsteem muutub süsiniku allikaks. Ainult siis, kui taimkate on taastunud, muutuvad alad tagasi süsiniku talletuskohaks. Suured süsiniku hulgad, mis on metsa kümnete või sadade aastate jooksul talletatud, võivad peale häiringut vabaneda atmosfääri lühikese aja jooksul peale häirimist. Seega totaalne süsiniku tsükkel ja akumulatsioon metsa ökosüsteemi poolt sõltub eelkõige metsa vanusest (ehk ajast, mis on häiringust möödunud), loodusliku häiringu režiimist ja maakasutuse tüübist (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Arvatakse, et 2/3 kuni 3/4

summaarsest süsiniku kaost on tõenäoliselt põhjustatud metsamaa muutumisest põllumaaks või mõneks teiseks maakasutuse tüübiks (Griffiths ja Jarvis 2005).

Peale häiringut algava taimkatte suktsessiooni käigus võib metsa ökosüsteemi süsinik talletuda nelja suuremasse kohta. Nendeks on: taimkate, lamapuit, orgaaniline mulla horisont ja muld. Need neli kogumiskohta on ökosüsteemis harva eraldiseisvad, üksikud kogumiskohad mõnikord puuduvad (näiteks orgaaniline mulla horisont või lamapuit) ja ökosüsteemisesed varukohtade vahelised transpordi-mehhanismid arenevad aja jooksul kui mets vananeb. Suured süsiniku hulgad, mis on metsa kümnete või sadade aastate jooksul talletatud, võivad peale häiringut atmosfääri vabaneda lühikese aja jooksul (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Häiringule järgnev süsiniku lisandumise periood varieerub tüüpiliselt aastakümnetest kuni aastasadeni, sõltudes tugevalt domineerivate puude kasvumääradest ja sagedusest ning loodusliku või inim-reguleeritud häiringurežiimi intensiivsusest. Paljudel puudel on pikk keskmine elupikkus (>100 aastat) ja enamus puid ja paljud lehed/okkad/väikesed juured on lagunemisele vastupidavad. Seega kogu ökosüsteemi süsiniku varud küpsetes metsades võivad olla muljetavaldavad ja tavapäraselt varieerudes 100-200 MgCha⁻¹ ja mõnikord ületades 500 MgCha⁻¹ (Pregitzer ja Euskirchen 2004).

Süsinik paigutub maapealsest biomassist juurte-süsteemi juurte kasvamise ja elamise ajal ja satub mulda, kui juured surevad (Lytle ja Cronan 1998). Süsinik talletatakse mulda, kui see on mikroorganismidele kättesaamatu. Ülemises esimeses meetris sisaldavad maailma mullad kokku 1500 Gt süsinikku ja 2000-2400 Gt süsinikku ülemises kahes meetris (Kirschbaum 2004). Globaalselt talletavad metsamullad 57-69% kogu metsade ökosüsteemi süsinikust (704-787 PgC) või 516-563 MgCha⁻¹ (Griffiths ja Jarvis 2005). Pregitzer ja Euskirchen (2004) andmete kohaselt on keskmine metsamulla süsiniku sisaldus (välja arvatud mulla orgaaniline horisont) boreaalses metsas 151,6±175,2, parasvöötme metsas 84,2±39,5 ja troopilises metsas 84,2±49,6 Mg süsinikku hektari kohta aastas.

Metsamuldades asuva süsiniku suhe taimkattes asuvasse süsiniku hulka on umbes 4:1-le. Troopilises metsas teatakse see suhe olevat 1:1, parasvöötme metsas 2:1 ja boreaalses metsas 5:1. Seega muutused mulla süsiniku varudes on vähemalt sama tähtsad kui muutused taimkatte süsiniku varudes (Griffiths ja Jarvis 2005). Mulla süsiniku varud varieeruvad eriti tugevalt boreaalses bioomis (Pregitzer ja Euskirchen 2004), hõlmates umbes 43% kogu Maa mulda talletatud süsinikust (Griffiths ja Jarvis

2005). Boreaalsete metsade süsiniku varu on hinnanguliselt 65-104 Gt süsinikku ja mulda talletatud süsiniku hulk on kaheksa korda suurem sellest süsiniku hulgast, mis on talletatud taimsesse biomassi (Pypker ja Fredeen 2002). Üldiselt lisanduvad halvasti veega varustatud ja külmalesse muldadesse märkimisväärsed süsiniku hulgad, kuna hapniku puudus ja madalad temperatuurid inhibeerivad lagunemist. Need kaks fenomeni on kõige sagedasemad boreaalsetes metsades, kus mulla süsiniku varud on kõrged ja suuresti varieeruvad, põhjustatud külmemate ja veega läbi imbunud muldade suuremast esinemissagedusest. Võrreldes parasvöötme ja troopiliste metsadega, liigub boreaalsetes metsades ebapüsiv mulla süsinik atmosfääri tagasi pikema aja jooksul, mis tähendab, et suurem hulk kogu süsiniku varust märjas ja külmas boreaalses mullas ei ole stabiliseeritud ühegi kolme eelnimetatud mehhanismi poolt. See mulla süsinik võib jääda edaspidiseks lagundamiseks, kui tingimused, mis hetkel limiteerivad mikroobset hingamist, muutuvad (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Süsiniku mulda talletamist mõjutab lisaks kliimafaktoritele ka mulla tekstuur (Callesen *et al.* 2003).

1.2. Varis

Kogu ökosüsteemi süsinikust moodustab varisesse talletatud süsinik vaid väikese osa, kuid varise produktsioon on oluline süsiniku mulda sidumisel (Seely *et al.* 2002, Zicheng *et al.* 2002). Varise lagunemist, mis on globaalse süsinikuringe tähtis komponent, mõjutavad eelkõige kliima, varise keemilised ja füüsikalised omadused, mullaorganismid, toitainete kättesaadavus laguprotsesside toimumiseks, mulla omadused ja ka metsade majandamisviis (Aerts 1997, Berg ja McClaugherty 2003, Prescott *et al.* 2004).

Metsade varises saab eristada komponente nagu võravaris (taimeosad, mis on maapinnale varisenud), juurevaris/mullavaris (mulda ladestuv surnud orgaaniline aine) (Masing 1992) ja rohurinde varis. Varise moodustavad lisaks lehtedele ja okastele ka võrsed, oksad, puukoor, õied, juured ja aeg-ajalt käbid. Käbid on sageli kvantitatiivselt olulised ja võivad mõnikord ületada lehtede varise massi. Boreaalsetes küpsetes metsades moodustab lehtne varis umbes 70% varisest (Berg ja McClaugherty 2003), kuid totaalne okaspuude varise langus on umbes 15% kõrgem kui lehtmetsades (Liu *et al.* 2004). Ka liikidevahelised varise voogude hulgad on tihti erinevad. Näiteks aastane varise hulk võib männimetas olla 1600 kg hektarile ja kuuse metsas 2500 kg hektarile (Vogel *et al.* 2005).

Varis koosneb nii vees lahustuvatest kui lahustumatutest ainetest. Lahustuvad orgaanilised ained on suhkrud, fenoolid, hüdroksükarbonaadid ja glütseriidid. Taimede varis sisaldab toitaineid erinevates kontsentratsioonides ja seega ka lagunemisel vabaneb erinev hulk orgaanilisi aineid. Toitainete vabanemine varisest toimub erinevatel viisidel, sõltudes varise tüübist. Kõikide taimede varis sisaldab esmaseid toitaineid nagu N, P, S, K, Ca, Mg, Mn ja Fe. Kuid nende kontsentratsioonid varieeruvad varise liikidega (Berg ja McClaugherty 2003). Nii taimekudede kui liikide vahel on toitainete sisaldustes erinevused. Näiteks on ühed toitainerikkamad koed lehed ja maa sees asuvad peened juured (Berg ja McClaugherty 2003) ja näiteks lehtede varisel on enamasti kõrgem N kontsentratsioon võrreldes okaspuude okaste varisega (Liu *et al.* 2004).

Metsastatud ökosüsteemides on varise langemine suurimaks orgaanilise materjali allikaks (Berg ja McClaugherty 2003, Liu *et al.* 2004) ja toitainete hulga mõjutajaks

huumuses (Berg ja McClaugherty 2003). Lisaks takistavad metsamulla pinnal asuvad varis ja kõdu mulda kuivamast, ära uhtumast ja puhumast ning soodustavad sademete ja lumesulamisvee ühtlast sisenemist mulda (Reintam 2001). Varise kvaliteet ja kvantiteet mõjutavad mikroobide koosluse loomu, sh selle suurust, koostist, funktsiooni ja füsioloogilisi omadusi. Taimevaris on oluline toitainete allikas taimedele ja mikroobidele, mõjutades lagunemisprotsesse ja toitainete kättesaadavust. Varis on ka substraat, millel on omadus kas soodustada või pärssida taimede kasvu ja idanemist. Seetõttu mõjutab varis ökosüsteemi liigirikkust ja konkurentsi intensiivsust (Nilsson et al. 1999, Xiong ja Nilsson 1999, Xu ja Hirta 2002).

Varise voog metsades kasvab koos metsade vananemisega, kuni võrastik on liitunud. Peale võrastiku liitumist jääb varise voog konstansele tasemele (Berg ja McClaugherty 2003). Ka varise lagunemise määr suureneb koos puistu vanusega, kui saavutatakse maksimaalne biomass. Boreaalsetes metsades teostavad mikroorganismid enam kui 95% varise lagunemisest. Boreaalsetes metsades taimede kasv ja lagunemise määrad on limiteeritud lühikese kasvuperioodi, madalate temperatuuride, kättesaadava lämmastiku ja kõrge mullaniiskuse poolest (Zicheng *et al.* 2002). Enne kui varis langeb, on mõned mikroorganismid juba varisel. Peale varise maapinnale langemist on seened esimesed, kes tungivad värskesse substraati. Vähem mobiilsed bakterid tulevad hiljem ja on ka seeneliikide suktsessioon erinevate füsioloogiliste võimalustega sõltudes lagunemise faasist ja seega varise substraadi kvaliteedist (Berg ja McClaugherty 2003).

1.3. Respiratoorsed vood

Globaalselt talletavad metsad tohutult süsinikku ja isegi väikesed muutused fotosünteesi ja ökosüsteemi respiratsiooni tasakaalus võivad põhjustada suuri muutusi süsihappegaasi emissioonides või sissevõtus metsa ja atmosfääri vahel (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Arvatakse, et mulla süsiniku varu on kõige enam kliima soojenemise poolt mõjutatud (Klopatek 2002).

Süsinikku lisatakse mulda, kui varis maapealsest taimkattest ja maa-alustest juurtest lagundatakse. Seega, mõningal määral totaalne süsiniku lisandumine mulda on seotud puude neto primaarproduktisooniga, samas kui süsiniku kaod on mulla fauna ja mikrofloora heterotroofse respiratsiooni tulemus, mis on seotud mulla orgaanilise aine lagunemisega. Mulla orgaanilise süsiniku lagunemine ja mineralisatsioon on peamiselt mõjutatud orgaanilise süsiniku kättesaadavusest mikroorganismidele (Griffiths ja Jarvis 2005).

Ökosüsteemi respiratsioon jagatakse süsihappegaasiks, mis vabaneb elavate taimede, tüvede ja juurte (autotroofne respiratsioon) kaudu ning süsihappegaasiks, mis vabaneb eluta orgaanilise aine lagunemise (heterotroofne hingamine) käigus. Ökosüsteemi respiratsiooni saab üldiselt jagada kaheks suureks komponendiks: maapealseks (võrastiku) ja maa-aluseks (mullahingamine) hingamiseks. Maapealne respiratsioon on suures osas autotroofne, kuid mulla respiratsioon hõlmab juurte respiratsiooni (autotroofne) koos substraatide heterotroofse respiratsiooniga. Niinimetatud “risosfääri” respiratsioon, mille puhul sümbiontsed (mükoriissed) seened ja teised organismid kasutavad juure eritisi energia allikana on sageli kõlmatud autotroofsesse respiratsiooni, on nad siiski definitsiooni järgi heterotroofid. Süsihappegaasi produtseeriv makrofauna on sarnaselt ühendatud heterotroofse respiratsiooniga. Seega mõõtmised üleüldise süsihappegaasi voo kohta muldades või ökosüsteemides on keerukate bioloogiliste interaktsioonide tulemus (Trumbore 2006). Üldiselt domineerib metsade ökosüsteemi respiratsioonis juure respiratsioon ja mikroobne lagundamine (Valentini *et al.* 2000), mis hõlmavad umbes 65-80% totaalsest mulla süsihappegaasi vabanemisest. Ülejäänud 20-35% totaalssest mulla süsihappegaasi voost on tõenäoliselt tänu maapealsete detriidsete allikate lagunemistele (Lytle ja Cronan 1998).

Mulla süsihappegaasi voog, mis hõlmab umbes 2/3 metsa respiratsioonist, omab suurt tähtsust ökosüsteemi süsiniku tasakaalu seisukohast. Mulla autotroofset ja heterotroofset respiratsiooni on väga raske üksteisest eristada. Hinnangud, mis kajastavad autotroofse respiratsiooni (taimejuurte respiratsioon) panust totaalsesse mullahingamisse varieeruvad suuresti. Enamasti arvatakse, et boreaalsetes metsades hõlmab lumevabal perioodil kogu mulla respiratsioonist autotroofne respiratsioon kuskil 50-65% (Schulze 2002, Griffiths ja Jarvis 2005), kuid on leitud ka väiksemaid voogusid (Dilustro *et al.* 2005). Vogel *et al.* 2005 näitas, et juurte respiratsioon alanes talve algusest kuni aprilli alguseni (lume-vaba perioodi alguseni). Keskmised heterotroofse mullahingamise määrad varieerusid boreaalses metsas 1,5-3,5 MgCha⁻¹ aastas. Parasvöötme metsades määrad alanesid noorimatest vanuseklassidest 9,7 MgCha⁻¹ aastas kuni 2,8 MgCha⁻¹ aastas vanimates metsades. Troopilises metsas oli heterotroofne mullahingamine >120 aasta vanuses metsas 4,6 MgCha⁻¹ aastas (Pregitzer ja Euskirchen 2004).

Taimejuurte ja mikroobide süsihappegaasi tootmine sõltub nii välistest faktoritest (mulla niiskus, mulla temperatuur, mulla orgaanilise aine sisaldus, hapnikuga varustatus) kui nõ sisemistest mõjutajatest (juurte biomass, mikroobide koosluse suurus ja koostis) (Morén ja Lindroth 2000).

Üleüldiselt on peamised respiratsiooni mõjutajad niiskus ja temperatuur. Erinevates töödes on näidatud, et respiratsioon omab positiivset seost temperatuuri (McHale *et al.* 1998, Pietikäinen *et al.* 1999, Valentini *et al.* 2000, Klopatek 2002, Pypker ja Fredeen 2002, Liang *et al.* 2004, Vogel *et al.* 2005, Liu *et al.* 2006) ja niiskusega (Pietikäinen *et al.* 1999, Klopatek 2002, Pypker ja Fredeen 2002). Sageli on näidatud, et autotroofne mullahingamine on rohkem temperatuuritundlik kui on heterotroofne (Schulze 2002, Griffiths ja Jarvis 2005). Samas kui mulla temperatuur läheb liiga soojaks või mullaniiskus kasvab tasemeni, kus muld on veega üleujutatud, siis langeb ka respiratsioon (Pypker ja Fredeen 2002, Dilustro *et al.* 2005, Wu *et al.* 2006). Wu *et al.* (2006) tööst on näha, et isegi siis, kui mullaniiskus oli mullahingamise jaoks liiga kõrge, on sobiv temperatuur see, mis stimuleerib mullahingamist. Viimastel aastatel on üsna palju katseid tehtud muldade soojendamise kohta. Need on näidanud, et kui temperatuurid mullas tõusevad, suureneb mullast väljuv süsihappegaasi voog keskmiselt 20% (Kirschbaum 2004), kuid pikemas perspektiivis on mikroorganismid

suutelised kõrgeenenud temperatuuridega kohanema ja süsihappegaasi vood langevad soojenemiseelsele tasemele tagasi (Berg ja McClaugherty 2003).

Keskkonnatingimused mõjutavad ka juurehingamist oluliselt. Näiteks põua ja toitainete stressi puhul jätkub ikkagi juurehingamine, kuna juured respireerivad olulisi süsiniku hulkasid, et säilitada oma membraanide ja ensüümide aktiivsust (Janssens *et al.* 2002).

Respiratoorseid voogusid vaadeldes tuleks silmas pidada, et erinevatel mullahingamise komponentidel, nagu näiteks elusate juurte hingamisel, assotsieerunud mükoriisal, taimse detriidi oksüdatsioonil, mulla heterotroofide poolt humifitseeritud orgaanilisel ainel ja juure sekreetidel on erinev temperatuuri tundlikkus (Boone *et al.* 1998) ja vastavalt sellele mõjutavad ka respiratoorsesid voogusid. Tähtis on, et taimed ja mikroobid vastavad kekkonnatingimustele, mis ei pruugi olla seotud ainult ühe mõõdetud omadusega nagu näiteks õhu või mulla temperatuur.

Väga suurt tähtsust omavad ka maakasutuse ajalugu, mulla mineroloogia, toitainete kättesaadavus, varise kvaliteet või ka taimede fenoloogia erinevatel aladel (Trumbore 2006). Süsihappegaasi voogu mullast mõjutab mulla tekstuur, kuna see mõjub otseselt mulla niiskusele ja temperatuurile ja toitainete kättesaadavusele, mis kõik mõjutavad mikroobset ja juurehingamist (Dilustro *et al.* 2005). Kõik need omadused mõjutavad respiratsiooni eraldamist autotroofseteks ja heterotroofseteks komponentideks. Erinevatest töödest on selgunud, et heterotroofne respiratsioon on rohkem varieeruvam kui autotroofne respiratsioon; eriti suvised põuad põhjustavad metsades heterotroofse respiratsiooni alanemise, eriti tänu lagunemise vähenemisele väga kuivades varise kihtides (Trumbore 2006).

