

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Geograafia osakond

Magistritöö geograafias (30 EAP)

**Kuivendatud siirdesoo- ja rabametsade süsinikubilanss**

**Joosep Truupõld**

Juhendaja: kaasprofessor Kaido Soosaar

Kaasjuhendaja: Reti Ranniku

Tartu 2025

## **Annotatsioon**

Magistritöö eesmärk oli hinnata nelja kõdusoometsa süsinikubilanssi ökosüsteemi ja mulla tasandil ning uurida, kuidas neid mõjutavad peapuuliik, mullaomadused ja keskkonnatingimused. Kolm uurimisala (kaasik, männik ja kuusik) paiknesid kuivendatud siirdesoomullal ning üks männik kuivendusest mõjutatud rabamullal. Uurimisalad erinesid kuivenduse astme, toiteainete sisalduse ja taimestiku poolest. Süsinikubilanssi hinnati biomeetriliste meetoditega. Tulemused näitasid, et ökosüsteemi tasandil oli süsinikubilanss positiivne nii toitainerikkas kuusikus kui ka toitainetevaeses raba männikus – mõlemal juhul seoti aastas rohkem süsinikku, kui ökosüsteemist eraldus. Kõdusoometsade pikaajalist mõju kliimale näitab mulla süsinikubilanss. Mulla tasandil kujunes bilanss negatiivseks kõikjal, kus kuivenduse mõju oli intensiivne. Ainus nõrgalt positiivne bilanss ilmnis vaid kõrgema veetasemega raba männikus. Selle põhjuseks olid väiksemad süsiniku väljundvood ning suur maa-alune produktsioon. Süsiniku allokatsioonil on mulla süsinikubilansi kujunemisel oluline roll. Samas näitas kuusiku näide, et ka suure maa-aluse produktsiooni korral võib bilanss kujuneda negatiivseks, kui süsiniku väljundvood on suured. Mulla süsiniku väljundvoogude peamiseks komponendiks oli heterotroofne hingamine, mille varieeruvus sõltus eeskätt mullatemperatuurist ning igale uurimisalale omastest keskkonnatingimustest.

Märksõnad: süsinikubilanss, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, heterotroofne hingamine, mets, muld, ökosüsteem

CERCS kood: P510 – Füüsiline geograafia, geomorfoloogia, mullateadus, kartograafia, klimatoloogia

## **Abstract**

The aim of this Master's thesis was to assess the carbon balance of four drained forested peatlands at both the ecosystem and soil levels, and to examine how it is influenced by tree species, soil properties, and environmental conditions. Three study sites (birch, pine, and spruce stands) were located on drained fen peat soils, and one pine forest on a drained bog peat soil. The sites differed in drainage intensity, nutrient availability, and vegetation composition. Carbon balance was estimated using biometric methods. The results showed that at the ecosystem level, the carbon balance was positive in both the nutrient-rich spruce forest and one nutrient-poor pine forest – in both cases, more carbon was sequestered annually than emitted. The long-term climate impact of forested peatlands is reflected in the soil carbon balance. At the soil level, the balance was negative at all sites with strong drainage impact. A positive soil carbon balance was observed only in the bog pine forest, where the average annual water table was higher. This was due to lower carbon output fluxes and high belowground productivity. Carbon allocation plays an important role in shaping the soil carbon balance. However, as demonstrated by the spruce site, even high belowground production can be outweighed by intensive carbon outputs, resulting in a negative balance. The main component of soil carbon output was heterotrophic respiration, the variability of which was primarily driven by soil temperature and site-specific environmental conditions.

Keywords: carbon balance, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, heterotrophic respiration, forest, soil, ecosystem

CERCS code: P510 – Physical geography, geomorphology, pedology, cartography, climatology

# SISUKORD

Sissejuhatus .....	6
1 Teoreetiline ülevaade .....	8
1.1 Soode kuivendamine .....	8
1.1 Ökosüsteemi süsinikubilansi kujunemine .....	8
1.2 Mulla süsinikubilansi roll majandatavates kõdusoometsades .....	9
1.3 Süsiniku sisendvood metsaökosüsteemi .....	11
1.3.1 Puude produktsioon .....	12
1.3.2 Sammalde produktsioon .....	14
1.3.3 Rohhtaimelede produktsioon .....	14
1.3.4 Puhmaste produktsioon .....	15
1.3.5 Puude varisevoog .....	15
1.3.6 Maa-alune produktsioon .....	17
1.4 Süsiniku väljundvood metsaökosüsteemist .....	18
1.4.1 Gaasilised süsinikuvood .....	18
1.4.2 Orgaanilise süsiniku leostumine .....	19
1.5 Metsaökosüsteemide süsinikuvood kliimamuutuste valguses .....	19
1.6 Metsaökosüsteemi süsinikubilansi hindamise meetodikad .....	20
2 Metoodika .....	22
1.2 Uurimisalade kirjeldus .....	22
2.1 Süsinikuvoogude mõõtmised .....	24
2.1.1 Gaasilised mullasüsinikuvood .....	24
2.1.2 Leostumine .....	25
2.1.3 Süsiniku sisendvoog puude maapealsest produktsioonist .....	26

2.1.4	Süsiniku sisendvoog varisevoost metsapinnale.....	26
2.1.5	Süsiniku sisendvoog metsa alustaimestiku produktsioonist.....	26
2.1.6	Süsiniku sisendvoog maa-aluse biomassi produktsioonist.....	27
2.2	Keskkonnaparameetrite mõõtmine.....	27
2.3	Mulla keemiliste ja füüsiliste omaduste hindamine .....	28
1.3	Gaasiliste süsinikuvoogude arvutus ja andmete kvaliteedikontroll .....	28
2.4	Süsinikubilanss.....	29
2.5	Andmetöötlus .....	29
3	Tulemused .....	30
3.1	Süsiniku sisendvood.....	30
3.1.1	Netoprimaarproduktsioon ja selle komponendid .....	30
3.1.2	Mulla süsiniku sisendvoog ja selle komponendid .....	31
3.2	Süsiniku väljundvood.....	31
3.2.1	Gaasilised süsinikuvood ja seosed mulla füüsikaliste ja keemiliste mullaparameetritega .....	31
3.2.2	Süsiniku leostumine .....	38
3.3	Süsinikubilanss.....	39
4	Arutelu.....	41
4.1	Süsiniku sisendvood.....	41
4.2	Süsiniku väljundvood.....	43
4.3	Ökosüsteemide süsinikubilanss.....	46
	Kokkuvõte .....	48
	Summary .....	50
	Tänuavaldused.....	52
	Kasutatud kirjandus.....	53

Lisad .....70

## SISSEJUHATUS

Peamiselt inimtegevusest tulenevalt on kasvuhoonegaaside kontsentratsioon atmosfääris jõudsalt tõusnud alates tööstusrevolutsioonieelsest ajast. See on muutnud Maa kiirgusbilansi positiivseks, mistõttu on globaalne keskmine temperatuur tõusnud 1,1 °C võrreldes 1850–1900. aastate keskmisega (IPCC, 2021; Dessler, 2021). Edasise soojenemisega kasvab pöördumatute sündmuste esinemise tõenäosus Maa kliimasüsteemis (IPCC, 2021).

Looduslikel ökosüsteemidel, nagu turbaaladel, on kliimat jahutav mõju, toimides pikaajaliste süsinikuvarudena. Turbaalad moodustavad vaid 3% maismaa pindalast (Xu et al., 2018) ja seovad igal aastal ligikaudu 0,14 Gt süsinikku (Yu et al., 2010). Ehkki see on oluliselt väiksem kui maismaast kolmandiku katvate metsade süsinikusidumise võime (2,4 Gt/a) (Pan et al., 2011), on turvasmuldade globaalne süsinikuvaru (600 Gt) (Yu et al., 2010) oluliselt suurem kui metsade maapealsesse biomassi talletunud süsiniku hulk (360 Gt) (Pan et al., 2011). See viitab turvasmuldade pikaajalisele süsiniku sidumise potentsiaalile (Gorham, 1991). Seda võimaldab pidev orgaanilise aine kuhjumine anaeroobses keskkonnas, kus lagunemine on aeglane. Samas tekib selle protsessi käigus ka metaani (CH<sub>4</sub>) (Le Mer & Roger, 2001).

Anaeroobsed mullad ei ole inimeste majandustegevuse kontekstis kuigi kasulikud. Looduslikke turbaalaid on Eestis ja mujal Põhjamaades aastakümneid intensiivselt kuivendatud, eelkõige metsa- või põllumajandusmaade rajamiseks. Kuna turba teke eeldab anaeroobset keskkonda, pöördub kuivendamisel protsess vastupidiseks ning varem turbasse seotud süsinik emiteerub tagasi atmosfääri (Ojanen et al., 2013). Samal ajal võivad kuivendatud turvasmullad muutuda metaani sidujateks (Maljanen et al., 2010; Ojanen et al., 2010). Ehkki ainult kümnendik maailma turbaaladest on kuivendatud, põhjustavad need 0,3% maismaast katvad häiritud ökosüsteemid ligi 5% inimtekkelistest kasvuhoonegaaside emissioonidest (Günther et al., 2020).

Eestis kasvab umbes 15% metsadest kuivendatud turvasmuldadel (*Aastaraamat Mets 2019, 2020*) – neid ökosüsteeme nimetatakse kõdusoometsadeks. Kõdusoometsad on vastuolulised ökosüsteemid, kus toimub üheaegselt nii intensiivne süsinikdioksiidi (CO<sub>2</sub>) emiteerimine turba lagunemisest kui ka süsiniku sidumine biomassi (Jurasinski et al., 2024). Seetõttu on oluline mõista nende kahe protsessi vahelist tasakaalu, et hinnata kõdusoometsade mõju kliimale. Seda tasakaalu nimetatakse süsinikubilansiks, mida saab hinnata nii ökosüsteemi kui mulla tasandil.

Kuivendamise tagajärjel asendub soodele omane taimestik produktiivsema metsataimestikuga (Kaisel & Kohv, 2009). Sellega kaasnevad muutused produktsiooni suuruses, kvaliteedis ja süsiniku allokatsioonis (Chapin III et al., 2011; Gower et al., 2001; Kaisel & Kohv, 2009), mõjutades oluliselt nii ökosüsteemi kui ka mulla süsinikubilanssi. Seeläbi võib biomassis seotav süsinik ületada turba lagunemisest tuleneva emissiooni (Meyer et al., 2013; Ojanen et al., 2013; Uri et al., 2017). Samas tuleb ökosüsteemi süsinikubilansi puhul arvesse võtta ka häiringud, mis mõjutavad biomassis seotud süsinikuvarude püsimist ajas (Kirschbaum & Mueller, 2001) – näiteks raietega viiakse turba lagunemist kompenseerinud süsinik ökosüsteemist välja (Jurasinski et al., 2024). Pikas perspektiivis määrab ökosüsteemi kliimamõju eelkõige mulla süsinikuvaru muutus (ibid.), mis kõdusoometsades enamasti väheneb (Meyer et al., 2013; Ojanen et al., 2013; Uri et al., 2017). Selle dünaamikat mõjutab oluliselt soomuldade looduslik algupära, mis mõjutab mulda sisenevate ja väljuvate süsinikuvoogude tasakaalu. Toitainerikkad madalsoomullad on sageli negatiivse mulla süsinikubilansiga, samas kui toitainevaesemad rabamullad on näidanud

võimet siduda süsinikku mulda ka pärast kuivendamist (Minkkinen et al., 2018; Ojanen et al., 2013). Siirdesoomuldade kohta on teaduskirjanduses märksa vähem teavet.

Käesoleva magistritöö eesmärk on koostada kolme Eesti siirdesoo ja ühe raba näitel kõdusoometsade aastased süsinikubilansid ökosüsteemi ja mulla tasandil ning analüüsida nende voogude seoseid peapuuliigi, mulla omaduste ja keskkonnaparameetritega.

# 1 TEOREETILINE ÜLEVAADE

## 1.1 Soode kuivendamine

Üleilmselt on metsakasvatuseks kuivendatud üle 15 milj ha turbaalaseid, mis moodustab ligikaudu 10% kõigist turbaaladest (Günther et al., 2020). Enamik neist asuvad Venemaal ja Põhjamaades (Paavilainen et al., 1995). Eestis alustati soode kuivendamist metsa tarbeks 19. sajandi keskel, mil kohalikud mõisnikud soovisid seeläbi metsa produktiivsust tõsta (Valk, 1988). Kui esimese vabariigi ajal läks Eestis metsastamisele vähem kui 5% kuivendatud märgaladest, siis 1950. aastatel hakkas metsanduslik kuivendamine hoogsalt laienema, sest varasemalt käsitsi tehtud töö asendus masintööga (Kaisel & Kohv, 2009). Sellega suurenes kuivendatud turbaalade metsastamise maht 15 000–20 000 hektarini aastas. 1981. aastaks oli kuivendatud metsamaid 338 400 ha (Ratt, 1985), millest 158 000 ha soid (Uno Valk, 1988). Sealhulgas on looduslike siirdesoode kogupindala viimase 70 aasta jooksul üle kahe korra vähenenud (Paal et al., 2016).

Turbaalade kuivenduse eesmärk on veetaseme alandamise kaudu tagada taimejuurtele piisav õhustatus (Päivänen, 1973). Sõltuvalt turba omadustest alandatakse veetaset 35–55 cm kuivenduskraavide rajamisega (Paavilainen et al., 1995; Vompersky & Eizerman, 1990). Kuivendamisega veetaseme langetamisel toimub turbakihi esialgne tihenemine. Edasi jätkub turba tihenemine veelgi orgaanilise aine lagunemise, puistu kasvava massi (Ma et al., 2022; Wieder et al., 2006) ja orgaaniliste kiudude kokkutõmbumise tõttu (Ma et al., 2022). Siiski toimub enamik turbakihi vajumisest esimese paari aasta jooksul, mis näitab, et orgaaniliste ainete oksüdeerumine mängib tihenemises suhteliselt väikest rolli (Wieder et al., 2006). Turbakihi vajumine on Minkinen ja Laine (1998) sõnul jäänud Soomes kuivendusejärgselt 7–70 cm ning tiheduse kasv 20–70 kg m<sup>3</sup> vahele.

Tiheduse suurenemine vähendab märkimisväärselt turba veemahutavust ja veejuhtivust (Rycroft et al., 1975). Turba pooride õhuga täituvuse kasvul väheneb turba soojusjuhtivus ja erisoojus, mistõttu 1–3 aasta jooksul peale kuivendamist on täheldatud vegetatsiooniperioodil turbapinna temperatuuri tõusu (Liefers & Rothwell, 1987). Siiski on kuivendatud turbaalade metsades enamasti turbapinnal madalam temperatuur kui looduslikel aladel, kuna puud takistavad päikese otsekiirgusel maapinnale jõudmist (Venäläinen et al., 1999).

Kuivendamise tagajärjel toimuva orgaanilise ja anorgaanilise aine oksüdeerimisel satub keskkonda prootoneid, mis vähendavad sellega turba pH-d (De Vries & Breeuwsma, 1987; Kaisel & Kohv, 2009). Lisaks ei lase kraavisüsteemid põhjaveel turbaalale neutraliseerivat efekti omavaid aluselisi katioone juurde tuua. Mulla happelisust võivad tõsta ka suurenenud leostumine ja puude kationide kasutuselevõtt kasvukiiruse tõusuga (Laiho et al., 1999). Kui mesotroofsetes soodes on märgatud kuivendusjärgselt pH langust 0,5 võrra, siis oligotroofsetes 0,2 võrra.

## 1.1 Ökosüsteemi süsinikubilansi kujunemine

Anorgaanilise süsiniku sidumine biosfääri toimub peamiselt oksügeense fotosünteesi teel, mida viivad läbi taimed, vetikad ja bakterid (Goldschmidt-Clermont, 2017; Jagannathan & Golbeck, 2009). Fotosünteesi käigus muundatakse süsihappegaas ja vesi süsivesikuteks, kasutades selleks päikesevalgust (Lopez & Barclay, 2017). Ökosüsteemi tasandil nimetatakse fotosünteesi kaudu

seotud süsiniku hulka koguprimaarproduksiooniks e *gross primary production* (GPP) (Kirschbaum & Mueller, 2001).

Taimed kasutavad fotosünteesis loodud süsivesikuid energia saamiseks, oksüdeerides neid veeks ja CO<sub>2</sub>-ks – seda protsessi kutsutakse autotroofseks hingamiseks (Waring & Running, 2010). Selle käigus vabaneb tüüpiliselt pool (või kuni 70% (Chapin III et al., 2011)) fotosünteesiliselt seotud süsinikust (Kirschbaum & Mueller, 2001). Alles jääv osa moodustab ökosüsteemi netoprimaarproduksiooni e *net primary production* (NPP), ehk fotosünteesiliselt assimileeritud süsinik (Kirschbaum & Mueller, 2001). Heterotroofsed organismid, kes ei suuda erinevalt autotroofidele anorgaanilist süsinikku siduda, kasutavad energiaallikana surnud orgaanikat. Selle lagundamisel vabaneb atmosfääri CO<sub>2</sub> – seda protsessi nimetatakse heterotroofseks hingamiseks (R<sub>het</sub>) (Chapin III et al., 2011) ja see moodustab 82–95% NPP-st (Randerson et al., 2002).

Heterotroofse ja autotroofse hingamise summa iseloomustab ökosüsteemi hingamist (R<sub>eco</sub>) (Luyssaert et al., 2007). GPP ja R<sub>eco</sub> või NPP ja R<sub>het</sub> erinevust nimetatakse netoökosüsteemi vahetuseks e *net ecosystem exchange* (NEE) või netoökosüsteemiproduksiooniks e *net ecosystem production* (NEP) (Kirschbaum & Mueller, 2001). Kuigi kirjanduses kasutatakse neid termineid sageli vaheldumisi (Chapin et al., 2006), on nende tähendus pisut erinev:

- a) NEE viitab gaasivahetusele atmosfääri ja ökosüsteemi vahel, kus negatiivne väärtus tähistab süsiniku sidumist – st, et ökosüsteemist lahkub vähem süsinikku kui sinna suundub (Kirschbaum et al., 2001).
- b) NEP tähistab ökosüsteemi süsinikuvaru muutust, kus positiivne väärtus viitab süsinikuvaru suurenemisele (ibid.).

