

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

Karin Pohla

**TURBASAMMALDE ROLL SOODE TAIMEKOOSLUSTES
JA SÕLTUVUS INIMTEGEVUSEST**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Kai Vellak

Tartu 2014

Sisukord

Sissejuhatus	3
1. Turba moodustumise ja lagunemise protsessid looduses	4
1.1. Turbasamblad – põhilised turba moodustajad	5
1.1.1. Turbasamblad kui kasvukeskkonna loojad	6
1.1.2. Turbasammalde keemilise koostise mõju lagunemisprotsessidele	6
2. Kuivendamise mõju soo-ökosüsteemidele	10
2.1. Mullakeskkonnas toimuvad muutused	10
2.1.1. Lämmastikuringe soodes ja kuivendamisest tulenevad muutused	10
2.1.2. Süsinikuringe soodes ja kuivendamisest tulenevad muutused.....	16
2.2. Hüdrooloogiliste tingimuste muutumise tagajärjel toimuvad muutused taimestikus....	19
Kokkuvõte	22
Summary	24
Tänuavaldused	26
Kasutatud kirjanduse loetelu.....	27

Sissejuhatus

Turbaala on taimkattega (kas nt lage või metsastunud) või ilma taimkatteta (nt turbakaevandusala) looduslikult akumulunud turbakihi ala (Joosten & Clarke 2002). Soodeks nimetatakse turbaala, mille turbakihi paksus on vähemalt 30 sentimeetrit (Ilomets *et al.* 2007) ja kus suur osa taimede orgaanilist ainet jääb lagunemata ja ladestub pidevalt turbana (Masing 1992). Soodele iseloomulik veetase on püsiv või kauakestev ning seisev või aeglaselt voolav. See põhjustab soole eriomase turbakihi moodustumise ja taimkatte kujunemise. Sood võivad tekkida veekogu kinni kasvades või mineraalmaa soostudes (Masing 1992). Eesti sood jagatakse toitelisuse alusel eutroofseteks, mesotroofseteks ja oligotroofseteks soodeks, vastavalt siis madalsoodeks, siirdesoodeks ja kõrgsoodeks ehk rabadeks (Ilomets *et al.* 2007).

Antud bakalaureusetöö eesmärk on: 1) uurida turbasammalde (perekond *Sphagnum*) tähtsust soo-ökosüsteemide ainerings, turba moodustumise ja lagunemise protsesside kujundamisel ja nende osa süsiniku ja lämmastiku akumulierimisel ja soostumisprotsessides; 2) saada ülevaade inimtegevuse mõjust looduslike protsesside toimimisele soodes, eelkõige protsessidest, mis toimuvad kuivendamise tagajärjel; 3) uurida, kuidas inimtegevus mõjutab sammalde mitmekesisust sookooslustes, keskendudes veetaseme muutusest tulenevale mõjule, mis hindab turbasammalde kasvu ning arengut.

Sammaltaimede eesti- ja ladinakeelsete nimede aluseks on Eesti sammalde määraja (Ingerpuu *et al.* 1998). Soontaimede nimede aluseks on Eesti taimede määraja (Leht *et al.* 2007).

1. Turba moodustumise ja lagunemise protsessid looduses

Rydin ja Jeglum (2006) hindavad soode, mille turba paksus on vähemalt 30 sentimeetrit, kogupindalaks 4,16 miljonit km² ehk umbes 3% kogu maismaa pindalast (Joonis 1). Ilomets *et al.* (2007) järgi on soode pindala Eestis umbes 10 000 km² ehk ligikaudu 22% Eesti pindalast, samas hindavad nad looduslike soode, kus toimub pidev turba moodustumine ja ladestumine, pindalaks Eestis hinnanguliselt 2700–3500 km² (ligikaudu 6–8% Eesti maismaast). Paal ja Leibak (2011) hindavad Eesti soode inventuuri põhjal, et vaid 5,5% Eesti pindlast on kaetud looduslikus seisundis soodega, ülejäänud ligikaudu 17% aladest loetakse turbaaladeks, kus regulaarset turba akumulereerumist ei toimu, nende alade alla kuuluvad soostunud rohumaad ning -metsad, soometsad, häiringutest mõjutatud sood ja jääksood. Eesti soode viimase inventuuri põhjal on selgunud, et Eesti soode pindala on vähem kui 100 aasta jooksul kahanenud umbes 2,7 korda, kõige rohkem on vähenenud madalsoode pindala (7,1 korda), rabade (e kõrgsoode) pindala on kahanenud 1,7 korda (Paal & Leibak 2011).



Joonis 1. Soode pindala maailmas riikide kaupa (Rydin & Jeglum 2006 järgi).

1.1. Turbasamblad – põhilised turba moodustajad

Kaks peamist soode arengut suunavat protsessi on pidev liigniiskus ja turba akumulatsioon (Mitsch *et al.* 2009). Turvas on osaliselt lagunenu taimejäänustest ja huumusest koosnev mullahorisont (Masing 1992), mille kuivmass koosneb enam kui 65% ulatuses orgaanilisest ainest (Aber *et al.* 2012). Suure koguse orgaanilise aine akumulatsioon turbana on võimalik taimekudede ja turba aeglase lagunemise tõttu. Taimede lagunemise aeglane tempo on mõjutatud madalast toitainete sisaldusest, raskesti lagunevatest taimedest, turbasest aluskihist, väikestest mikroobide populatsioonidest ning jahedatest ja hapnikuvabadest tingimustest (Moore & Basiliko 2006).

Samblad, nende hulgas põhiliselt liigid, mis kuuluvad perekonda turbasammal (*Sphagnum*), on oma laia geograafilise leviku tõttu kõige olulisemad turbamoodustajad (Mitsch *et al.* 2009). Hinnanguliselt katavad turbasamblad 2% (umbes 3 miljonit km²) kogu planeedi maismaast, mis on ühe taimeperekonna poolt suurim kaetud ala (Singh & Khare 2013). Turbasamblad on levinud küll ülemaailmselt, kuid domineerivad eriti boreaalsetes turbarabades, kattes selles piirkonnas üle 1,5 miljoni km² alasid (Rydin *et al.* 2006). Turbasamblad kuuluvad lehtsammaltaimede hõimkonnas (div. *Bryophyta*) klassi turbasamblad (cl. *Sphagnopsida* Schimp.), kus on vaid kaks perekonda: perekond turbasammal (g. *Sphagnum* L.) ja Tasmaanias esinev endeemiline perekond *Ambuchanania* Seppelt & H.A.Crum (Frey & Stech 2009).

Euraasias ja Põhja-Ameerikas on hästi tuntud ja kirjeldatud umbes sada turbasamblaliiki (Rydin & Jeglum 2006). Euroopas on teada 51 liiki turbasamblaid (Seneca & Söderström 2008), Eestis 38 liiki (Vellak *et al.* 2013). Turbasamblaliikide arv maailmas ei ole lõplikult teada.

Turbasammaldel on oluline funktsionaalne roll rabade arengus. Olulised omadused, kuidas turbasamblad raba arengut kujundavad ja juhivad on järgmised: 1) nad loovad happelise, toitainete- ja hapnikuvaese niiske keskkonna, 2) turbasammalde liigid on toitainete ja mineraalide suhtes vähenõudlikud, 3) turbasamblad on vastupidavad lagunemisele ning 4) esineb mitmeid turbasammalde liike, mis on spetsialiseerunud erinevatele gradientidele soos (nt veetase, pH, varjulisus) (Rydin *et al.* 2006).

1.1.1. Turbasamblad kui kasvukeskkonna loojad

Samblad on poikilohüdrilised taimed, seega on oluline, et evaporatsiooniga kaotatud vesi taastuks kiiresti, et tagada fotosünteesiline aktiivsus (Vellak *et al.* 2013). Seda võimaldab turbasammalde kohastumus transportida kapillaarjõu abil vett võsude alumistest osadest varre tipuosas asuvasse kapiitulumi (Rydin & Jeglum 2006). Turbasammalde lehed koosnevad kahesugustest rakkudest: klorofüllis sisaldavad rakud ehk klorotsüstid ja surnud sisaldiseta rakud ehk hüalotsüstid, mille ülesandeks on vee säilitamine ja edasijuhtimine taimedes. Lisaks eripärasele rakulisele ehitusele moodustub omapärane veesäilitus- ja -juhtimissüsteem ka lehtede-, varte- ja okstevaheliste tühimike vahel, mida mööda vesi tihedas samblakogumis kapillaarjõul liikuda saab (Vellak *et al.* 2013). Turbasamblad suudavad endasse koguda oma kuivkaalust 15–23 korda rohkem vett (Mitsch *et al.* 2009). Turbasammaltele omane vett transportiv kapillaarsüsteem ja suur veemahutavus muudavad vee turbakihi väheliikuvaks ja hoiavad veetaseme kõrgena, seepärast tekivad turbasammalde tõttu soode ökosüsteemides (eriti rabades) hapnikuvaesed tingimused, mis soodustavad turba akumulereerumist (Rydin & Jeglum 2006). Seega mõjutavad sagedased kuivaperioodid negatiivselt nii turbasammalde kasvu kui ka lagunemist, sest veetaseme langemisel rabades suureneb aeroobne lagundamine, mille tõttu väljub süsteemist ka rohkem süsinikku (Aerts *et al.* 2001).