Palju on uuritud raiete mõju metsade ökosüsteemidele. On näidatud, et raie mõjutab mulla tekstuuri (masinad suruvad mulda kokku), mis omakorda mõjutab mullahingamist. Mulla kokkusurumisel makro- ja mikropoorsuse muutumine võib põhjustada hapniku defitsiiti ja pärssida mikroobset aktiivsust. Mulla kokkusurumisega kaasnevad efektid võivad mulda mõjutada mitmeid kümneid aastaid sõltudes mulla tekstuurist, masinate tegevusest, mulla veesisaldusest ja teistest raie ajal olnud mulla omadustest (Tan *et al.* 2005). On leitud, et hiljuti raiutud aladel oli madalam respiratsiooni määr kui vandes metsades (Mallik ja Hu 1997, Griffiths ja Swanson 2001). Peale lageraiet vähenenud mulla respiratsioon võib olla

põhjustatud vähenenud juurte respiratsioonist (Griffiths ja Swanson 2001). Mallik ja Hu (1997) arvasid, et peale raiet väiksem respiratsioon võrreldes raiumata alade süsihappegaasi vooga mullast, võib olla põhjustatud mikroorganismide tegevusest, mis omakorda on põhjustatud mulla niiskusraie muutumisest. Samas Lytle ja Cronan (1998) tööst selgus, et lageraiet põhjustavad okasmetsades suurenenud süsihappegaasi voogu mullast. Lageraiutatud aladelt vabanes 16% rohkem süsihappegaasi kui raiumata aladelt. Raie võib omada efekte ka mulla temperatuurile, mis omakorda mõjutab mulla respiratsiooni. Külmates kliimades soojemad temperatuurid peale lageraiet võivad stimuleerida lagunemist, samas kui soojades kliimades peale lage-raiet suurenenud temperatuurid võivad kahjustada lagunemist tänu sellele, et orgaanilisest ainest maapind kuivab ära (Prescott *et al.* 2000).

Keskkonnafaktorid nagu mulla niiskus ja temperatuur mõjutavad mulla bioloogilist aktiivsust ja süsihappegaasi difusiooni ja seetõttu mõjutavad mullahingamise aasta-ajalist dünaamikat (Liu *et al.* 2006). Mallik ja Hu (1997) ning Lytle ja Cronan (1998) tööd näitasid, et süsiniku voog omab tugevat aasta-ajalist trendi nii raiutat kui raiumata aladel. Suurimad respiratoorsed vood olid suvel ja madalaimad vood olid mõõdetud kevadel ja sügisel. Sellist respiratoorsete voogude aasta-ajalist trendi on täheldanud ka Klopatek (2002). Grace ja Rayment (2000) leidsid, et mulla respiratsioon on kõrgem külmemates kliimades. Seda tõenäoliselt seetõttu, et mullad põhja pool on pikemat aega märjad ja et mikroobid on adapteerunud töötama üle kogu aasta madalamatel temperatuuridel. Põhjuseks võib olla ka asjaolu, et põhjapoolsematesse metsadesse on suuremad süsiniku hulgad kogunenud varasemate külmemate perioodide jooksul ja et alles nüüd need lagunevad, kui mullad tänu kliima soojenemisele soojenevad (Grace ja Rayment 2000).

Peened juured on peamised, millede kaudu puud saavad vett ja toitaineid ning panustavad mulla toitainete mobilisatsiooni. Peente juurte kasv mullas on määratletud peamiselt toitainete varuga mullas, kuid on samuti mõjutatud ka keskkonnatingimuste nagu mulla temperatuur ja mulla veetingimused, poolt. Üldiselt on boreaalsetes metsades peente juurte produktsioon madal talvel, algab uuesti kevadel, ja saavutab maksimumi suvel, väheneb järsult sügisel ja peaaegu peatub talvel. Aastevaheline varieerumist on vähem uuritud (Claus ja George 2005). Peente juurte produktsioon ja muundamine on kõrgemad kuivadel aladel kui märgadel. Pool elavate juurte

biomassist moodustasid peened juured 100 aastases boreaalses metsas. Elavate juurte biomass oli niiskusest mõjutamata. Peente juurte biomass sisaldas umbes neli korda rohkem süsinikku kui mikroobne biomass. Seega Claus ja George (2005) oletasid, et sügavmate mullakihtide mikroobid lagundavad hiljuti lisandunud juurte eritisi, samas kui ülemiste kihtide mikroobid lagundavad rohkem vastupidavaid süsiniku allikaid.

1.4. Töö eesmärgid

Boreaalsetesse metsadesse on talletatud suured kogused Maa süsinikust, seega on oluline mõista, millised keskkonnafaktorid selle ringet mõjutavad. Metsade areng kestab väga pikalt (kuni sajandeid), selle üheks jälgimise viisiks on aegridasid kasutada. Kuna kirjandusest nähtub, et mullahingamine on suures osas mõjutatud keskkonnafaktorite nagu mullaniiskus ja -temperatuur poolt, oligi käesoleva töö eesmärgiks leida, kas ka Järvelja metsades kuuse vanusereas on sesoonse respiratsiooni peamiseks mõjutajateks needsamad keskkonnafaktorid ning kui suur on nende varieerumine erinevate vanustega aladel. Teiseks töö eesmärgiks oli näidata, kas on seoseid alade respiratsiooniga eralduvates süsiniku voogudes ja varisega langevates süsiniku hulkades. Kolmas töö eesmärk oli võrrelda mullahingamist ja seda mõjutavate keskkonnafaktorite alasisest ajalist ja ruumilist varieeruvust.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Uurimisala

Käesoleva töö materjal on kogutud 2003 ja 2004 aastal Tartu maakonnas Järvelja metsades. Eesti maastikulise liigestuse järgi kuulub Järvelja territoorium Madal-Eesti regiooni. Maapinna reljeef on üldiselt tasane või lainjas, põhjast lõuna suunas maapind tõuseb. Geoloogilise aluspõhja moodustavad Burtneki ja Aruküla lademe liivakivid. Pinnakatteks ja muldade lähtekivimiks on peamiselt jää-järve setted (liivad, saviliivad, liivsavid) või neid kattev kruus. Kõrgest põhjavee seisust põhjustatud lühema või kestvama liigniiskuserioodi tõttu on nendel aladel peamiseks muldi kujundavateks protsessideks gleistumine ning turvastumine, millele lisanduvad huumuse akumulatsioon, leetumine jt. (Trass *et al.* 1993). Tänu mitmekesisele mullastikule on puistud ja nende alustaimestik väga vaheldusrikkad (Kasesalu 1997). Valitud alad kuuluvad 2002. aastal alustatud süsinikuringe uurimise projekti. Andmete kogumise ajal olid viis sarnaste keskkonnatingimuste ja inimõjuga prooviala vanusega 3...83 aastat (Tabel 1). Metsade vanus näitab aega, mis on möödunud lageraieist. Erineva vanusega proovialade suurus varieerub, ent kogutud proovide hulk pole prooviala suurusega vastavuses. Lisas 1 on toodud kõigi viie uuritava ala lühiseloostused.

Uurimisalused metsad paiknevad kuuse-kase enamusega segapuistus ning kuuluvad laanemetsade tüübirühma, jänsekapsa-mustika kasvukohatüüpi. Nende metsa-alade mullad on leetunud gleimullad. Iseloomulikud puuliigid puurindes on harilik kuusk (*Picea abies*), arukask (*Betula pendula*), vähem esineb harilikku haaba (*Populus tremula*). Põõsarindes kasvab peamiselt harilik pihlakas (*Sorbus aucuparia*). Liigirikkas alustaimestikus esinevad sagedamini mustikas (*Vaccinium myrtillus*), pohl (*Vaccinium vitis-idea*), metaskistik (*Calamagrostis arundinacea*), leseleht (*Maianthemum bifolium*), metsosi (*Equisetum sylvaticum*), jänsekapsas (*Oxalis acetosella*) ja harilik laanelill (*Trientalis europaëa*). Samblarinne on suhteliselt hästi välja kujunenud, moodustades enam-vähem pideva katte. Domineerivaks samblaliigiks on turbasammal (*Sphagnum ssp.*), teistest samblaliikidest on esindatud näiteks harilik laanik (*Hylocomium splendens*) ja harilik palusammal (*Pleurozium schreberi*) (Türbsal 2002).

2.2. Andmete kogumine

2.2.1. Mullahingamine, mullaniiskus ja mulla temperatuur

Mulla-andmete kogumisega alustati 2004.aasta juunis, mis kestis kuni 2004.aasta oktoobri keskpaigani. Igas kuus tehti viiel alal üks mõõtmiste tsükkel, mille käigus teostati üle iga prooviaala kümnest juhuslikult valitud punktist nii mullahingamise, mullaniiskuse kui mullatemperatuuri mõõtmised. Servaefekti vältimiseks võeti esimene proov mitte vähem kui 5 meetri kauguselt servast. Kahe erineva mullamõõtmise vahe oli vähemalt 10 cm.

2004.aasta mullamõõtmiste teostamisel osales ka Mai Kukumägi.

Mullahingamise mõõtmised teostati Ciras-2 mõõteriistaga, mis paralleelselt fikseeris ka mulla temperatuuri. Mullahingamist fikseeriv kamber (SRC-1 suletud kamber, mõõtudega 150mm kõrge ja 100mm diameeter) suruti ca 0,5cm sügavusele mullapinda, et vältida õhu sissevoolu kambrisse. Mullahingamise fikseeris Ciras-2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mulla temperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) mõõtev "pulk" suruti ca 5cm sügavusele mulda. Kuna temperatuuri mõõteriist oli oktoobri keskel katki, siis selle viimase mõõteperioodi kohta mulla temperatuuri andmeid ei ole. Mullaniiskus mõõdeti HH2 Moisture Meter Version 2 mõõteriistaga, mis andis mullaniiskuse %-des.

83 aasta vanuses metsas (ala 279-5B) olid märgistatult kaks püsiala, milledest iga kord mõõdeti mullahingamine, -niiskus ja -temperatuur. Teistel proovialadel püsialasid ei olnud.

Augusti alguses teostati mullahingamise, -niiskuse ja -temperatuuri ööpäevasisene mõõtmine. Mõõtmised tehti kõikidel viiel proovialal alates kell 17:30 kuni 13:30, iga nelja tunni tagant. Kokku oli 6 mõõtmiste seeriat iga ala kohta. Ööpäevasel mõõtmisel teostati mõõtmised ka 83 aasta vanuses metsas püsialadelt.

Vaatlusperioodi kohta olen kasutanud Eesti Meteoroloogia ja Hüdroloogia Instituudi (EMHI) Tartu-Tõravere observatooriumi ilmavaatlusandmeid õhu temperatuuri, õhuniiskuse ja sademete hulga kohta (Lisa 2).

2.2.2. Varisekihi kogumine

Käesolevas töös pean varisekihi all silmas rohurinde biomassi ja võravarise hulka. Varise hulka ei ole arvatud andmeid samblarinde ja maa-aluse juurevarise kohta, kuna neid andmeid käesoleva töö tegemise ajal kättesaadavad ei olnud.

Maapealse rohurinde biomassi kogumine toimus 2003.aasta juulis, kus 1 m² ruudult koguti kõik biomass. Sellele samale ruudule paigutati ruut, mis oli enamasti 0,25 m² ja sellelt koguti kogu maapinnal olev varis (see tähendab varis, mis on maapinnale langenud ja on kergelt eemaldatav, Kukumägi 2005). Üle ala paiknesid rohurinde biomassi kogumiseks ruudud hajusalt, et kajastada alasisest varieeruvust. Rohurinde biomassi kogumisel osalesid lisaks Anne Aan, Mai Kukumägi ja Kairi Raime. Rohurinde biomassi ja maapinna varise andmed on võetud Mai Kukumägi 2004.aasta harjutustööst.

Võravarise kogumisel, mis toimus 2004.aasta aprillist kuni detsembrini, oli kogumist teostamas ka Mai Kukumägi. Varisekogujad olid kõikidel aladel, välja arvatud kolme aasta vanusel raiesmikul, kuna selles vanuses metsas võravarist puudevate puude tõttu koguda ei ole võimalik. Varisekogujad, mis paiknesid üle ala hajusalt, olid pindalaga kas 0,25 m² või 0,5 m². Varisekogujate arv ala kohta on toodud tabelis 1. Varisekihi täpsed andmed on kajastatud Mai Kukumägi 2005.aasta bakalaureusetöös.

Nii rohurinde biomassi kui võravaris koguti jõupaberist kotti, suleti ja märgistati vastava ala numbri, ruudu numbri ja kuupäevaga.

2.3 Mulla süsiniku hulga arvutamine

Mulla süsihappegaasi hulga fikseeris Ciras-2 mõõteriist mikromooli ruutmeetritele sekundis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Et leida respiratsiooniga eraldunud mulla süsiniku hulk grammides (g), selleks teisendasin esmalt mikromoolid (μmol) moolideks (mol) ja seejärel arvutasin, kui suure osa süsihappegaasist moodustab süsinik (valemis märgitud kui Y). Seda tegin teades süsihappegaasi molaarmassi ($12+16\times 2=44$). Valem, mille tulemuseks on süsiniku hulk grammides, on :

$$Y/1000 \times 12/44 \times 44$$

Näiteks süsihappegaasi hulk $3,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ on $3,05/1000 \times 12/44 \times 44 = 0,036$ grammi süsinikku $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Ala keskmist süsiniku hulka perioodi kohta arvutasin, teades perioodi päevade arvu, süsiniku hulka (grammides) ja ööpäeva sekundite arvu. Näiteks 35 päevase perioodi jooksul oli arvutuskäik $5,6 \text{ mg süsiniku m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ kohta: $5,6 \text{ mg} \times 35 \text{ p} \times 86400 \text{ s} = 16934400 \text{ mg} = 16934,4 \text{ g süsinikku}$.

Varise süsiniku hulga arvestamisel võtsin aluseks üldise arusaama, et varisest keskmiselt 50% moodustab süsinik (Griffiths ja Jarvis 2005). Seega varise hulgad aastas ruutmeetri kohta jagasin kahega, et leida varises leiduva süsiniku hulka.

2.4. Proovide ja andmete analüüs

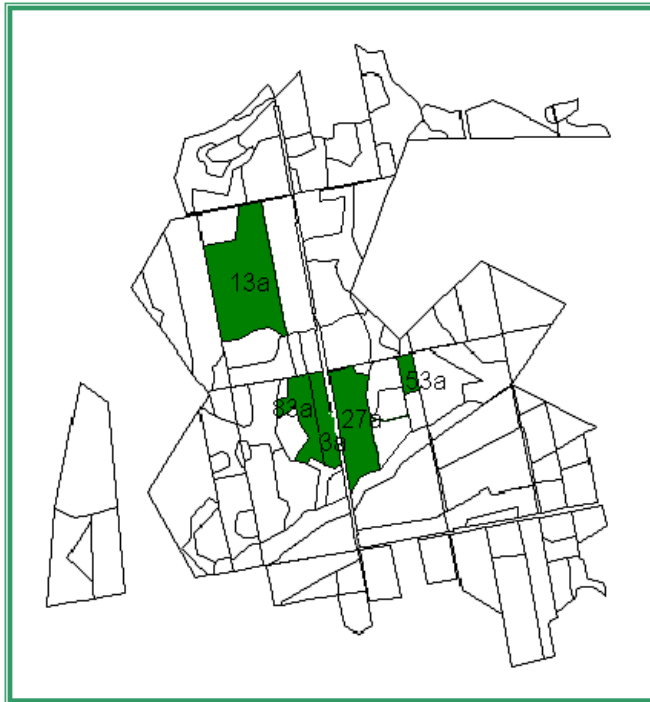
Iga ala kohta vastava ruudu märgistatud rohurinde biomassi ja võravarise materjalidega jõupaberist kotid kuivatati 48 tundi temperatuuril 70°C. Nii rohurinde, kui võravarise kohta on arvatatud varise hulga ruutmeetri kohta (Kukumägi 2004, Kukumägi 2005).

Andmete töötamiseks ja analüüsiks kasutasin arvutiprogrammi Statistica 7.0. Statistikaprogrammis tegin statistilise andmetöötluse ja graafikud kasutades mudelit General Linear Model (GLM) mullahingamise, mullaniiskuse, mullatemperatuuri ja süsiniku hulkade muutumise kohta. Erinevate vanuserea alade omavaheliseid sarnasusi ja erinevusi eelpool mainitud valdkondades analüüsisin Newman-Keuls testi abil. Mullahingamise sõltuvus nii mullaniiskusest kui mulla temperatuurist on edasi antud Categorized scatterplots abil.

Mitmese regressioonmudeli koostas selleks, et leida, millised faktorid ehk argumenttunnused (vanus, mullaniiskus, mullatemperatuur) mõjutavad oluliselt mullahingamist (funktsioontunnust). Tulemuste olulisuse nivoo on 0,05.

Tabel 1. Uurimisalade vanus ja püsiproovide jaotumus. Varisekogujate arv ja suurus prooviaala kohta on võetud Mai Kukumägi 2005 aasta bakalaureusetööst.

Ala nr	Ala vanus	Püsiproovide arv	Varisekogujate arv / koguja pindala
279-5A	3	-	-
265-2	13	-	10 / 0,5 m ²
280-1	27	-	10 / 0,5 m ²
280-4	53	-	7 / 1m ²
279-5B	83	2	8 / 1m ²



Joonis 1. Alade paiknemise kaart. Uurimisalad olid vanuses 3...83 aastat (vastavale alale on vanus peale märgitud).



Joonis 2. Esiplaanil on 3 aasta vanune raiesmik ja sellest paremale (kõrgete puudega) jääb 83 aasta vanune mets.



Joonis 3. Fotol paremal kõrge mets on 83 aasta vanune ja lagendiku kõrval asub 27 aasta vanune noor kuuse mets (otse pildile vaadates madalamad puud vasakul).

3. Tulemused

3.1. Mullahingamise ja keskkonnafaktorite sesoonne dünaamika

Tulemustest nähtub, et sesoonses mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), -niiskuse (%) ja –temperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) käikudes on eristatavad aasta-ajalised trendid ($p < 0,01$). Näiteks on kõikidel aladel mullatemperatuuride suurimad väärtused suve keskel juulis ja madalaimad on suve alguses/kevadepool ja sügisel. Ka mullaniiskuse käikudes on näha sesoonseid trende. Vaatamata sellele, et alade suurmaks mõjutajaks on sesoonne käik, on siiski näha ka metsa vanusest tingitud aladevahelisi erinevusi. See tähendab, et vanuserea alad reageerivad erinevatele keskkonnafaktoritele erinevalt (Joonis 4, Tabel 2).