Mõlemad mõisted arvestavad siiski antud kontekstis ainult biotilisi vooge, mis on NEE definitsiooni ja mõõtmismetoodika puhul korrektne, kuid NEP puhul mitte. GPP ja R<sub>eco</sub> erinevus ei näita ökosüsteemi terviklikku süsinikuvaru muutust, sest seda mõjutavad omakorda muud biotilised vood nagu metanogeenide ja -troofide elutegevusest tulenev metaani (CH<sub>4</sub>) sidumine või emiteerimine (Kamal & Varma, 2008) ja abiotilised vood, nagu süsinikuvood leostumisest ning volatiilsete süsinikuühendite lendumisest (Chapin et al., 2002). Kahte viimast sageli ei käsitleta ökosüsteemi süsinikubilansis nende väikese osakaalu tõttu (Curtis et al., 2002). Segaduse vältimiseks on kasutusele võetud mõiste neto ökosüsteemi süsinikubilanss e *net ecosystem carbon balance* (NECB), mis arvestab kõiki teadaolevaid süsinikuvooge (Chapin et al., 2006). Pikaajalisel skaalal vastab NECB netobioomiproduksioonile net biome production (NBP) (Buchmann & Schulze, 1999), mis iseloomustab ökosüsteemi pikaajalist süsinikubilanssi, võttes arvesse võimalikke häiringuid nagu tulekahjud, tormid või metsaraie (Kirschbaum & Mueller, 2001).

## 1.2 Mulla süsinikubilansi roll majandatavates kõdusoometsades

Globaalsel tasandil sisaldavad mullad kolm kuni neli korda rohkem süsinikku kui atmosfäär ja taimestik kokku (Schmidt et al., 2011). Sellest muldadesse salvestatud süsinikust moodustavad turvasmullad globaalselt koguni 21% (Scharlemann et al., 2014), kattes vaid 3% maapinnast (Yu et al., 2010).

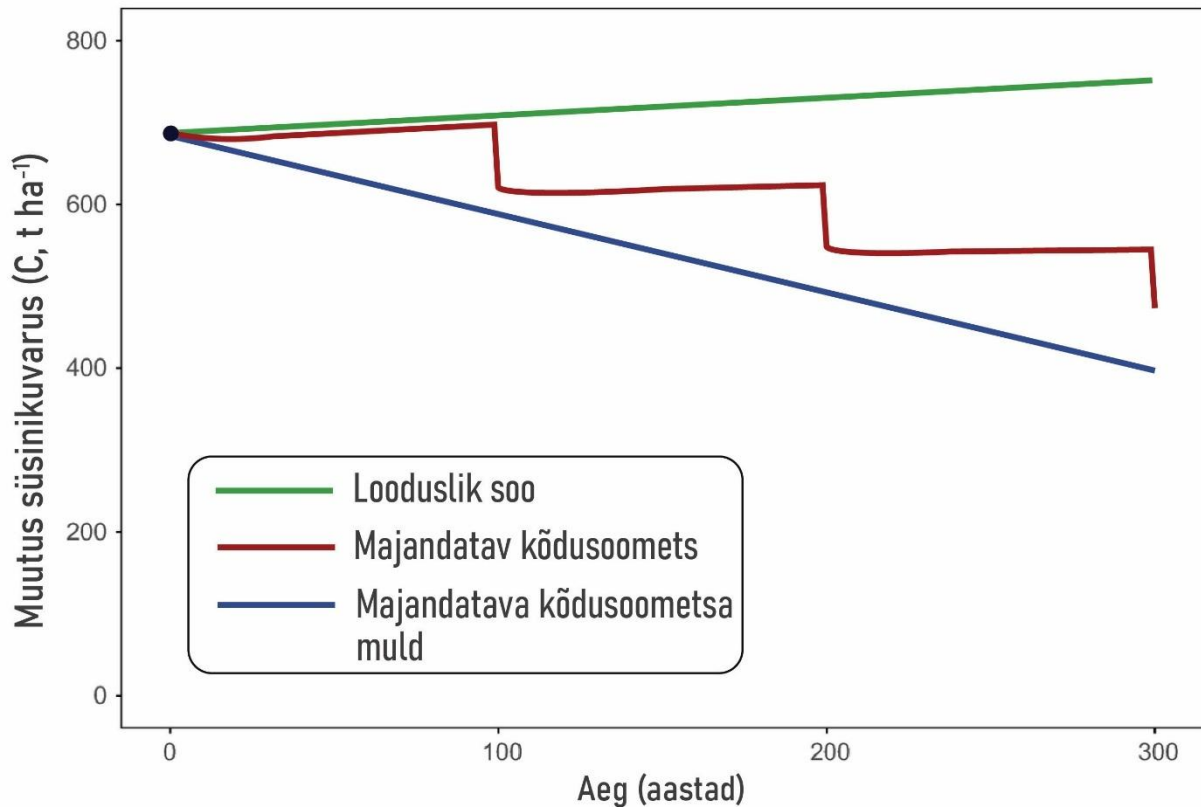
Boreaalsetes kõdusoometsades on turbas talletatud süsiniku kogus kordades suurem metsa oma biomassis talletatud süsinikuvarust. Beaulne et al. (2021) andmetel on mulla süsinikuvaru seal 22.6-66 kg/m<sup>2</sup>, samas kui metsa biomassis on talletatud süsinikku vaid 2.8-5.7 kg/m<sup>2</sup>. Sarnaseid suhteid on kirjeldanud Dixon et al. (1994) ja Schlesinger (1997), kelle järgi on mulla süsinikuvaru parasvöötme metsades kaks ja boreaalsetes metsades koguni viis korda suurem biomassi omast.

Metsandusliku kuivendamisega kaasneb tavaliselt muldade orgaanilise süsiniku sisalduse vähenemine (Jurasinski et al., 2024; Mayer et al., 2020). Kuivendamise mõju ei piirdu vaid süsinikuvaru muutuses, vaid ka ökosüsteemi seotud süsiniku ajaskaalas – pikaajaline süsiniku ladestumine turbas asendub lühiajalise, biomassi seotud süsiniku sidumisega (Mander et al., 2023). See on oluline erinevus, kuna mullas talletatud süsinik võib olla väga vana, sageli tuhandete aastate vanune – turvasmuldades või igikeltsas veelgi vanem (Shi et al., 2020). See näitab mulla võimet toimida pikaajalise süsinikuhoidlana.

Majandatavate kõdusoometsade NECB võib olla puittaimestiku intensiivse kasvu korral enamuse ajast positiivne (Uri et al., 2017), kaaludes üle heterotroofsest hingamisest vabanenud süsiniku koguse. See tähendab, et ökosüsteem seob rohkem süsinikku kui emiteerib. Samas viiakse lageraie käigus suur osa biomassina akumulunud ja mulla CO<sub>2</sub> vooge kompenseerinud süsinikust puidu kujul minema. Seetõttu määrab majandatavate metsade pikaajalise süsinikubilansi eelkõige mulla süsinikuvaru muutus, ehk mulla süsinikubilanss.

Majandatavate metsade puidu süsiniku seotuse aeg sõltub raieküpse puistu vanusest ja puust valmistatud toodete elueast (Jurasinski et al., 2024). Lühikese elueaga puittooted (nt paber, energia) tagastavad süsiniku atmosfääri kiiresti – hinnanguliselt 40-60% raiutud puidust kasutatakse just sellisteks otstarveteks (Sokka et al., 2015). Turvasmuldade süsiniku vood atmosfääri kaaluvad tõenäoliselt pikas perspektiivis üle metsa biomassi seotud süsiniku hulga (Dunn & Freeman, 2011) ning vana süsinik, millel oli turvasmullas potentsiaalselt mitme tuhande aastane seotuse perspektiiv, asendub süsinikuga, mille seotuse pikkus sõltub raie ajast ja puittoodete elutsükli pikkusest.

Seda kontseptsiooni illustreerib hästi alljärgnev joonis 1, mis näitab, et ehkki kõdusoometsa süsinikuvaru võib puitbiomassi arvelt ajas tõusta, eemaldatakse suur osa salvestatud süsinikust peale raiet. Metsa kasvamisel kompenseerib kasvav biomass mulla vähenevaid süsinikuvarusid. Peale raiet see kompenseeriv süsinik eemaldatakse, mis viib pikas perspektiivis ökosüsteemi süsinikuvaru vähenemiseni. Seetõttu on kõdusoometsade süsinikubilansi hindamisel oluline käsitleda eraldi nii mulla kui ka biomassi süsinikuvooge, et paremini mõista metsandusliku kuivendamise pikaajalist mõju kliimale.



Joonis 1. Loodusliku soo, majandatava kõdusoometsa ja selle mulla kontseptuaalne süsinikuvaru muutus ajas (Kohandatud ja tõlgitud Mander et al. (2024) järgi).

### 1.3 Süsiniku sisendvood metsaökosüsteemi

Ökosüsteemi sisenev süsinikuvoog on metsa NPP, ehk süsinik, mis on taimestiku poolt seotud biomassi (Chapin III et al., 2011). See produktsioon jaotub lühi- ja pikaajaliste ning maapealsete ja -aluste kudede vahel (Cropper Jr & Gholz, 1994; Friedlingstein et al., 1999). Süsiniku jaotus mõjutab nii üksiktaime kasvu kui ka üldist biogeokeemilist ringet, mõjutades varise omadusi, süsiniku ja lämmastiku sidumist ja taime-atmosfääri vahelist gaasivahetust (Bird & Torn, 2006; Friedlingstein et al., 1999). Kuigi süsiniku suurem jaotumine tüvede biomassi on metsamajanduslikult soodsam, on mulla süsinikuvaru seisukohalt eelistatav, kui süsinik jaotub taimeosadesse, mis satuvad mulda ja suurendavad sealset süsinikuvaru.

Süsiniku jaotumist mõjutab oluliselt ressursside limiteeritus ökosüsteemi eri osades. Jaotuse osakaal suureneb osadesse, kus ressursid on limiteerituimad – kui valgus on piirav faktor, suunab taim produktsiooni enam võrastikku (Reynolds & Thornley, 1982) ja tüvesse (Friedlingstein et al., 1999). Süsiniku sisendvoogude suuruse peamised mõjurid on keskkonnatingimused (temperatuur ja sademed), mis mõjutavad otseselt maa-aluste ressursside kättesaadavust (hapnik, vesi ja toitained) (Chapin III et al., 2011; Gower et al., 2001).

Peamised komponendid mulla süsiniku sisendvoogudesse tulevad maa-alustest (juured, juureeritised, mükoriisa) ja -pealsetest varisevoogudest (lehed, oksad, tüved, lahustunud orgaaniline süsinik) (Perry et al., 2008). Nende püsivust mullas mõjutavad mitmed eri faktorid. Värskemate teadmiste valguses rõhutatakse, et orgaanilise aine püsivus mullas sõltub eeskätt

selle ligipääsetavusest mikroorganismidele, mitte niivõrd selle keemilisest koostisest (Cotrufo & Lavalley, 2022; Dungait et al., 2012; Magnússon et al., 2016). Kuigi keemiliselt komplekssete ühendite lagunemine võib olla aeglane, sõltub nende pikaajaline püsimine mullas eelkõige sellest, kas nad seonduvad mineraalide või mulla agregaatidega, mis muudaks need lagundajatele raskesti kättesaadavaks (Cotrufo et al., 2013; Dungait et al., 2012; Lorenz & Lal, 2005). Need mehhanismid kehtivad eelkõige mineraalmuldade puhul. Looduslikes turvasmuldades pärsib orgaanilise aine lagunemist peamiselt mulla anoksilised tingimused ja madal pH (Gorham, 1991; Preston et al., 2012). Turvasmuldade kuivendamisel on aga esialgu mullas madal tuhasus (Turunen et al., 2024), mis tähendab vähe mineraalaineid ja agregaatide, tehes orgaanika mikroobidele lihtsasti kättesaadavaks. Kalisz et al. (2021) uuringust selgus, et üle 20% tuhasusega turvasmuldades väheneb orgaanika kättesaadavus lagundajatele. Seega tuleb antud mehhanismi olulisega arvestada kõigi süsiniku sisendite kontekstis. Madala tuhasusega muldades (nt kuivendatud turvasmullad) on eelnevast tulenevalt süsinikuvaru suurenemise kontekstis olulisem sinna lisanduva orgaanika keemiline komplekssus (Brouns et al., 2016; Normand et al., 2021). Seda seetõttu, et kuivendatud turvasmuldades on tihtipeale mineraalide sisaldus liialt väike, et süsinik stabiliseeruks mineraalmullas toimiva mehhanismi läbi (Brouns et al., 2016; Kalisz et al., 2021). Seega seni, kuni turvasmulla tuhasus pole piisavalt kõrge, määrab kuivendatud turvasmuldade süsinikubilansi eelkõige sinna lisanduva orgaanika kogus ja selle keemiline struktuur.

Teine oluline mehhanism on süsiniku kasutamise tõhusus ehk carbon use efficiency (CUE), mis näitab, kuidas mikroorganismid jaotavad omastatud süsiniku biomassi ja hingamise vahel (Manzoni et al., 2012). Kõrge CUE väärtus viitab sellele, et suurem osa süsinikust viiakse mikroobsesse biomassi, mitte ei eraldu CO<sub>2</sub>-na. CUE-d mõjutab otseselt substraadi kvaliteet – mida kergemini lagundatav on substraat, seda kõrgem on CUE (Cotrufo et al., 2013). Kuna mikroobne biomass sisaldab keerulise struktuuriga ühendeid, mis võivad mullas stabiliseeruda, aitab kõrge CUE kaasa stabiilse mulla orgaanilise aine kujunemisele (Kögel-Knabner, 2002; Lorenz & Lal, 2005). Seetõttu võib lihtsamini lagundatav orgaaniline aine viia mulla süsinikuvaru suurenemiseni kaudsel teel – läbi suurenenud mikroobse süsiniku ja selle järgneva stabiliseerumise.

### **1.3.1 Puude produktioon**

Puude produktioon on üks peamisi metsaökosüsteemide süsinikubilanssi mõjutavaid faktoreid, moodustades peamise osa metsa NPP-st. Metsamaa potentsiaalse produktiivsuse määrab sealse mulla niiskus, temperatuur ja keemiline koostis (Fox, 2000). Liigniisketes muldades tekib puudel kasvu piirav hapnikuvaegus ning liigkuivades muldades veevaegus (Bergh et al., 1999; Gorham, 1991). Parasvöötmelistes ja boreaalsetes metsades on puude kasvu peamine limiteeriv faktor toitainete kättesaadavus (Bergh et al., 1999), eelkõige lämmastiku (Näsholm et al., 1998). Samuti on vajalik optimaalne mulla orgaanilise aine sisaldus e *soil organic matter* (SOM) – liiga madal SOM tähendab, et muld ei suuda hoida kinni vett ega toitaineid, liiga kõrge SOM aga tähendab, et mullas on anoksilised tingimused ja orgaanilise aine lagunemine on aeglane (Van Sundert et al., 2018). Optimaalset vahemikku produktiooni maksimeerimiseks vajab ka mulla pH, mis mõjutab toitainete kättesaadavust – kõige optimaalsem pH vahemik taimekasvuks on 5-7 (Schoenholtz et al., 2000)

Realiseeruv produktiivsus sõltub oluliselt metsa arengujärgust, majandustegevusest ja tervisest (Kõlli, 2002). Puude produktiooni osakaal ökosüsteemi NPP-st kasvab kuni võrastike maksimaalse liitumiseni, misjärel stabiliseerub (Bond-Lamberty et al., 2004; Gower et al., 1996). Põhjuseks arvatakse olevat GPP vähenemine (Drake et al., 2011) või autotroofse hingamise suurenemine (Goulden et al., 2011). See tähendab, et kuivendatud turvasmuldadel asuvad metsad on peale häiringut (raiet) esialgu süsiniku emiteerijad ja uue metsa peale kasvamisel ja produktiooni suurenemisel muutuvad tasapisi süsiniku sidujaks (Kolari et al., 2004). Puistu vananedes produktioon langeb ning ökosüsteemi süsinikubilanss võib pöörduda taas negatiivseks (Uri et al., 2017a; Uri et al., 2017b; Uri et al., 2022). Samade tööde tulemused näitavad, et üle 40-aastastes puistudes moodustab puude produktioon (maapealne ja -alune) 84–98% ökosüsteemi NPP-st. Teine oluline faktor puistu produktiivsuse juures on selle liigiline koosseis. Eestis metsamajanduslikult kõige olulisemad puud on harilik mänd (*Pinus sylvestris*), harilik kuusk (*Picea abies*) ja arukask (*Betula pendula*) (RMK, 2022). Neist on kuused üldiselt suurima produktiooniga – kuusele järgneb mänd ning vähim produktiivne on kask (Ekö et al., 2008). Seejuures on sookask (*Betula pubescens*) omakorda vähem produktiivne, kui arukask (Buht et al., 2023; Hynynen et al., 2010).

Lisaks üldisele produktioonile on oluline faktor süsinikubilansi kontekstis ka selle produktiooni jaotumine eri puu osade vahel. Fotosünteesiline produktioon suunatakse erinevatesse ökosüsteemi maapealsetesse (tüvi, oksad, lehed) ja maa-alustesse osadesse (juured, mükoriisa) (Litton et al., 2007). Samuti võib jagada need osad lühiajalisteks ja pikaajalisteks kudedeks. Esimesed neist on lehed ja reproduktiivsed struktuurid, millel on kiire ainevahetus ja käive ning on seetõttu metaboolselt aktiivsed (Litton et al., 2007). Pikaajalised koed hõlmavad puitunud osi nagu tüvi ja võrastik (Kloppel et al., 2007). Puu produktiooni jaotus selle eri osade vahel sõltub piiratud ressursist (Reynolds & Thornley, 1982). Teoreetilise ressurside piiratuse puudumisel suunab puu kogu produktiooni lehtedesse, sest mitte fotosünteesilistesse kudedesse suunamine ei tähendaks sel juhul suuremat süsiniku sidumist (Friedlingstein et al., 1999). Reaalsuses eksisteerivad alati mingid keskkonnastressorid, mis sunnib taime produktiooni stressoritele vastavalt eri kudedesse jagama (ibid.).