1.1.2. Turbasammalde keemilise koostise mõju lagunemisprotsessidele

Turbasammaltele iseloomulikud keemilised omadused – madal lämmastiku kontsentratsioon, sfagnaani ja sfagnooli sisaldus ning taimede ja rabavee vaheline ioonvahetus – võimaldavad neil hapestada keskkonda ning tulla toime toitainevaesusest tulenevate tingimustega ja aeglustada lagunemisprotsesse (Rydin *et al.* 2006).

Pidev ioonvahetus turbasammalde ja rabavee vahel muudab keskkonda järjest happelisemaks. Ioonvahetuse käigus seovad turbasamblad vees lahustunud katioone, mis esmajoonel seotakse kõrgema valentsi Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{3+} ionidega ning raskemini adsorbeeritakse madalama valentsiga Na^+ ja K^+ ioone.

Samal ajal vabanevad keskkonda turbasamblarakkude seintes sisalduvate uroonhapete karboksüülrühma vesinikioonid, mistõttu muutub rabavesi happeliseks (Mitsch *et al.* 2009). Lisaks aitavad happelist keskkonda säilitada lagunemisel tekkivad puhverdusvõimelised orgaanilised happed, hoolimata näiteks aluseliste metalli katioonide sissevoolust sademe- või pinnaveega. Nii ongi loodusliku rabavee pH vahemikus 3–4 (Mitsch *et al.* 2009).

Peale selle, et aeglane taimede lagunemine liigniiskes ja hapnikuvaeses keskkonnas põhjustab turba akumulatsiooni, aeglustab see ka niigi toitainete-vaeses süsteemis elementide ringlust (Mitsch *et al.* 2009). Vajalike toitainete säilitamine turbasammalde poolt võimaldab neil toitainete nappuses ellu jääda. Turbasammalde alumised osad lagunevad pidevalt ja muutuvad turbaks, seega on tähtis toitainete säilitamine taime ülemises elusas osas. Turbasamblad suudavad metaboliite läbi väikeste rakkudevaheliste plasmodesmide kasvavatesse taimeosadesse ja kapiitulumini transportida (Rydin & Jeglum 2006).

Turba säilimisel on tihti olulisimaks peetud hapnikuvaba keskkonda, kuid lisaks sellele on tähtis roll ka sfagnaani, sest nii elusates kui ka surnud turbasammalde rakkudes sisalduv sfagnaan seob lämmastikku ja muudab selle mikroorganismidele kättesaamatuks. Uroonhapped, mida nimetatakse ka sfagnaanideks, on põhilisteks aktiivseteks aineteks turbasammaldes. Need on rakuseinas sisalduvad pektiinisarnased polümeerid, näiteks galakturoonhape ja 5-keto-D-mannuroonhape (5KMA) (Painter 1998). Uroonhapped moodustavad turbasammalde kuivmassist 10–30% (Clymo & Hayward 1982). Selle sisaldus on tavaliselt suurem mättaliikidel, mis muudab need võrreldes älveliikidega lagunemisele vastupidavamaks, millest tuleneb ka kõrgem resistentsus lagunemisele, mis omakorda võimaldabki mätaste moodustumise (Rydin *et al.* 2006).

Lisaks sfagnaanile sisaldavad turbasamblad rohkelt fenoolseid ühendeid, mida kokku nimetatakse sfagnoolideks. Kõige tavalisem fenoolne ühend on sfaagnumhape (p-hüdroksü-beeta-karboksümetüül-kaneelhape). Fenoolsed ühendid põhjustavad soovee hapestumist (Rydin *et al.* 2006) ning antibiootiliste omaduste tõttu turbasammaltaimede ja -turba aeglast lagunemist (Aerts *et al.* 2001). Turbasamblad sisaldavad rohkem uroonhappeid kui fenoolseid ühendeid (Rydin & Jeglum 2006).

Võrreldes teiste sammaldega, on turbasammaldes rohkem holotselluloosi ning vähem lahustuvaid mittepolaarseid ühendeid ja lämmastikuühendeid. Turbasammalde lagunemine on kiirem älvetes ning aeglasem mätastel. Mätastel kasvavatel samblaliikidel, näiteks pruunil turbasamblal (*Sphagnum fuscum*) ja harilikul palusamblal (*Pleurozium schreberi*), on leitud kõige madalam süsiniku ja lämmastiku suhe, vastavalt 53,14 ja 40,62 (Turetsky *et al.* 2008). Äveliididel, näiteks kallas- (*S. riparium*), Jenseni (*S. jenseni*) ja kitsalehisel turbasamblal (*S. angustifolium*), on leitud kõige madalamates kontsentratsioonides happes lahustumatuid ühendeid (vastavalt 126,79; 154,07; 135,45 mg g⁻¹ kuivmass), mättaliikidel (pruunil ja lillakal turbasamblal (*S. magellanicum*)) on aga seevastu vees lahustuvaid fenoolseid ühendeid kõrgemates kontsentratsioonides (vastavalt 4,19; 4,15 mg g⁻¹ kuivmass) (Turetsky *et al.* 2008). Katsetes on selgitatud, et mättaliigid (pruun ja lillakas turbasammal) lagunevad aeglasemalt kui äveliidid (kallas-turbasammal, Jenseni turbasammal ja kitsalehine turbasammal) (Turetsky *et al.* 2008). Selle põhjuseks peetakse turbasammalde võimet suunata ressursse lihtsate suhkrute tootmiseks, mis toetavad kas metaboolsete karbohüdraatide moodustumist, mis soodustavad kiiremat kasvu, või suuremas koguses struktuursete karbohüdraatide moodustumist, mis muudavad turbasamblad vastupidavamaks lagunemisele.

Lagunemise määra hindamiseks kasutatakse suhtarvu metaboolsete ja struktuursete karbohüdraatide vahel. Turbasammaldes on metaboolsed (fruktoos) ja struktuursed (pentosan) karbohüdraadid omavahel negatiivses suhtes, teiste sammalde puhul on see suhe positiivne. Äveliidides on rohkem metaboolseid ja mättaliikides struktuursete karbohüdraate. Soojemad ja kuivemad tingimused ning madalam veetase võivad soodes suurendada mätastel domineerivate liikide konkurentsivõimet ja võimalike kasvukohtade ulatust, mis stimuleerib raskesti laguneva orgaanilise aine akumulatsiooni turbakihtides. Seetõttu ei lagune mättaliikidest moodustunud kõdu kergesti, isegi kuivemates ja vähem happelistes tingimustes, mis üldiselt peaksid looma soodsad tingimused orgaanilise aine ringluseks (Turetsky *et al.* 2008).

Seega on turbasammaldel väga oluline roll soo-ökosüsteemide funktsiooni säilitamisel sellisena nagu need tuhandete aastate jooksul kujunenud on. Kuigi osadel liikidel on kohastumused ka kuivemates tingimustes kasvamiseks ja arenemiseks, vajavad turbasamblad

üldiselt elutegevuseks niiskeid tingimusi. Veetaseme püsimine on tähtis selleks, et turbasamblad suudaksid ka edaspidi luua eripäraseid happelisi ja hapnikuvaeseid keskkonnatingimusi ning neid püsivalt hoida, et võimaldada järjepidev turba moodustumine ja ladestumine.

2. Kuivendamise mõju soo-ökosüsteemidele

Soid kuivendatakse ulatuslikult üle maailma, põhjapoolkeral põhiliselt põllumajanduslikel ja metsamajanduslikel eesmärkidel. Metsanduslikel eesmärkidel on märgalaid Fennoskandias, Venemaal ja Balti riikides kuivendatud kokku üle 13,5 miljoni hektari (Paavilainen & Päivänen 1995). Uurimistöid, kuidas kuivendamine mõjutab puude kasvu, puidu tootmist ja kasvuhoonegaaside tekkimist, on ilmunud palju (nt Paavilainen & Päivinen 1995; Furukawa *et al.* 2005; von Arnold *et al.* 2005), kuid vähem tähelepanu on pööratud sellele, kuidas mõjutab kuivendamine märgade metsade maapinnasammalde mitmekesisust. Eestis kuulub punasesse nimestikku 150 liiki, kes on kuivendamise tõttu ohustatud, nende hulgas on sammaltaimed ühed tundlikumad nii kuivendamise kui ka metsatööstuse suhtes (Remm *et al.* 2013).