Mõõtmiste algusest mais kuni juuli keskpaigani suurenes kõikidel vaatlusalustel aladel mullahingamine, -niiskus ja –temperatuur (Joonis 4). Erandiks on 13 aasta vanune raiesmik, kus mullahingamine saavutas maksimumi augusti keskpaigas ($10,66 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), peale mida mullahingamine vähenes ja teiste alade respiratsioonile sarnasemaks muutus. Ka mullaniiskus käitus 13 aasta vanuses metsas teistmoodi, kui ülejäänud aladel - mullaniiskus langes juunist augustini oluliselt (51,68% juunis ja 25,75% augustis).

Alates suve teisest poolest (s.o augusti keskpaigast) vähenes vaadeldavatel aladel nii mullahingamine kui –temperatuur. Juba oktoobri esimesteks päevadeks oli alade keskmine respiratsioon ja temperatuur tunduvalt madalamad, kui juuni vastavad näitajad ning edaspidi vähenesid veelgi. Mullaniiskus seevastu tõusis alates augusti keskpaigast kuni vaatlusperioodi lõpuni (s.o oktoobri keskpaigani). Väike erand oli selles üldises trendis 27 aasta vanune mets, kus oktoobri esimestel nädalatel mullaniiskus vähenes. 3, 27, 53 ja 83 aasta vanustes metsades oli mullaniiskus oktoobri keskel suurem kui juuni esimesel poolel. 13 aasta vanuses metsas oli mullaniiskus oktoobri keskel mõnevõrra madalam, kui juunis - vastavalt 45,55% ja 51,68% (Joonis 4).

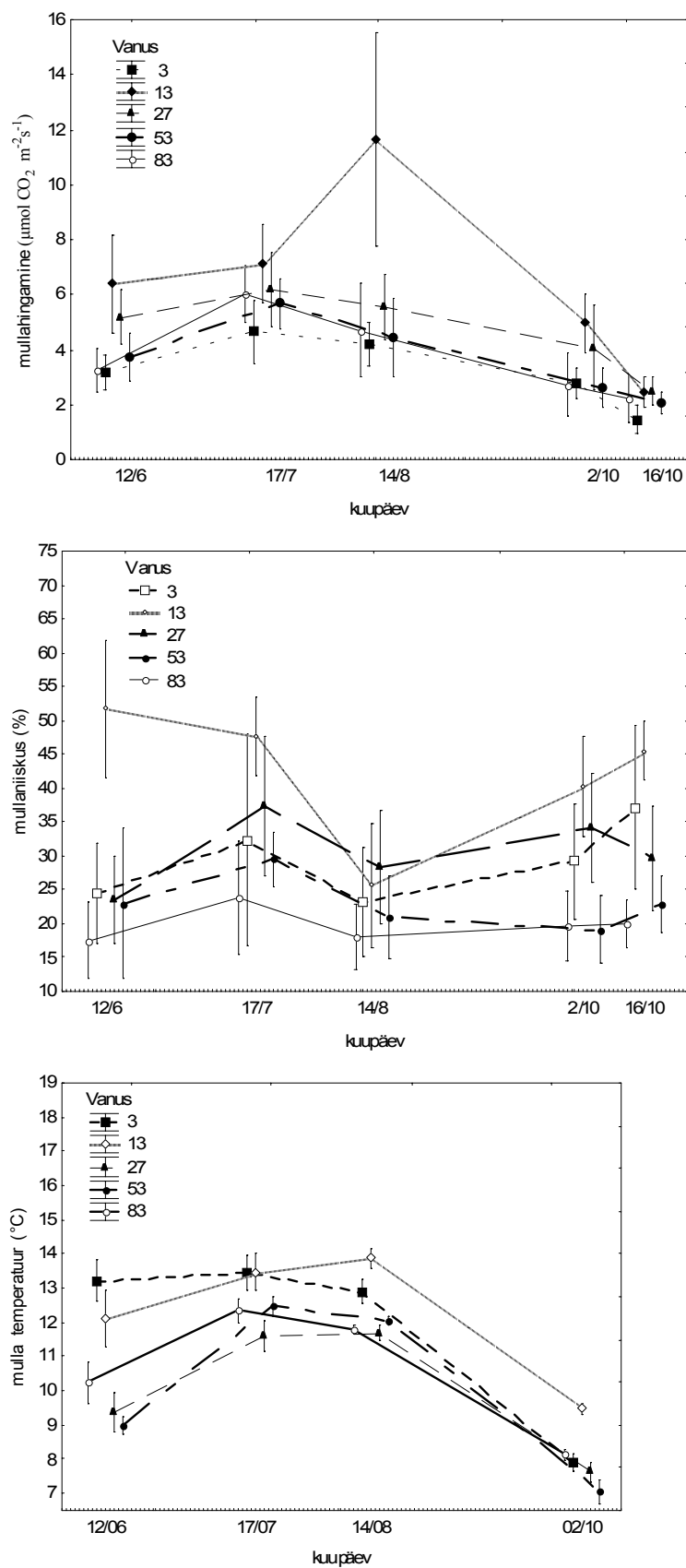
Aegrea aladest oli sesoonset käiku vaadates mullahingamine kõige madalam kolme aasta vanusel raiesmikul ja suurim 13 aasta vanuses metsas. Kolme aasta vanuse metsa mullahingamine oli 13 aasta vanuse metsa hingamisest keskmiselt 50% madalam (Joonis 4, Lisa 3).

Mullahingamine oli ühesugune 3, 53 ja 83 aasta vanustes metsades (vastavalt Newman-Keuls testile), kus mõõtmisperioodi keskmised respiratsiooni intensiivsused olid vastavalt 3,25 , 3,7 ja 3,79 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mullaniiskuse poolest eristusid kolm gruppi: sarnased on 83 ja 53 (19,82 ja 23,14 %) ning 3 ja 27 (29,24 ja 30,63%) aastased metsad. Mullatemperatuuride poolest olid sarnased 27 ja 53 aasta vanused metsad, keskmiste temperatuuridega vastavalt 10,08 ja 10,14°C. Samuti olid sarnased 3 ja 13 aasta vanused metsad, kus mullatemperatuurid olid vastavalt 11,88 ja 12,23°C.

Lisas 2 on toodud uurimisalade sesoonse mõõtmise kõikide kuude keskmised, suurimad ja väikseimad mullahingamise, - mullaniiskuse ja mulla temperatuuri väärtused.

Tabel 2. Erinevatel aladel (vanuses 3...83 aastat) sesoonsel (juuni...oktoober) ja ööpäevasisel (kell 17...13) vaatlusperioodil mullahingamise, mullaniiskuse ja mulla temperatuuri statistiliste näitajate (df, F, p) muutumine.

	sesoonselt			ööpäevasiseselt		
	hingamine	niiskus	temperatuur	hingamine	niiskus	temperatuur
df	16; 220	16; 223	12; 179	20; 118	20; 120	20; 120
F	3.73	2.11	16.25	0.49	0.11	4.15
p	0.0000	0.0089	0,0000	0.97	0.99	0,0000



Joonis 4. Erineva vanusega uurimisalade mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mullaniiskuse (%) ja mulla temperatuuride ($^{\circ}\text{C}$) muutused ($p < 0,01$) sesoonsel mõõtmisperioodil. Proovialade vanus on 3...83 aastat.

3.2. Mullahingamise ööpäevasisene dünaamika

Augustis ööpäevaringselt iga nelja tunni tagant tehtud mõõtmised ei näidanud olulisi erinevusi alade mullahingamises ja -niiskuses ($p > 0,01$), kuid statistiliselt olulised olid aladevahelised erinevused mulla temperatuurides ($p < 0,01$) (Joonis 5, Tabel 2).

Alates keskpäevast mullahingamine ja –temperatuur vähenesid oluliselt kella 1:30-ni ja seejärel tõusid, kuni järgmise päeva keskpäevani (Joonis 5). Mullaniiskuse väärtustes olulist ööpäevasisest muutumist ei täheldatud.

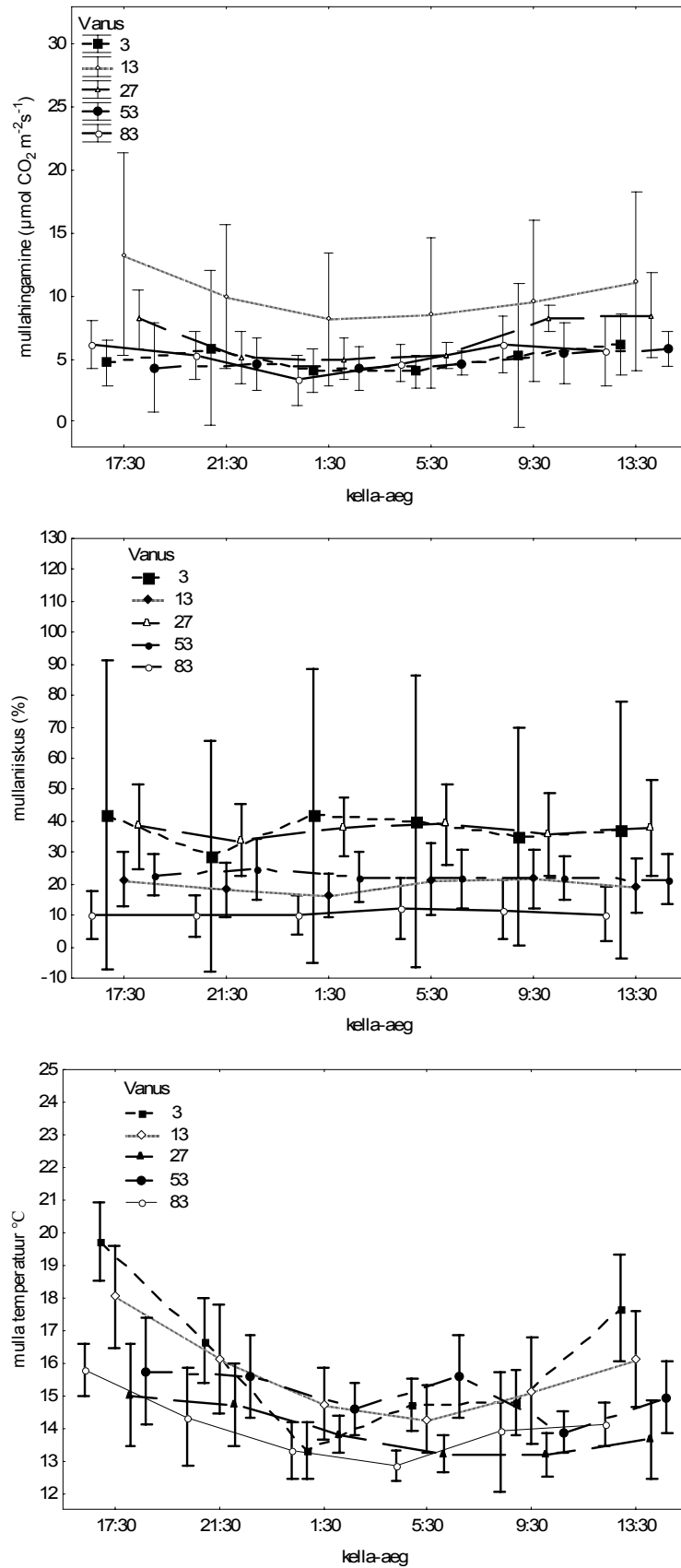
Mullahingamisel eristus teistest aladest 13 aastane noorendik, kus respiratoorsed vood olid tunduvalt suuremad kui ülejäänud aladel. Näiteks oli selle ala keskmine respiratsioon $10,16 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, samas kui teistel aladel oli see vahemikus $4,84 \dots 6,73 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Kõige suurem respiratsioon mõõdeti 13 aasta vanuses noorendikus kell 17:30 ($13,31 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja väikseim kell 1:30 kolme aasta vanuses metsas ($3,31 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Newman-Keuls test näitas, et mullahingamise poolest olid kõige sarnasemad 3, 53 ja 83 aasta vanused metsad (Joonis 5, Lisa 4).

Mullaniiskuse ööpäevast käiku vaadates torkab silma, et 83 aasta vanuses metsas oli mullaniiskus suhteliselt stabiilne, olles keskmiselt 10,73%, kuid see oli vaadeldud aegreas ühtlasi ka kõige madalama keskmise mullaniiskusega ala. 3...53 aasta vanustes metsades oli keskmine mullaniiskus 19,75 kuni 37,45%. Ööpäevase käigu kõige suuremad ja väikseimad mullaniiskused olid mõlemad mõõdetud kolme aasta vanusel raiesmikul, kus kell 17:30 oli suurimaks 85,3% ja 0,4% mullaniiskust. Newman-Keuls testi järgi olid mullaniiskuse poolest kõige sarnasemad 13 ja 53 aasta vanused metsad ning 27 ja 3 aasta vanused metsad (Joonis 5, Lisa 4).

Mullatemperatuuri käigus oli erinevatel aladel aimatav ühesugune muutumine. Kella 17:30 kuni 5:30 langes valdavalt kõikide alade temperatuur. Tõusma hakkasid temperatuurid uuesti umbes kella 5:30-st kuni 17:30-ni. Nagu näha jooniselt 5 käitus 53 aasta vanune mets siiski veidi teistmoodi. Sellel alal ei tõusnud temperatuurid stabiilselt kuni 17:30-ni, vaid 5:30 kuni 9:30-ni temperatuurid langesid. Mulla temperatuur oli kõige erinevam 53 aasta vanuses metsas, 27 ja 83 ning 13 ja 3 aasta vanustes metsades olid temperatuurid sarnased (Joonis 5, Lisa 4).

Ööpäevane temperatuuride muutumise amplituud oli kõige suurem kolme aasta vanusel raiesmikul, mis varieerus vahemikus $13,32 \dots 19,72^\circ\text{C}$ (temperatuuride vahe $6,4^\circ\text{C}$). Väikseim mullatemperatuuride varieerumine oli 53 aasta vanuses metsas, kus

temperatuurid kõikusid vahemikus 13,86...15,74°C (vahe on 1,88°C). Ööpäeval mõõtmisel augusti alguses mõõdeti kõige kõrgemaks mullatemperatuuriks 21°C kolme aasta vanusel raiesmikul kell 17:30 ja madalaimaks mullatemperatuuriks 12,5°C (83 aasta vanuses metsas kell 1:30, 5:30 ja 9:30 ning kolme aastasel raiesmikul kell 1:30) (Joonis 5, Lisa 4).



Joonis 5. Erineva vanusega uurimisalade mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ($p > 0,01$), mullaniiskuse (%) ($p > 0,01$) ja mulla temperatuuride ($^{\circ}\text{C}$) muutused ($p < 0,01$) ööpäevasisesel mõõtmisperioodil. Proovialade vanus on 3...83 aastat.

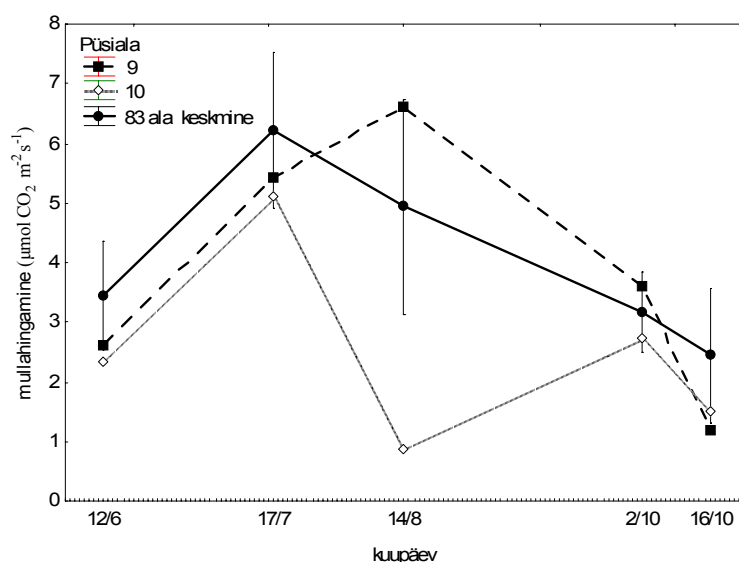
3.3. Statistiliste mõõtmistulemuste võrdlus püsiproovialadel tehtud mõõtmistega

3.3.1. Sesonsete mõõtmistulemuste võrdlus püsiproovidega

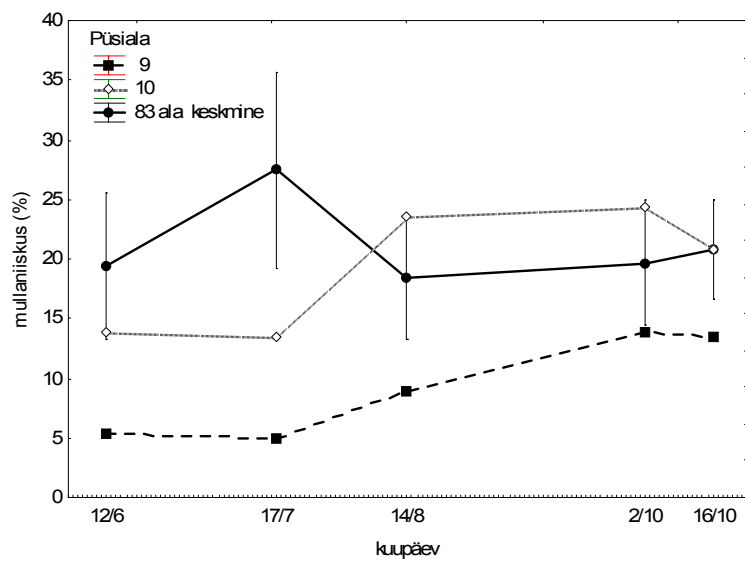
Selleks, et teha kindlaks, kuivõrd esinduslik on punktimõõtmine ala statistilise keskmise suhtes, mõõdeti 83 aasta vanuses metsas respiratsiooni ja keskkonnafaktoreid kahel fikseeritud püsialal.