Puude tüved moodustavad metsade ühe olulisema süsinikuhoidla, sest sinna salvestatud süsinik on pikaajalisem (Novaes et al., 2009). Tüvede põhiline ülesanne on pakkuda struktuurset tuge, et fotosünteesilised koed saaksid võimalikult hea konkurentsieelise teiste taimede ees (Taiz & Zeiger, 2006). Lisaks toimib tüvi juhtteena, kust liiguvad toitained ja vesi juurtest võrastikku ja lehtedeni (Reich, 2002). Tüvede tähtsust metsa süsinikuringes näitab asjaolu, et keskmiselt koguni 59% lehtpuude aastasesst produktioonist suunatakse tüvedesse, okaspuudel on see näitaja 35% (Niklas & Enquist, 2002a). Mitte-optimaalsetes valgustingimustes kasvavad taimed suunavad enam produktiooni tüvedesse, kuna valgustingimuste parandamine on prioriteet (Schmitt et al., 1999). Samuti suureneb tüvesse suunatav produktioon piisava toitainete (Litton et al., 2007; Waring & Running, 2010b) ja vee (Litton et al., 2007) olemasolul ning kõrgema CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni puhul (Hyvönen et al., 2007a). Puude osiste allomeetriliste seoste tõttu suureneb tüve biomassi osakaal puu vanusega (Litton et al., 2003), mistõttu suureneb ka tüvesse suunatava produktiooni osakaal taime kasvuga (Niklas & Enquist, 2002b; Poorter et al., 2012). Kuna tüved on pikaajalised koed ja sinna suunatud produktioon suures osas säilib (Kloppel et al., 2007), siis on tüvede osakaal kogu biomassist lehtpuudel 70% ja okaspuudel 61% (Niklas & Enquist, 2002a). Puude puitunud osade kõrge ligniini sisaldus lubab pikaagset süsiniku

salvestamist ka peale puu surma (Magnússon et al., 2016). Ohtsuka et al. (2014) leidis Jaapanis, et surnud puidust metsapinnale lisandunud süsiniku kogus on suurem, kui selle lagunemisest tulenevad CO<sub>2</sub> emissioonid. Suurema suremuse tõttu on surnud tüved sagedasemad okasmetsades (ibid.). Moroni et al. (2015) märkis, et okasmetsades on ka rohkem maetud tüvesid suurema sammaltaimede leviku tõttu, mis surnud tüved katab ja nende lagunemist aeglustab (Stokland, 2012). Siinkohal tuleb siiski rõhutada, et nimetatud uuringud käsitlevad peamiselt maapealse süsinikuvaru muutust, mitte selle mõju pikaajalisele mulla süsinikuvarule.

### **1.3.2 Sammalde produktsioon**

Paljude metsaökosüsteemide olulised komponendid on nende maapinda katvad brüofüüdid ehk sammaltaimed (Bond-Lamberty & Gower, 2007; Lindo & Gonzalez, 2010). Neil on märkimisväärne panus maapealse vegetatiivse lehestiku pindalasse (Bond-Lamberty & Gower, 2007), biomassi (Cleve et al., 1986) ja süsinikuringesse (Turetsky, 2003). Kuigi sammaltaimede kasv on aeglane, peamiselt nende kõrge autotroofse hingamise tõttu (Rincon & Grime, 1989), võivad nad katta suure osa metsapinnast ja mõjutada sel viisil mulla mikrokliimat ja laguprotsesse (Cornelissen et al., 2007).

Sammaltaimedel on mullale isoleerivad omadused, aidates tasandada mulla temperatuurikõikumisi (Startsev et al., 2007; Turetsky et al., 2010) ja stabiliseerida niiskuse taset (Turetsky, 2003; Turetsky et al., 2010). Lisaks on sammaltaimede varis raskesti lagundatav (Lang et al., 2009; Turetsky, 2003) kõrge C/N (süsiniku/lämmastiku) suhte ning fenoolide sisalduse tõttu (Rasmussen, 1993). Need omadused mõjutavad oluliselt orgaanilise aine lagunemist mullas (Cornelissen et al., 2007). Kõrgem niiskuse sisaldus ja madalamad temperatuurid vähendavad samuti orgaanika lagunemiskiirust (Blok et al., 2011; Turetsky, 2003). Lisaks atmosfääri süsiniku sidumisele ja orgaanika lagunemise aeglustamisele seovad sammaltaimed suurusjärgus 10-36% metsamulla CO<sub>2</sub> voogudest (DeLucia et al., 2003; Morén & Lindroth, 2000; Swanson & Flanagan, 2001). Sammaltaimede panus metsaökosüsteemi NPP-sse võib samuti olla märkimisväärne, sest nende aastane produktsioon küündib kohati kuni 100 g/m<sup>2</sup> (Longton, 1984). Kolari et al. (2006) leidis Lõuna-Soome männikust, et sammaltaimed moodustasid ca 40% kogu metsapinna GPP-st. Samuti märkis Kolari et al. (2006), et sammaltaimede produktsiooni osakaal on aastasiseselt väga kõikumine, kuna nende fotosünteesi võime sõltub suuresti vee olemasolust.

Cotrufo et al. (2013) ja Frey et al. (2013) töödest on aga selgunud, et raskesti lagundatav orgaanika ei pruugi tähendada alati suurenevat süsinikuvaru mullas. Keerulise struktuuriga orgaanika lagundamisel väheneb mikroobide süsiniku kasutamise efektiivsus ning suurem osakaal hingatakse välja CO<sub>2</sub>-na organismi rakkudesse talletamise asemel.

### **1.3.3 Rohhtaimede produktsioon**

Kuigi rohhtaimede biomass metsaökosüsteemides moodustab vaid murdosa kogu biomassist, on neil siiski oluline osa metsa süsinikubilansis. Rohurinne moodustab metsaökosüsteemide maapealses biomassis väikese osa, parasvöötme metsades keskmiselt 0,2%. See-eest on rohurindel märksa suurem osa aastasest NPP-s, moodustades sellest ca 4–7% (Gilliam, 2007; Neufeld & Young, 2003). See tuleneb asjaolust, et rohhtaimed on valdavalt üheaastased, mistõttu nende elus biomass ei akumuleeru aastate lõikes, vaid muutub igal sügisel osaks surnud

orgaanikast. Nende varis sisaldab oluliselt rohkem toitaineid kui puulehed, mis tagab ligikaudu kaks korda kiirema lagunemise (Muller, 2003).

Häiringutest mõjutatud metsaökosüsteemides (nt majandatavad metsad) on alustaimestik suuresti mõjutatud puistu vanusest – noores metsas on kõrgem ressursside kättesaadavus valguse, toitainete ja ruumi näol, mis tähendab rohurinde suuremat tootlikkust ning levikut (Hart & Chen, 2006). Samuti mõjutab metsapinna valgustingimusi ja seeläbi rohurinde levikut metsa puurinde koosseis. Enim valgust jõuab metsapinnale kase-enamusega puistudes, millele järgnevad männi- ja kuuse-enamusega puistud (Messier et al., 1998).

Lehtpuu-enamusega puistudes on tihtipeale rohurindele optimaalsemad kasvutingimused, kuna lisaks parematele valgustingimustele on lehtpuude varis kõrgema pH-ga ja kiirema lagunemisekiirusega, seeläbi parandades mulla viljakust ja pakkudes paremaid kasvutingimusi rohttaimedele (Côté et al., 2000; Paré & Bergeron, 1996). Lehtpuud avaldavad positiivset mõju rohttaimedele ka läbi nende suurepinnalise varise, mis kahjustab sammaltaimede valgustingimusi. See tekitab rohttaimedele konkurentsieelise, sest erinevalt sammaldele suudavad kiirekasvulised rohttaimed kasvada lehevarisest läbi (Carleton & Maycock, 1981). See-eest moodustab rohttaimede maapealne kasv vaid väikese osa nende kogu biomassist. Aosaar et al. (2016) ja Uri et al. (2019) tulemuste järgi moodustas maapealse rohttaimede biomass vaid 7–15% kogu taime biomassist, mis näitab, et enamuse nende produktsioonist suunatakse juurestikku.

#### **1.3.4 Puhmaste produktsioon**

Kuigi puhmad moodustavad kogu metsa biomassist suhteliselt väikse osa, võib nende aastane produktsioon ületada koguni poole puude produktsioonist (Wardle & Zackrisson, 2005). Näiteks Uri et al. (2019) leidis noores, kuueaastasest männikus, et puhmaste aastane produktsioon ületas seal kasvavate puude produktsiooni.

Puhmaste ja sammalde poolt domineeritud alustaimestik võib moodustada märkimisväärse osa ökosüsteemi koguproduktsioonist - Uri et al. (2022) andmetel ulatus see 8-46%-ni sõltuvalt puistu vanusest. Lisaks suunavad puhmad märkimisväärse osa oma aastasest produktsioonist maa-alustesse osadesse. Samas uurimuses jäi 11 erivanuselises männipuistus puhmaste maa-aluse produktsiooni osakaal vahemikku 61–84% kogu puhmaste produktsioonist. Sarnaselt paljudele puudele on ka enamik puhmaid Eestis sümbioosis erikoid-mükoriisa seentega, mille tulemusena tekib lämmastikukonkurents ja aeglustub orgaanilise aine lagunemine (Averill et al., 2014). Puhmaste suur L/N (ligniin/lämmastik) suhe tähendab samuti nende suhteliselt aeglast lagunemist (Hobbie, 1996), panustades püsivamasse süsinikuvarusse mullas.

#### **1.3.5 Puude varisevoog**

Märkimisväärne hulk puude aastaproduktsioonist suunatakse lehtedesse – lehtpuudel keskmiselt 32% ja okaspuudel 48%. See-eest moodustavad lehed puu kogu biomassist suhteliselt väikese osa: lehtpuudel 5% ja okaspuudel 16% (Niklas & Enquist, 2002a). Erinevus produktsiooni ja biomassi vahel tuleneb asjaolust, et lehed akumulatsioonil süsinikku lühiajaliselt (Kloppel et al., 2007). Lehtpuud langetavad oma lehed igal sügisel, okaspuud harvem – iga mõne aasta tagant (Ackerly & Reich, 1999). Langenud lehed moodustavad lehevarise, mis on üks peamisi maapealse süsiniku voogusid mulda (Neumann et al., 2018).

Lehevarise kogust mõjutavad erinevad tegurid eri skaaladel. Makroskaalal määravad selle peamiselt kliimategurid (Kleja et al., 2008), mis määravad mullastiku kujunemise ja seeläbi mulla liigilise koosseisu. Soojemas kliimas suureneb lehtede produktsioon, mis tähendab omakorda suuremat varise kogust (Berg et al., 2008). Regionaalsel tasandil omab suuremat rolli puistu liigiline koosseis (Vesterdal et al., 2008). Üldjuhul on lehtpuumetsades aastane varise kogus suurem kui okasmetsades (Neumann et al., 2018). Samuti on varise dünaamikas oluline osa puistu vanusel (Uri et al., 2022) – noortes metsades suureneb varise kogus kiiresti ja stabiliseerub võrade liituvuse saavutamisel (Albrektson, 1988). Seejuures väheneb lehtede osakaal varisest puistu vananedes, st, et muu varise (oksad, käbid, koor) osakaal suureneb (Uri et al., 2022). Kolmas oluline varise kogust mõjutav faktor on kasvukoha viljakus (Starr et al., 2005). Viljakamades kasvukohtades on biomassi produktsioon suurem, mis omakorda tähendab suuremat lehtede produktsiooni ja varise kogust (Laskowski & Berg, 2006). Samas võib ühe puistu varise kogus aastate lõikes tugevalt varieeruda – Uri et al. (2022) tulemustest selgus, et puistu varise kogus võib aastate lõikes erineda kuni kolm korda. See varieeruvus on väiksem lehtpuude enamusega puistutes ja sõltub eelkõige meteoroloogilistest tingimustest (ibid.).

Varisest mulda jõudva süsiniku kogus sõltub kliimatilistest tingimustest, mulla omadustest ja varise tüübist (Krishna & Mohan, 2017). Mulla temperatuuri tõusmisel suureneb varist lagundavate mikroorganismide elutegevus eksponentsiaalselt, kiiremini kui metsa enda produktsioon (Chapin III et al., 2011; Kirschbaum, 2000). Kergesti lagundatavate süsinikuühendite osakaal varises mõjutab selle lagunemise kiirust, mis enamasti ajapikku aeglustub raskesti lagundavate ühendite akumulierumise tulemusel (Dilly et al., 2001). Peamised varise lagunemist mõjutavad mulla füsiokeemilised omadused on selle tekstuur, pH, katioonide neelamismahutavus ja toitainete sisaldus (eelkõige lämmastiku) ja niiskus (Chapin III et al., 2011; Cuevas & Medina, 1988). Varise süsiniku osakaalu, mis stabiliseerub mulla orgaanilise ainaena, on vähe uuritud. Looduslikel häiringutest mõjutamata turvasmuldadel jõuab maapealsest biomassist turbasse vaid 10–20% (Clymo, 1984). Kuivendatud turvasmuldadel on see osakaal oluliselt madalam – Pitkänen et al. (2012) leidsid oma uuringus Soome kõdusoometsades, et ca 95% ühe aasta varisest laguneb 30 aasta jooksul. Vávřová et al. (2009) tulemuste järgi toimus sama suur lagunemine 60 aasta jooksul.

Kuna varis kukub metsa pinnale nii lehtede, okste, käbide või koore näol, erineb selle suurus ja kvaliteet oluliselt. Varise kvaliteeti hinnatakse selle lagunemiskiirust mõjutava keemilise koostise põhjal – eriti lämmastiku, fosfori, kaaliumi ja rakukesta põhiühendite (ligniini, tselluloosi, hemitselluloosi) kontsentratsiooni põhjal (Swift et al., 1979). Kiirem lagunemine toimub varises, millel on madalam C/N suhe ja ligniini sisaldus (Kriiska et al., 2021; Krishna & Mohan, 2017; Prescott, 2010) – lehtpuudel on võrdluses okaspuudega vastavad omadused lagunemist soosivamad (Berg et al., 2008). Okkavarise lämmastiksisaldus on sagedasti alla 0,4% (Berg et al., 2008). Aosaar et al. (2016) tulemuste järgi on kaselehtede varise lämmastiku sisaldus kordades suurem (2,5%) – seega on lehtpuuvarise lagunemine enamasti kiirem (McGroddy et al., 2004).

Siiski märgivad Chapin III et al. (2011), et lagunemiskiiruse paremaks hindamiseks ei tohiks keskenduda ainult lämmastiksisaldusele. Lagunemise edenedes koguneb lämmastik järelejäänud struktuuridesse, mis viib C/N suhte vähenemisele. Seega muutub olulisemaks hoopis ligniini ja lämmastiku (L:N) suhe, mis annab täpsema pildi varise vastupidavusest

lagunemisele. Kokkuvõtlikult on lagunemiskiiruse loogika järgmine: lehed lagunevad kiiremini kui puit, lehed lagunevad kiiremini kui okkad, varis toitainerikkast keskkonnast laguneb kiiremini kui varis toitainetevaesest keskkonnast (ibid.).

### 1.3.6 Maa-alune produktsioon

Pool maapealse taimestiku poolt seotud süsinikust transporditakse maa-alusesse keskkonda (Giardina et al., 2005). Maa-alune produktsioon on eriti oluline mulla süsinikubilansi kontekstis. Taimede maa-aluse produktsiooni moodustavad juured. Juured jaotatakse sageli nende läbimõõdu põhjal kaheks:

- Jämejuured (üle 2mm) täidavad eelkõige mehhaanilisi ja füsioloogilisi funktsioone: need ankurdavad puu maasse, tagavad struktuurse toe ja toimivad vee ja toitainete transporditeedena ning ladustamispaikadena (Tobin et al., 2007).
- Peenjuured (alla 2 mm) vastutavad vee ja toitainete omastamise eest mullast ja on sümbioosis mükoriissete seentega, mis suurendavad toitainete omastamise efektiivsust. (Zhang & Wang, 2015; Tobin et al., 2007).

Peenjuurteil on kõrge käibe kiirus, mis tähendab, et nende elutsükkel – kasv, suremine ja asendumine – toimub kiiresti (Raich et al., 2009). Seetõttu moodustavad nad olulise sisendi mulla süsinikuvarusse (ibid.). Jämedatel juurteil on käibekiirus see-eest aeglane, mistõttu on nende mõju süsinikubilansile väiksem lühiajaliselt, kuid olulisem pikemas perspektiivis (Jönsson & Jonsson, 2007). Maa-alusest biomassist stabiliseerub Rasse et al. (2005) hinnangul 15–30% mulla orgaanilise ainena, mis on oluliselt suurem maapealse varise biomassi osakaalust. See näitab, et juurte kaudu mulda jõudev süsinik on stabiilsem ja püsivam, kui varise kaudu lisanduv süsinik.

Maa-aluse produktsiooni osakaal puu koguproduktsioonist on üldjuhul suurem nooremates puistutes (Genet et al., 2010; King et al., 2006). Kuigi süsinikuvoog juurte produktsiooni kasvab koos GPP-ga, väheneb selle suhteline osakaal suurema kogutoodangu korral (Goulden et al., 2011). Taimed suunavad rohkem produktsiooni juurtesse, kui maa-alused ressursid – näiteks vesi või toitained – on piiratud (Reynolds & Thornley, 1982). Selline allokatsioonimuster on leidnud toetust ka turvasmuldade kontekstis, kuigi olemasolevad uuringutulemused ei ole selles osas ühesed (Bhuiyan et al., 2017; He et al., 2023; Lampela et al., 2023). Turvasmullad on tüüpiliselt niiskemad ja toitainete vaesemad, mistõttu on suurem juurte mass vajalik hapniku ja toitainete omastamiseks või paremaks ankurdamiseks (RMK, 2022). Samuti püsib turvasmuldadel kasvavate puude juurestik maapinna läheduses, võimaldades piiratud ressursse paremini omandada (ibid.). Lisaks mõjutab produktsiooni jaotamist maa-alusesse biomassi puuliik – juurtesse suunatava produktsiooni osakaal on okaspuudel ligikaudu kaks korda suurem, kui lehtpuudel (Gower et al., 2001). Seda kinnitavad ka Wolf et al. (2011) tulemused, mille kohaselt suunavad okaspuud võrreldes lehtpuudega suurema osakaalu oma produktsioonist jämejuurtesse. Chen et al. (2011) leidsid, et okaspuude juurte panus mulla CO<sub>2</sub> voogudesse on väiksem kui lehtpuudel. See võib olla tingitud okaspuude puidu aeglasemast lagunemiskiirusest (Strukelj et al., 2013), mistõttu on neil suurem potentsiaal panustada pikaajaliselt mulla süsinikuvaru kasvu. Lisaks ökoloogilistele ja füsioloogilistele teguritele mõjutavad maa-aluse biomassi osakaalu ka keskkonnatingimused. Madalatel temperatuuridel (Lambers et al., 2008) ja mehhaanilise stressi

korral, näiteks tuulekoormusel (Coutand et al., 2008), investeerivad puud rohkem maa-alusesse biomassi.

Eestis ning paljudes teistes boreaalsetes ja parasvöötme metsades domineerivad puuliigid, mille juurestik on sümbioosis ektomükoriisa ja erikoid-mükoriisa seentega (Becquer et al., 2019). Sellistes ökosüsteemides on lämmastikupiiratus tavapärane ja selle üle konkureerivad aktiivselt nii puud, seemned kui ka mikroobid. Suurem konkurents vähendab lämmastiku kättesaadavust varist lagundavatele mikroorganismidele, aeglustades seeläbi orgaanika lagunemist ja soodustades süsinikuvaru suurenemist (Averill et al., 2014).