2.1. Mullakeskkonnas toimuvad muutused

2.1.1. Lämmastikuringe soodes ja kuivendamisest tulenevad muutused

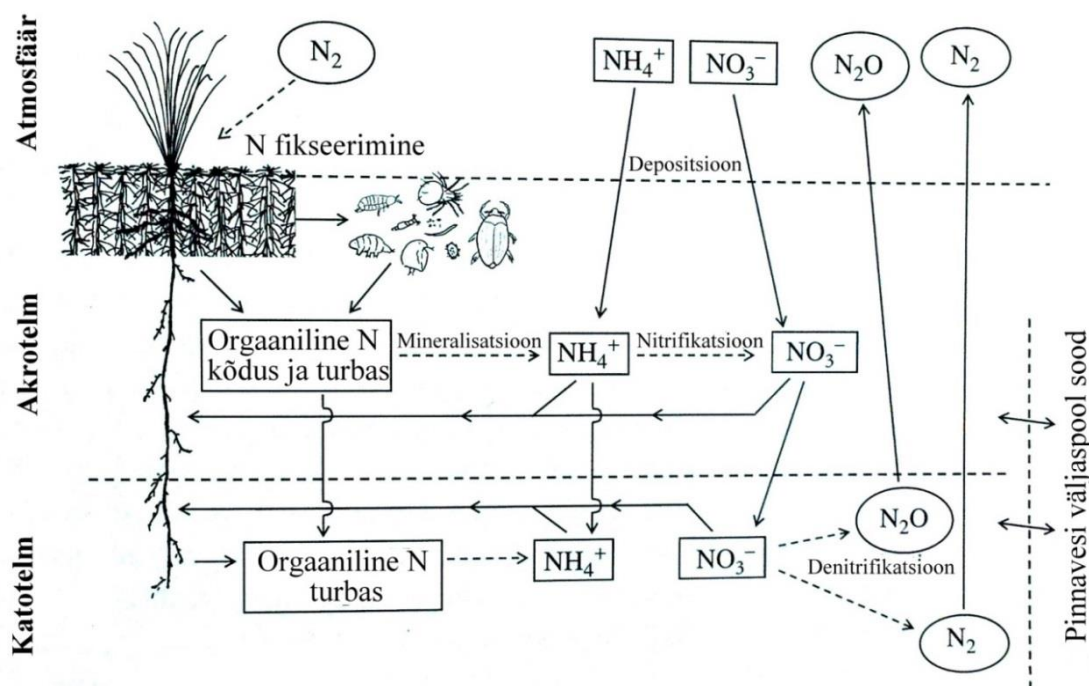
Lämmastik on taimedele oluline toiteelement, kuuludes aminohapete koostisesse ning olles seeläbi tähtis element valkude moodustamisel. Lämmastikku leidub turbas teiste elementide, nagu süsiniku, vesiniku, hapniku ja väävli kõrval rohkesti. Vaatamata sellele on lämmastiku omastamine taimede poolt raskendatud, kuna see esineb turbasse ladestudes taimedele kättesaamatus vormis (Rydin & Jeglum 2006), mis omakorda pidurdab taimede kasvu soodes (Aber *et al.* 2012).

Lämmastikuringe soodes on oluliselt seotud inimtegevusega. Inimtegevuse tagajärjel, nagu jäätmete, reovee ning põllumajandusliku vee sissevoolu tõttu märgaladesse, toimub nende koosluste ülekoormamine lämmastikuga. See võib omakorda põhjustada eutrofeerumist ja vetikate vohamist, lämmastikulembeste liikide pealetungi ning soodele iseloomulike liikide väljatõrjumist (Aber *et al.* 2012).

Lämmastikuringe on lämmastiku tsükliline liikumine eluta loodusest elusasse ja tagasi (Masing 1992). Põhilised lämmastiku allikad sookooslustes on sissekanne atmosfäärist ja pinnaveest ning lämmastiku fikseerimine bakterite poolt.

Rabades, mis toituvad peamiselt sademetest, on peamiseks lämmastiku allikaks sissekanne atmosfäärist, kattes sellega turbasammalde toitainevajaduse 13–80% ulatuses (Limpens *et al.* 2006). Kuna õhust saadav lämmastikukogus ei ole turbasammalde kasvuks alati piisav, on oluline ka turbasammalde võime transportida toitaineid turbasamblakõdust üles elusatesse turbasamblaosadesse (Bragazza *et al.* 2004). Kui atmosfäärist ja retranslokatsiooni teel omandatud lämmastikust ei piisa turbasammalde jätkusuutlikuks arenguks, muutub neile oluliseks lämmastiku absorptsioon turba pooriveest (Limpens *et al.* 2006).

Soodes toimivas lämmastikuringes omavad erinevad mikroorganismid tähtsat rolli. Molekulaarsed lämmastikku (N_2) fikseerivad rabades mullabakterid või tsüanobakterid, mis muudavad selle ammoniaagiks (NH_3) ja ammooniumioonideks (NH_4^+) (Joonis 2). Nitrifikatsiooni protsessis muudavad bakterid ammooniumi taimedele kasutatavateks nitraatioonideks (NO_3^-) (Rydin & Jeglum 2006). Antud protsess kulgeb kahe-etapiliselt, milles kõigepealt muudavad perekonda *Nitrosomonas* kuuluvad mullabakterid ammooniumiooni nitritiks (NO_2^-) ja seejärel perekonna *Nitrobacteria* liigid nitriti nitraadiks (NO_3^-) (Aber *et al.* 2012). Soodes kulgev mineralisatsiooni protsess on ammonifikatsioon, mille käigus eralduvad orgaanilise aine lagunemisel ja kõdunemisel ammooniumioonid. Denitrifikatsiooni käigus muudavad mikroobid nitraatiooni gaasiliseks dilämmastikoksiidiks (N_2O) või molekulaarseks lämmastikuks (N_2), misjärel eraldub lämmastik uuesti atmosfääri. Mineralisatsiooni ja nitrifikatsiooni protsessid kulgevad põhiliselt hapnikurikkas akrotelmi kihis ning denitrifikatsioon toimub alumises hapnikuvabas katotelmi kihis. Hapnikuvaeses ja happelises turbas on lämmastik taimedele kättesaadav peamiselt ammooniumioonina, nitraatioone on vähe või need puuduvad täiesti. Ammooniumioonid seotakse turbasammaldele iseloomuliku katioonvahetuse käigus püsivalt turbasse. Neutraalsetel ja aluselistel aereeritud tingimustel eksisteerivad turbas nitraatioonid, mis on süsteemist veega kergesti välja uhutavad (Rydin & Jeglum 2006).