Mõõtmised näitavad, et mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja mullaniiskuse (%) üksikmõõtmiste viga on ilmselt üsna suur. Samas mulla temperatuuride varieerumine ruumis on ilmselt oluliselt väiksem ja üksikmõõtmiste täpsus suurem.

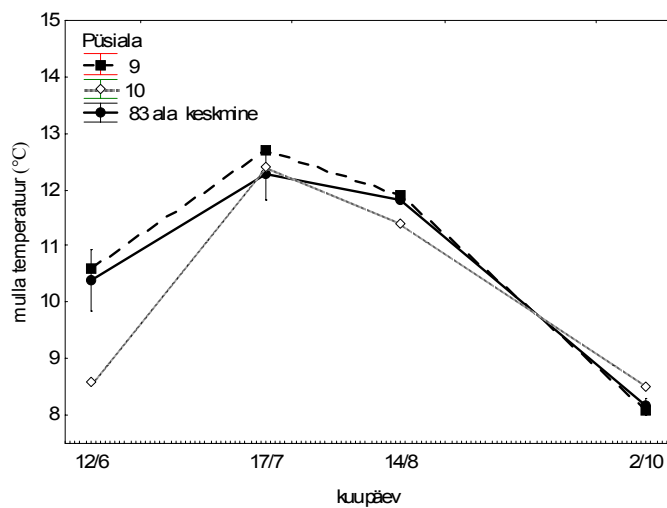
Joonistelt 6 ja 7 on näha, et kahe püsiala mullahingamise ja -niiskuse käikudes olid erinevused. Püsiala 9 mullahingamine oli mõõtmisperioodil suurem kui püsialal 10. Samas mullaniiskuse käigus ilmnes vastupidine trend. Kahe püsiruudu mullaniiskuste käigud olid üsna sarnased. Ka mulla temperatuuride käigud kahel püsialal olid sarnased, kuigi ruudul 9 oli temperatuur valdavalt kõrgem (Joonis 8, Lisa 5).



Joonis 6. 83 aasta vanuses metsas sesoonse mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) püsiruutude (9 ja 10) võrdlus ala keskmise suhtelise mullahingamise väärtusega ($p < 0,01$).



Joonis 7. 83 aasta vanuses metsas sesoonse mullaniiskuse (%) püsiruutude (9 ja 10) võrdlus ala keskmise suhtelise mullaniiskuse väärtusega ($p < 0,01$).



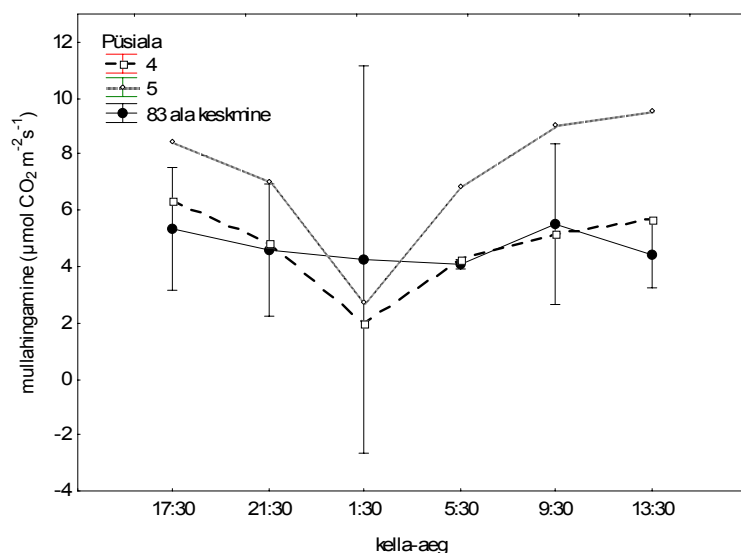
Joonis 8. 83 aasta vanuses metsas sesoonse mulla temperatuuri (°C) püsiruutude (9 ja 10) võrdlus ala keskmise suhtelise mulla temperatuuri väärtusega ($p < 0,01$).

3.3.2. Ööpäevasisene suhtelise väärtuse võrdlus püsiproovidega

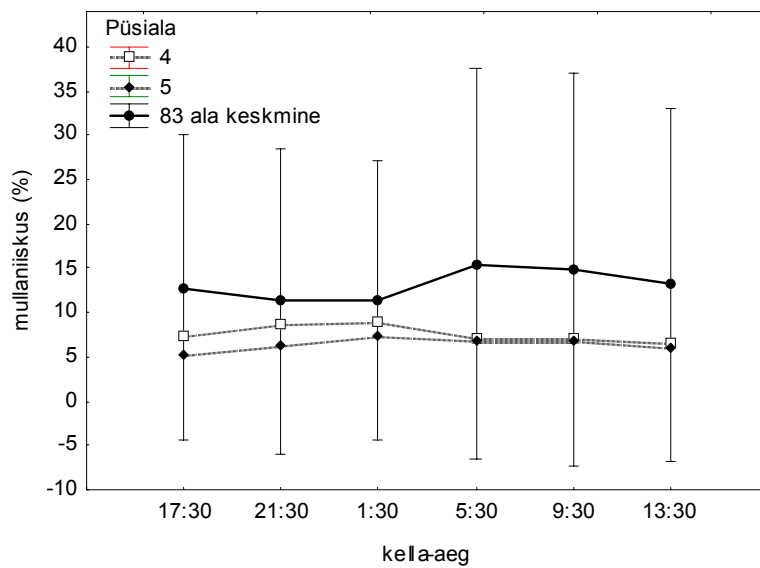
Tulemustest nähtus, et ka ööpäevaste mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja keskkonnafaktorite üksikmõõtmiste viga oli (sarnaselt sesoonsetele mõõtmistele) väga suur (Joonised 9-11). Samas on joonistelt 9-11 näha, et kahe püsiruudu mullahingamine, -niiskus ja -temperatuur käitusid üsna sarnaselt.

Väikseima respiratoorse voo saavutasid püsialad öösel kella 1:30-ne ajal ja suurimad kella 13:30 ja 17:30 vahel. Samas mullaniiskuse suurimad väärtused olid registreeritud kella 1:30-ne ajal ja madalaimad niiskuse tasemed ajavahemikus 5:30 kuni 13:30. Mulla temperatuur püsialadel 4 ja 5 seevastu langes 17:30 kuni 5:30, misjärel tõusis, saavutades oma suurimad väärtused öhtu eel kella 17:30 ajal.

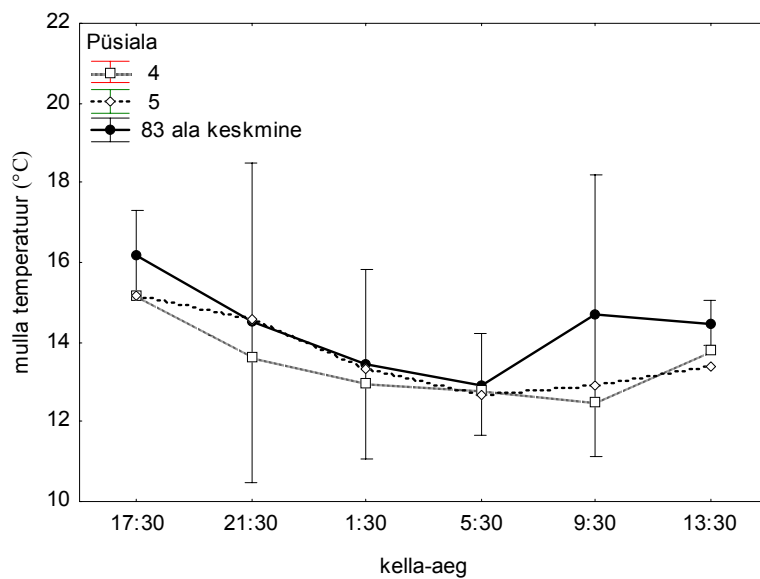
Seega ööpäevasisestest 83 aasta vanuse metsa mõõtmistulemustest nähtub, et temperatuur oli oluline mullahingamise mõjutaja. Mullaniiskus omas pigem negatiivset efekti respiratsioonile (Joonised 9-11, Lisa 5).



Joonis 9. 83 aasta vanuses metsas ööpäevasisese mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) püsiruutude (4 ja 5) võrdlus ala keskmise suhtelise mullahingamise väärtusega. Ööpäevasisene mõõtmine on tehtud augusti alguses ($p > 0,01$).



Joonis 10. 83 aasta vanuses metsas ööpäevasisese mullaniiskuse (%) püsiruutude (4 ja 5) võrdlus ala keskmise suhtelise mullaniiskuse väärtusega. Ööpäevasisene mõõtmine on tehtud augusti alguses ($p > 0,01$).



Joonis 11. 83 aasta vanuses metsas ööpäevasisese mulla temperatuuri (°C) püsiruutude (4 ja 5) võrdlus ala keskmise suhtelise mulla temperatuuri väärtusega. Ööpäevasisene mõõtmine on tehtud augusti alguses ($p < 0,01$).

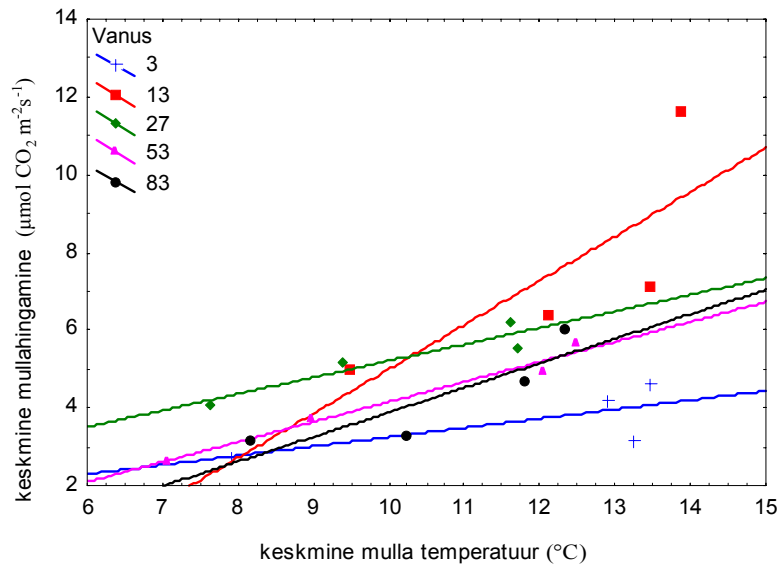
3.4. Mullahingamise temperatuuri sõltuvus

3.4.1. Sesoonne mullahingamise temperatuuri sõltuvus

Vaatamata sellele, et aladevaheline sesoonne mullahingamine ja mulla temperatuuri sõltuvus (tuginedes kuu keskmistele näitajatele), ei olnud statistiliselt oluline ($p > 0,01$), näitab joonis 12, et mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja temperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) vahel oli lineaarne seos. See tähendas, et sesoonne mullahingamine kasvas mulla temperatuuri tõustes kõikidel vaatlusalustel aladel - mida kõrgem oli mulla temperatuur, seda suurem oli mullahingamine. Kõige tugevam oli mullahingamise ja temperatuuri seos 13 aasta vanusel raiesmikul ja kõige nõrgem oli see seos 3 aasta vanusel noorendikul (Joonis 12, Tabel 3).

Tabel 3. Erineva vanusega aladel (3...83 aastat) sesoonse ja ööpäevasisese mullahingamise (vaatlusperioodi keskmine: seoonselt kuu keskmise ja ööpäevasiseselt kella-aja keskmiste näitajate põhjal) ja seda mõjutavate keskkonnafaktorite (temperatuuri ja niiskuse) sõltuvuse tõusunurk ning mullaniiskuse ja –temperatuuri statistiliste karakteristikute muutumine seose mullahingamisega (Joonistele 12, 13 ja 14).

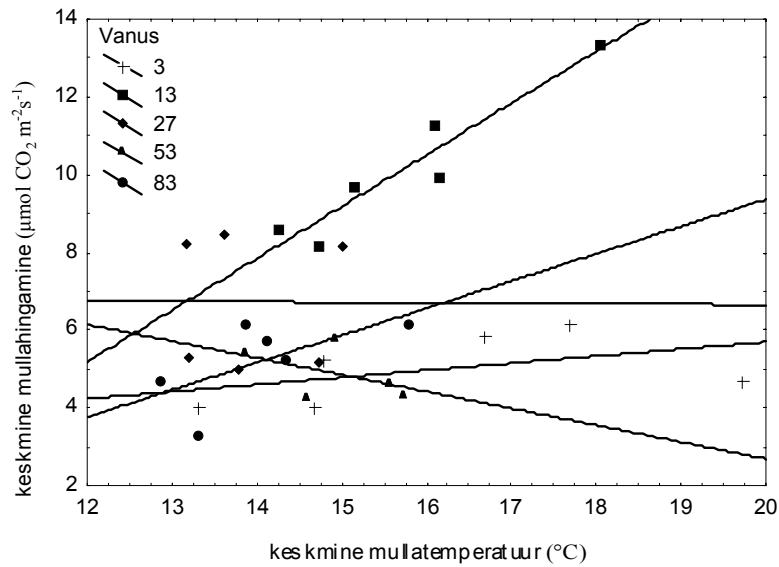
	sesoonne		ööpäevasisene
vanus	mulla temperatuur	mulla niiskus	mulla temperatuur
3	0.24	-0.15	0.7
13	1.14	-0.23	1.33
27	0.43	0.04	0.02
53	0.59	0.05	0.36
83	0.63	0.34	0.18
df	4; 10	4; 15	4; 20
F	1.29	1.61	2.16
p	0.34	0.22	0.11



Joonis 12. Sesoonne mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sõltuvus mulla temperatuurist ($^{\circ}\text{C}$). Iga punkt on vastava ala mõõtmiste keskmine näitaja. Alade vanus on 3...83 aastat ($p > 0,01$).

3.4.2. Ööpäevasisene mullahingamise temperatuuri sõltuvus

Tulemustes on näha, et ööpäevasisesel mullahingamisel ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) mullatemperatuuriga ($^{\circ}\text{C}$) selget seost ei olnud ($p > 0,01$), nagu oli sesoonsel käigul - siin käituvad aegrea alad erinevamalt. 3, 13 ja 83 aasta vanustes metsades kasvab temperatuuri tõustes ka mullahingamine. 53 aasta vanuses metsas on temperatuuri ja mullahingamise vahel negatiivne seos – see tähendab, et temperatuuri tõustes mullahingamine ei suurene (Joonis 13, Tabel 3).

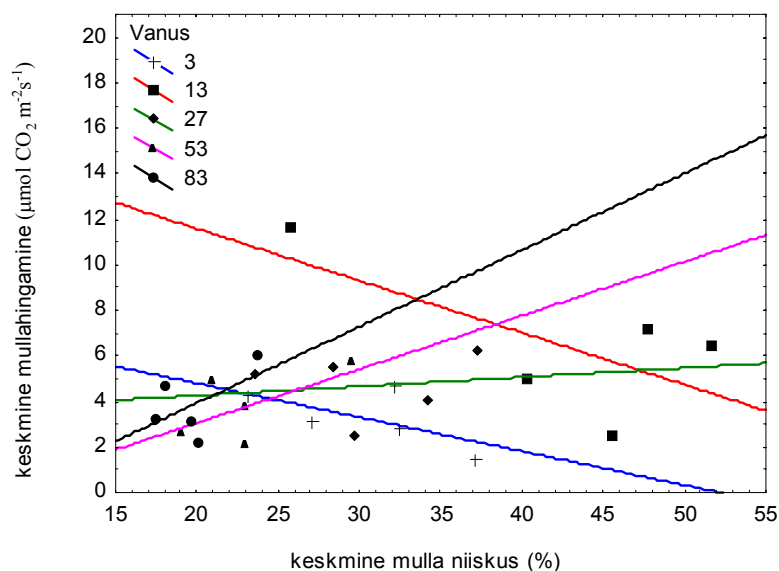


Joonis 13. Ööpäevasisene mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sõltuvus mulla temperatuurist ($^{\circ}\text{C}$). Iga punkt on vastava ala kella-aja mõõtmiste keskmine näitaja. Mõõtmised on ala siseselt teostatud 17:30 kuni 13:30, iga nelja tunni tagant. Alade vanus on 3...83 aastat ($p > 0,01$).

3.5. Mullahingamise niiskussõltuvus

3.5.1. Sesoonne mullahingamise niiskussõltuvus

Sesoonne (kuu keskmistel väärtustel põhinev) aladevaheline mullahingamise ja –niiskuse seos ei olnud statistiliselt oluline ($p>0,01$). Kolmes vanemas vanusegrupis (27, 53 ja 83) oli sesoonse mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja mullaniiskuse (%) vahel lineaarne seos: mida suurem oli mullaniiskus, seda suurem oli mullahingamine. Vaid 3 ja 13 aasta vanustes metsades oli negatiivne seos [tõusud vastavalt $(-0,15)$ ja $(-0,23)$]: mida suurem oli mullaniiskus, seda väiksem oli mullahingamine (Joonis 14, Tabel 3).



Joonis 14. Sesoonne mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sõltuvus mulla niiskusest (%). Iga punkt on vastavala ala mõõtmiste keskmine näitaja. Alade vanus on 3...83 aastat ($p>0,01$).

3.6. Süsiniku vood

Süsiniku voogude näitamine antud töös vaid mullahingamise ja maapealse võravarise ning rohurinde biomassi alusel oli küllaltki üldistav, kuna arvesse ei ole võetud juurte varist ja samblarinnet. Samas ei ole analüüsitud ka varise keemilist koostist, mis samuti määrab lagunemist mullas.

Mõõteperioodi jooksul mullahingamisel eraldunud süsiniku hulk oli kõikidel aladel tunduvalt (3-6 korda) suurem, kui varises ja rohurinde biomassis sisalduv süsiniku hulk (Joonis 15, Tabel 4). Täielikust võrdlusest jäi välja kolme aasta vanuse metsa rohurinde biomassi ja võravarise süsiniku hulgad, kuna sellelt alalt neid komponente ei kogutud ja seetõttu analüüsi teostada ei saanud.