Mullalämmastikul on ökosüsteemile ja selle süsinikubilansile mitmetahuline mõju. Lämmastik on oluline toitaine, mille puudus piirab taimestiku kasvu ja seega vähendab NPP-d, mis võib tähendada väiksemat süsiniku voogu mulda (LeBauer & Treseder, 2008). Samas on toitainete piiratuse korral puudel tavaks suurendada produktsiooni just peenjuurtesse, et rohkem toitaineid omandada – ja seega suurendades mulda sisenevat süsinikuvoogu (Reynolds & Thornley, 1982).

## **1.4 Süsiniku väljundvood metsaökosüsteemist**

### **1.4.1 Gaasilised süsinikuhood**

Heterotroofne hingamine ( $R_{het}$ ) on summa heterotroofide aeroobsest hingamisest ning on peamine viis kuidas biomassi seotud süsinik ökosüsteemist lahkub (Chapin et al. 2006). Kõik heterotroofid kasutavad orgaanilist süsinikku, luues sellest süsivesikuid, valke ja lipiide (Coleman et al., 2017). Substraadiks on enamasti surnud orgaaniline aine, mille lagundamisel lendub atmosfääri aeroobsetes tingimustes  $CO_2$  (Lorenz, 2010). Oluline heterotroofse hingamise mõjutaja on temperatuur, mille kasvul suureneb heterotroofne hingamine eksponentsiaalselt kuni umbes 40 °C-ni. Tõusva temperatuuri mõju heterotroofsele hingamisele võimendub madala temperatuuriga piirkondades (Byun et al., 2021; Kirschbaum, 1995; Liu et al., 2024). Teine oluline mõjur on substraadi kvaliteet, mis määrab orgaanika lagundamise energiakulu – enamasti on madala C/N suhtega materjali lihtsam lagundada (Waring & Running, 2010), ehkki Chapin III et al. (2011) sõnul on selleks parem indikaator L:N suhe. Optimaalne veetase maksimaalse heterotroofse hingamise puhul turvasmuldades on –61 cm, sest vee kapillaarne liikumine turbas on tihtipeale limiteeritud 60 cm-ni (Mäkiranta et al., 2009). Veetaseme edasise alanemise tagajärjel satuvad pealmised mullakihid veestressi, pärssides mikroobide elutegevust ja seega heterotroofset hingamist (ibid.). Siiski võib optimaalne veetase varieeruda eri omadustega turvasmuldade vahel, sest vee kapillaarne liikuvus sõltub turba tihedusest (Schlotzhauer & Price, 1999). Turba tihedus võib sõltuda selle soo looduslikust algupärast või kuivendamise intensiivsusest.

Kõrge veetaseme korral hakkab muldades domineerima metanogeenide läbiviidav anaeroobne heterotroofne hingamine (Le Mer & Roger, 2001). Metanogeenid toodavad oma elutegevuse käigus metaani ( $CH_4$ ), mis on 100-aastasel perioodil 30 korda tugevam kasvuhoonegaas kui  $CO_2$  (IPCC, 2021).  $CH_4$  jõudmist atmosfääri mõjutab mulla aeroobse osa tüsedus, kus elavad  $CH_4$  tarbivad metanotroofsed organismid (Whalen, 2005). Seega on metaani voogude puhul oluline mulla veetase ja -niiskus (Kamal & Varma, 2008). Temperatuuri tõus mõjutab positiivselt mistahes mikroobide elutegevust, seega suureneb nii  $CH_4$  genees kui ka tarbimine kõrgemate temperatuuride korral (van Winden et al., 2012).

## 1.4.2 Orgaanilise süsiniku leostumine

Mullavees lahustunud orgaaniline süsinik e *dissolved organic carbon* (DOC) hõlmab endas nii lihtsaid suhkruid kui ka keerulisemaid molekule. Selle peamised allikad on juureeksudaadid, mikroobne elutegevus ja varise leostumine (Kalbitz et al., 2000). Lehtede varises või hariliku männi okstes võib vees lahustuva orgaanilise aine sisaldus küündida 7%-ni, hall-lepal (*Alnus incana*) aga koguni 30%-ni (Berg et al., 2008). Mullas reguleerivad DOC hulka mikroorganismid, kes seda tarbivad, samuti selle füüsikalise-keemilise sidumine ja hüdroloogiline ärakanne ökosüsteemist (Kalbitz et al., 2003).

Leostunud süsinik liigub sageli ökosüsteemi piiridest välja ning seetõttu toimub osa süsinikuvoogudest atmosfääri väljaspool metsaökosüsteemi piire (Kindler et al., 2011). DOC ärakanne võib osutada märkimisväärset mõju metsaökosüsteemi süsinikubilansile - Gielen et al. (2011) tulemustest selgus, et parasvöötme männimetsas moodustas DOC leostumine kuni 17% NEP-st.

Leostumise intensiivsusel on positiivne seos sademete hulgaga (Michalzik et al., 2001). DOC kontsentratsioon on suurim tüve või võra kaudu metsapinnani jõudnud vees ja orgaanilistes horisontides, kuid väheneb sügavamates kihtides (Michalzik et al., 2001; Moore, 2003). Lõplik DOC voog sõltub aga veehulgast, mis mulda läbib ja süsinikku kaasa viib. Fröberg et al. (2011) tulemused näitasid, et kõrge lehepindalaga puudel (nt kuusk) on mulda läbiv veekogus väiksem kõrgema evapotranspiratsiooni tõttu. Seevastu madalama lehepindalaga metsades nagu männikutes ja kaasikutes jõuab suurem kogus veest metsapinnani (ibid.), mistõttu võib oletada ka suuremad DOC ärakanne.

See-eest on väiksema lehepindalaga metsades metsapinnani jõudev valgushulk suurem, tuues kaasa tihedama alustaimestiku, mis samuti takistab veel mullani jõudmast. Teised olulised DOC kontsentratsiooni mõjutavad tegurid on mullavee pH tase ja aluseliste ionide ning fosfaatide kontsentratsioon (Kalbitz et al., 2000). Samuti tõstab DOC kontsentratsiooni suurem mulla süsinikusisaldus (Aitkenhead & McDowell, 2000), mis on turvasmuldadele iseloomulik. Evans et al. (2016) leidis, et turvasmuldade kuivendamisel suureneb DOC voog keskmiselt 62%. See-eest võib DOC voo suurus sõltuda kuivenduskraavi sügavusest, sest Åström et al. (2001) ja Joensuu et al. (2001) täheldasid, et kui kuivenduskraav lõikub läbi vettpidava mineraalse kihi, võib osa DOC jääda püsima mineraalsele veepidele.

## 1.5 Metsaökosüsteemide süsinikuvood kliimamuutuste valguses

Kliimamuutuste mõju metsaökosüsteemide produktsioonile on mitmetahuline. Kõrgendatud CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni eksperimentides on täheldatud taimede produktsiooni kasvu (Hyvönen et al., 2007; Norby et al., 2024). Teisalt on täheldatud, et esmane produktsiooni kasv ei tähenda süsiniku sidumise suurenemist, sest lisasüsinik paisatakse autotroofse hingamise käigus tagasi atmosfääri (Jiang et al., 2020). Toitainete puuduses ja kõrgendatud CO<sub>2</sub> keskkonnas suunab puu enam produktsiooni juurtesse. King et al. (2001), Pritchard et al. (2008), Ziegler et al. (2023) jpt on täheldanud märkimisväärset peenjuurte produktsiooni kasvu, mis võib viia mulla süsiniku sisalduse suurenemiseni. Samuti väheneb kõrgendatud CO<sub>2</sub> tingimustes lehtede lämmastiku sisaldus, vähendades varise C/N suhet, mis võib viia varise aeglasema lagunemiseni ja seeläbi tõsta mulla süsinikuvaru. See-eest võib pikemal ajaskaalal tekkida ökosüsteemis lämmastiku

piiratus, millel on produktsiooni vähendav mõju. Temperatuuri mõju produktsioonile käib käsikäes CO<sub>2</sub> tasemega – kõrgenenud CO<sub>2</sub> kontsentratsiooniga atmosfääris on fotosüntees efektiivsem 20 °C juures kui 10 °C juures (Sigurdsson et al., 2002). Samuti on temperatuuri tõusul oluline mõju mulla CO<sub>2</sub> ja CH<sub>4</sub> voogude suurenemisesse (Bader et al., 2018; Dunfield et al., 1993). Kõrgenenud CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni põhjustab mitmeid tagasiside ahelaid, mida ökosüsteemi tasandil on keeruline hinnata ja seega on pikaajaline mõju metsa süsinikubilansile ebaselge (Hyvönen et al., 2007).

## 1.6 Metsaökosüsteemi süsinikubilansi hindamise meetodid

Ökosüsteemi süsinikubilansi mõõtmiseks kasutatakse peamiselt kahte empiirilist meetodit: biomeetiline ja *eddy-covariance* (EC) meetod (Capioli et al., 2016). Biomeetiline meetod tugineb erinevatele mitte-standardiseeritud meetoditele, nagu biomassi kasvu hindamine, varise kogumine ja kasvuhoonegaaside kambri mõõtmised. Nende abil arvutatakse ökosüsteemi süsinikubilanss. EC meetod kasutab süsinikuvoogude mõõtmiseks turbulentsid õhuvoole (*eddy*), millel on nii horisontaalne kui ka vertikaalne liikumissuund. Mõõtes samal ajal nii vertikaalse üles-alla liikuva õhu kiirust kui ka sealsete gaaside, nt CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni, võimaldab EC meetod kvantifitseerida CO<sub>2</sub> ja teiste lisandgaaside voogu ökosüsteemi ja atmosfääri vahel (Kumar et al., 2017).

EC mõõtmised võimaldavad koguda pikaajalisi ja kõrge ajalise lahutusega aegridu ökosüsteemi CO<sub>2</sub> voogude kohta – see on teinud EC meetodi üheks atraktiivsemaks tööriistaks süsinikuvoogude pikaajaliseks seireks (Chapin et al., 2006). Siiski on EC meetodil ka kitsaskohti. Esiteks on advetiivsete ja madalageduslike CO<sub>2</sub> voogude mõõtmine keerukas, mis võib viia voogude alahindamiseni, eriti öösel esineva madala õhu turbulentsuse korral. Teiseks on EC võimetus sulgeda maapinna energiabilanss, mis võib viia mõneti ebatäpsete gaasimõõtmiseni (Baldocchi, 2003). Nende probleemide leevendamiseks on välja töötatud efektiivsed andmete järeltöötlusmeetodid, mis kõnealused probleemid suuresti lahendavad (Capioli et al., 2016). Kolmas probleem seisneb selles, et EC mõõdab atmosfääri ja ökosüsteemi-vahelist süsinikuvahetust, kuid ei erista selle siseseid komponente (nt mullahingamine). Seetõttu tuleb neid osakomponente tuletada kaudsete meetodite abil (Lasslop et al., 2010).

Biomeetiline meetod võimaldab otseselt mõõta ökosüsteemi süsinikuringe eri komponente, nagu  $R_{het}$  ja NPP ning muutusi mulla ja biomassi süsinikuvarus. Selle peamiseks eeliseks EC meetodi ees on võime analüüsida ökosüsteemi sisemisi süsinikuvooge, nt fotosünteesiliselt seotud süsiniku jaotumist taime osade vahel (Kumar et al., 2017). Biomeetilise meetodi üks peamisi piiranguid on vajadus üldistada väikesel alal mõõdetud gaasivoogusid ja biomassiandmeid suuremale alale. See eeldab ökosüsteemi struktuurset ja funktsionaalset homogeensust (Capioli et al., 2016). Samuti võib standardmeetodite puudus põhjustada märkimisväärseid erinevusi mõõtmistulemustes. Näiteks kipub staatilise kambri meetod sageli alahindama mulla CO<sub>2</sub> voogusid, samas kui dünaamilise kambri meetod annab täpsemaid hinnanguid (Pumpanen et al., 2004). Huvitaval kombel on leitud, et ka alahinnatud mullavoogudega on biomeetrilised  $R_{eco}$  hinnangud sageli suuremad kui EC-meetodi omad, mis viitab vigade kompenseerimisele läbi maapealse ökosüsteemihingamise ülehindamise.

Samuti on oht, et mõned olulised süsinikubilansi komponendid jäävad tähelepanuta või mõjutavad mõõtmiseks kasutatud seadmed ja protseduurid mõõtmistulemusi. Biomeetrilise meetodi NPP hinnangute ebakindlust seostatakse peamiselt ebatäpsete allomeetriliste seoste ning peenjuurte produktsiooni hindamise keerukusega (Black et al., 2007). Samuti on biomeetriliste mõõtmistel madalam temporaalne lahutusvõime, mis ei luba kindlate ilmastikutingimuste mõjusid voogudele täpselt hinnata (Campioli et al., 2016)

Ökosüsteemi süsinikubilansi mõõtmiseks puudub universaalne referentsmeetod, mistõttu pole võimalik kahe meetodi täpsust objektiivselt hinnata (Campioli et al., 2016). Sel põhjusel on otstarbekas hinnata kahe meetodi tulemuste kokkulangevust. Süsinikubilansi hindamisel on EC meetodi tulemused parasvöötme ja boreaalsetes metsades sageli märkimisväärselt suuremad võrreldes biomeetrilise meetodiga (Campioli et al., 2016; Gough et al., 2008). See erinevus on eriti oluline boreaalsetes metsades, kus erisus kahe meetodi vahel võib tähendada ökosüsteemi süsiniku emiteerimist või sidumist. Tõenäoliselt põhjuseks peetakse NPP alahindamist biomeetrilise meetodi puhul, mis viib ka NEP väiksemate väärtusteni võrreldes EC meetodiga (Campioli et al., 2016).

Biomeetrilise ja EC meetodite kitsaskohad ja eelised täiendavad üksteist. Metoodiliselt on need kaks lähenemisviisi üksteisest sõltumatud, mis tähendab, et nende mõõtmisvead ei ole üksteisega seotud. Kahe meetodi kombineerimine võimaldab hinnata NEP kujunemise põhjuseid. EC annab tervikliku ülevaate süsinikuvoogudest, kuid biomeetriline meetod aitab NEP komponentide sisemist dünaamikat ja muutusi süsinikuvarudes erinevates ökosüsteemi osades (Ohtsuka et al., 2009).

## 2 METOODIKA

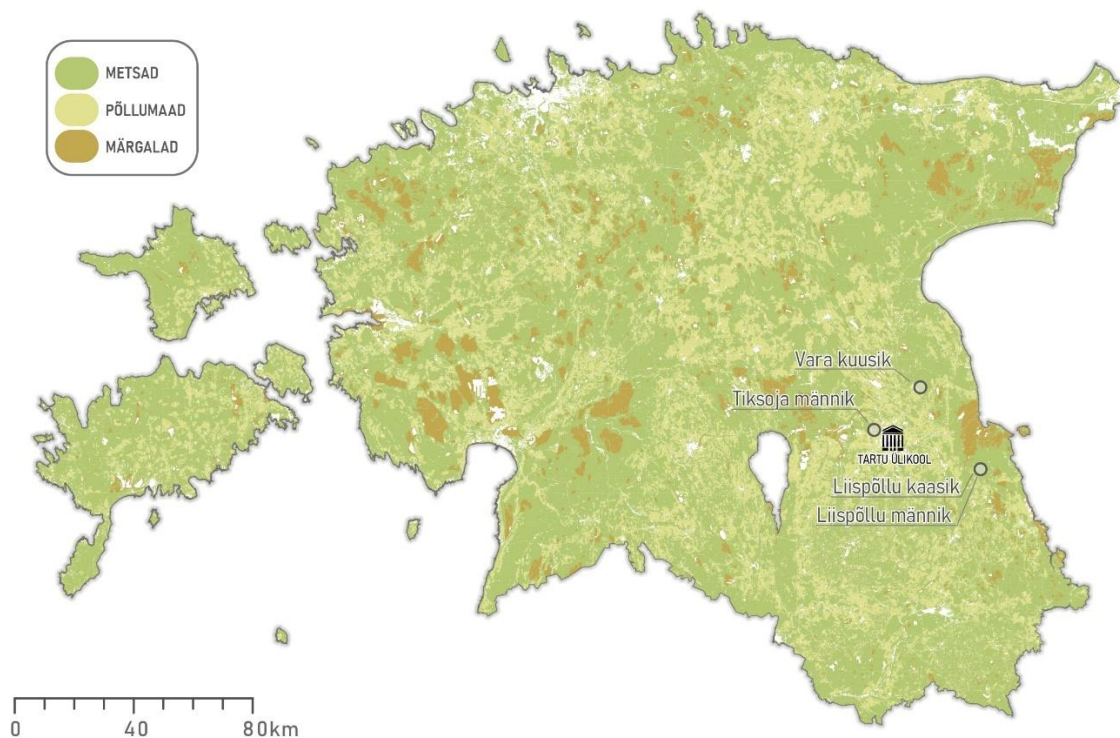
Käesolevas peatükis kirjeldatakse uurimisalasi ning antakse ülevaade töös käsitlevate andmete kogumise metoodikast ja nende analüüsist.

### 1.2 Uurimisalade kirjeldus

Uurimisaladeks on kolm siirdesoomullal erineva peapuuliigiga (kask, mänd, kuusk) ning üks rabamullal (peapuuliik mänd) kõdusoometsa Tartumaal (joonis 2). Uurimisalade nimed on vastavalt Liispõllu kaasik, Liispõllu männik, Vara kuusik ja Tiksoja männik. Kuivendatud siirdesoomullal olevad uurimisalad kuuluvad metsaportaali järgi mustika-kõdusoo kasvukohatüüpi ning puistud on ümbritsetud kuivendussüsteemide võrgustikuga. Kuivendatud rabamullal olev uurimisala (Tiksoja männik) kuulub raba kasvukohatüüpi ning on Tiksoja rabamassiivi mõjutava kuivenduskraavi ääres. Tegu on keskealiste metsadega, millest noorim on Liispõllu kaasik ja vanim Liispõllu männik (tabel 1). Kuivenduse mõju on olnud pikaajalisim Liispõllu uurimisaladel, kuhu rajati kuivendussüsteem 1971. aastal. Vara kuusik kuivendati 1988. aastal ja Tiksoja männik 1993. aastal.

Tabel 1. Nelja uurimisala metsakvartal ja eraldi, asukoht, peapuuliik, keskmine vanus ja kasvukohatüüp (Keskkonnaagentuur).