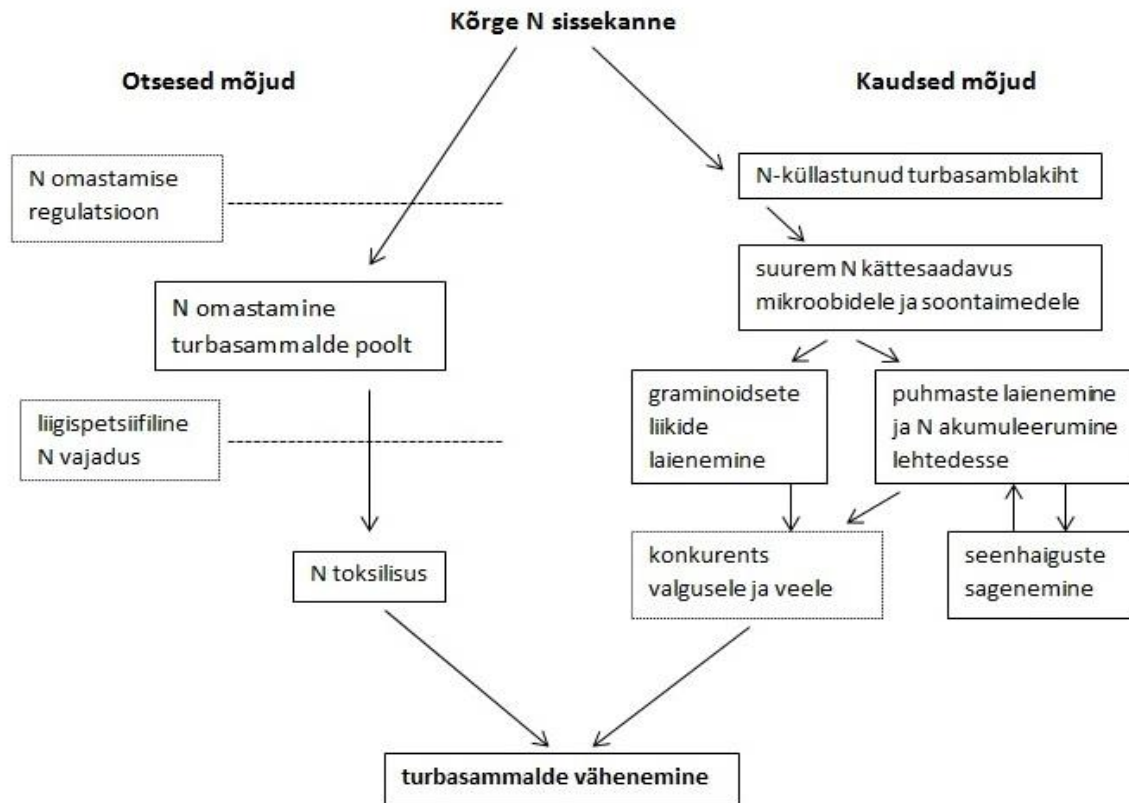
Joonis 2. Lämmastikuringe soodes. Ringjoontes on esitatud gaasilised ühendid, katkendjooned tähistavad mikroobseid protsesse. Nooled näitavad lämmastikuühendite välja- ja sissevoolu (Rydin & Jeglum 2006 järgi).

Turbasammaldes on lämmastiku kontsentratsioon suhteliselt madal, jäädes tavaliselt alla ühe protsendi kuivmassist (Clymo & Hayward 1982). Kui turbasammalde poolt omastatud lämmastiku kogus on suurem kui lämmastiku ladestumine turbas, säilib selle samblaperekonna roll ökosüsteemi kujundajana ning seeläbi püsib soode vegetatsioon stabiilsena (Wiedermann 2008). Varasemate uuringute põhjal on leitud, et lagunemine on positiivses korrelatsioonis lämmastikusisaldusega (Clymo & Hayward 1982). Sama tulemuseni jõuti ka nelja-aastase väetamiseksperimentiga, mille käigus sai kinnitust varasem teadmine, et kõrge lämmastiku sisaldusega kõdu laguneb kiiremini kui madala lämmastiku sisaldusega kõdu (Aerts *et al.* 2001). Samas leidsid Bragazza *et al.* (2004) üle-euroopalises uuringus, et atmosfäärse lämmastiku sissekande suurenemisel on negatiivne mõju turbasammaldele lämmastiku säilitamisel. Töö tulemusel selgus, et lämmastiku säilitamine turbasammaldes vähenes eksponentsiaalselt seoses suurenenud lämmastiku ladestumisega rabades. Aldous (2002) võrdles turbasambliikide lämmastiku säilitamise efektiivsust nii madala kui keskmise tasemega lämmastiku depositsiooniga rabades ning leidis, et turbasammalde lämmastiku säilitamise efektiivsusele avaldavad lisaks lämmastiku suurenenud ladestumisele keskkonnas

mõju ka mitmed teised faktorid komplekselt, nagu erinevate turbasamblaliikide morfoloogilised omadused, nende metaboolne aktiivsus ja katvuspindala ning hüdroloogilised ja kliimaatilised tingimused ladestumise perioodil. Lämmastiku kogus, mida turbasamblad suudavad siduda ja oma kudedes säilitada, on seega väga varieeruv (11%-st kuni peaaegu 100%-ni) (Limpens *et al.* 2006). Kui turbasammaldes on lämmastiku ladestumine atmosfäärselt sissekandest väiksem kui 100%, tõuseb atmosfäärselt lämmastiku sisaldus turba pooriveses. Selle tulemusena on rohkem lämmastikku vabalt kättesaadav ka teistele taimedele ja mikroorganismidele (Limpens *et al.* 2006).

Kõrgema lämmastiku kontsentratsiooni tõttu rabades ladestub turbasamblakõdus rohkem lämmastikku, mis viib turba lagunemiskiiruse ja vabanenud lämmastiku hulga kasvuni. Suurenenud lämmastiku ladestumine soodustab lämmastiku väljumist kõdust ja kättesaadavust soontaimedele. Temperatuuri ja lämmastiku kontsentratsiooni tõusu pikaajaline tagajärg võib seega kaasa tuua kõrgema soontaimede produktsiooni ja üleüldise turba lagunemise kiiruse kasvu (Breeuwer *et al.* 2008).

Seega võivad lämmastikuliial olla turbasammaldele nii otsesed (lämmastiku toksilisusest tulenevalt) kui ka kaudsed (soontaimede pealetung ja seenhaigused) negatiivsed mõjud (Joonis 3), mis viivad sookooslustes turbasammalde vähenemiseni ning väljatõrjumiseni (Wiedermann 2008).



Joonis 3. Kontseptuaalne mudel näitab kõrge lämmastiku sissekande otseseid ja kaudseid mõjusid turbasammaldele, mõlema toimeviisi puhul võib tagajärjeks olla turbasammalde vähenemine ja taimkatte vahetumine (Wiedermann 2008 järgi).

Temperatuuri tõusu mõju hindava eksperimendi tulemusel on selgunud, et globaalse soojenemise tulemusena muutub sookoosluste liigiline koosseis ja liigirikkus, eriti põhjapoolsetes piirkondades, kus älveliigid (pruun ja balti turbasammal (*S. balticum*)) võivad konkurentsivõimeliselt määrtaliikidele (lillakas ja pudev turbasammal (*S. cuspidatum*)) märgatavalt alla jääda (Breeuwer *et al.* 2008). Kasvuhoone-eksperimendi tulemused näitasid, et temperatuuri tõus ja lämmastiku kontsentratsiooni suurenemine turbasammaldes mõjuvad eriti pärssivalt põhjapoolsema levikuga turbasammalde (pruun ja balti turbasammal) pikkuskasvule. Lõunapoolsema levikuga liikide (lillakas ja pudev turbasammal) pikkuskasvu ja arengut mõjutas põhiliselt lämmastiku lisamine, temperatuuri tõus aga mitte. Mida rohkem lisati lämmastikku, seda kõrgem oli lämmastiku kontsentratsioon turbasammaldes. Lämmastik muutub kõrgetes kontsentratsioonides turbasammaldele toksiliseks. Temperatuuri tõusul ja suuremal lämmastiku kättesaadavusel rabades on negatiivne koosmõju turbasammalde

produksioonile. Lisaks mõjutab lämmastiku kontsentratsiooni tõus fosfori ja kaaliumi kättesaadavust taimedele, muutes need limiteerivateks toitaineteks taimede kasvule ja arengule (Breeuwer *et al.* 2008).

Lämmastiku ladestumise mõju hindamiseks süsiniku sidumisele soodes, uurisid Granath *et al.* (2014) ajalis-ruumilisel skaalal lämmastiku depositsiooni ja kliima mõju turbasammalde produktsioonile Euroopa soodes perioodil 1900–2050. Tulemused näitasid, et ajavahemikus 1950–2000 vähenes turbasammalde produktsioon võrreldes 1900. aastaga kuni 25% ulatuses, suurem negatiivne mõju avaldus parasvöötme piirkondades. Võrreldes 1900. aastaga jäi antud uuringu põhjal Euroopa skaalal lämmastiku ladestumise mõju turbasammalde süsiniku sidumisvõimele suhteliselt väikeseks, see tulenes kindlasti ka sellest, et kõrge lämmastiku kontsentratsiooniga piirkondades esines vähe soid. Sarnaselt Breeuwer *et al.* (2008) tulemustele, prognoosivad Granath *et al.* (2014), et lämmastiku ladestumine koos jätkuva kliimasoojenemisega 21. sajandil avaldab turbasammaldele suuremat negatiivset mõju kui lämmastiku kontsentratsioonide suurenemine üksi.