Kõige vähem eraldus mullahingamisega süsinikku kolme aasta vanuselt raiesmikult ja kõige rohkem 13 aasta vanusest metsast. 13 aasta vanuses metsas oli eraldunud süsiniku hulk kaks korda suurem kui kolme aastases raiesmikult eraldunud süsiniku hulk. Metsades vanuses 13 kuni 53 aastat toimus respiratsioonil väljuva süsiniku hulkade järk-järguline vähenemine (ca 40%, Tabel 4), mis 83 aasta vanuses metsas olid pisut tõusnud, kuid jäid siiski nii 13 kui 27 aasta vanuste metsade määradele alla. Varises+rohurinde biomassis sisalduvad süsiniku hulgad aegreas käitusid sarnaselt. Nimelt, süsiniku hulgad maapealsetest taimejäänustest vähenesid 13 kuni 53 aasta vanustes metsades (ca 60%), kuid 83 aastases metsas olid jälle tõusnud (Joonis 15). Jooniselt 15 on näha, et 13 aastasel raiesmikul oli tunduvalt suurem varisest ja respiratsioonist eralduv süsiniku hulk, kui teistel aladel. Kõige väiksem oli aga 53 aastase metsa varise ja respiratsiooni süsiniku voogude suhe.

Tulemustest võib järeldada, et 83 ja 13 aastastes metsades oli varise kaudu mulda jõudvates süsiniku hulkades kõige stabiilsemad vood, kuna nende kahe vanusega alade süsiniku hulkade erinevused ei olnud väga suured (Tabel 4). Kõige vanemas aegrea metsas olid mullahingamisega vabanenud ja varisega maapinnale jõudvad süsiniku hulgad korrelatsioonis, st et varise süsiniku hulkade tõstes tõusid ka mullahingamisega eraldunud süsiniku hulgad.

Samas 27 aasta vanuses metsas oli süsiniku hulkades suured erinevused. Nimelt, varisest (sh võravaris ja rohurinde biomass) maapinnale jõudev süsiniku hulk oli ca 6,5 korda väiksem kui mullahingamisega eralduv süsiniku hulk. Ka jooniselt 15 on

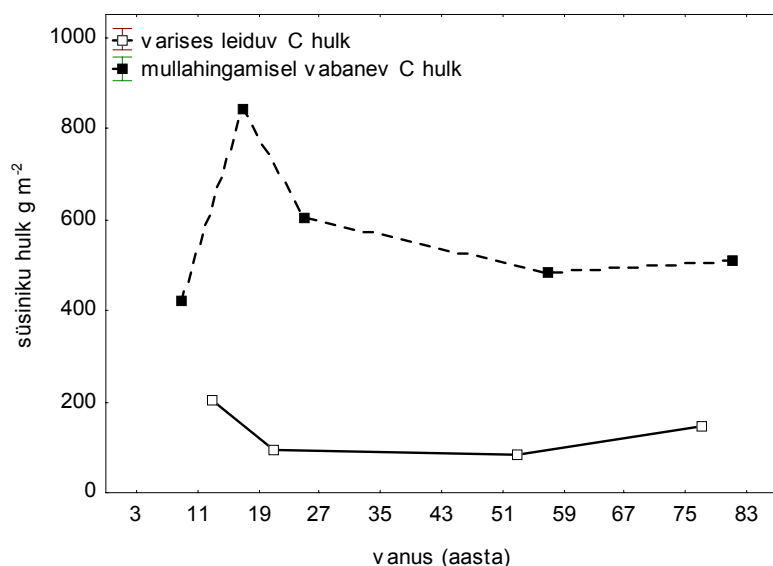
näha, et aegreas varisega maapinnale sattuva süsiniku hulga vähenemine oli tunduvalt suurem kui respiratsiooniga eraldunud süsiniku hulkade kahanemine. Kuna mul pole mõõdetud juurte varist ja andmetesse hõlmatud samblarinde varist, võib arvata, et need kaks viimatimainitud tegurit võivad olla oluliseks 27 aastases metsas süsiniku määrade mõjutajaks. Ka võivad 13 ja 27 aasta vanustel aladel olulisel kohal olla varise keemiline koostis ja mikroorganismide koosluse eripära, mis metsade vananedes on tunduvalt muutunud ja stabiliseerunud (Joonis 15, Tabel 4).

Mullahingamisega eralduv süsiniku hulk on kõige kõrgem 13 aasta vanuses metsas, samas kui selle vanusega alal oli ka kõige suurem varises sisalduv süsiniku hulk. Kuigi 53 ja 83 aasta vanustes metsades mullahingamisega eralduvad süsiniku hulgad olid vanuserea aldest väikseimad, oli nende alade varises sisalduvad süsiniku hulgad erinevad (vastavalt $82,28 \text{ g m}^{-2}$ ja $146,06 \text{ g m}^{-2}$). 27 aasta vanuses metsas oli mullahingamisel vabanev süsiniku hulk suhteliselt kõrge ($604,8 \text{ g m}^{-2}$), kuid varisega maapinnale jõudev süsiniku hulk oli suhteliselt väike (Joonis 16, Tabel 4).

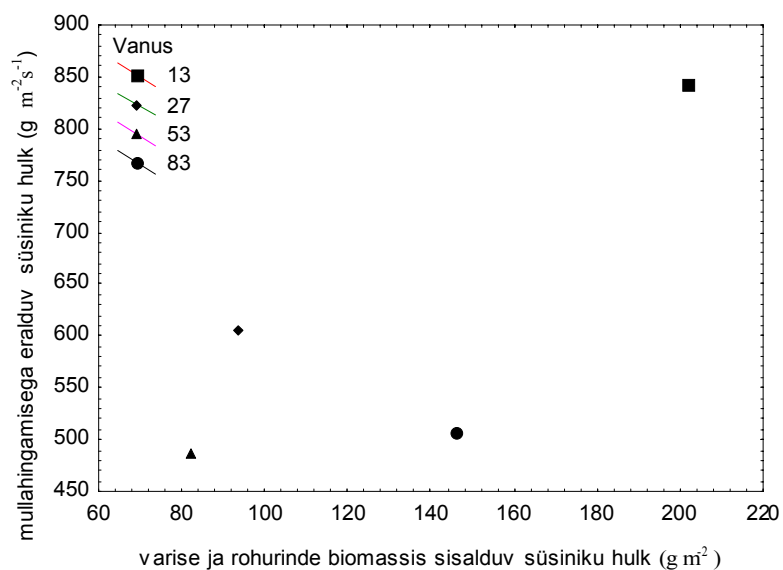
Jooniselt 17 on näha, et maapinna varises olevad süsiniku hulgad olid väga suured 53 ja 83 aasta vanustes metsades (vastavalt $671,84 \text{ gCm}^{-2}$ ja $652,04 \text{ gCm}^{-2}$), kuid nende alade mullahingamisel vabanev süsiniku hulk oli väga madal (Tabel 4). 13 aasta vanuses metsas oli nii maapinna varise kui mullahingamisega vabanevad süsiniku hulgad ühtmoodi kõrged. 27 aasta vanuses metsas oli nii maapinnal oleva varise süsiniku hulgad kui respiratsiooniga eralduv süsiniku hulk madal (Joonis 17, Tabel 4).

Tabel 4. Erinevate alade võravarise hulga ja rohurinde biomass g m^{-2} ning süsiniku hulgad varisest ja rohurindest, mullahingamisega eralduv süsiniku hulk (g m^{-2}) ning varise+rohurinde biomassi süsiniku hulkade suhe mullahingamise süsinikku. Viimases veerus on maapinnal oleva varises olev süsiniku hulk (g m^{-2}). Kolme aasta vanusel raiesmikul ei ole kogutud rohurinde biomassi, võravarist ja maapinna varist kuid ala mullahingamise eralduv süsinik on mõõdetud ja tabelis ära toodud.

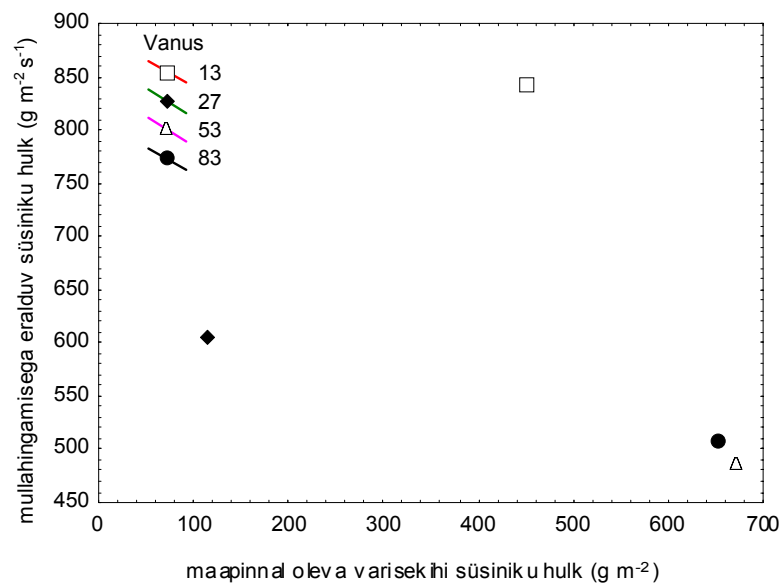
vanus (a)	võravarise hulk (g)	rohurinde biomass (g)	kokku	varis + rohurinde C hulk (g m^{-2})	C hulk mulla hingamisega (g m^{-2})	varise ja rohurinde C hulga suhe mullahingamise C (g m^{-2})	maapinna varisekihi C hulk (g m^{-2})
3	-	-	-	-	421.2	-	-
13	124.03	279.76	403.79	201.9	842.4	4,17	450,37
27	185.77	1.8	187.57	93.79	604.8	6,45	114,12
53	163.39	1.16	164.55	82.28	486	5,91	671,84
83	278.83	13.24	292.07	146.06	507.6	3,48	652,04



Joonis 15. Erineva vanusega aladel (13...83 aastat) mullahingamisega ja taimekudedest eralduvate süsiniku hulkade (g m^{-2}) muutumine. Mullahingamisel eralduv süsiniku hulk on ühikutes $\text{g m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Varises liikuvate C voogude arvestusse ei ole hõlmatud 3 aasta vanuseid metsi, kuna nadel aladel varis peaaegu puudub.



Joonis 16. Mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ja varise+rohurinde süsiniku voogude sõltuvus erineva vanusega aladel (13...83 aastat). Iga punkt on mõõtmisperioodil ala keskmine näitaja.



Joonis 17. Erineva vanusega metsades (13...83 aastat) mullahingamisel ($\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ja maapinnal oleva varisekihi süsiniku (g m^{-2}) hulkade sõltuvus. Iga punkt on mõõtmisperioodi ala keskmine näitaja.

4. Arutelu

Metsade ökosüsteemid on ühed suurimad maismaa süsiniku talletajad, sisaldades umbes 40% maa-alusest maismaa süsinikust ja 80% kogu maismaa maaapealsest süsinikust (Pregitzer ja Euskirchen 2004). Kuna metsad on tänapäeval enamasti majandatavad, tuleb silmas pidada, et raie põhjustab suuri muutusi nii metsa taimeistikus kui mullapinnas, mis võivad omakorda omada vägagi dramaatilisi efekte mulla mikrokliimale ja füüsilistele ning keemilistele omadustele (Bock ja Rees 2002, Dilustro *et al.* 2005, Tan *et al.* 2005). Puude eemaldamine metsast alandab evapotranspiratsiooni ja võib suurendada päikesekiirgust mullapinnale, mis omakorda võivad omada efekte mulla niiskuse ja temperatuuri tasakaaludele (Pypker ja Fredeen 2002). Tänu respireeriva biomassi kadumisele raie käigus, mõjutab see metsa üldist respiratsiooni - kuid ka mullahingamise hetertotroofset ja autotroofset komponenti (Kowalski *et al.* 2004). Tingituna metsade olulisusest ja süsiniku ringe aktuaalsusest olengi käesoleva töö teostanud, et näha, mil määral Eesti okaspuu enamusega aegreas toimuvad raie tulenevad efektid ja kui kaua need enne metsa stabiliseerumist kesta võiksid.

Minu töös ei ole teostatud mullahingamise ja seda mõjutavate keskkonnafaktorite mõõtmisi talveperioodil, sest talvised temperatuurid ei mõjuta oluliselt aastast respiratsiooni voogu, kuna mulla temperatuurid on tavaliselt alla nulli põhjustades madalaid mulla respiratsiooni määrasid, mis võivad sageli olla nulli lähedal (Arain *et al.* 2002).

Regionaalsel skaalal on sademete hulk ja temperatuur kõige olulisemad kliimafaktorid kontrollimaks ökoloogilisi protsesse (Liu *et al.* 2004, Pietikäinen *et al.* 2005). Mullahingamise peamisteks mõjutajateks on mullaniiskus ja mulla temperatuur. Enamasti on erinevad uurimistööd näidanud, et orgaanilist ainet lagundavatel mikroorganismidel on niiskuse ja temperatuuriga positiivne seos. Kui mullaniiskus või temperatuur liiga kõrgele tõusevad, langeb respiratsioon järsult (Pypker ja Fredeen 2002, Dilustro *et al.* 2005, Wu *et al.* 2006). Samas ei tohiks unustada, et süsihappegaasi respiratsiooniga eraldumist mõjutab lisaks eelmainitud

keskkonnafaktoritele ka laguneva substraadi kvaliteet ja selle varu suurus (Trumbore 2006).

Kahtlemata on sesoonselt mulla karakteristikute peamiseks mõjutajaks keskkonnast tulenevad faktorid nagu näiteks õhutemperatuur ja õhuniiskus/sademete hulk. Davidson *et al.* (2006) näitab, et enamasti on mulla- ja õhutemperatuur üksteisega hästi korreleeritud. Käesoleva töö tulemused on üsna heas vastavuses meie üldiste arusaamadega, et temperatuurid peaksid suvel olema kõrgemad kui sügisel (Lisa 2), ja et mullaniiskus võiks tänu sügisestele sademete suurenemistele ka suurened (Lisa 2). Lisas 2 toodud EMHI vaatlusandmetest aga selgus, et näiteks 2004.aasta juunikuised sademete hulgad olid septembrikuistest ca 1,6 korda suuremad ja oktoobri sademetest ca 2 korda suuremad. Samas õhuniiskus võrreldes juuni ja kogu suve näitajatega oli septembris/oktoobris mõnevõrra suurem. Seega ei saa mullaniiskuse muutumist seletada vaid sademete hulgaga, vaid kahtlemata omavad suurt tähtsust ka vaadeldava ala maastik ja üldine õhuniiskus. Välistada ei saaks ka oletust, et pikemas perspektiivis on olulised kõik keskkonnafaktorid, mis mõjutavad ala käitumist. Näiteks Borken *et al.* (2002) leidis, et aastasest sademete hulgast, mis on kahtlemata määrava tähtsusega, võib märksa olulisema tähtsusega olla aastatevaheline sademete hulk, mis mõjutab respiratsiooni. Kuna käesolev töö hõlmab vaid ühe aasta sesoonsed vaatlused, on raske antud alade kontekstis argumenteerida. Kuid võib oletada, et eelmis(t)e aasta(te) vihmad võivad uurimisalustel aladel olla olulised ka hiljem, tänu raiega muudetud metsade maapinna struktuurile, mullas toimuvatele biogeo-keemilistele protsessidele ja taimkatte suktessioonile.

Minu tööst on näha, et raie mõjutab mullas toimuvaid protsesse: nii hingamise, niiskuse kui ka temperatuuri käike. Näiteks kolme aasta vanusel raiesmikul on kõige madalamad mullahingamise ja mullaniiskuse näitajad, mis tõusevad kuni metsa 13 aastaseks saamiseni. Selles osas on sarnasusi Mallik ja Hu (1997) ja Kowalski *et al.* (2004) tööga, kus olid peale raiet samuti kõige madalamad respiratoorsed vood võrreldes raiumata metsadega. Kowalski *et al.* (2004) arvates olid see seotud tõenäoliselt tänu peente juurte suremisega. Fierer *et al.* (2005) tulemustest nähtub, et toitainete limitatsioon pärsib lagunemist (respiratsiooni) eriti lagunemise alguses, kui mikroobne biomass on N ja/või P limiteeritud. Wiseman ja Seiler (2004) on näidanud, et mida vanemaks mets saab, seda suurem on mullahingamine. Minu töös see päris nii

ei ole. Nagu tulemustest näha, on lageraie ala mullahingamine kõige sarnasem vanemate alade mullahingamisele, mis võib tähendada seda, et vaatamata juurte suremisele (Kowalski *et al.* 2004) on mullas säilinud mikroorganismide kooslus, kes on suutelised respiratsiooni teostama. Kuna minu töös ei ole mikroorganismide kooslust analüüsitud, on raske väita, kas raie tagajärjel on ka toimunud mingeid liigilis muutusi nende koosluses või mitte. Kuid raie tagajärjel mulla orgaanilise kihi mineraalse kihiga segunemisel võib muutuda mikroobne kooslus tänu mulla paremale õhutatusele ja substraadi kvaliteedi paranemisele (Mallik ja Hu 1997).

Tulemustest on näha, et ka hiljuti lagedaks raiutud ala mullatemperatuur oli suhteliselt kõrgem võrreldes teiste aladega. Sarnase tulemusele on jõudnud ka Mallik ja Hu (1997) ja Kowalski *et al.* (2004). Käesolevas töös on just vanemates metsades (27, 53 ja 83 aastastes) sesoonsed mullatemperatuurid võrreldes kahe noorema vanusegrupiga tunduvalt madalamad. Trumbone (2006) väidab, et mulla soojendamise eksperimentides mulla respiratsioon esialgu suureneb, kuid mõni aasta hiljem langeb tagasi esialgsele tasemele. Seda efekti on seletatud ka faktiga, et mikroorganismid suudavad aja jooksul kohaneda muutunud keskkonnatingimustega (Berg ja McClaugherty 2003) ja respiratsioon langeb.