Uurimisala	Metsakvartal ja eraldi	Asukoht	Peapuuliik	Keskmine vanus	Kasvukohatüüp
Liispõllu kaasik	AH097-15	58.269664, 27.235730	Sookask ( <i>Betula pubescens</i> )	44	mustika-kõdusoo
Liispõllu männik	AH100	58.269664, 27.235730	Harilik mänd ( <i>Pinus sylvestris</i> )	58	mustika-kõdusoo
Vara kuusik	VA143-4	58.521774, 26.916589	Harilik kuusk ( <i>Picea abies</i> )	54	mustika-kõdusoo
Tiksoja männik	TT078-25	58.396458, 26.635448	Harilik mänd ( <i>Pinus sylvestris</i> )	56	raba



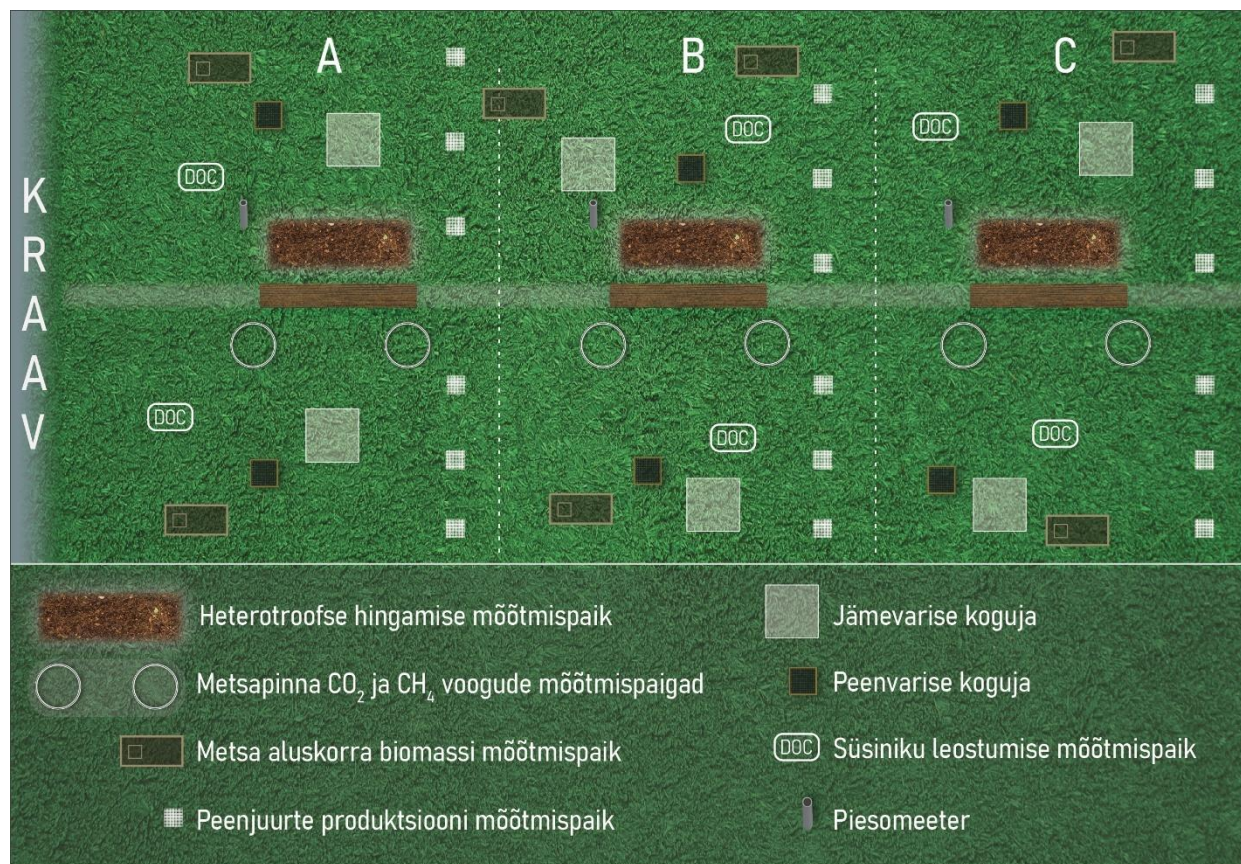
Joonis 2. Uurimisalade (Liispõllu kaasik, Liispõllu männik, Vara kuusik, Tiksoja männik) asukohakaart. Andmed: Eesti topograafia andmekogu, Maa- ja Ruumiamet 2025

Töös kasutatavate andmete kogumise perioodil (2023. aasta) oli Tõravere meteoroloogia jaama järgi aasta keskmine temperatuur 7,1 °C ning sademete summa 643 mm. Võrdluseks on pikaajaline aasta keskmine vahemikus 1990-2020 6,3 °C ja (673 mm). Iga uurimisala on jaotatud kolmeks alamalaks (A, B, C), mis on paigutatud mööda kuivenduskraavi kuivendamise mõjugradienti – ehk kaugenedes kuivenduskraavist (joonis 3). Ala A jäi kraavist kesmiselt 15 meetri kaugusele. A, B ja C omavahelised kaugused olid keskmiselt 20 meetrit.

Igale alamalale paigaldati kahes korduses CH<sub>4</sub> ja talviste mulla heterotroofsete CO<sub>2</sub> voogude mõõtmiseks mulda 50 cm läbimõõduga plastikust rõngad (ühel uurimisalal korduseid kokku: n = 6). Kevadel, suvel ja sügisel hinnati mulla heterotroofseid CO<sub>2</sub> vooge *trenching* ehk juurte läbilõikamise meetodil ettevalmistatud aladel (joonis 4a). Selleks valmistati ette igal alamalal 0,8 × 1,2 m suurune ala, kus lõigati juurte tapmiseks mootorsaega 40 cm sügavune soon mööda ala piire. Lõigatud soonde paigaldati geotekstiil edasise juurte ligipääsu takistamiseks. Antud meetod võimaldab juurte autotroofse hingamise panuse kõrvaldamist mullast mõõdetavatele CO<sub>2</sub> voogudele. Ühel ettevalmistatud alal oli kolm mõõtmispunkti (ühel uurimisalal kokku n = 9) (joonis 3).

Mulla veeparameetrite mõõtmiseks on igal uurimisalal neli piesomeetrit, millest kolm asuvad proovikogumisaladel ning üks kuivenduskraavi vahetus läheduses. Varise koguse hindamiseks paigaldati iga alamala vahetusse lähedusse kaks peenvarise ( $S = 0,36 \text{ m}^2$ ) ja kaks jämevarise

kogujat ( $S = 1 \text{ m}^2$ ) (uurimisala kohta  $n = 6$ ). Täpsema ülevaate uurimisalade ülesehitusest ja objektide paiknemisest annab uurimisala skeem (joonis 3).



Joonis 3. Uurimisalade ülesehitust visualiseeriv skeem.

## 2.1 Süsinikuvoogude mõõtmised

Süsiniku väljundvoogudest mõõdeti mulla  $\text{CO}_2$  ja  $\text{CH}_4$  vooge. Samuti hinnati leostumisest tulenevat süsiniku voogu. Sisendvoogudest hinnati puude ja metsa alustaimestiku produktsiooni, maa-aluse biomassi produktsiooni ning metsapinnale langeva varise voogu.

### 2.1.1 Gaasilised mullasüsinikuvood

Töös kasutatud mulla gaasilisi süsinikuvooge ( $\text{CO}_2$  ja  $\text{CH}_4$ ) mõõdeti perioodil 2022. aprill kuni 2024. juuni, mille vältel viidi mõõtmisi igal uurimisalal läbi kahepäevaste intervallidega ( $n = 51$ ). *Trenching* meetodi kasutamise tõttu arvati välja kahe esimese kuu mõõtmised, et välistada äsja surnud juurte panust heterotroofsetesse voogudesse. Gaasiliste süsinikuvoogude seoste uurimiseks teiste parameetritega kasutati mõõtmisi kaheaastaselt mõõtmisperioodilt. Aastase süsinikubilansi väljundvoogude hindamiseks kasutati 2023. aasta mõõtmisandmeid ( $n = 24$ ).

$\text{CH}_4$  ja  $\text{CO}_2$  gaasikontsentratsioonide muutusi ajas mõõdeti staatilise pimekambri meetodiga (Hutchinson & Livingston, 1993). Mõõtmisel kasutati valgeid läbipaistmatuid 65-liitriseid PVC kambreid, kõrgusega 40 cm ja diameetriga 50 cm (joonis 4). Mõõtmiseks asetati kambriid maa sisse paigaldatud rõngaste soonde, mis olid täidetud veega, et säilitada mõõtmise vältel hermeetilisus kambri ja väliskeskkonna vahel. Sejärel võeti kambritest ühe tunni jooksul 20-minutiliste intervallidega (0, 20, 40, 60 min) neli gaasiproovi. Proovid koguti eelnevalt laboris

vakumeeritud 50 ml klaaspudelitesse. Gaasiproovid analüüsiti hiljem Tartu Ülikooli laboris Shimadzu GC-2014 (SHIMADZU CORPORATION, Kyōto, Jaapan) gaaskromatograafia.



Joonis 4. Fotod Liispõllu männikust ja kaasikust kevad- ja talveperioodil. (a) Vasakul staatilised pimekambrid, nende vahel piesomeeter. Paremalt heterotroofse hingamise mõõtmisala dünaamilise pimekambriga ja CO<sub>2</sub> analüsaatoriga.

Heterotroofset hingamist mõõdeti kevadel, suvel ja sügisel kaasaskantava CO<sub>2</sub> analüsaatoriga (EGM-5; PP Systems International, Inc., Amesbury, MA, USA) (joonis 4a). Analüsaator oli ühendatud ventilaatori ja termomeetriga varustatud dünaamilise pimekambriga. Kamber asetati heterotroofse hingamise mõõtmise tarbeks ettevalmistatud alal 5 cm sügavusele mulda, et vältida gaasivahetust väliskeskkonnaga. Seejärel mõõdeti kolme minuti jooksul analüsaatoriga CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni muutust kambris. Ühel heterotroofse hingamise mõõtmisalal tehti mõõtmisi kolmes korduses. Analüsaatori külmakartlikkuse tõttu mõõdeti talviseid mulla CO<sub>2</sub> vooge staatilise pimekambriga meetodiga. Meetodi kasutamisel eeldati, et alustaimestiku autotroofse hingamise panus talveperioodil puudub ja madala heterotroofse aktiivsuse tõttu ei põhjusta pimekambriga pikk suletus kambri ja mulla vahelise difusioonigradiendi alanemisest ja sellest mulla CO<sub>2</sub> voogude alahindamist.

### 2.1.2 Leostumine

Leostumisest tulenevat lahustunud süsiniku ärakannet mullast mõõdeti 2023. aastal. Selleks paigaldati igale alamalale 30 cm sügavusele kaks plaatlüsimeetrit (lisa 1b) (uurimisalal kokku  $n = 6$ ). Lüsimeeter koosneb metallplaadist (kogumisala 627 cm<sup>2</sup>), mis suunab läbi ülemise mullakihi liikuva sademete või sulavee allpool paiknevasse kogumiskanistrist. Kord kuus võeti läbi plasttoru kogumiskanistrist süstlaga veeproov 50 ml proovipudelisse, misjärel mõõdeti kanistri tühjendamise käigus sinna kogunenud vee kogus. Veeproove analüüsiti hiljem Tartu Ülikooli biokeemia laboris Vario TOC Dnb (Elementar GmbH, Frankfurt, Saksamaa)

analüsaatoriga ning määrati lahustunud süsiniku kontsentratsioon. Korrutades lahustunud süsiniku kontsentratsiooni kanistrisse kogunenud vee kogusega, saab hinnata lahustunud süsiniku ärakannet ökosüsteemist.

### **2.1.3 Süsiniku sisendvoog puude maapealsest produktsioonist**

Puurinde biomassi ja aastast juurdekasvu hinnati 2022. ja 2023. aasta oktoobris mudelpuu meetodikat kasutades. Selleks valiti igal uurimisalal neli juhusliku asukohaga 25 m<sup>2</sup> pindalaga ümmargust prooviala, kus määrati iga puu kõrgus ja nende aastane juurdekasv. Puud määrati kõrguse järgi viide erinevasse klassi, misjärel valiti juhuslikult igast klassist üks mudelpuu. Mudelpuud langetati ja jagati järgmistesse fraktsioonidesse: tüved, oksad, jooksva aasta võrsed ja okkad. Okkad jagati omakorda jooksva aasta okasteks (jooksva aasta võrsetelt) ja vanemate okste okasteks. Iga fraktsiooni kohta võeti alamproov kuivainesisalduse ja süsinikusisalduse määramiseks. Fraktsioonide alamproovid kuivatati 70 °C juures ja kaaluti. Fraktsioonide kuivmassi leidmiseks korrutati kuivainesisalduse suhtarvuga. Meetodikast tulenevalt hõlmab okaspuude aastane produktsioon endas ka okaste juurdekasvu, kuid lehtpuude puhul hinnatakse lehevaba produktsiooni.

### **2.1.4 Süsiniku sisendvoog varisevoost metsapinnale**

Käesolevas töös kasutatud varise andmed koguti kord kuus 2023. aastal vahemikus juuni–november uurimisaladele paigaldatud varisekogujatest. Ühel uurimisalal oli kokku 12 varisekogujat – 6 peene ( $\leq 2$  mm) (lisa 1a) ja 6 jämeda ( $> 2$  mm) varise jaoks. Peene varise kogujad (0,36 m<sup>2</sup>) olid metsapinnast kõrgemal ja jämeda varise kogujad (1 m<sup>2</sup>) metsapinnal. Esimene varise korje juuni kuus hõlmas endas varist, mis oli püüdjasse kogunenud alates eelneva aasta novembrist, mil toimus toona viimane varise korje. Kuna 2023. aasta viimane korje toimus novembris, siis moodustub aastane kogus perioodist 2022. november kuni 2023. november. Seejärel fraktsioneeriti kogutud varis lehtede, okaste, oksade, käbide ja muu peene varise järgi. Fraktsioneeritud varis kuivatati ahjus 70 °C juures, misjärel määrati varise kuivkaal. Kuivatatud varisest süsiniku sisalduse leidmiseks korrutati kuivkaal 0,48-ga (Thomas & Martin, 2012).

### **2.1.5 Süsiniku sisendvoog metsa alustaimestiku produktsioonist**

Metsa alustaimestiku (samblarinne, rohurinne ja puhmarinne) aastase produktiivsuse hindamiseks vajalikud proovid koguti 2023. aasta augustis, mil metsa aluskorra biomass oli maksimaalne. Rohu ja puhmarinde proovide võtmiseks asetati metsapinnale 0,5 m<sup>2</sup> pindalaga puidust raam, mille sisse jääv elus taimestik eemaldati. Samblarinde proovide puhul kasutati väiksemat, 0,09 m<sup>2</sup> puidust raami, mille sisse jääv samblarinne eemaldati. Igalt uurimisalalt koguti 14 proovi, seitse suurema ja seitse väiksema raamiga. Iga proov koguti eraldi kotti ja viidi edasiseks analüüsiks Tartu Ülikooli laborisse, kus proovid sorteeriti liikide kaupa. Puhmarinde aastase produktsiooni hindamiseks eraldati jooksva aasta juurdekasv (võrsed, lehed). Kuna rohttaimede maapealne osa on üheaastane, siis eeldati, et kogu maapealne produktsioon on jooksva aasta juurdekasv. Samblarinde produktiivsuse hindamiseks korrutati sammalde kuivmass 0,34-ga (Uri et al., 2022a). Kuivmassi määramiseks kuivatati proovid ahjus 70 °C juures ning kaaluti. Proovid fraktsioneeriti ning saadeti kogu süsiniku ( $C_{\text{tot}}$  (g/kg)) ja lämmastiku ( $N_{\text{tot}}$  (g/kg)) sisalduse määramiseks Läti riikliku metsandusuuringute instituudi Silava laborisse. Laborist saadud tulemuste põhjal arvutati produktsiooni süsinikuvoo suurus.

### 2.1.6 Süsiniku sisendvoog maa-aluse biomassi produktsoonist

Puude jämejuurte biomassi ja produktsooni hindamiseks kasutati puude allomeetrilisi seoseid. Jämejuurte osakaaluks võeti männil 0,24 (Uri et al., 2022), kuusel 0,25 (Uri et al., 2015) ja kasel 0,43 (Buht et al., 2023) puude maapealsest biomassist. Puude aastane maa-alune produktsoon on võrdväärne puu maapealse osa produktsooni osakaaluga biomassist. Puhmaste maa-aluse jämejuurte produktsooni hindamiseks kasutati samuti allomeetrilist seost, kus jämejuurte biomass on 1,56 kordne maapealsest biomassist (Uri et al., 2022).

Peenjuurte (<2 mm) biomassi hindamiseks kasutati mullamonoliite (Ostonen et al., 2005). Igal proovialal koguti üheksa mullamonoliiti, kasutades 38 mm läbimõõduga mullapuuri, sügavuseni kuni 30 cm. Proovid võeti oktoobris 2023. aastal. Igas metsas koguti kolm monoliiti iga alamala kohta, kokku 36 mullamonoliiti. Peenjuurte käive määrati sissekasvuvõrkude meetodil (Kriiska et al., 2019). 2022. aasta oktoobris paigaldati igale uurimisalale 18 võrku ( $7 \times 30$  cm, võrgu silmasuurus 1 mm), kuus võrku iga alamala kohta. Proove koguti 2023. ja 2024. aasta sügisel (oktoobris ja novembris), igas uurimisalas kolm võrku iga alamala kohta. Võrgud kaevati välja  $10 \times 10$  cm mullaplokkidena ja viidi laborisse. Kõiki proove säilitati temperatuuril  $+4$  °C kuni juurte väljaloputamiseni. Mullamonoliitidest pesti välja kõik juured. Sissekasvuvõrkudest eemaldati läbi võrgusilma kasvanud juured, mis lõigati kummaltki poolt võrku 1 cm kauguselt, et hinnata võrgu sees kasvanud juurebiomassi. Analüüsiti ainult elusaid peenjuuri. Kõik peenjuured jaotati vastavalt metsa peapuuliigile (kuusk, mänd, kask) ning eristati lehtpuu- ja alustaimestiku juured ja risoomid. Pärast sorteerimist kuivatati juured temperatuuril  $65$  °C ja kaaluti.