Rabade väetamiseksperimendi tulemused, kus kümne aasta jooksul lisati igal aastal 56 kg lämmastikku hektari kohta, näitasid, et lämmastikuliia tagajärjena väheneb sammalde biomass. Olenemata lämmastiku vormist, taimkate ei suurenenud, vaid vastupidi, biomass oli negatiivselt seotud suurenenud lämmastiku sisaldusega. Eriti negatiivselt mõjus ammoniaagi (NH₃) lisamine (Sheppard *et al.* 2013). Kahe aasta jooksul olid ammoniaagi toksilisuse tõttu hävinud kõik teravalehise turbasambla (*S. capillifolium*) isendid. Kõrge NH₃ ladestumise tõttu muutus rabade taimkate järk-järgult väga drastiliselt – kadusid kanarbiku (*g. Calluna*) liigid koos teravalehise turbasamblaga, lehtsammaldega sugukonnast *Hypnaceae* ja porosamblikud (*Cladonia* spp.), nii et paari aastaga paljastus turvas ning kasvukoha asustas vaid tupp-villpea (*Eriophorum vaginatum*). Mida kõrgem on lämmastiku kontsentratsioon soovees, seda intensiivsem on denitrifikatsioon ja seda rohkem lämmastikku liigub süsteemist N₂O-na välja, lisaks võivad suureneada metaani emissioonid, kui tupp-villpea moodustab kanalid, mille kaudu metaan läbib kiiremini aeroobse kihi. Lämmastiku märgdepositsioonist tulenev negatiivne mõju turbasammaldele on palju aeglasem võrreldes kuivdepositsiooni mõjuga. Lisaks pole märgdepositsioon niivõrd suure kahjustava toimega, sest suurem hulk lämmastikku immobiliseeritakse ja kaod N₂O-na on väiksemad (Sheppard *et al.* 2013).

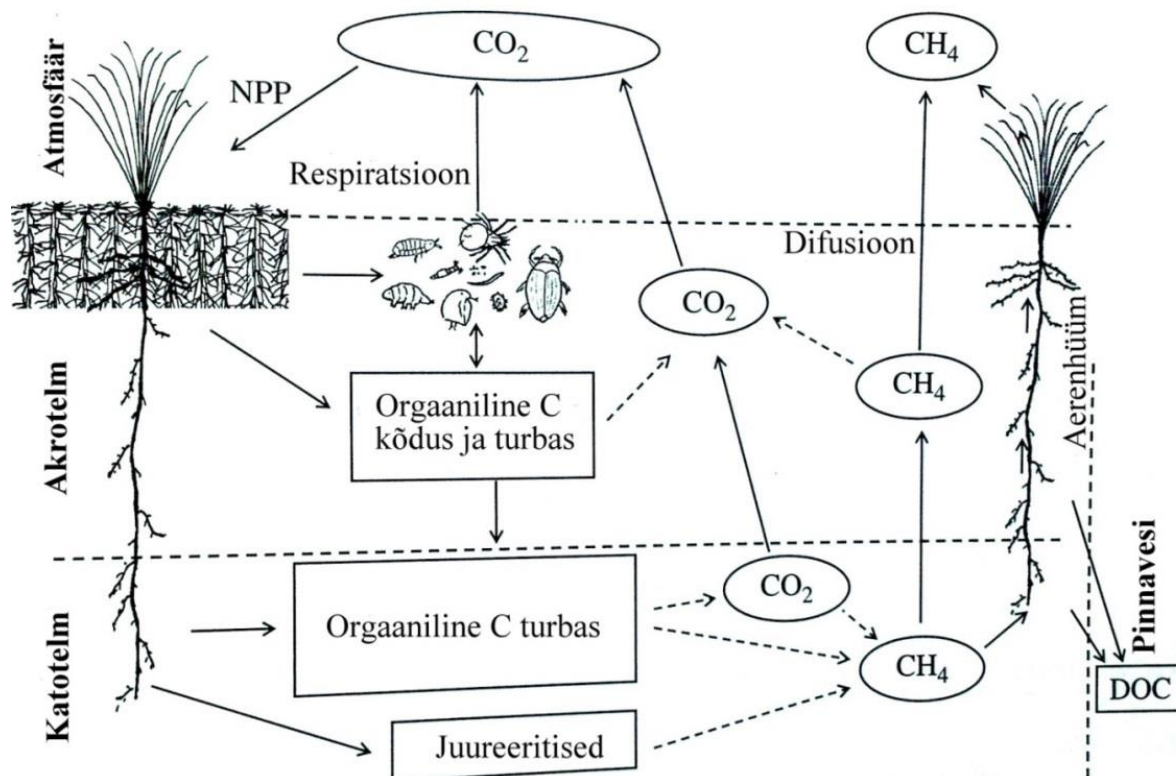
2.1.2. Süsinikuringe soodes ja kuivendamisest tulenevad muutused

Turbas seotud süsinik moodustab umbes 1/3 kogu mullas seotud süsinikust maailmas (Joosten & Clarke 2002). See tähendab, et ainuüksi põhjapoolsete turbaalade turbas on hinnanguliselt seotud üle 500 gigatonni süsinikku (Yu 2012), mistõttu on turbasammaldel väga tähtis osa globaalses süsinikuringes ning süsinikubilansi tasakaalustajana (Rydin & Jeglum 2006).

Süsinikuringe on biosfääris vaba anorgaanilise süsinikdioksiidi (CO₂) tsükliline muutumine orgaaniliste ühendite redutseerunud süsinikuks ja tagasi anorgaaniliseks (Masing 1992) (Joonis 4). Taimed seovad fotosünteesi käigus atmosfäärist süsihappegaasi (CO₂). Osa fotosünteesitud süsinikust läheb mullahingamise (mullaelustik, heterotroofsed mikroorganismid) tõttu süsihappegaasina tagasi atmosfääri. Alles jäänud süsinik transporditakse põhiliselt taime maa-alustesse osadesse.

Hapnikurikas akrotelmi kihis lagundavad kõdu peamiselt aeroobsed bakterid, mille tulemusena vabaneb süsihappegaas tagasi atmosfääri. See protsess toimub, kuni kõdu asub soovee tasemest kõrgemal, hapnikurikas keskkonnas. Edasi, kui kõdu on soovee tasemest allpool veega küllastunud anaeroobses katotelmis, muutub lagunemine aeglasemaks ja suur osa mineraliseeritud süsinikust vabaneb anaeroobse lagunemise tõttu atmosfääri metaanina (CH₄), kas siis difusiooni teel või taimedepoolse transpordiga (Vasander & Kettunen 2006).

Süsinik esineb soodes ka lahustunud orgaanilise süsinikuna ning üldjuhul suure süsiniku mahu tõttu turbarabades on välja leostuva lahustunud orgaanilise süsiniku maht tavaliselt kõrgem kui veega siseneva süsiniku kogus. Eriti sõltub lahustunud orgaanilise süsiniku hulk soode vee läbivoolust ja primaarsest netoproduktioonist (Moore 2003). Pastor *et al.* (2003) leiavad, et lahustunud orgaanilise süsiniku väljavoolul soodest on suur mõju allavoolu asuvatele vee-ökosüsteemidele, olles seeläbi oluliseks teguriks kliimamuutuse mõju määramisel üleüldiselt vee-ökosüsteemidele.



Joonis 4. Süsinikuringe ja turba moodustumine soode ülemises hapnikurikkas akrotelmikihis ja alumises hapnikuvaeses katotelmikihis. Ringjoontes on esitatud gaasilised ühendid, katkendjooned tähistavad mikroobseid protsesse. Nooled näitavad süsinikuühendite sisse- ja väljavoolu. Lühendid: NPP – primaarne netoproduksioon; DOC – lahustunud orgaaniline süsinik (Rydin & Jeglum 2006 järgi).

Kaks põhilist gaasi, mis soodest eralduvad on CO₂ ja CH₄ (Rydin & Jeglum 2006). Gaaside CO₂ ja CH₄ vahetus atmosfääri ja turbakihi vahel sõltub primaarsest netoproduksioonist, nende gaaside tarbimisest mikroorganismide poolt ja liikumisest turbaprofiilis. Viimane on omakorda sõltuv veetasemest, millest oleneb aeroobsete ja anaeroobsete tingimuste kujunemine, ja temperatuurist, mis mõjutab mikroobide aktiivsust ja turbakihi potentsiaali, kas toota või tarbida neid gaase (Glatzel *et al.* 2004). Katsed näitavad, et veetaseme langemisel soodes suureneb CO₂ emissioon. CH₄ on vastupidi, kui veetaseme langeb, siis CH₄ emissioonid samuti langevad (Rydin & Jeglum 2006).