Sesoonset erinevate alade käike vaadeldes on kõikidel aladel suve esimesel poolel (välja arvatud 13 aastases noorendikus) näha korrelatsiooni mullahingamise, mullaniiskuse ja mulla temperatuuri osas. See tähendab, et mullahingamine kasvab, kui niiskus ja temperatuur tõusevad. Vaadeldud aladest 3, 27, 53 ja 83 aastastel aladel mullahingamine, -niiskus ja temperatuur tõusevad juuli keskpaigani. Sarnasele tulemusele on jõudnud ka Kolari *et al.* (2006), kelle töös on juuli keskpaigas suurimad respiratoorsed vood, kuid mulla temperatuurid on suurimad augustis. Selline temperatuuride erinevus võib olla põhjustatud nii alade iseärasustest kui ka regionaalsest paiknemist. Minu mõõtmistulemustest nähtub, et suve teisest poolest mullahingamine on rohkem mõjutatud mulla temperatuuri kui mullaniiskuse poolt. Juuli keskpaigas hakkab respiratsioon nendel vaatlusaladel vähenema (Kolari *et al.* 2006), mis on tingitud peamiselt kahest faktorist. Mullad kuivavad pealtpoolt tänu vähestele sademetele ja tänu kõrgetele õhutemperatuuridele, mis põhjustavad enamasti suve keskel kulmineeruvaid põudasid. Ka minu töös on keskmised mulla ja õhutemperatuurid suhteliselt hästi seotud (Lisa 2). Sellisele järeldusele on jõudnud paljude teiste seas ka näiteks Davidson *et al.* (2006), Lavigne (2003) ja Borken *et al.*

(2002). Borken *et al.* (2002) arvab, et muldade uuesti märgumine põhjustas muldadest süsihappegaasi väljavoolu ja seega respiratsioonivoo suurenemise. Vihmasajud peale suviseid põudasid põhjustavad mullahingamise taastumise (Borken *et al.* 2002, Lavigne 2003, Jassal *et al.* 2005, Davidson *et al.* 2006), kuigi mulla temperatuurid järjest alanevad. Ka minu töös on näha samasugust trendi: vaatamata augustikuistele põudadele (õhutemperatuur suve maksimaalne ja sademete hulk suve madalaim; Lisa 2) jätkub ka sügisel respiratsioon, mis tähendab, et orgaanilist ainet lagundavad organisimid (ja ka hingavad juured) ei ole põudadega surnud ja jätkavad lagunemise käigus süsihappegaasi eraldamist. Sügisel aga mullahingamine alaneb tõenäoliselt seetõttu, et vee hulk mullas on tõusnud juba tasemele, mis pärsib mikroorganismide elutegevust (Pypker ja Fredeen 2002). Kindlasti teine faktor, mis sügisest mullahingamist pärsib, on mulla temperatuur, mis õhutemperatuuri langemise (Lisa 2) tõttu on langema hakanud. Seega on sügisesed respiratsiooni vood pigem mulla temperatuurist sõltuvad.

Sesoonset käiku vaadates eristub teistest aladest 13 aastane noorendik. Selles noores metsas on mullahingamine, mullaniiskus ja mulla temperatuur juunist oktoobrini tunduvalt suuremad, kui teistes aegrea metsades. Üldiselt on need näitajad arvatavasti põhjustatud sellises vanuses oleva metsa eripäradest. 13 aasta vanuses noorendikus on enamuspuuliigiks lehtpuud, mis paiknevad suhteliselt agregeeritult (Türbsal 2003). Ka alustaimestik on hästi arenenud rohuline. Kui uuritavatel aladel on üldiseks trendiks, et suve esimesel poolel mullaniiskuse suurenedes suureneb ka respiratsioon ja vastavalt ka langeb, siis selle ala kohta selline üldine aegrea trend ei kehti. Suve esimesel poolel kohe alates juulist hakkab noorendiku mullaniiskus langema, kuid respiratsioon tõuseb. Tõenäoliselt on nii respiratsioon kui niiskus sõltuvad sellel alal temperatuurist. Liigne mullaniiskus pärsib respiratsiooni ja suve keskel, kui on suurimad temperatuurid ja kui veekadu on maksimaalne, siis intensiivistub ka mullahingamine. Lavigne *et al.* (2003) leidis oma töös, et kõrgenenud respiratsiooni määrad suve teisel poolel (augustis) võisid olla põhjustatud ka peente juurte kasvust, mis ilmneb peamiselt suve teisel poolel. Ka uurimisalusel 13 aasta vanusel metsal võib augustikuine suurenenud mullahingamine olla seotud peente juurte kasvamisega, sest tegu on väga intensiivses kasvufaasis ja elujõulise taimkattega metsaga. Kolmandaks mullahingamise suurenemise põhjustajaks võivad olla antud ala mulla keemilised omadused. Samal temperatuuril mulla respiratsiooni erinevused on

tingitud mulla keemilistest omadustest nagu P sisaldus, C:N suhe (Borken *et al.* 2002) ning süsiniku kvaliteedist (Fierer *et al.* 2005) .

Lisaks 13 aastasele metsale käitub aegrea sesoonset käiku vaadates erinevalt ka 27 aasta vanuse metsa mullaniiskuse, mis oktoobris väheneb. Kuigi õhuniiskuse oktoobris veidi suureneb, ei ole sademete hulga selle ala mullaniiskuse tõusuks tõenäoliselt piisavad. Mullaniiskuse muutumine alal on arvatavasti mõjutatud ka maapinda katva pideva turbasamblakihi (Türbsal 2003) poolt. Turbasammal on võimeline endasse vett imema 10-20 korda rohkem, kui ta ise kaalub (<http://bio.edu.ee/taimed/sammal/turbas.htm>). Selline turbasambla omadus võib tingida mullaniiskuse olulise vähenemise. Kuna temperatuurid oktoobris langesid, siis mullahingamine sellel alal käitus nii, nagu teistel aladel – st. vähenes.

Ööpäevasisese mullahingamise, -niiskuse ja –temperatuuride mõõtmiste tulemused olid 2004 aasta augusti alguses mõjutatud eelkõige sellel ajahetkel aladel püsivatest keskkonnafaktoritest. EMHI mõõtmiste kohaselt oli 6.augusti ööpäeva keskmine õhutemperatuur 17,1°C ja keskmine õhuniiskuse oli 54%. Nii õhutemperatuur kui –niiskuse olid augusti keskmistest õhutemperatuuridest madalamad (sademete hulka sellel päeval ei registreeritud, Lisa 2).

Aegrida vaadeldes näeme mõõtmistulemustest, et ööpäevasisene mullahingamine kasvab kuni metsa 13 aastaseks saamiseni, misjärel see langeb, nagu oli ka sesoonse mullahingamise puhul. Mullaniiskuse ja temperatuur käituvad tunduvalt teistmoodi, kui sesoonse vaatluse puhul.

Paljustest töödest (Hirano ja Kim 2003, Liang *et al.* 2004, Kowalski *et al.* 2004) ilmneb, et päevased respiratsioonid on suuremad võrreldes öiste respiratsioonidega. Ka minu tööst on näha, et ööpäevasisestest mõõtmistest on madalaimad respiratsioonid öiste mõõtmiste puhul - siis on mõõdetud ka madalaimad mulla temperatuurid. Samas öised mullaniiskused on suhteliselt kõrged, ületades enamasti päeva-aja mõõtmistulemused. Seega on ka ööpäevane mullahingamine seotud pigem temperatuuri kui niiskusega.

Mulla temperatuuride muutumine on tõenäoliselt seotud päikese käiguga ja öö saabumisega. Tulemustest on näha, et hommikul, kui päike on tõusnud ja mõnda aega õhku soojendanud, tõuseb ka mulla temperatuur. Mulla temperatuuride käigust on näha, et muld reageerib üsna kiiresti õhus toimivatele muutustele (Davidson *et al.* 2006). Mullaniiskuse tõus õhtust varahommikuni on põhjustatud tõenäoliselt kaste

tekkimisest. Kui temperatuurid on tõusnud, siis niiskus üldiselt ka väheneb, mis näitab seda, et kõrgematel temperatuuridel on vee aurustumine ökosüsteemist suurem.

Ööpäevasisesed mullaniiskuse tingimused on suhteliselt stabiilsed 13, 53 ja 83 aasta vanustes metsades, samas kui nende alade muldade temperatuurid ja respiratsioon nii stabiilsed ei ole.

Ööpäevasisese mullahingamise poolest eristub teistest vanusera metsadest 13 aastane noorendik, kuna seal on võrreldes teiste aladega kõrgem respiratsioon. Kõige paremini seletab mullahingamise muutumist nii temperatuuri kui mullaniiskuse muutumine, sest kõik need kolm näitajat muutuvad üksteisega sarnaselt (kui respiratsioon on madal, siis on madalad ka mullaniiskus ja mulla temperatuur).

Kolme aasta vanusel raiesmikul, kus pole oluliselt taimkatet, mis suudaks puhverdada ilmastikuoludest tulenevaid näitajaid, on otseselt keskkonnas toimuvatele muutustele avatud, mis kajastuvad kohe ka mulla tingimustes (eriti hästi on see näha mulla temperatuuri muutumisel). Näiteks kui mullaniiskus raiesmikel tõuseb, siis mullahingamine väheneb.

83 aasta vanuses metsas teostatud püsialade võrdlusest on näha, et püsialade sesoonne mullahingamine, -niiskus ja -temperatuur varieeruvad ajas. Vaatamata sellele, et tegu on samas metsas asuvate püsialadega, mis asuvad üksteisele üsna lähedal (ca 10 cm kaugusel), võivad nende alade vaadeldud tunnused siiski ka erinevalt käituda. 9 püsiruudu mullahingamine ja temperatuur on peaaegu alati suurem, kui 10 ruudu mullahingamine ja temperatuur. Mõõtmistulemusest nähtub, et 9 püsiala respiratsiooni mõjutajaks on mullaniiskus ja 10 püsiala mõjutajaks pigem temperatuur. Seda seetõttu, et kui 9 ruudul mullaniiskus tõuseb ja temperatuur alaneb, siis respiratsiooni vood suurenevad. 10 ruudul on vastupidi. Seega võib oletada, et 9 ruut asus kohas, mis oli kas kuivem (näiteks asus kõrgemal võrreldes 10 ruuduga), või sattus sellele alale rohkem päikesevalgust, mistõttu see ala ka rohkem kuivas. Samas võib ka substraadi ja mulla keemia omada võtmerolli respiratsioonivoogude muutumisel ja keskkonnafaktorite mõjumisel (Trumbore 2006).

Kuna oktoobri keskpaiga kohta puuduvad mulla temperatuuri muutumise kohta andmed, siis on raske oletada, mis põhjustel oktoobri keskpaigas 9 ruudu respiratsioon langeb madalamale, kui on 10 ruudu respiratsioon, kuna mullaniiskuses märgatavaid muutuseid ei toimu. Võib oletada, et oktoobri keskpaigas oluliselt

langenud temperatuurid mõjutavad mõlema püsiruudu respiratsiooni. Samas augustikuist mullahingamise tõusu võib mulla temperatuuri tõus ja tõenäoline pöud pikemat aega kestnud kõrgetest öhtutemperatuuridest, pärssida. Seda järeldan sellest, et kuigi mulla temperatuur langeb, tõusevad mullaniiskus ja respiratsioon. Seega teatud temperatuurideni ja kestvuseeni võib mulla temperatuur olla suurimaks mullahingamise mõjutajaks (Pypker ja Fredeen 2002, Dilustro *et al.* 2005, Wu *et al.* 2006), ent endiste soodustavate tingimuste ebasoodsaks muutumisel võivad soodustavaks muutuda hoopis mõni muu keskkonnategur.

Võrreldes sesoone mõõtmise püsialade näitajaid ala keskmise vastava näitajaga näeme, et vaid mulla temperatuuri puhul võib olla enam-vähem kindel, et ajas toimunud muutused üle ala on püsiruutude keskmised näitajad. Nii mullahingamise kui mullaniiskuse puhul jäävad alates suve teisest poolest ala keskmised vastavad näitajad püsiruutude vastavavate näitajate vahemikku.

Ööpäevasisestest püsiruutude mullahingamise, -niiskuse ja –temperatuuri muutumistes on kahel ruudul suhteliselt hea vastavavus. Mullahingamise ja temperatuuri poolest on püsiruut 4 väiksem, kui püsiruut 5, mis näitab jällegi seda, et respiratsioon on pigem mulla temperatuurist sõltuv, kui mulla niiskusest – samasugust trendi oli ka 83 aasta vanuse metsa sesoonsel käigul näha.

Ööpäevasisestest ala keskmised näitajad käituvad püsiruutude näitajatega võrreldes sootuks erinevalt. Tõenäoliselt on see põhjustatud sellest, et mullatingimused muutuvad ala piires suhteliselt palju ja mida suurema proovide arvu peale ala keskmistatud näitajad toetuvad, seda suurem on tõenäosus, et saadud tulemused ei ole vastavuses kahe püsiruudu näitajatega.

Sesoonselt on kõikidel vaatlusalustel aladel kõige parem mullahingamise seos mulla temperatuuriga (lineaarne seos). Sarnasele tulemusele on jõudnud ka näiteks Pietikäinen *et al.* (2005) ja Kirschbaum (2004), kes näitasid, et süsihappegaasi voog mullast ja varisest kasvas lineaarselt temperatuuri tõusuga. Ööpäevasisestest vaatlustulemustest nii ühtset ja selget trendi välja tuua on suhteliselt raske, kuna respiratsiooni ja temperatuuri vahel on lineaarne seos vaid 3, 13 ja 83 aasta vanustes metsades. Temperatuuri mõju võib just nendel aladel olla kõige olulisem respiratsiooni mõjutaja tänu alade iseloomulikele omadustele. On ju kolme aasta vanune raiesmik temperatuuridele hästi vastuvõtlik ja 83 aasta vanuses metsas on puud küll kasvamas üsna tihedalt, kuid selle kõrval asub just lage 3 aasta vanune

raiesmik, mille temperatuuride suured muutused võivad mõjutada ka kõrvalasuvat vana metsa. Ka ala keemilis-füüsilised omadused võivad olla mullahingamise reguleerijatena olulise tähtsusega. Peale lageraiet ja järgmised kümmekond aastat on respiratsiooni mõjutajaks pigem mulla temperatuur ja nagu näha 13 aasta vanuse metsa käitumisest, siis tõenäoliselt ka ala keemilis-füüsilised näitajad. Ööpäevasetest vaatlustes selgub, et keskealistes (27 ja 53 aasta vanustes) metsades on mullahingamine ööpäevastest temperatuuridest vähem mõjutatud. Kuna aegrea aladel mullaniiskuse ja respiratsiooni vahel olulist seost, ei olnud, siis võivad oluliseks saada ala omadused nii füüsiliste kui keemiliste näitajate tõttu

Mullaniiskus mõjutab mullahingamist kolmes vanemas vanusegrupis (27, 53 ja 83 aastastes). Arvatavasti on selles vanuses metsades juba piisavalt möödunud raiest ja metsa taimkate on nii suureks kasvanud, et vajab suurtes kogustes vett. Kui aga pole piisavalt sademeid, siis hakkab mullaniiskus järk-järgult vähenema, mis pärsib omakorda mullahingamist (Pypker ja Fredeen 2002). Kahel nooremal alal seevastu on tõenäoliselt metsa maapind raiest niivõrd häiritud, et mulla niiskuse sisaldus on nendel aladel liiga kõrge. Ka taimkate pole veel piisavalt arenenud, mistõttu ka need ei kompenseeri liigniiskust mullas. Seega ongi peale raiet mullad suures osas mullaniiskuse poolt mõjutatud ja noorematel aladel võib mullahingamist stimuleerida vaid kõrgeenenud temperatuur, mis omakorda põhjustab muldade kuivamist.

On leitud, et erinevate puude varise kuantiteet ja kvaliteet ning selle keemiline koostis mõjutavad oluliselt metsamulla keemiat, mikroorganismide kompositsiooni ja mulla süsiniku sisaldust (Berg ja McClaugherty 2003) ja et lagunemine ning toitainete mineralisatsioon on tingitud alal domineeriva liigi kasvust ja lagunemise iseloomust (Hoorens *et al.* 2002). Näiteks on okas- ja lehtpuudel erinev varise keemiline koostis: okaspuumetsades on madalam N ja kõrgem ligniini koostis kui lehtpuumetsades, mis võivad omakorda mõjutada variste lagunemise kiiruseid (Lindo ja Visser 2003, Liu *et al.* 2004). Kuid Zicheng *et al.* (2002) näitas, et varise lagunemise kiirusest võib märksa olulisemal kohal olla varise produktsioon. Peltoniemi *et al.* (2004) näitas oma tööga, et 0...40 cm mineraalmulla kihis hariliku kuuse enamusega aladel oli võrreldes hariliku männi enamusega aldega süsiniku sisaldus mullas tunduvalt suurem. Respiratsiooniga mullast eralduvad süsiniku hulgad kuusiku aegreas ilmestavad metsa suktessioonis toimuvaid muutuseid. Kõige madalamad on eralduva süsiniku hulgad

kohe peale raiet. Sellel võib olla mitmeid põhjuseid. Esiteks, on peened juured, mis panustavad mullahingamisse (kuni 50-65% mulla respiratsioonist panustavad juured, Griffiths ja Jarvis 2005) surunud (Kowalski *et al.* 2004). Teiseks, raie tulemusel on muutunud ala keskkonnatingimused, mis võivad pärssida mikroorganismide lagundamist. Kolmandaks, raiega tekivad jäägid (vaid 60% raiutud materjalist viiakse metsast välja, Vedrova *et al.* 2002), mis pole veel lagunema hakanud. Kuid kui mets on juba 13 aasta vanuseks saanud, siis on tingimused väga palju muutunud võrreldes lageraialaga – respiratsiooniga eralduvad süsiniku hulgad saavutavad selles vanuses maksimaalsed suurused. Süsinik talletatakse mulda siis, kui see on mikroorganismidele kättesaamatu (Pregitzer ja Euskirchen 2004), mistõttu suuremad respiratoorsed vood näitavad, et lagundajatele on piisvalt palju substraati ja toitaineid ensüümide tarvis. Peltoniemi *et al.* (2004) on leidnud, et süsiniku hulgad mullas olid kõige suuremad 15-16 aasta vanuses metsas ja kõige väikseimad 16-22 aasta vanuses metsas. Süsiniku akumulatsioon aeglustus 50 aasta vanuses metsas ning taastus uuesti 75 aastases metsas. Minu töös on näha, et aegrealaadel on respiratsioonivoogude käitumine teistsugune, sest mullahingamisega eralduv süsiniku hulk on kõige suurim 13 aastases metsas (mulda süsiniku talletamine väiksem) ja madalam 53 aastases metsas (jättes välja lageraie kui kõige enam häiritud ala) võrreldes teiste aegrealaadega (seal vastavalt siis suurem mulla-süsiniku talletamine). Metsa 83 aastaseks saades respiratsioonil eralduvad süsiniku hulgad taastuvad.