Peenjuurte käive arvatati võrguandmete põhjal valemi järgi:

$$TR = NPP_{FRB24\_kuud} / ((NPP_{FRB1} + NPP_{FRB2}) / 2)$$

kus TR on peenjuurte käive ( $a^{-1}$ ),  $NPP_{FRB\_24kuud}$  on kahe aasta jooksul võrkudesse kasvanud peenjuurte biomass, ja  $NPP_{FRB\_1}$  ja  $NPP_{FRB\_2}$  vastavalt esimese ja teise aasta biomassid. Peenjuurte aastane produktsoon arvatati, korrutades käibe vastava alamala ja uurismiala kohta määratud peenjuurte biomassi väärtustega (monoliitide põhjal).

## 2.2 Keskkonnaparameetrite mõõtmine

Samaaegselt gaasiproovidega koguti andmeid keskkonnaparameetrite kohta. Igalt alamalalt koguti järgmised andmed: mullatemperatuur profiilis 10, 20, 30 ja 40 cm sügavusel temperatuurisensori ja andmesalvestiga (COMET SYSTEM, Rožnov pod Radhoštěm, Tšehhi) staatiliste pimekambrite vahetus läheduses ja *trenching* meetodiga loodud alal eraldi; volumeetiline mullaniiskus ja mullatemperatuur 5 cm sügavusel Pro Check käsiseadmega (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA); veetemperatuur, õhurõhk, pH, lahustunud hapniku sisaldus ja küllastusaste ning elektrijuhtivus piesomeetrist YSI Pro Plus instrumendiga (YSI, Yellow Springs, OH, USA). Üles märgiti ka veetase, ilmastikuolud, õhutemperatuur ning olemasolul lume paksus. Keskkonnaparameetreid koguti kahel korral kuus, samaaegselt gaasivoogude mõõtmisega.

## 2.3 Mulla keemiliste ja füüsiliste omaduste hindamine

Mulla füüsiliste ja keemiliste parameetrite mõõtmiseks vajalikud proovid koguti 2023. aastal oktoobri lõpus ja novembri alguses. Keemilise analüüsi proovid koguti kasutades vene tüüpi soopuuri (lisa 1d). Proovid koguti kuni meetri sügavuselt (või kuni mineraalse veepideni) seitsmest sügavusvahemikust eraldi (0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100 cm). Ühelt uurimisalalt analüüsiti 18 puursüdamiku mulla keemilisi parameetreid. Proovid saadeti Läti riikliku metsandusuringute instituudi Silava laborisse, kus analüüsiti proovide kogu süsiniku ( $C_{tot}$  (g/kg)) ja lämmastiku ( $N_{tot}$  (g/kg)) sisaldust, tuhasust (%) ning  $pH_{KCl-d}$ .

Mulla füüsiliste parameetrite puhul mõõdeti mulla mahukaalu (lisa 1c). Vajalikud proovid koguti samuti kuni meetri sügavusest (või kuni mineraalse veepideni) kaevatud mullaprofiilist seitsmest sügavusvahemikust (0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-75, 75-100 cm). Piisava tuseduse korral ka metsakõdu horisondist. Proovid võeti roostevabast terasest silindriga ( $d = 40$  mm,  $V = 50$  cm<sup>3</sup>), vältides mullaproovi kokku surumist proovivõtu vältel. Seejärel kuivatati proovid ahjus 105 °C juures ja kaaluti.

## 1.3 Gaasiliste süsinikuvoogude arvutus ja andmete kvaliteedikontroll

Staatilise pimekambri meetodil mõõdetud gaasilised süsinikuvood arvutati mõõtmisaja jooksul gaasi kontsentratsiooni muutuse lineaarse regressiooni alusel. Voogude kvaliteedikontrolliks analüüsiti CO<sub>2</sub> gaasikontsentratsiooni muutuse regressiooni determinatsioonikordajaga andmete usaldusväärsust. Sel puhul eeldati CO<sub>2</sub> lineaarset tõusu. Kui CO<sub>2</sub> nelja gaasikontsentratsiooni muutust näitava punkti lineaarse regressiooni determinatsioonikordaja ( $R^2$ ) oli alla 0,95, siis eemaldati andmepunkt, mis teistest enim erines, saavutamaks kõrgeim võimalik  $R^2$  väärtus. Vastavalt sellele, mitmenda mõõtmisega oli tegu, eemaldati sama mõõtmise punkt ka CH<sub>4</sub> andmestikust. Kui ühe punkti eemaldamise järel oli  $R^2$  jätkuvalt alla 0.95, siis antud mõõtmise tulemusi ei kasutatud.

Peale kvaliteedikontrolli arvutati gaasilised süsinikuvood vastavalt ideaalgaasi võrrandile, kasutades kontsentratsiooni muutust ajas. Kaasaskantava analüsaatoriga mõõdetud heterotroofsed vood arvutati sama võrrandiga (võrrand 1):

$$F = \frac{M \times P \times V \times \delta v \times f1}{R \times T \times t \times A}$$

Võrrandis kasutatud tähised:

$F$  – voo suurus tunnis ruutmeetrilt (mg CO<sub>2</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> või µg CH<sub>4</sub>-C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>)

$M$  – gaasi molaarmass (CO<sub>2</sub> 44 g mol<sup>-1</sup>; CH<sub>4</sub> 16 g mol<sup>-1</sup>; N<sub>2</sub>O 44 g mol<sup>-1</sup>)

$P$  – normaalrõhk (101300 Pa)

$V$  – kambri ruumala (staatiline kamber 0.0655 m<sup>3</sup>; dünaamiline kamber 0.021418 m<sup>3</sup>)

$\delta v$  – lineaarne tõus (ppm (CO<sub>2</sub>); ppb (CH<sub>4</sub> ja N<sub>2</sub>O))

$f1$  – teisendus elemendile (CO<sub>2</sub> puhul koefitsient 0,2727; CH<sub>4</sub> puhul 0,75; N<sub>2</sub>O puhul 0,636)

$R$  – ideaalse gaasi konstant ( $8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ )

$T$  – õhuperatuur mõõtmise ajal (õhuperatuur) ( $^{\circ}\text{K}$ )

$t$  – mõõteperioodi aeg (staatiline kamber 1h; dünaamiline kamber 3 min)

$A$  – kambrialune pindala (staatiline kamber  $0.19625 \text{ m}^2$ ; dünaamiline kamber  $0.07069 \text{ m}^2$ )  
Seejärel teisendati tulemus  $\text{CO}_2$  puhul mg ja  $\text{N}_2\text{O}$  ning  $\text{CH}_4$  puhul  $\mu$ .

## 2.4 Süsinikubilanss

Ökosüsteemide süsinikubilansi leidmiseks sünteesiti maapealse ja -aluse biomassi produktsioon, mulla gaasilised süsinikuvood ja leostumine. NPP leiti ökosüsteemi maapealse ja -aluse aastase produktsiooni summast (NPP = puude produktsioon + lehtede produktsioon + alustaimestiku produktsioon + peenjuurte produktsioon + jämejuurte produktsioon). NPP arvutusel ei arvestatud okka ja jämevarise biomassi, sest nende osiste produktsioon on puude produktsiooni sisse arvatud. See-eest arvestati lehevarist, kuna lehtpuudel arvutati lehevaba produktsioon.

NEP hinnanguks lahutati NPP-st ökosüsteemist väljuvad süsinikuvood ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  ja DOC). Mulla süsinikubilansi hindamisel lahutati mulda sisenevatest süsinikuvoogudest (peenjuurte produktsioon, alustaimestiku produktsioon ja varis) sealt väljuvad vood.

## 2.5 Andmetöötlus

Statistiline andmeanalüüs ja esmane visualiseerimine teostati programmiga RStudio (Posit, MA, USA) ja jooniste järeltöötlus programmiga Adobe Illustrator (Adobe Inc., CA, USA). Andmete korrastamiseks kasutati Microsoft Office Excel programmi.

Andmete normaaljaotust hinnati Shapiro-Wilk testiga, millest selgus, et andmed ei ole normaaljaotusega. Seega kasutati andmete analüüsil mitteparameetrilisi statistilisi analüüse nagu Spearmani korrelatsioonianalüüs, Kruskal-Wallis'i dispersioonianalüüsi (post-hoc analüüsina kasutati Wilcoxon'i paarivõrdlust). Samuti kasutati parameetrilisi analüüse, mis ei nõua rangelt andmete normaaljaotust nagu peakomponentanalüüs (PCA). Sobiva regressioonimudeli valimisel hinnati visuaalselt mudelite jääke ning analüüsiti AIC (Akaike informatsioonikriteerium) ja BIC (Bayes'i informatsioonikriteerium) tulemusi ning determinatsioonikordajat ( $R^2$ ). Mittenormaaljaotuslike ja piisava andmehulgaga voogude puhul ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ , varis) kasutati usaldusvahemiku leidmiseks *bootstrap* meetodit ( $N = 10\,000$ ). NPP, NEP, mulla sisendvoogude ja mulla süsinikubilansi usaldusvahemik leiti *Monte Carlo* simulatsiooniga ( $N = 10\,000$ ).

## 3 TULEMUSED

### 3.1 Süsiniku sisendvood

Uurimisalade NPP moodustab kogu ökosüsteemi produktsioon, kuhu kuulub puude maapealne produktsioon, metsa aluskorra taimestiku produktsioon ja peen- ning jämejuurte produktsioon. Mulla sisendvood moodustavad alustaimestiku ja peenjuurte produktsioon ning puude peen- ja jämevarise voog.

#### 3.1.1 Netoprimaarproduktsioon ja selle komponendid

Puude maapealne produktsioon ja süsiniku akumulatsioon puitbiomassi oli intensiivsem Vara kuusiku uurimisalal ( $5,34 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Sellele järgnes väiksema produktsiooniga Liispõllu männik ( $3,64 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) ja kaasik ( $1,81 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) ning Tiksoja männik ( $1,61 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Siin kohal on oluline märkida, et meetodikast tulenevalt hinnatakse lehtpuudel lehevaba produktsiooni, kuid okaspuudel lehtedega produktsiooni. Seega annab selgema pildi puude produktsioonist ja uurimisalade vahelistest erinevustest produktsioon, kuhu on lisatud ka lehtpuude varise süsinikuvoog. Siis on puude produktsioonist tulenev süsinikuvoog uurimisalati järgmine: Vara kuusik ( $5,42 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), Liispõllu männik ( $3,77 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), Liispõllu kaasik ( $2,87 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) ja Tiksoja männik ( $1,85 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Mitte-lehtpuuenamusega uurimisaladel suurenes sellest tulenevalt samuti puude maapealne produktsioon, kuna metsad ei ole liigiliselt homogeenised ning alamates rinnetes leidub lehtpuude järelkasvu. Sellest meetodikast tulenevalt on lehtpuude lehevaris NPP komponent, kuid mitte okaspuude varis. Süsinikuvoogude täpsed väärtused on leitavad tabelist 3. Sisendvoogude komponentide jaotus on graafiliselt kujutatud joonisel 12.

Peamised komponendid uurimisalade alustaimestiku produktsiooni moodustumisel olid puhmad ja samblad. Vaid Liispõllu kaasikus ületas üheaastaste rohttaimede produktsioon ( $0,08 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) sammalde produktsiooni ( $0,03 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Alustaimestiku produktsioon oli suurim Tiksoja männikus ( $0,9 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), moodustades ligikaudu poole puude produktsioonist. Teiste uurimisalade alustaimestiku produktsioon oli väiksem ning jäi sarnasesse suurusjärku (tabel 3).

Allomeetriliste seoste läbi hinnatud puude ja puhmade jämejuurte produktsioon oli suurim Tiksoja männikus. Seal moodustas puhmade jämejuurte produktsioon  $1,35 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  koguproduktsioonist üle 75%. Liispõllu kaasiku ja männiku ning Vara kuusiku jämejuurte produktsioon oli madalam (vastavalt  $0,87$ ,  $0,78$  ja  $0,88 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) ja sellest enamuste moodustas puude jämejuurte produktsioon (tabel 3).

Metsa alustaimestiku ja puude alla 2 mm läbimõõduga juurte aastane kasv moodustas peenjuurte produktsiooni süsinikuvoo. Produktsioon oli suurim Vara kuusikus ( $4,04 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), millest enamuse moodustas puude peenjuurte produktsioon. Tiksoja männikus oli süsiniku sisendvoog peenjuurte produktsiooni näol  $3,41 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja sellest enamuse moodustas metsa alustaimestiku peenjuurte produktsioon. Liispõllu kaasiku ja männiku peenjuurte produktsioon oli väiksem (vastavalt  $1,85$  ja  $0,86 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) (Tabel 3). Seal jäi puude peenjuurte osakaal kogu produktsioonist alla 18%. Alla 2 mm juurte käibekiirus oli uurimisaladel kõrge. Vara kuusikus keskmiselt  $1,8 \text{ a}^{-1}$ , Liispõllu kaasikus  $1,5 \text{ a}^{-1}$ , Liispõllu männikus  $1,7 \text{ a}^{-1}$  ja Tiksoja männikus  $1,7 \text{ a}^{-1}$ .

Uurimisalade kõrgeim NPP esines Vara kuusikus ( $10,85 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), kus puude ja peenjuurte produktsioon moodustas NPP-st üle 85%. Tiksoja männiku NPP oli  $7,51 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ , millest üle 60% moodustas maa-alune produktsioon. Liispõllu kaasikus ja männikus jäi NPP  $6 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  juurde, ehkki seda moodustava komponentide osakaal on uurimisalade vahel erinev. Liispõllu kaasikus oli maa-aluse produktsiooni osakaal suurem (tabel 3).

### **3.1.2 Mulla süsiniku sisendvoog ja selle komponendid**

Mulda siseneva süsinikuvoog moodustab peen- ja jämevarise, alustaimestiku ning peenjuurte produktsiooni summa. Uuritavatel aladel on suurimad panustajad peenjuurte produktsioon ja puude varis. Peenvarise süsinikuvoog ületab kõigil aladel märgatavalt jämevarise oma. Suurim peen- ja jämevarise kaudu mulda siirduv süsinikuvoog ilmnes Liispõllu männikus (vastavalt  $1,34$  ja  $0,43 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Sarnane jämevarise voog ( $0,42 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ) esines Vara kuusikus, ehkki sealne peenvarise voog oli väiksem ( $0,96 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Suurim peenvarise voo osakaal oli Liispõllu kaasikus ( $1,07 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). See moodustas puu kogu varisevoost 93%. Sarnasesse kogu varisevoo suurusjärku jäi ka Tiksoja männik ( $1,02 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), ehkki sealne jämevarise osakaal oli oluliselt suurem (34 %) (tabel 3).

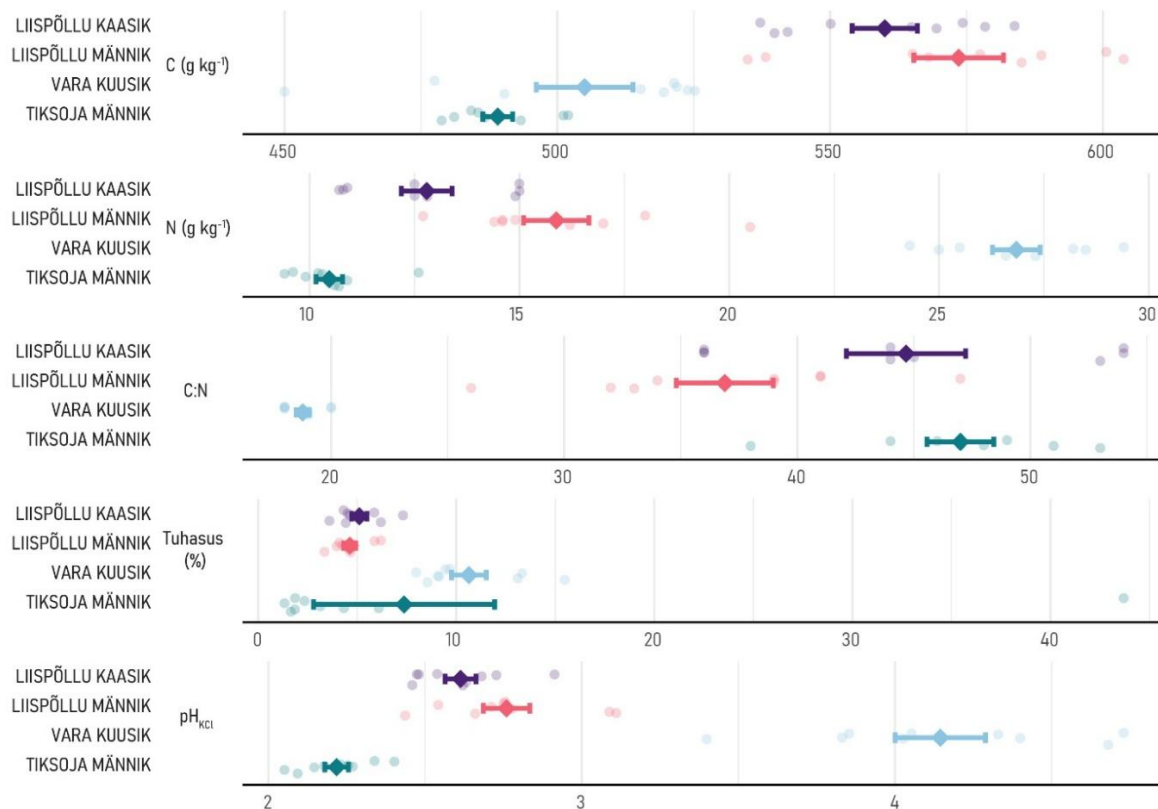
Suurim kogus süsinikku siirdus mulda Vara kuusikus ( $5,94 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), kus domineerivaks komponendiks oli peenjuurte produktsioon (68%). Tiksoja männikus oli mulla süsiniku sisend pea samaväärne ( $5,32 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), samuti suure peenjuurte panusega (64%). Liispõllu kaasikus ja männikus oli mulda siirduv süsinikuvoog väiksem (vastavalt  $3,45$  ja  $3,18 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Peenjuurteil oli väiksem roll Liispõllu männiku mulla süsiniku sisendvoog summa kujunemisel – seal moodustas enamuse alustaimestiku produktsioon ja puude varis (73%). Seda ei saa öelda lähedal asuva Liispõllu kaasiku kohta, kus peenjuured moodustasid üle poole mulla süsiniku sisendvoost. Mulla süsiniku sisendvoogude osakaalu graafilise ülevaate annab joonis 12.

## **3.2 Süsiniku väljundvood**

Uurimisala süsiniku väljundvoogudena käsitleti mulla heterotroofset hingamist, mulla metaani vooge ja süsiniku leostumist. Heterotroofse hingamise panus domineeris kõigil uurimisaladel, moodustades alade lõikes minimaalselt 98% kõigist süsiniku väljundvoogudest. Tulemustes ega arutelus ei ole arvestatud metaani globaalse soojenemise potentsiaali ega analüüsitud, mis leostunud süsinikust ökosüsteemist lahkudes saab – kas mattub, respireerub süsihappegaasina või metaanina.