Põhilisteks süsiniku varu kontrollivateks teguriteks rabades on hüdroloogilised tingimused. Põhjavee tase määrab suuresti ökosüsteemi primaarse netoproduksiooni. Veetaseme sügavus ja kõikumine määravad turbakihi omadused ning turba lagunemiskiiruse. Veetaseme alandamisel suureneb turbakihi tihedus ja väheneb veejuhtivus, seetõttu kiirendab kuivendamine turba lagunemist (Whittington & Price 2006).

Holden *et al.* (2004) pakuvad välja, et kuivendamise ja edasise veetaseme alandamise tõttu võivad siamaani süsiniku salvestaja funktsiooni kandvad sood muutuda hoopis süsiniku allikateks, sest rohkem orgaanilist ainet oksüdeerub ja vabaneb anorgaanilise süsinikuna atmosfääri.

2.2. Hüdroloogiliste tingimuste muutumise tagajärjel toimuvad muutused taimestik

Pellerin *et al.* (2009) leidsid keskkonnategurite mõju uuringutes taimestiku mosaiiksusele parasvöötme soodes, et soovee keemilisel koostisel on taimestiku paiknemisele väiksem mõju kui veehulgal. Selle määravad eelkõige veetase, seejärel turba niiskus ning toitainete kättesaadavus taimedele. Uuringus selgus, et raba keskosas kasvavad põhiliselt ombrotroofsed taimed ja raba äärealadel minerotroofsed liigid.

Seega on hüdroloogilistel tingimustel määrav osa soode taimekoosluste kujunemisel. Need muutuvad soodes pärast kuivendamist ning seetõttu on algse loodusliku olukorra taastamine väga keeruline ning ajamahukas protsess. Üks võimalus on kuivenduskraavide blokeerimine, mis takistab vee äravoolu soodest. Kuid eksperimendid näitavad, et kuivematel perioodidel, kui toimub intensiivsem aurustumine ja sissevool piirnevate aladelt on samuti madal, ei pruugi äravoolu blokeerimine olla piisavalt efektiivne taastamismeetod, sest need alad ei ole võimelised hoidma veetaset sarnasel tasemel nagu looduslikes häiringuteta sookooslustes. Hinnates veerežiimi taastumist soodes, selgus, et taastamisjärgse seitsme aasta jooksul ei olnud veetase taastunud soos, mis oli mõjutatud 40-aastasest kuivendamisest (Holden *et al.* 2011). Blokeeritud aladel võis küll märgata hüdroloogiliste funktsioonide liikumist sarnaseks looduslike kuivendamata aladega, kuid muutused olid varieeruvad (Holden *et al.* 2011). Eelnevast tulenevalt on juba häiritud soo taastamine väga komplitseeritud protsess, sest kuivendamisel on mitmeid kaudseid mõjusid. Veerežiimi muutuse tõttu saavad mõjutatud turbasammalde kasvuks olulised keskkonna pH ja toitainetesisaldus, mistõttu soo endise ökoloogilise seisundi taastamine on keerukam, kui alguses arvata võib (Holden *et al.* 2004; Wilson *et al.* 2010).

Kuivenduse tagajärjel madala veetasemega perioodide sagenemine sookooslustes vähendab sealsete domineerivate niiskuslembeste turbasammalde kasvu ja katvusulatust. Kõrgema temperatuuri, lämmastiku ladestumise ning madalama veetaseme koosmõju on turba lagunemist kiirendav. See võib viia liikide väljavahetumiseni, sest sellistes tingimustes on eelisseisus kuivalembesemad sambla- ja soontaimeliigid (Breeuwer *et al.* 2008).

Erinevatel soo arengujärkudel domineerivad erinevad turbasamblaliigid. Teatud turbasamblaliigid on tolerantsemad minerotroofsetele tingimustele, muutes orgaanilisi happeid produtseerides sealseid tingimused happelisemaks ning seeläbi sobivaks teistele turbasamblaliikidele. Üks selline „pioneerliik“ on näiteks narmaslehine turbasammal (*S. fimbriatum*), mis hõivab madala stressitasemega ja häiritud kasvukoha esimeste seas. Soo arenedes väheneb pioneerliikide arv ja teiste turbasammalde arvukus suureneb ning toimib pioneerliikide välja vahetumine madalsooliikide (näeja turbasammal (*S. papillosum*)) ja lõpuks rabaliikide vastu. Üleminekualadel, kus kujunevad ombrotroofsed tingimused, on turbasamblaid kõige liigirikkamalt, esindatud on mitmele kooslusele omaseid liike – pruun, teravalehine ja kitsalehine turbasammal, samas niiskemates ja toitainerikkamates osades võib leida näeja turbasambla laike ning märgades lohkudes turris turbasammalt (*S. majus*). Rabades domineerivad mätastel pruun turbasammal, mis on stressitolerantne ja hõivab kasvukohad, kus on kõrge stressi-, kuid madal häiringutase. Lisaks on rabaälvestes sage balti turbasammal, mis hõivab madala stressi- ja häiringutasemega kasvukohti. Rabades on tavalised ka teravalehine, lillakas ja punane turbasammal (*S. rubellum*). Katsetes on selgunud, et boreaalsetes rabades on pruun turbasammal ainus liik, mis suudab moodustada niivõrd laiaulatuslikke samblavaipu hoolimata kõrgest stressitasemest, mis tuleneb happelistest tingimustest, vaesest toitainesaldusest ja madalast veetasemest (30–60 cm allpool samblapiiri) (Laine *et al.* 2011).

Kuivendamise suhtes on suurema veemahutavusega mättaliigid tolerantsemad kui älvelliigid, mis ei suuda endas vett niivõrd palju säilitada, et põuaperioodi vältida või seda taluda. Mättaliikide tolerantsemus kuivendamise suhtes aitab neil konkureerida teiste liikidega, mis tavaliselt veega küllastunud keskkonnas kasvavad, kuid põuaperioode ei talu, sest neil puuduvad sarnased veesäilitamise mehhanismid. Selline eelis võimaldab turbasammaldel säilitada oma loodud mikrokasvukeskkonda – mätast, ja taastuda kiiremini rehüdratsiooni käigus (Hayek & Beckett 2008).

Soode taimkatte taastumisel, mis on häiritud näiteks lokaalsel tasandil tallamise tõttu, on turbasammaldel väga oluline roll kogu ökosüsteemi edasises arengus. Robroek *et al.* (2010) läbi viidud katse näitas, et turbasamblakihi taastamine aitab kaasa ka hüdrokeemiliste tingimuste restabiliseerimisele. Aastaga olid taastunud turbasamblakiht uuritud soodes ja seeläbi ka akrotelmikihi funktsionaalsus. Turbasammalde taastumine on väga oluline, sest nii saab alguse edasine soo normaalne areng, näiteks muutub substraat stabiilsemaks ja niiskemaks ja taastub vee säilitamisevõime. Ebasobivad kasvutingimused, mis vähendavad turbasammalde katvusulatust, põhjustavad omakorda soo-ökosüsteemide isereguleerimisvõime alanemist (Granath *et al.* 2014).

Hinnates lillaka turbasambla ja ahtalehise villpea (*Eriophorum angustifolium*) vahelist konkurentsi kõrgema CO₂ ja suurenenud lämmastiku ladestumise korral (Heijmans *et al.* 2002) ning sookase (*Betula pubescens*) ja hariliku sinihelmika (*Molina caerulea*) pealetungi mõju turbasammalde kasvule ja arengule häiringuteta rabakooslustes (Limpens *et al.* 2003) selgus, et soontaimed peaksid katma vähemalt 60% kasvukohast ja turbasammaldeni jõudev valgus peaks vähenema üle 50%, et soontaimede mõju turbasammalde kasvule oleks negatiivne (Breeuwer *et al.* 2008).

Kliimasoojenemise tagajärjel ennustatakse kuivusperioodide pikenemist, mistõttu suureneb ka madala veetasemega perioodi pikkus just põhjapoolsetel aladel. See viib omakorda turbasammalde arengu pidurdumisele rabades ning suureneb kergemini lagundatava soontaimede kõdu osakaal turbas (Breeuwer *et al.* 2008). Katsetes, kus alandati soo veetaset selgus, et kuivendamine mõjutab sootaimestiku koosseisu stimuleerides kuivalembeste erikoidsete liikide (nt kanarbik (*Calluna vulgaris*), harilik jõhvikas (*Oxycoccus balustris*) ja turbasammalde (nt lillakas turbasammal) kasvu ning pärssides niiskuslembeste graminoidide (nt valge nokkhein (*Rhynchospora alba*)) ja turbasammalde (nt pudev turbasammal) arengut (Breeuwer *et al.* 2008).