Mullahingamisega vabanev süsiniku hulk ja varisega (sh ka rohurinde biomass) maapinnale sattuvad süsiniku hulgad on väga erinevad. Peale raiet satub mulda palju raiejääke, mis on lagundavatele organismidele heaks substraadiks, ent nende mikroorganismidele kättesaadavaks muutumine võtab aega (Peltoniemi *et al.* 2004), mistõttu saavutabki alles 13 aastane mets suurimad respiratoorsed vood. Ka modelleeritud tulemused näitavad, et mulla süsiniku varud võivad peale raiet esmalt suurenedä tänu raiejääkidele ja hakata alanema, kui mets toodab märkimisväärses koguses varist. Modelleeritud tulemused on näidanud ka seda, et keskealiste ja küpsete metsamuldade süsiniku varu suureneb seni, kuni saavutatakse tasakaaluolek (Peltoniemi *et al.* 2004). Metsa vananedes mullahingamisega vabanev süsiniku hulk väheneb, kuid ei lange kunagi tasemele, mis oli kohe peale raiet (3 aasta vanuses metsas). Respiratsioonivoogude vähenemine vananevas metsas on tõenäoliselt tingitud tänu taimkatte ja mullatingimuste arengule.

Varisega maapinnale sattuvate süsiniku hulkade muutused käituvad vanusest tulenevate muutuste tõttu teistmoodi. Samas on Peltoniemi *et al.* (2004) näidanud, et varise produktsioonis on suured aastate-vahelised varieeruvused. Kuna kogu varise (võravarise+rohurinde biomass) arvestusse ei ole kaasatud samblarinnet ja juurte varist, tuleks saadud hinnanguid võtta üsna suure üldistusena. On leitud, et hariliku kuuse peente juurte varis on umbes kaks korda suurem kui okaste varisest ja et kogu maa-aluse varise produktsioon hariliku kuuse metsas on umbes 45% kogu metsa varisest (Peltoniemi *et al.* 2004). Kindlasti on siinkohal varieeruvusi ka erinevas vanuses metsades. Minu mõõtmistulemustest nähtub, et varise C hulk väheneb 13...27 aasta vanustes metsades tänu sellele, et 13 aasta vanuses metsas on kõige suurem rohurinne, mis moodustab enamuse varise biomassist (puude varist suhteliselt vähe). 27 aasta vanuses metsas on alustaimestik suhteliselt kesine ja ka puudelt langeva varise hulgad on suhteliselt madalad. Alles metsa küpsemaks saades suurenevad varisest maapinnale jõudvate hulkade kogused tänu kasvanud puude varisele.

Tulemustest on näha, et mullahingamist mõjutab maapinnal oleva varise hulk. Mida suurem oli maapinnal oleva varise hulk, seda madalam oli mullahingamine 53 ja 83 aasta vanustes metsades (vastavalt ka süsiniku hulgad). 13 aasta vanuses metsas oli suhteliselt kõrge mullahingamine ja suhteliselt suur maapinnal asuva varise hulk. Selline suhe võib olla oluliselt mõjutatud ala iseärasustest - mulla keemilistest ja füüsikalistest omadustest ja taimkattest. 27 aastase metsa käigust on näha, et vähene varise hulk maapinnal mõjutab mullahingamisel eralduvat süsihappegaasi voogu.

Varise hulgad maapinnal on arvatavasti mõjutatud erinevate aastate varise kogusest. Näiteks 53 aasta vanuses metsas olid võravarise ja rohurinde biomass suhteliselt madalad, kuid juba maapinnal olev varis on suhteliselt suures koguses. Võib arvata, et kuna selles metsas on suured erinevused maapinnal ja maapinnale langevates variste hulkades, siis on seal kas suured aastatevahelised varise hulkade erinevused või on maapinnal olev varis kogunenud sinna juba rohkem kui aasta jooksul. Ka 83 aasta vanuses metsas on erinevused maapinnal olevas ja maapinnale langevates varise hulkades, ent mitte nii suurel määral kui 53 aasta vanuses metsas.

5. Kokkuvõte

Boreaalsed metsad on ühed suurimad maismaabioomid, mis talletavad süsinikku nii taimkattesse kui mulda. Nende metsade häirimisel (looduslikud või inimpõhjused) vabaneb süsihappegaasi, mis niigi peamiselt antropogeense süsihappegaasi lisandumiste tõttu atmosfääri, suurendavad kliimamuutuste riski.

Käesoleva töö eesmärkideks on uurida, kas ja kuidas on kuusiku aegrea mullahingamine mõjutatud keskkonnafaktorite (mullaniiskus ja –temperatuur) poolt. Lisaks sesoonsetele muutustele on vaatluse all ka ööpäevasised respiratoorste voogude ja keskkonnafaktorite muutused. 83 aasta vanuses metsas olid märgitud püsialad, millede andmete võrdlus aitas hinnata üksikmõõtmiste vea suurust. Et hinnata süsiniku voogusid aegrea metsades, võrdlesin mullast respiratsiooniga eralduva ja varisega (võravaris ja rohurinde biomass) maapinnani jõudva süsiniku hulkasid.

Uurimisalusteks aladeks, mis asuvad Tartu maakonnas Järvelja metsades, on kuusiku aegrea viis 3 kuni 83 aasta vanust metsa.

Kõikidel aladel on mullahingamise peamiseks mõjutajaks temperatuur. Suve teisel poolel, kui kestnud kõrged õhutemperatuurid ja vähene õhuniiskus/sademete hulk põhjustavad muldade kuivamist ja põudade algamist, on mullahingamine pärsitud kõides aegrea metsades. Vaatamata sellele, et sügisel mullaniiskus suureneb (tänu suurenenud õhuniiskusele), ei taastu mullahingamine ikkagi suve alguse määradeni, sest temperatuurid pärsivad mulla respiratsiooni. Sesoonselt on mullahingamine kõige suurem 13 aasta vanuses metsas ja kõige madalam 3 aasta vanusel raiesmikul. Vaadeldud aegrea aladest käitub kõige erinevamalt 13 aasta vanune noorendik, kus nii mullahingamine, mullaniiskus kui ka mullatemperatuur on valdavalt kõrgemad kui teistel aladel.

Kahel nooremal alal (3 ja 13 aastastes) on oluline liigniiskus, mis pärsib mullahingamist. Vaid kõrgenenud temperatuurid, mis kuivatavad muldi, põhjustavad mullahingamise suurenemist.

Ööpäevasisestest mõõtmistulemustest nähtus, et mullahingamine on kõige madalam öösel, mil ka temperatuurid on langenud. Mullaniiskus on seevastu just öösel kõige kõrgem.

Püisialde mullahigamise, -niiskuse ja –temperatuuride ala keskmisega võrreldes selgus, et kõige väiksem üksikmõõtmiste viga on mullatemperatuuri puhul, mille varieerumine ruumis on tõenäoliselt kõige väiksem.

Süsiniku voogude analüüsist selgus, et mullahingamisega vabanev süsiniku hulk on ca 3-6 korda kõrgem varisega maapinnani jõudvast süsiniku hulgast. Selline tulem on üsna loogiline, kuna varise arvestusse ei ole hõlmatud samblarinnet ja juurte varist. Üldiselt on ka süsiniku hulkade varieerumisest näha, et kui varise hulk väheneb, siis langeb ka mullahingamine, mis näitab, et lisaks keskkonnafaktoritele on mullahingamine sõltuv ka substraadi olemasolust.

Tööst võib järeldada, et raie mõjutab metsas oluliselt nii maa all kui maa peal toimuvaid protsesse. Peale lageraiet muutunud mullahingamine on mõjutatud nii keskkonnafaktorite kui substraadi olemasolu poolt.

6. Summary

Boreal forests are one of the most largest terrestrial biomes in the world that sequester carbon to vegetation and soil. When disturbances occur (whether natural or human induced) in this biome, it causes enormous amount of carbon dioxide release to atmosphere, which may contribute to climate warming.

The aim of this work was to study if and how soil respiration in spruce chronosequence is affected by the environment factors (soil moisture and temperature). I studied seasonal and diurnal changes. In 83 old forest was two permanent study areas which helped me to evaluate the error of single measurements. To compare ecosystem carbon flows I used respiration and litter carbon contents.

Study areas are 3 to 83 year old and are located in Tartu county, Järvselja. Data was collected in 2004.

In all study sites soil respiration was mainly affected by the temperature. In the later half of summer soil respiration is suppressed by the high temperatures (drought) and few air humidity/rainfall. In spite of the increased soil moisture in autumn the soil respiration doesn't increase – fallen temperatures are suppressing the respiration.

During my study period soil respiration was highest in 13 year old forest and lowest in 3 year old forest. Among my study sites the 13 year old forest acted most differently – there were the soil respiration, soil moisture and soil temperature higher than on other sites.

Diurnal data showed that soil respiration was lowest in the middle of night when the temperatures were lowest. Conversely soil moisture was highest at night.

Permanent areas analysis compared to the area average value, showed that single measurement error was smallest in soil temperature (soil respiration and soil moisture measurement errors were high) due to a probably smallest spatial varying.

Carbon flows showed that carbon what releases through soil respiration is about 3-6 times higher than carbon content in litter. Generally carbon flows shows that soil respiration is affected besides environmental factors from substrate too.

From this study we may conclude that cutting affects woods development processes. After clearcutting changes in soil respiration is affected both by environmental factors and by substrate availability.

7. Tänuavaldused

Soovin tänada kõiki, kes aitasid mul pühenduda magistritöö tegemisele. Eriliselt soovin tänada oma juhendajat, professor Olevi Kulli, kes ohtralt oma aega, nõu ja julgustust magistritöö planeerimisel ja teostamisel jagas. Väga suured tänud Jaan Liirale, tänu kellele sain ma uusi teadmisi ja vilumust statistilise andmetöötuse teostamiseks. Tänan väga Mai Kukumägi, kellega koos võravarise ja mulla-andmeid kogusime ning Anne Aani ja Kairi Raimet, kes aitasid rohurinde biomassi koguda.

8. Kasutatud kirjandus

1. Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79, 439-449.
2. 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.
3. Baldocchi, D., Kelliher, F.M., Black, T.A., Jarvis, P., 2000. Climate and vegetation controls on boreal zone energy exchange. *Global Change Biology* 6, 69-83.
4. Berg, B., McClaugherty C., 2003. Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Springer, Berlin Heidelberg New York.
5. Berner, E.K., Berner, R.A., 1996. Global environment. Water, Air & Geochemical cycles.
6. Bock, M.D., van Rees, K.C.J., 2002. Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 713-724.
7. 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.
8. 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.
9. Callesen, I., Liski, J., Raulund-Rasmussen, K., Olsson, M.T., Tau-Strand, L., Vesterdal, L., Westman, C.J., 2003. Soil carbon stores in Nordic well-drained forest soils – relationship with climate and texture class. *Global change Biology* 9, 358-370.
10. Claus, A., George, E., 2005. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1617-1625.
11. Cline, W.R., 1992. The economics of global warming. The Institute of International Economics, Washington D.C.
12. 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, 230-239.

13. Dilustro, J.J., Collins, B., Duncan, L., Crawford, C., 2005. Moisture and soil texture on soil CO₂ efflux components in southeastern mixed pine forests. *Forest Ecology and Management* 204, 85-95.
14. Fierer, N., Craine, J.M., McLauchlan, K., Schimel, J.P., 2005. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology* 86 (2), 320-326.
15. Goudie, A., 1993. *The human impact on the natural environment*. 4th edition Oxford; Cambridge: Blackwell.
16. Grace, J., Rayment, M., 2000. Respiration in the balance. *Nature* 404, 819-820.
17. Griffiths, H., Jarvis, P.G., 2005. *The Carbon Balance in Forest Biomes*. Garland Science.
18. Griffiths, R.P., Swanson, A.K., 2001. Forest soil characteristics in chronosequence of harvested Douglas-Fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1871-1879.
19. Hirano, T., Kim, H., 2003. Long-Term half-hourly measurement of soil CO₂ concentration and soil respiration in a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research* 108, 1-13.
20. Hoorens, B., Aerts, R., Stroetenga, M., 2002. Litter quality and interactive effects in litter mixtures: more negative interactions under elevated CO₂? *Journal of Ecology* 90, 1009-1016.
21. Jansons, J., 1997. The dynamics of forest ground cover vegetation following drainage. *Baltic Forestry* 3, 26-35.
22. Janssens, I.A., Sampson, D.A., Curiel-Yuste, J., Carrara, A., Ceulemans, R., 2002. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest. *Forest ecology and management* 168, 231-240.
23. Jassal, R., Black, A., Novak, M., Morenster, K., Nesic, Z., Gaumont-Guay, D., 2005. Relationship between soil CO₂ concentrations and forest-floor CO₂ effluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 130, 176-192.
24. Kasesalu, H., 1997. *Järvselja läbi aegade*. Tartu. TÜ Kirjastus.
25. Kellomäki, S., Wang, K.-Y., 1997. Effects of elevated O₃ and CO₂ concentrations on photosynthesis and stomatal conductance in Scots pine. *Plant, Cell and Environment* 20, 995-1006.
26. King, D., 2005. Climate change: the science and the policy. *Journal of Applied Ecology* 42, 779-783.

27. Kirschbaum, M.U.F., 2004. Soil respiration under prolonged soil warming. Are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology* 10, 1870-1877.
28. Kirschbaum, M.U.F., King, D.A., Comins, H.N., McMurtie, R.E., Medlyn, B.E., Pongracic, S., Murty, D., Keith, H., Raison, R.J., Khanna, P.K., Sheriff, D.W., 1994. Modelling forest response to increasing CO₂ concentration under nutrient-limited conditions. *Plant, Cell and Environment* 17, 1081-1099.
29. Klopatek, J.M., 2002. Belowground carbon pools and process in different age stands of Douglas-fir. *Tree physiology* 22, 197-204.
30. Kolari, P., Pumpanen, J., Kulmala, L., Ilvesniemi, H., Nikinmaa, H., Grönholm, T., Hari, P., 2006. Forest floor vegetation plays an important role in photosynthetic production of boreal forests. *Forest Ecology and Management* 221, 241-248.
31. Kowalski, A.S., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., Kolari, P., Berninger, F., Rannik, Ü., Hari, P., Rayment, M., Mencuccini, M., Moncrieff, J., Grace, J., 2004. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology* 10, 1707-1723.
32. Lavigne, M.B., Boutin, R., Foster, R.J., Goodine, G., Bernier, P.Y., Robitaille G., 2003. Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1744-1753.
33. Liang, N., Nakadai, T., Hirano, T., Qu, L., Koike, T., Fujinuma, Y., Inoue, G., 2004. In situ comparison of four approaches to estimating soil CO₂ efflux in a northern larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 132, 97-117.
34. Lindo, Z., Visser, S., 2003. Microbial biomass, nitrogen and phosphorus mineralization and mesofauna in boreal conifer and deciduous forest floors following partial and clear-cut harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1610-1620.
35. Liu, C., Westman, C.J., Berg, B., Kutsch, W., Wang, G.Z., Man, R., Ilvesniemi, H., 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 13, 105-114.
36. Liu, H.S., Li, L.H., Han, X.G., Huang, J.H., Sun, J.X., Wang, H.Y., 2006. Respiratory substrate plays a crucial role in the response of soil respiration to environmental factors. *Applied Soil Ecology* 32, 284-292.
37. Lytle, D.E., Cronan, C.S., 1998. Comparative soil CO₂ evolution, litter decay, and root dynamics in clearcut and uncut spruce-fir forest. *Forest Ecology and Management* 109, 121-128.

38. Malhi, Y., Baldocchi, D.D., Jarvis, P.G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 2, 715-740.
39. Mallik, A.U., Hu, D., 1997. Soil respiration following site preparation treatments in boreal mixedwood forests. *Forest Ecology and Management* 97, 265-275.
40. Masing, V., 1992. *Ökoloogia leksikon*. Tln: Eesti Entsüklopeediakirjastus.
41. McKee, I.F., Bullimore, J.F., Long, S.P., 1997. Will elevated CO₂ concentrations protect the yield of wheat from O₃ damage? *Plant, Cell and Environment* 20, 77-84.
42. McHale, P.J., Mitchell, M.J., Bowles, F.P., 2005. Soil warming in a northern hardwood forests trace gas fluxes and leaf litter decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 1365-1372.
43. Morén, A.-S., Lindroth, A., 2000. CO₂ exchange at the floor of a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 101, 1-14.
44. Mäkipää, R., 1998. Responses of forest vegetation and soil to addition of nitrogen. Faculty of Forestry University of Joensuu. Academic dissertation 1-37.
45. Nilsson, M.-C., Wardle, D.A., Dahlberg, A., 1999. Effects of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system. *Oikos* 86, 16-26.
46. Peltoniemi, M., Mäkipää, R., Liski, J., Tamminen, P., 2004. Changes in soil carbon with stand age – an evaluation of a modelling method with empirical data. *Global Change Biology* 10, 2078-2091.
47. Pietikäinen, J., Pettersson, M., Bååth, E., 2005. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology* 52, 49-58.
48. Pietikäinen, J., Vaijärvi, E., Ilvesniemi, H., Fritze, H., Westman, C.J., 1999. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO₂ across a moisture gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 1197-1203.
49. Pregitzer, K.S., Euskirchen, E.S., 2004. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology* 10, 2052-2077.
50. Prescott, C.E., Blevins, L.L., Staley, C.L., 2000. Effects of clear-cutting on decomposition rates of litter and forest floor in forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1751-1757.