### **3.2.1 Gaasilised süsinikuvood ja seosed mulla füüsikaliste ja keemiliste mullaparameetritega**

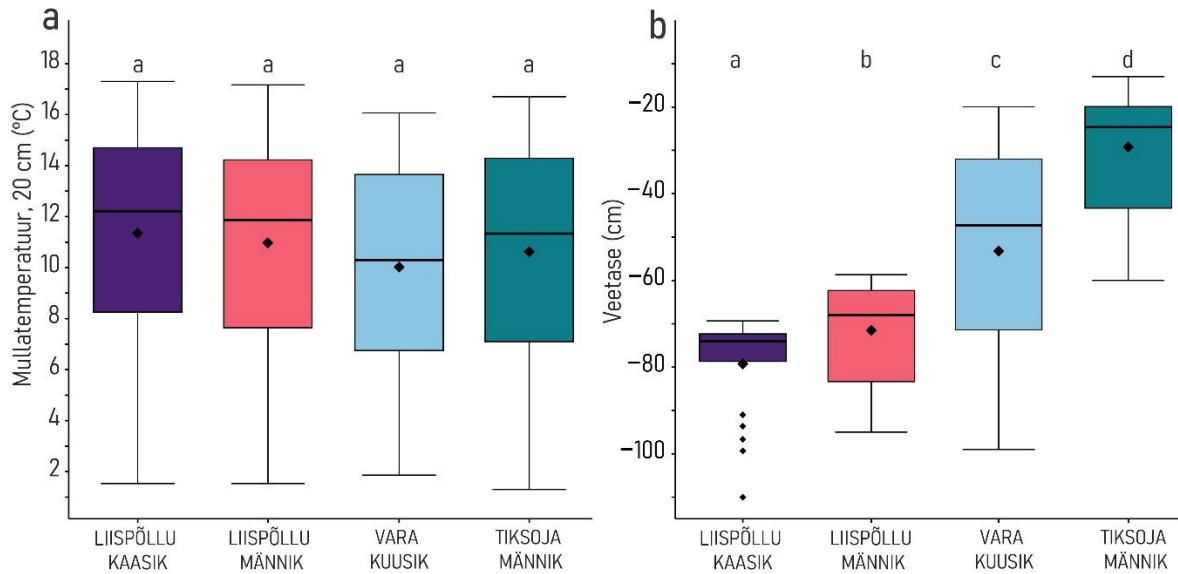
Uurimisalade metsad kasvavad sügavatel turvasmuldadel, mille tusedus erines alade vahel. Sügavaim turvasmuld oli Tiksoja männikus, mille looduslik algupära on raba (lisa 4). Mulla füüsikaliste ja keemiliste parameetrite kirjeldamisel lähtutakse tulemustest sügavusel 0-30 cm. Turvasmulla mahukaal oli suurim Liispõllu kaasikus ning vähim Tiksoja männikust. Tuhasus oli see-eest oluliselt kõrgem Vara kuusikus, võrreldes teiste uurimisaladega. Samuti oli seal märkimisväärselt madalam C/N suhe. Vara kuusik paistis silma ka oluliselt väiksema asendushappesusega, mis oli suurim Tiksoja männikus. Käsiteldavad mulla parameetrid varieerusid nii proovi sügavusest lähtuvalt kui ka uurimisaladel ruumiliselt (joonis 5).



Joonis 5. Uurimisalade mullaomadused (C g kg<sup>-1</sup> – kogu süsiniku sisaldus kilogrammis mullas; N g kg<sup>-1</sup> – kogu lämmastiku sisaldus kilogrammis mullas; C/N – süsiniku ja lämmastiku suhe; pH<sub>KCl</sub> – 0–30 cm sügavusel. Romb näitab uurimisala keskmist mõõdetud väärtust ja vurrud selle standardviga. Täpsemad väärtused leiab lisa 4 alt.

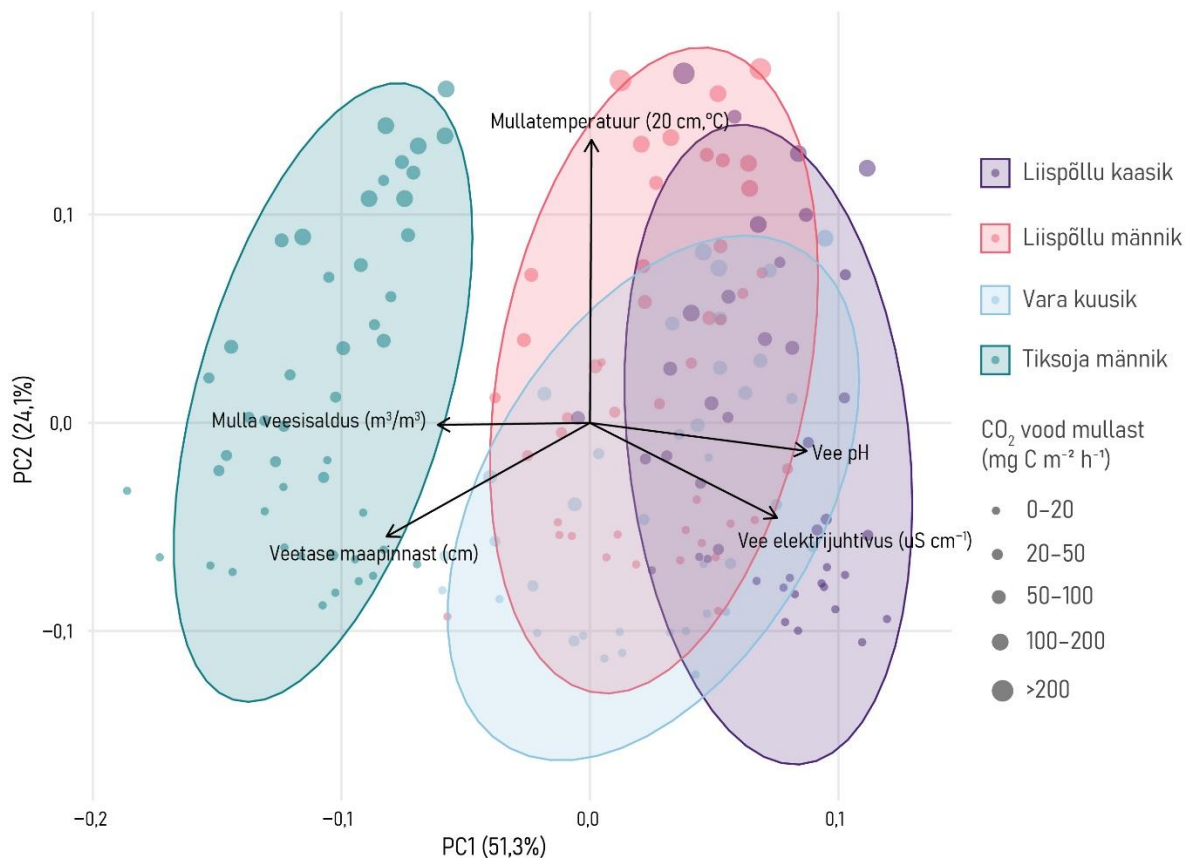
Kõigil uurimisaladel järgis mullatemperatuur (20 cm) hooajalist trendi, tipnedes augustis. Mullatemperatuuri erinevused uurimisalade vahel ei olnud statistiliselt olulised ( $p > 0.05$ ), ehkki statistiline mitteolulisus vähenes, kui analüüsiti kõrgeimate mullatemperatuuridega kuude väärtusi. Kõige kõrgema keskmise temperatuuriga oli Liispõllu kaasik, kus sooja aastaaja (aprill-oktoober) mullatemperatuur ületab Vara kuusiku mullatemperatuuri ligi kahe kraadi võrra (joonis 6a).

Mullatemperatuuriga sarnane hooajaline trend ilmnes ka uurimisalade veetasemes, kuid selle aastane amplituud ja taseme varieeruvus erines uurimisalade lõikes oluliselt. Veetaseme erinevused uurimisalade vahel olid statistiliselt olulised ( $p < 0.05$ ) (joonis 6b). Aastane amplituud ja keskmine veetase on madalaim Liispõllu kaasikus, kus see püsib aastaringselt maapinnast vähemalt 60 cm sügavusel. Vara kuusikus oli veetase aasta lõikes kõige muutlikum, kõikudes ligi 80 cm ulatuses. Kuusiku aasta keskmine veetase oli märgatavalt kõrgem kui Liispõllu uurimisaladel, kuid soojal aastaajal nende veetasemed võrdsustusid (joonis 9c). Tiksoja männikus oli veetase kõige lähemal maapinnale, ulatudes maapinnast keskmiselt vaid 30 cm sügavusele, kuid laskus augusti teises pooles siiski alla 50 cm. Veetaseme aegrida illustreerib joonis 9c.



Joonis 6. Uurimisalade 2023. aasta aprilli-oktoobri kuu (a) mullatemperatuuri (20 cm) ja (b) veetaseme karpvurrdiagrammid, mis näitavad mediaani (horisontaalne joon), keskmist (suurem romb), alumist ja ülemist kvartiili (karp), 95% usaldusvahemikke (vurrud) ja võõrväärtusi (väiksem teemant). Tähtedega on indikeeritud uurimisalad, mis on üksteisest statistiliselt oluliselt erinevad ( $p < 0,05$ ).

Keskkonnaparameetrite poolest olid siirdesoo alad üksteisega sarnased ja oli selge eristus Tiksoja männikuga (kuivendatud raba). Seda näitas uurimisalade keskkonnaparameetrite peakomponentanalüüs (joonis 7), kus esimene peakomponent (PC1) kirjeldas 51,3% ja teine peakomponent (PC2) 24,1% kogu variatsioonist. PC1 teljele avaldas suurimat mõju mulla veesisaldus ja veetase ja PC2 teljele mullatemperatuur (20 cm). See näitas, et uurimisalad erinesid teineteisest peamiselt veetaseme poolest – vasakule poole jäid niiskemad tingimused (Tiksoja männik). PCA jooniselt on näha, et mulla CO<sub>2</sub> voogude suurus liigub peamiselt mullatemperatuuri vektori suunas, näidates selle olulist mõju. Siiski on Vara kuusiku ja Tiksoja männiku puhul märgata diagonaalset suunda, mis näitab, et seal on veetaseme varieeruvusel samuti mõju mulla CO<sub>2</sub> voogudele. Sama PCA analüüsi, millele on lisatud CH<sub>4</sub> vood leiab lisa 2 alt.



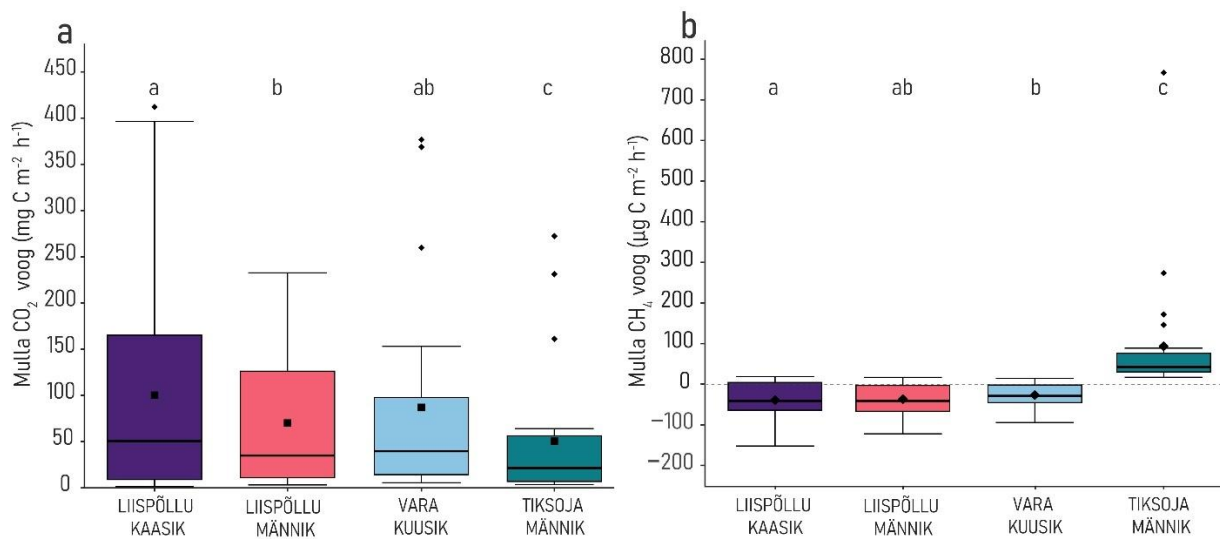
Joonis 7. Uurimisalade keskkonnaparameetrite peakomponentanalüüs ja mulla CO<sub>2</sub> voogude jaotumine. Ellipsid tähistavad rühmade 90% usalduspiire.

Aastane kumulatiivne mulla heterotroofsest hingamisest tulenev CO<sub>2</sub> emissioon erines märkimisväärselt uurimisalade vahel (tabel 2). Suurim CO<sub>2</sub> emiteerija oli Liispõllu kaasiku muld (8,78 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Vara kuusikus oli aastane voog väiksem (7,66 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), kuid erinevus Liispõllu kaasikuga ei olnud statistiliselt oluline. Liispõllu männiku aastane CO<sub>2</sub> mullavoog (6,14 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) oli kaasikuga võrreldes statistiliselt oluliselt väiksem ( $p < 0.05$ ). Väikseima mulla CO<sub>2</sub> emissiooniga (4,78 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) oli Tiksoja männik, mis erines statistiliselt oluliselt kõigist teistest uurimisaladest. Uurimisaladevaheline statistiline erinevus on toodud välja joonisel 8a. Mulla CO<sub>2</sub> vood järgisid sesoonset trendi, suurenedes soojal aastaajal ja tipnedes augustis. Soojal aastaajal olid suuremad vood valdavalt Liispõllu kaasikust. Külmal aastaajal, kui vood olid madalamad, olid ka erinevused väiksemad. Ehkki on märgata, et siis on Vara kuusiku mulla CO<sub>2</sub> vood pisut suuremad (joonis 9a)

*Bootstrap*-meetodiga hinnatud mulla CO<sub>2</sub> voogude variatsioon oli märkimisväärne. 95% usaldusvahemik oli suurim Liispõllu kaasikus (4,88–13,16 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Järgnesid Vara kuusik (4,36–11,65 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), Liispõllu männik (3,71–8,83 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) ja Tiksoja männik (2,57–7,44 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>).

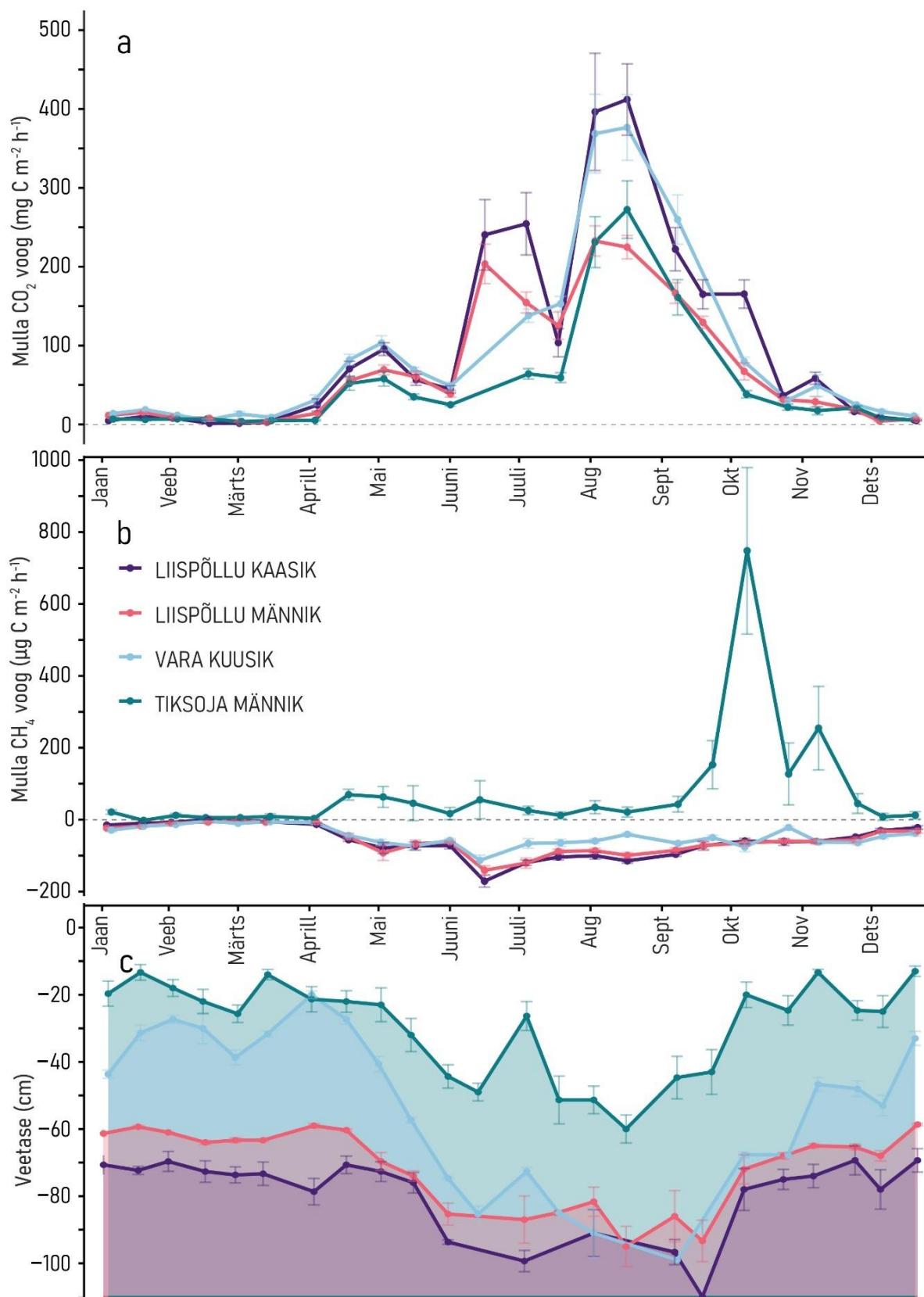
Tabel 2. Nelja uurimisala süsiniku väljundvood.