Kokkuvõte

Turbasammaldel on soo-ökosüsteemide ainerings, turba moodustamise ja lagunemise protsesside kujundamisel väga oluline osa. Turbasamblad on soodes põhilisteks keskkonnatingimuste kujundajateks, luues happelise, hapniku- ja toitainetevaese ning niiske kasvukoha. Turbasammaldele eripäraste keemiliste omaduste tõttu lagunevad turbasamblad ja turbasamblakõdu väga aeglaselt võrreldes teiste taimega. Sfagnaani ja sfagnooli kõrge ja madal lämmastikuühendite ning lahustuvate mittepolaarsete ühendite sisaldus muudavad turbasamblad lagunemisele vastupidavaks. Sfagnaan seob lämmastikku, muutes selle mikroorganismidele kättesaamatuks, sfagnool põhjustab rabavee hapestumist ja omab antibiootilisi omadusi, mis aeglustab veelgi turbasammaltaimede ja –turba lagunemist. Lisaks on turbasammaldel võime suunata oma ressursse lihtsate suhkrute tootmiseks, kusjuures metaboolsed ja struktuursed karbohüdraadid on turbasammaldes omavahel negatiivses suhtes, teiste sammalde puhul on see suhe positiivne.

Hüdroloogiliste tingimuste muutmisel soo-ökosüsteemides mõjutatakse suuresti ka turbasamblaid. Eriti negatiivset mõju avaldab turbasammalde kasvule veetaseme alanemine, olenemata sellest, kas põhjus on otsene (nt kuivendamine metsatööstuse või turba kaevandamise arendamise jaoks) või kaugem (näiteks kliimamuutusest tulenev). Niisked tingimused on turbasammalde normaalseks elutegevuseks esmatähtsad, et säiliksid nende fotosünteesiline aktiivsus ning seeläbi nende pidev areng. Kuigi mõned turbasamblad suudavad edukalt funktsioneerida ka kuivemates tingimustes, vajavad turbasamblad üldiselt niiskeid kasvutingimusi ning kasvukohatingimuste halvenedes langeb ka turbasammalde liigirikkus, kui kuivalembesed sammal- ja soontaimed hakkavad neile soodsamateks muutunud keskkonnatingimuste tõttu peale tungima ja turbasamblaid välja tõrjuma.

Kuivendamise kaudu muutuvad soodes tavapärased keskkonnatingimused, näiteks veetaseme alanedes muutub ülemine turbakiht hapnikurikkamaks, kus toimub põhiline aeroobne orgaanilise aine lagundamine, seega suurenevad lagundamisprotsesside saadused ja anorgaanilist süsihappegaasi eraldub atmosfääri varasemast rohkem. Suurenenud süsihappegaasi emissioon suurendab globaalset temperatuuri tõusu.

Temperatuuri tõusu ja lämmastiku suurenenud sissekande koosmõjul soodesse on samuti negatiivsed tagajärjed turbasammalde arengule, kas siis otsese lämmastiku toksilise mõju või kaudselt lämmastikulembeste taimede jaoks tekkinud eelisseisu tõttu, kus turbasamblad võivad valguse- ja veekonkurentsiga teiste taimedega alla jääda.

Soid on maailmas pikka aega kuivendatud. See on takistanud soo-ökosüsteemide dünaamikat ja funktsioneerimist. Rikutud taimekoosluste taastamine on soodes väga keeruline ja ajamahukas protsess, sest mitmed tegurid on omavahel tihedalt seotud ja ühe tingimuse muutmine võib käivitada ahelreaktsioonina mitmed järgnevad protsessid, mis samuti ei pruugi olla turbasammalde kasvuks ja arenguks soodsad või mõjutavad ökosüsteeme laiaulatuslikumalt ning ei vii soode taaskujunemisele.

Kokkuvõtteks, turbasamblad on tundlikud inimtegevuse suhtes, mistõttu keskkonnatingimuste muutmine soodes, näiteks veetaseme alandamine, mõjutab nende kasvu ja arengut, sellest tulenevalt on oluline mõista turbasammalde osa soo-ökosüsteemide funktsioneerimisel.

Summary

The role of *Sphagnum* mosses in peatland vegetation and effect of human influence.

The aim of the thesis is to analyse and evaluate the role of *Sphagnum* mosses in peatland ecosystems: their importance in peat formation processes and to give an overview of human impact to peatland function and vegetation.

Sphagnum mosses have a main role in developing the environmental conditions in peatlands by creating a habitat that is acidic, anoxic, nutrient poor and wet. Due to the peculiar chemistry – high level of sphagnan and sphagnol and low level of nitrogen compounds and soluble non-polar compounds – *Sphagnum* mosses are more resistant to decay, compared to other plants. Sphagnan binds nitrogen, making it unavailable to microorganisms, sphagnol causes acidification and possesses antibiotic properties, which slows down the *Sphagnum* litter and peat decomposition even more. In addition, the *Sphagnum* has an ability to redirect its' resources to produce simple sugars, whereas across *Sphagnum* species, there is a negative relationship between amounts of metabolic and structural carbohydrates, while other moss species have been shown a positive relationship.

The change of hydrological conditions in peatland ecosystems has a great influence on the *Sphagnum* mosses. In particular, the water table draw-down will have a negative impact on the growth of *Sphagnum* species, regardless of whether there is a direct effect (such as the draining for forestry industries or for peat mining development) or an indirect effect (such as due to global climate change). A positive water balance is essential for normal life activity of *Sphagnum* mosses, in order to maintain their photosynthetic activity and thus their continuous development. Although some *Sphagnum* species are able to function successfully also in drier conditions, peat mosses generally require wet conditions for growth and if the conditions of habitat degrade, the diversity of *Sphagnum* species will decrease too, due to increase abundance of less humidity-demanding mosses and vascular plants.

Drainage turns natural environmental conditions in peatlands and, for example decreasing water level causes increase of oxygen in upper peat layers, where the main decomposition of aerobic organic substance occurs, causing acceleration of further decomposition process and

consequently more inorganic carbon dioxide will be emitted into the atmosphere. Increased emissions of carbon dioxide contributes to global warming. The combination of rising temperature and the increased level of nitrogen in peatlands also have negative consequences for the growth of *Sphagnum* mosses, either due to the direct toxic effect of nitrogen or due to the emerged indirect advantageous state for nitrogen preferring plants.

Peatlands have been drained in the world for a long time and this has affected the dynamics and functioning of peatland ecosystems. Since several factors are closely related, it can trigger a chain reaction in number of subsequent processes. This is the reason why the restoration of peatland ecosystems is complicated and time-consuming process. It also may not be conducive for the growth and development of *Sphagnum* mosses or affect ecosystems more extensively and will not lead to restoration of peatlands.

In conclusion, *Sphagnum* mosses are important compounds in the peatlands functioning and rather sensitive to human impact. Due to the changes of environmental conditions, for example water table draw-down, there is a strong effect on *Sphagnum* mosses growth and development, thus it is important to understand the role of *Sphagnum* mosses in peatland ecosystem.

Tänuavaldused

Soovin tänada bakalaureusetöö juhendajat Kai Vellakut nõuannete, paranduste ja igakülgse abi eest töö valmimisel. Tänan ka Greete Horni ja Riina Nõupuud emotsionaalse toe eest.

Kasutatud kirjanduse loetelu

1. Aber, J.S., Pavri, F. & Aber, S.W. (2012) *Wetland environments: A global perspective*. Wiley-Blackwell, Chichester.
2. Aerts, R., Wallen, B., Malmer, N. & de Caluwe, H. (2001) Nutritional constraints on *Sphagnum*-growth and potential decay in northern peatlands. *Journal of Ecology* **89**, 292–299.
3. Aldous, A.R. (2002) Nitrogen retention by *Sphagnum* mosses: responses to atmospheric nitrogen deposition and drought. *Canadian Journal of Botany* **80**, 721–731.
4. Bragazza, L., Limpens, J., Gerdol, R., Grosvernier, P., Hájek, M., Hájek, T., Hajkova, P., Hansen, I., Iacumin, P., Kutnar, L., Rydin, H. & Tahvanainen, T. (2004) Nitrogen concentration and $\delta^{15}\text{N}$ signature of ombrotrophic *Sphagnum* mosses at different N deposition levels in Europe. *Global Change Biology*, **11(1)**, 106–114.
5. Breeuwer, A. Berendse, F. & Heijmans, M.M.P.D. (2008) *Effects of climate change and nitrogen deposition on vegetation and decomposition in bog ecosystems*. Wageningen UR Digital Library.
6. Clymo, R.S. & Hayward, P.M. (1982) The Ecology of *Sphagnum*. *Bryophyte Ecology* (ed A.J.E. Smith), pp. 229–289. Chapman & Hall, London, New York.
7. Frey, W. & Stech, M. (2009) Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta. *Syllabus of Plant families. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Part 3. Bryophytes and seedless vascular plants* (ed W. Frey), pp. 1–264. Gebrüder Borntraeger, Berlin Stuttgart.
8. Furukawa, Y., Inubushi, K., Ali, M., Itang A.M. & Tsuruta, H. (2005) Effect of changing groundwater levels caused by land-use changes on greenhouse gas fluxes from tropical peatlands. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, **71**, 81–91.
9. Glatzel, S., Basiliko, N. & Moore, T. (2004) Carbon dioxide and methane production potentials of peats from natural, harvested and restored sites, Eastern Québec, Canada. *Wetlands*, **24(2)**, 261–267.
10. Granath, G., Limpens, J., Posch, M., Múcher, S. & de Vries, W. (2014) Spatio-temporal trends of nitrogen deposition and climate effects on *Sphagnum* productivity in European peatlands. *Environmental Pollution*, **187**, 73–80.
11. Hayek, T. & Beckett, R.P. (2008) Effect of water content components on desiccation and recovery in *Sphagnum* mosses. *Annals of Botany*, **101**, 165–173.