51. Prescott, C.E., Vesterdal, L., Preston, C.M., Simard, S.W., 2004. Influence of initial chemistry on decomposition of foliar litter in contrasting types in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1714-1729.
52. Pypker, T.G., Fredeen, A.L., 2002. The growing season carbon balance of a subboreal clearcut 5 years after harvesting using two independent approaches to measure ecosystem CO₂ flux. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 852-862.
53. Reintam, L., 2001. Metsade mullad vajavad kaitset. *Eesti mets* 1, 16-18.
54. Saarnio, S., Alm, J., Matikainen, P.J., Silvola, J., 1998. Effects of raised CO₂ on CH₄ production and oxidation in, and CH₄ emission from, a boreal mire. *Journal of ecology* 86, 261-268.
55. Schulze, E.-D., 2002. Understanding global change: Lessons learnt from the Europe landscape. *Journal of Vegetation Science* 13, 403-412.
56. Seely, B., Welham, C., Kimmins, H., 2002. Carbon sequestration in a boreal forest ecosystem: result from the ecosystem simulation model, forecast. *Forest Ecology Management* 169, 123-135.
57. Zicheng, Y., Apps, M.J., Bhatti, J.S., 2002. Implications of floristic and environmental variation of carbon cycle dynamics in boreal forest ecosystems of central Canada. *Journal of Vegetation Science* 13, 327-340.
58. Tan, X., Chang, S.X., Kabzems, R., 2005. Effects of soil compaction and forest floor removal on soil microbial properties and N transformations in a boreal forest long-term soil productivity study. *Forest Ecology and Management* 217, 158-170.
59. Trass, H., Laas, E., Meriste, L., Kasesalu, H., 1993. Järvselja ürgmetsa loodusest. *Eesti loodusuurijate seltsi aastaraamat*, 74 köide. Tallinn, Valgus.
60. Trumbore, S., 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress ja challenges. *Global Change Biology* 12, 141-153.
61. Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, 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., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Guðmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S., Jarvis, P.G., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404, 861-864.
62. Vedrova, E.F., Shugalei, L.S., Stakanov, V.D., 2002. The carbon balance in natural and disturbed forests of the southern taiga in central Siberia. *Journal of Vegetation Science* 13, 341-350.

63. Vogel, J.G., Valentine, D.W., Ruess, R.W., 2005. Soil and root respiration in mature Alaskan black spruce forests that vary in soil organic matter decomposition rates. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 161-174.
64. Wiseman, E., Seiler, J.R., 2004. Soil CO₂ efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont. *Forest Ecology and Management* 192, 297-311.
65. Wu, J., Guan, D., Wang, M., Pei, T., Han, S., J, C., 2006. Year-round soil and ecosystem respiration in a temperate broad-leaved Korean pine forest. *Forest Ecology and Management* 223, 35-44.
66. Xiong, S., Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87, 984-994.
67. Xu, X.N., Hirta, E., 2002. Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecology Management* 157, 165-173.

Käsikirjad

68. Kukumägi, M., 2004. Varisekihi koostis ja hulk kuuse-kase segametsa aegreas. Harjutustöö. Tartu Ülikool, Botaanika ja ökoloogia instituut.
69. Kukumägi, M., 2005. Varisekihi ja varise sesoonse voo koostis ja hulk ning ringeajad kuuse-kase segametsa aegreas. Bakalaureusetöö. Tartu Ülikool, Botaanika ja ökoloogia instituut.
70. Türbsal, J., 2003. Kõdukihi ja taimkatte dünaamika kuusiku aegreas. Bakalaureusetöö. Tartu Ülikool, Botaanika ja ökoloogia instituut.

Kasutatud internetiallikad:

71. [<http://bio.edu.ee/taimed/sammal/turbas.htm>] 01. mai 2006

Lisa 1. Proovialade lühi-kirjeldused (Türbsal 2003)

- Ala 279-5A** – kolme aasta vanune raiesmik, kus lageraie on teostatud kolm aastat tagasi. Seetõttu on täiskasvanud puudest sellel alal vaid üksikud, mis on jäätud alale kasvama kui seemnepuud (harilik mänd – *Pinus sylvestris*). On ka mõned üksikud 2-3 meetrised lehtpuud. Maapinnal on palju veel kõdunemata kändusid ja raiejääke. Suurtesse vaaludesse on koondatud oksad ja peenemad puutüved. Maapind on ebatasane, tihti leidub madalaid alasid, mis on veega täidetud. Rohurindes esineb näiteks metskastikut (*Calamagrostis arundinacea*) ja mustikat (*Vaccinium myrtillus*) ja noori hariliku kuuskesid (*Picea abies*).
- Ala 265-2** - see on 13 aasta vanune noorendik, kus peamiseks puuliigiks on harilik kask (*Betula pendula*). Puude keskmine kõrgus on ca 4,5 meetrit. Kuid leidub ka teisi puuliike, nagu näiteks harilik kuusk (*P. abies*). Alal on näha lagunevaid kände. Maapind on veel suhteliselt ebatasane – selgelt on eristatavad metsamasinate poolt kunagi tekitatud jäljed, mis valguvad kiiremini vett täis. Rohurinne on suhteliselt kõrge ja liigirikas: esinevad näiteks metskastik (*C. arundinacea*), sookastik (*C. canescens*), (*Epilobium angustifolium*), metsosi (*Equisetum sylvaticum*) jt liigid.
- Ala 280-1** - tegu on 27 aasta vanuse metsaga, mis on väga tihe ja hõrendamata. Peapuuliigiks on harilik kuusk (*P. abies*). Puude keskmine kõrgus on ca 6 meetrit. Kände enam silmaga eristada pole võimalik, metsa aluspind on tasane ja kaetud ühtlaselt turbasamblaga (*Sphagnum sp.*). Taimestik on suhteliselt liigivaene. Enam levinumateks liikideks on leseleht (*Maianthemum bifolium*), mustikas (*V. myrtillus*), metsosi (*E. sylvaticum*) jt.
- Ala 280-4** - see on 53 aastane mets, kus kasvavad keskealised puud. Metsas domineerib harilik kuusk (*P.abies*). Puude keskmine kõrgus on ca 14 meetrit. Maapind on paljas ja pole pidevalt katvat samblakihti. Ala on taimeliikide poolest suhteliselt vaene. Peamised rohurinde liigid on metskastik (*C. arundinacea*), jänese kapsas (*Oxalis acetosella*), laiuv sõnajalg (*Dryopteris expansa*) ja teised.
- Ala 279-5B** – kõige vanim vaatlusalune ala, mis on 83 aastane. Puud on küpsed, enamusliigiks harilik kuusk (*P.abies*). Puude keskmine kõrgus on ca 27 meetrit. Maapinda katab suhteliselt ühtlaselt samblarinne ja maapind on tasane. Rohurinne on suhteliselt liigirikas. Enamlevinud liikideks on metskastik (*C. arundinacea*), leseleht (*M. bifolium*), jänese kapsas (*O.acetosella*) ja mustikas (*V. myrtillus*).

Lisa 2. EMHI Tartu-Tõravere ilmavaatlusandmed sesoonse ja ööpäevasiseste perioodide õhutemperatuuri (°C), õhuniiskuse (%) ja sademete (mm) hulga kohta.

Kuu	Õhutemperatuur (°C)	Õhuniiskus (%)	Sademete hulk (mm)
Mai	10,5	63	33,6
Juuni	13,8	72	153,1
Juuli	16,9	77	93,4
August	17,4	77	75,6
September	12,3	83	92,7
Oktoober	6,1	84	73,5
6.august	17,1	54	ei registreeritud

Lisa 3. Mullahingamise, -niiskuse ja –temperatuuride keskmised, suurimad (max) ja väikseimad väärtused mõõtmispäevadel. Mullahingamine väljendab respiratsiooni voogu $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mullaniiskus %-des ja mulla temperatuur $^{\circ}\text{C}$.

Tabel 5. Proovialadel mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sesoonse mõõtmise tulemused keskmiselt, maksimaalselt ja minimaalselt ning mullahingamine mõõtmisperioodi kohta kokku ala keskmiselt.

ala nr	vanus	kuupäev	12.06	17.07	14.08	02.10	16.10	KOKKU
279-5A	3							
		keskmiselt	3,16	4,64	4,22	2,76	1,46	3,25
		max	4,63	7,24	5,89	3,97	2,68	
		min	2,32	3,07	2,47	1,87	0,66	
265-2	13							
		keskmiselt	6,41	7,13	10,66	4,96	2,47	6,52
		max	12,57	12,1	22,83	7,76	3,93	
		min	3,85	5,16	5,94	3,15	1,35	
280-1	27							
		keskmiselt	5,19	6,2	5,53	4,06	2,49	4,69
		max	7,31	8,81	8,92	7,46	3,39	
		min	3,12	2,22	3,47	0,57	1,43	
280-4	53							
		keskmiselt	3,69	5,68	4,92	2,62	2,08	3,7
		max	5,02	8,39	8,24	3,69	2,74	
		min	1,74	3,45	3,68	1,33	0,63	
279-5B	83							
		keskmiselt	3,25	6,03	4,70	3,16	2,22	3,79
		max	4,9	8,29	9,37	4,82	4,74	
		min	2,13	3,8	0,89	2,41	0,13	

Tabel 6. Proovialadel sesoonse mullaniiskuse (%) muutumine. Tabelis on toodud erinevatel aladel mõõtmisperioodil mõõdetud keskmised, suurimad (max) ja väikseimad (min) mullaniiskused.

ala nr	vanus	kuupäev	12.06	17.07	14.08	02.10	16.10	KOKKU
279-5A	3							
		keskmiselt	24,42	32,22	23,2	19,18	37,18	29,24
		max	34,5	87,5	49,7	38,6	76,4	
		min	16,1	13,1	14,6	18,4	20,1	
265-2	13							
		keskmiselt	51,68	47,69	25,75	40,31	45,55	42,2
		max	71,7	61,7	40	58,2	52,8	
		min	31	36	6,2	24	34,8	
280-1	27							
		keskmiselt	23,63	37,29	28,38	34,18	29,68	30,63
		max	42,3	57,6	42,8	59,7	42	
		min	11,7	16,3	13,5	19,7	5,7	
280-4	53							
		keskmiselt	23,01	29,57	21	19,11	23,02	23,14
		max	56	38,1	41,5	31,1	35,6	
		min	5,2	18,5	14,9	11,4	17,7	
279-5B	83							
		keskmiselt	17,48	23,8	18,06	19,66	20,1	19,82
		max	32,3	49,8	30,2	35,7	27,9	
		min	5,3	4,9	9	12,3	13,5	

Tabel 7. Sesoonse mulla keskmise, suurima (max) ja väikseima (min) temperatuuri (°C) muutumine erineva vanusega uurimisaladel ning alasisene mullatemperatuur mõõtmisperioodil keskmiselt

ala	vanus	kuupäev	12.06	17.07	14.08	02.10	16.10	KOKKU
279-5A	3							
		keskmiselt	13,23	13,46	12,89	7,92	12,57	11,96
		max	14,7	14,5	13,6	8,6	17,9	
		min	12	12,2	11,8	7,4	5	
265-2	13							
		keskmiselt	12,11	13,46	13,88	9,47	10,85	12,16
		max	14,2	14,7	14,6	10	13,3	
		min	10,5	12,7	13,1	9,2	8,4	
280-1	27							
		keskmiselt	9,38	11,6	11,7	7,63	10,27	10,11
		max	11,3	12,4	12,4	8,3	16,2	
		min	8,6	10,7	11,2	7	7,6	
280-4	53							
		keskmiselt	8,98	12,49	12,03	7,06	13,52	10,58
		max	9,6	13,4	12,4	7,8	20,6	
		min	8,3	12	11,8	6,4	8,3	
279-5B	83							
		keskmiselt	10,24	12,33	11,79	8,15	13,6	11,24
		max	11,1	13,4	11,9	8,5	19,3	
		min	8,6	11,6	11,4	7,9	5,2	

Lisa 4. Mullahingamise, -niiskuse ja –temperatuuride keskmised, suurimad (max) ja väikseimad väärtused ööpäevasisese dünaamika mõõtmisel. Mullahingamine väljendab respiratsiooni voogu $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mullaniiskus %-des ja mulla temperatuur $^{\circ}\text{C}$.

Tabel 8. Mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) muutumine ööpäeval mõõtmisel erineva vanusega proovialadel. Tabelis on toodud erinevatel proovialadel erineval kella-ajal mullahingamine ala kohta keskmiselt, ala suurim (max) ja väikseim (min) näitaja ning proovialal ööpäeva keskmine mullahingamine.

ala nr	vanus	kella-aeg	17:30	21:30	1:30	5:30	9:30	13:30	KOKKU
279-5A	3								
		keskmiselt	4,69	5,83	4,03	3,99	5,25	6,17	4,99
		max	6,5	14,56	6,21	5,45	13,38	8,19	
		min	3,04	2,62	2,7	2,6	1,72	3,71	
265-2	13								
		keskmiselt	13,31	9,95	8,16	8,59	9,68	11,24	10,16
		max	23,51	16,65	14,27	15,76	16,65	20,01	
		min	7,86	4,63	3,73	3,63	5,04	5,15	
280-1	27								
		keskmiselt	8,18	5,18	5,00	5,30	8,23	8,48	6,73
		max	10,66	7,88	6,94	6,65	9,38	12,28	
		min	5,35	3,85	3,36	4,48	7,41	5,44	
280-4	53								
		keskmiselt	4,29	4,61	4,26	4,64	5,44	5,77	4,84
		max	7,86	7,15	5,94	5,85	7,98	7,47	
		min	0,03	3,05	2,85	3,95	3,73	4,39	
279-5B	83								
		keskmiselt	6,17	4,06	3,31	4,67	6,14	5,69	4,84
		max	8,48	7,05	4,8	6,88	9,03	9,52	
		min	4,59	-0,82	1,98	4,01	4,83	4,47	

Tabel 9. Ööpäevase mullaniiskuse muutumine sõltuvalt mõõdetud kella-ajast. Tabelis on näidatud proovialade keskmised, suurimad (max) ja väikseimad (min) mullaniiskused (%) ning ööpäevane ala keskmine mullaniiskus.

ala nr	vanus	kella-aeg	17:30	21:30	1:30	5:30	9:30	13:30	KOKKU
279-5A	3								
		keskmiselt	42	28,94	41,82	39,96	34,98	37,02	37,45
		max	85,3	78,3	84,4	81,7	66	71,6	
		min	0,4	0,6	0,8	0,4	4,2	0,6	
265-2	13								
		keskmiselt	21,42	18,22	16,3	21,44	21,76	19,38	19,75
		max	28,4	26,6	25,8	32,4	33,8	30,5	
		min	11,8	10,9	12,3	9	16,1	12,3	
280-1	27								
		keskmiselt	38,36	33,86	38,04	38,94	35,82	37,6	22,44
		max	55,1	47,2	47,4	53,3	53,9	52,8	
		min	26,3	24,4	29,9	27,8	28,1	23,8	
280-4	53								
		keskmiselt	22,9	24,5	22,2	21,58	22,02	21,46	37,1
		max	28,4	34,1	30,2	28,8	27,8	28,2	
		min	14,3	12,7	12,6	10,2	14,6	12,7	
279-5B	83								
		keskmiselt	10,24	9,82	10,1	12,08	11,7	10,42	10,73
		max	20,8	19,3	18,7	25,5	25,1	22,4	
		min	7,5	6,4	6,8	6,8	6,9	6,6	

Tabel 10. Ööpäevase mulla temperatuuri (°C) muutumine erinevatel proovialadel erinevatel kella-aegadel ning keskmine ööpäevane mulla temperatuur

ala nr	vanus	kella-aeg	17:30	21:30	1:30	5:30	9:30	13:30	KOKKU
279-5A	3								
		keskmiselt	19,72	16,68	13,32	14,68	14,78	17,68	16,14
		max	21	17,8	14,4	15,3	15,6	19,1	
		min	18,5	15,2	12,5	13,8	13,8	15,8	
265-2	13								
		keskmiselt	18,04	16,14	14,74	14,26	15,14	16,1	15,74
		max	20,1	18,4	16,1	15,6	17,3	17,9	
		min	16,9	14,9	14,2	13,4	13,8	15,1	
280-1	27								
		keskmiselt	15,2	14,72	13,78	13,2	13,18	13,62	13,92
		max	16,6	16,1	14,4	13,8	13,8	14,9	
		min	14	13,5	13,1	12,7	12,3	12,7	
280-4	53								
		keskmiselt	15,74	15,56	14,58	15,56	13,86	14,94	15,04
		max	17,2	17,3	15,7	17,3	14,7	16	
		min	14,5	14,7	13,9	14,7	13,4	14	
279-5B	83								
		keskmiselt	15,8	14,34	13,32	12,86	13,88	14,12	14,05
		max	16,6	15,8	14,4	13,5	16,3	14,6	
		min	15,2	12,7	12,5	12,5	12,5	13,4	

Lisa 5. Püsiruutude mullahingamise, -niiskuse ja –temperatuuride keskmised, suurimad (max) ja väikseimad väärtused. Mullahingamine väljendab respiratsiooni voogu $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mullaniiskus %-des ja mulla temperatuur $^{\circ}\text{C}$.

Tabel 11. 83 aastases metsas (ala 279-5B) sesoonselt püsiruutudel 9 ja 10 mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mullaniiskuse (%) ning mulla temperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) tulemused .

ruudu nr	kuupäev	mullahingamine	mullaniiskus	temperatuur
9	12.06	2,62	5,3	10,6
10	12.06	2,33	13,9	8,6
9	17.07	5,41	4,9	12,7
10	17.07	5,13	13,4	12,4
9	14.08	6,63	9	11,9
10	14.08	0,89	23,6	11,4
9	02.10	3,59	13,9	8,1
10	02.10	2,73	24,3	8,5
9	16.10	1,18	13,5	5,2
10	16.10	1,52	20,8	16,6

Tabel 12. 83 aastase metsas (ala nr 279-5B) püsiruutudel 9 ja 10 ööpäevaste mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mullaniiskuse (%), mulla temperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) mõõdetud tulemused

ruudu nr	kella-aeg	mullahingamine	mullaniiskus	temperatuur
4	17:30	6,33	7,5	15,2
5	17:30	8,48	5,2	15,2
4	21:30	4,85	8,6	13,6
5	21:30	7,05	6,4	14,6
4	1:30	1,98	8,9	13
5	1:30	2,76	7,3	13,3
4	5:30	4,25	7	12,8
5	5:30	6,88	6,8	12,7
4	9:30	5,19	7,2	12,5
5	9:30	9,03	6,9	12,9
4	13:30	5,68	6,6	13,8
5	13:30	9,52	6	13,4