12. Heijmans, M.M.P.D., Klees, H. & Berendse, F. (2002) Competition between *Sphagnum magellanicum* and *Eriophorum angustifolium* as affected by raised CO₂ and increased N deposition. *Oikos*, **97**, 415–425.
13. Holden, J., Chapman, P.J. & Labadz, J.C. (2004) Artificial drainage of peatlands, hydrological and hydrochemical process and wetland restoration. *Progress in Physical Geography*, **28**, 95–123.
14. Holden, J., Wallage, Z.E., Lane, S.N. & McDonald, A.T. (2011) Water table dynamics in undisturbed, drained and restored blanket peat. *Journal of Hydrology*, **402**, 103–114.
15. Ilomets, M., Kimmel, K., Sten, C-G. & Korhonen, R. (2007) *Sood Eestis ja Lõuna-Soomes*. MTÜ GEOGuide Baltoscandia, Tallinn.
16. Ingerpuu, N., Kalda, A., Kannukene, L., Krall, H., Leis, M. & Vellak, K. (1998) *Eesti Sammalde Määräja*. EPMÜ ZBI, Eesti Loodusfoto, Tartu.
17. Joosten, H. & Clarke, D. (2002) *Wise use of mires and peatlands*. Saarijärven Offset Oy, Saarijärvi.
18. Laine, A.M., Juurola, E., Hajek, T. & Tuittila, E-S. (2011) *Sphagnum* growth and ecophysiology during mire succession. *Oecologia*, **167**, 1115–1125.
19. Leht, M., Krall, H., Kuk, T., Kull, T., Kuusk, V., Tatjana, O., Reier, Ü., Sepp, S., Zingel, H. & Tuulik, T. (2007) *Eesti Taimede Määräja*. EMÜ Eesti Loodusfoto, Tartu.
20. Limpens, J., Heijmans, M.M.P.D. & Berendse, F. (2006) The Nitrogen Cycle in Boreal Peatlands. *Boreal Peatland Ecosystems* (eds R.K. Wieder & D.H. Vitt), pp. 195–230. Springer-Varlag, Berlin.
21. Limpens, J., Berendse, F. & Klees, H. (2003) N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist*, **157**, 399–347.
22. Masing, V. (1992) *Ökoloogialeksikon*. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn.
23. Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., Anderson, C.J. & Zhang, L. (2009) *Wetland Ecosystems*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken (New Jersey).
24. Moore, T.R. (2003) Dissolved organic carbon in a northern boreal landscape. *Global Biochemical Cycles* **17**, 1109, doi:10.1029/2003GB002050.
25. Moore, T. & Basiliko, N. (2006) Decomposition in Boreal Peatlands. *Boreal Peatland Ecosystems* (eds R.K. Wieder & D.H. Vitt), pp. 126–143. Springer-Varlag, Berlin.

26. Paal, J. & Leibak, E. (2011) *Estonian Mires: Inventory of Habitats*. Eestimaa Looduse Fond, Tartu.
27. Paavilainen, E. & Päivänen, J. (1995) *Peatland forestry ecology and principles*. Springer-Verlag, New York.
28. Painter, T.J. (1998) Carbohydrate polymers in food preservation: An integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in Sphagnum-dominated peat bogs. *Carbohydrate Polymers*, **36(4)**, 335–347.
29. Pastor, J., Solin, J., Bridgham, S.D., Updegraff, K., Harth, C., Weishampel, P., Dewey, B. (2003) Global warming and the export of dissolved organic carbon from boreal peatlands. *Oikos*, **100**, 380–386.
30. Pellerin, S., Lagneau, L.-A., Lavoie, M. & Larocque, M. (2009) Environmental factors explaining the vegetation patterns in a temperate peatland. *Comptes Rendus Biologies*, **332**, 720–731.
31. Remm, L., Lõhmus, P., Leis, M., Lõhmus, A. (2013) Long-term impacts of forest ditching on non-aquatic biodiversity: conservation perspectives for a novel ecosystem. *PLoS ONE*, **8(4)**: e63086. doi:10.1371/journal.pone.0063086.
32. Robroek, B.J.M., Smart, R.P. & Holden, J. (2010) Sensitivity of blanket peat vegetation and hydrochemistry to local disturbances. *Science of the Total Environment*, **408**, 5028–5034.
33. Rydin, H., Gunnarsson, U. & Sundberg, S. (2006) The Role of *Sphagnum* in Peatland Development and Persistence. *Boreal Peatland Ecosystems* (eds R.K. Wieder & D.H. Vitt), pp. 47–65. Springer-Verlag, Berlin.
34. Rydin, H. & Jeglum, J. 2006. *The Biology of Peatlands*. Oxford University Press, New York.
35. Seneca, A. & Söderström, L. (2008) Species richness and distribution ranges of European *Sphagnum*. *Folia Cryptogamica Estonica*, **44**, 125–130.
36. Sheppard, L.J., Leith, I.D., Leeson, S.R., van Dijk, N., Field, C. & Levy, P. (2013) Fate of N in peatland, Whim bog: immobilisation in the vegetation and peat, leakage into pore water and losses as N₂O depend on the form of N. *Biogeosciences*, **10**, 149–160.
37. Singh, A.P. & Khare, P.B. (2013) *Biodiversity of Amphibian Plants: Role of Water in Colonization and Community Structure of Bryophytes*. Uttar Pradesh State Biodiversity Board.

38. Turetsky, M.R., Crow, S.E., Evans, R.J., Vitt, D.H. & Wieder, R.K. (2008) Trade-offs in resource allocation among moss species control decomposition in boreal peatlands. *Journal of Ecology*, **96**, 1297–1305.
39. Vasander, H. & Kettunen, A. 2006. Carbon in Boreal Peatlands. *Boreal Peatland Ecosystems* (eds R.K. Wieder & D.H. Vitt), pp. 165–194. Springer-Varlag, Berlin.
40. Vellak, K., Ingerpuu, N. & Karofeld, E. (2013) *Eesti turbasamblad*. Tartu Ülikooli Kirjastus, Tartu.
41. Von Arnold, K., Weslien, P., Nilsson, M., Svensson, B.H. & Klemetsson, L. (2005) Fluxes of CO₂, CH₄, and N₂O from Rained coniferous forests on organic soils. *Forest Ecology and Management*, **210**, 239–254.
42. Whittington, P.N. & Price, J.S. (2006) The effects of water table draw-down (as surrogate for climate change) on the hydrology of a fen peatland, Canada. *Hydrological Processes*, **20**, 3589–3600.
43. Wilson, L., Wilson, J., Holden, J., Johnstone, I., Armstrong, A. & Morris, M. (2010) Recovery of water tables in Welsh blanket bog after drain blocking: Discharge rates, time scales and the influence of local conditions. *Journal of Hydrology*, **391**, 377–386.
44. Wiedermann, M.M. (2008) *Responses of peatland vegetation to enhanced nitrogen*. Umea University, Umea, Sweden.
45. Yu, Z.C. (2012) Northern peatland carbon stocks and Dynamics: a review. *Biogeosciences*, **9**, 4071–4085.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Karin Pohla,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Turbasammalde roll soode taimekooslustes ja sõltuvus inimtegevusest“,

mille juhendaja on Kai Vellak,

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

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

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

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

Tartus/ **27.05.2014**