Voog, t C ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	Uurimisala			
	Liispõllu kaasik	Liispõllu männik	Vara kuusik	Tiksoja männik
(9) Heterotroofne hingamine	8,78	6,14	7,66	4,78
(10) Metaan	-0.005	-0.005	-0.004	0.005
(11) Leostumine	0,12	0,12	0,09	NA
<i>Kokku</i>	8,89	6,23	7,75	4,79



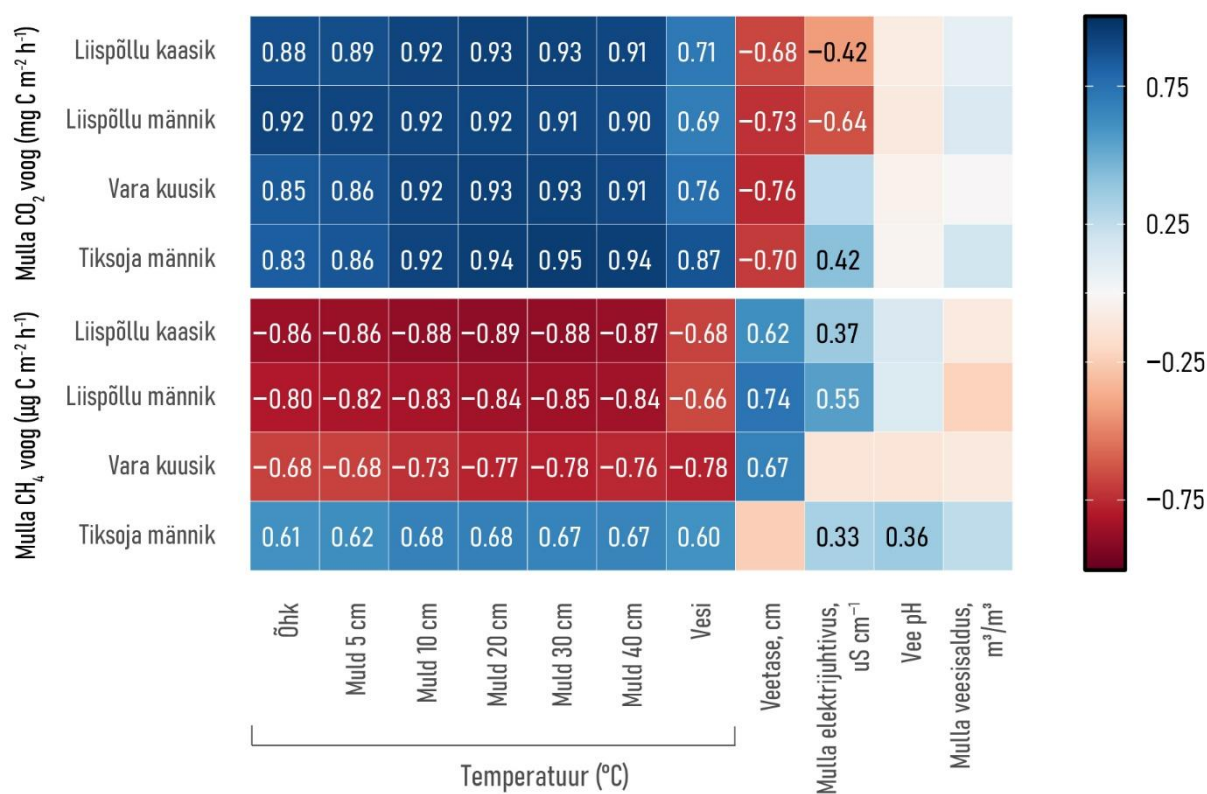
Joonis 8. Uurimisalade mulla (a) CO<sub>2</sub> ja (b) CH<sub>4</sub> voogude karpvurrdiagrammid, mis näitavad voogude mediaani (horisontaalne joon), keskmist (suurem romb), alumist ja ülemist kvartiili (karp), 95% usaldusvahemikke (vurrud) ja võõrväärtusi (väiksem teemant). Tähtedega on indikeeritud uurimisalad, mis on üksteisest statistiliselt oluliselt erinevad ( $p < 0,05$ ).

Mulla CH<sub>4</sub> aastane voog oli positiivne vaid Tiksoja männikus. Sealsed vood suurenesid aprilli teises pooles, jäädes esialgu stabiilseks, kuid tipnesid (ligi 800 µg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) oktoobris ja novembris. Liispõllu kaasiku ja männiku ning Vara kuusiku mullad olid aprillist alates detsembri lõpuni väiksed, kui stabiilsed CH<sub>4</sub> sidujad (joonis 9b). Aastased CH<sub>4</sub> koguvood on kõigil uurimisaladel tagasihoidlikud (tabel 2). CH<sub>4</sub> voogude statistilised erinevused on kujutatud joonisel 8b.



Joonis 9. (a) Uurimisalade 2023. aasta mulla CO<sub>2</sub> voogude aegrida (n=24). Aegrida on kombineeritud sooja aastaaja analüsaatori ja talvise staatilise pimekambri meetodi mõõtmistest. (b) uurimisalade 2023. aasta mulla CH<sub>4</sub> voogude aegrida (n=24). (c) Uurimisalade 2023. aasta mõõdetud veetasemete aegrida.

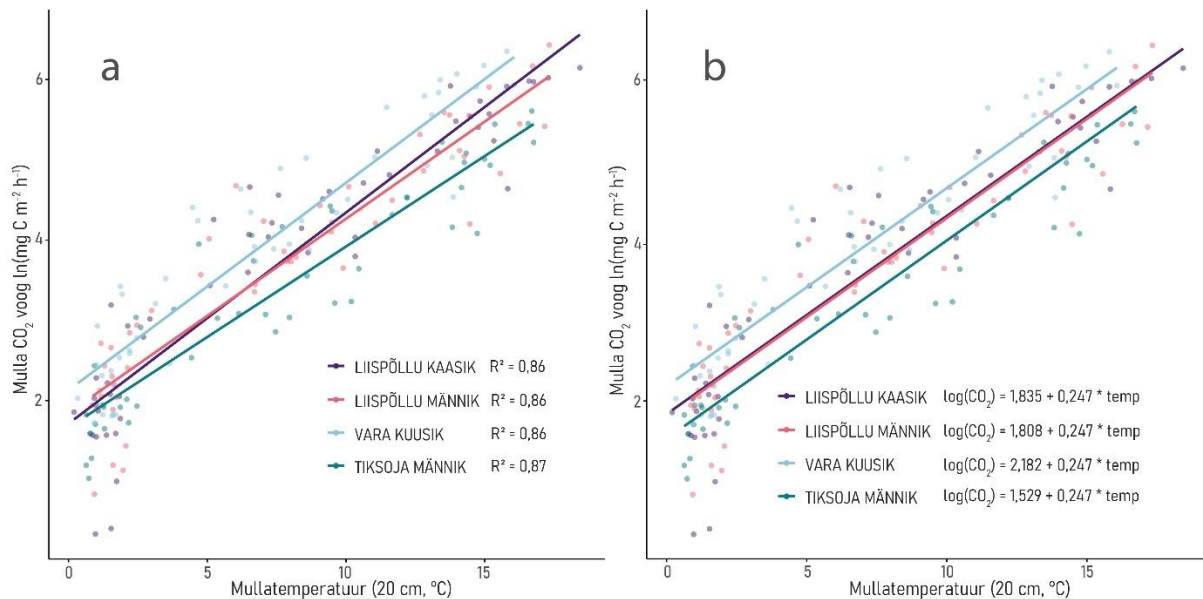
Spearman'i korrelatsioonikordaja põhjal olid süsiniku gaasivood kõige tugevamalt seotud mullatemperatuuriga. Seose tugevus CO<sub>2</sub> voogude ja temperatuuriga oli sarnane kõigil uurimisaladel ja mõttesügavustel, kinnitades, et kõrgem temperatuur suurendab mulla CO<sub>2</sub> emissioone. Keskmine kuni tugev negatiivne korrelatsioon mulla CO<sub>2</sub> voogude ja veetaseme vahel näitab, et veetaseme alanemine tähendab enamjaolt suuremaid CO<sub>2</sub> vooge. Tugev negatiivne korrelatsioon mullatemperatuuri ja CH<sub>4</sub> vahel oli metaani siduvatel uurimisaladel. Tiksoja männikus oli mullatemperatuuri ja CH<sub>4</sub> vahel keskmise tugevusega positiivne korrelatsioon. CH<sub>4</sub> ja veetaseme seos on kolmel CH<sub>4</sub> siduval alal on negatiivne, mis näitab, et madalama veetasemega suureneb CH<sub>4</sub> sidumine (joonis 10).



Joonis 10. Korrelatsioonimaatriks Spearmani korrelatsioonianalüüsiga uurimisaladel mõõdetud mulla CH<sub>4</sub> ja CO<sub>2</sub> voogude ja keskkonnaparameetrite vahel. Korrelatsioon on numbriliselt tähistatud statistiliselt oluliste korrelatsioonide puhul (p<0.05)

Tugevat seost mulla CO<sub>2</sub> voogude ja mullatemperatuuri vahel kirjeldab ka logaritmilise teisendusega lineaarne regressioonimudel, mille kohaselt seletab temperatuur ligikaudu 86% CO<sub>2</sub> voogude varieeruvusest (joonis 11a). Logaritmiline teisendus muutis seose lineaarseks, viidates eksponentsiaalsele voogude suurenemisele temperatuuri kasvul. Veetaseme lisamine mudelisse ei parandanud statistiliselt oluliselt selle seletusvõimet, ehkki selle korrelatsioon mulla CO<sub>2</sub> voogudega oli keskmine kuni tugev. Uurimisalade vaheliste regressioonijoonte tõusnurkade erinevust testiti F-testiga, mis ei näidanud statistiliselt olulisi erinevusi (p = 0,22). Sellest võib järeldada, et temperatuuri mõju CO<sub>2</sub> voogudele on alade lõikes ühtlane. Seetõttu rakendati segamudelit, kus tõusnurk (temperatuuri mõju) on kõigil aladel ühine (28% tõus 1 °C kohta), kuid baastase (voog 0 °C juures) võib erineda. Seega näitab regressioonijoonte vaheline kaugus uurimisala spetsiifilisi tingimusi, mis mõjutavad voo suurust. Segamudeli hinnangud näitavad, et Liispõllu uurimisalade baasväärtused 0 °C olid sarnased. Kõrgeim hinnanguline

baasvoog esines Vara kuusikus ( $8,86 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) ja madalaim Tiksoja männikus ( $4,61 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), erinedes pea kaks korda (joonis 11b). Seda võib välja lugeda ka mulla  $\text{CO}_2$  voogude aegreast, kus Vara kuusiku voog oli kõrgem külmal perioodil (joonis 9a).



Joonis 11. (a) Nelja uurimisala log-lineaarne regressioonimudel mullatemperatuuri (20 cm, °C) ja logaritmitud mulla  $\text{CO}_2$  voogude ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) vahelise seose kohta. Välja on toodud korrigeeritud  $R^2$  väärtused. (b) Nelja uurimisala lineaarne segamudel, kus juhusliku efektina on kaasatud uurimisala.

### 3.2.2 Süsiniku leostumine

Liispõllu uurimisalad kaotasid leostumise läbi süsinikku enim ( $0,12 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Vara kuusikus oli kadu  $0,09 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ , kuid seal tuli kõrge veetaseme tõttu jätta välja nelja kuu (jaanuar, veebruar, märts, aprill) leostumise mõõtmised, mis võis tulemust oluliselt mõjutada. Eelkõige seetõttu, et välja jäänud kevadised kuud näitasid Liispõllu uurimisaladel suurimaid süsiniku leostumise voogusid. Tulemused puuduvad terviklikult Tiksoja männikus, sest sealne veetase oli stabiilselt üle lüsimetri paigaldamise sügavuse (tabel 2).

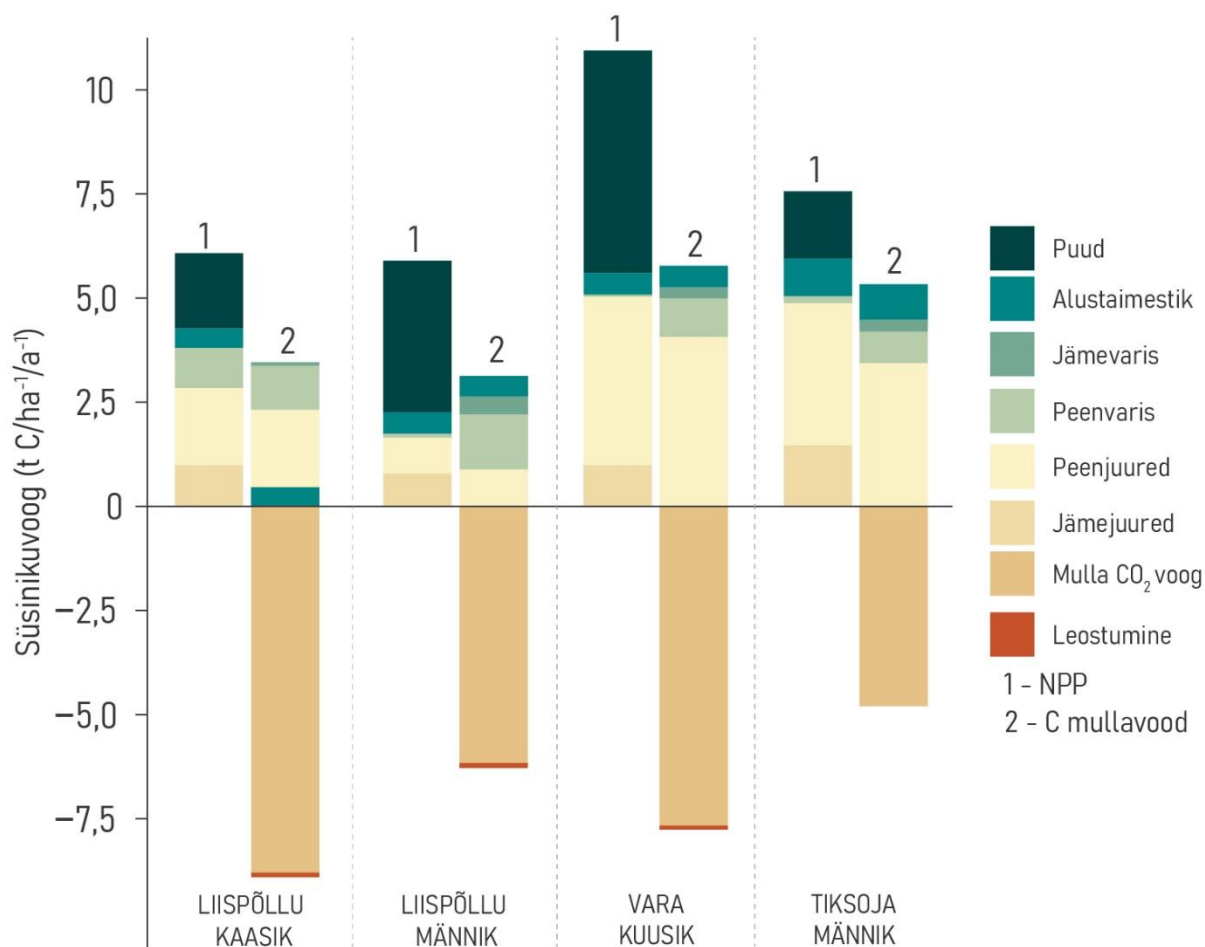
### 3.3 Süsinikubilanss

Ökosüsteemi süsinikubilanss kujuneb ökosüsteemi sisenevate ja väljuvate voogude summast. Mulla süsinikubilanss kujuneb mulda sisenevate ja väljuvate voogude summast. Ülevaate uurimisalade süsiniku sisend- ja väljundvoogudest ja süsinikubilanssidest annab tabel 3. Ökosüsteemi süsinikubilanss jäi positiivseks Vara kuusikus ja Tiksoja männikus. Vara kuusiku ökosüsteem sidus 3,11 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> rohkem kui ökosüsteemist lahkus. Tiksoja süsinikubilanss oli pisut väiksem (2,73 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Mõlemad Liispõllu uurimisalad olid negatiivse süsinikubilansiga, ehkki männikus oli see nullilähedane. See-eest oli suurima mulla CO<sub>2</sub> vooga kaasiku uurimisalal süsinikubilanss -2,7 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>.

Mulla süsinikubilanss oli positiivne vaid Tiksoja männikus (0,54 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), näidates, et mulda sisenev süsinikuvoog on suurem kui sealt väljuv voog. Siiski tuleb meeles pidada, et Tiksoja männiku uurimisalalt puudub süsiniku leostumisest tulenev voog. Suurim süsinikukadu oli Liispõllu kaasiku mullast, koguni 5,44 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>, kus mulla süsiniku väljundvood olid üle kahe korra suuremad kui sisendvood. Väiksema heterotroofse hingamise vooga Liispõllu männiku muld kaotas 3,08 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Suurima mulla süsiniku sisendvooga Vara kuusiku mulla süsinikubilanss oli sellele vaatamata siiski negatiivne (-1,81 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Visuaalset võrdlust uurimisalade süsiniku sisend- ja väljundvoogudest on kujutatud joonisel 12. Kõik ökosüsteemi ja mulla süsiniku sisend ja väljundvood ning nende standardvead on koondatud tabelisse 3.

Tabel 3. Uurimisalade süsiniku sisend- ja väljundvood ± standardviga; mulla süsinikubilanss ning ökosüsteemi NPP ja NECB ± standardviga. \*\* - NPP peenvarise osa koosneb lehtpuude lehe varise voost. Okaspuude lehtede produktsioon kuulub puude produktsiooni sisse.

Voog, t C ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	Uurimisala			
	Liispõllu kaasik	Liispõllu männik	Vara kuusik	Tiksoja männik
<i>Maapealne produktsioon</i>				
(1) Puude produktsioon	1,81 ± 0,18	3,64 ± 0,36	5,34 ± 0,53	1,62 ± 0,16
(2) Puude peenvaris	1,07 ± 0,03	1,34 ± 0,07	0,96 ± 0,14	0,76 ± 0,05
(3) Puude jämevaris	0,08 ± 0,02	0,43 ± 0,05	0,42 ± 0,08	0,29 ± 0,07
(4) Üheaastaste produktsioon	0,08 ± 0,07	0,02 ± 0,02	0,06 ± 0,05	0
(5) Puhmaste produktsioon	0,35 ± 0,10	0,24 ± 0,08	0,2 ± 0,028	0,71 ± 0,28
(6) Sammalde produktsioon	0,03 ± 0,01	0,28 ± 0,03	0,26 ± 0,05	0,19 ± 0,04
<i>Maa-alune produktsioon</i>				
(7) Jämejuurte produktsioon	0,87 ± 0,17	0,78 ± 0,14	0,88 ± 0,09	1,35 ± 0,45
(8) Peenjuurte produktsioon	1,85 ± 0,25	0,86 ± 0,13	4,04 ± 0,53	3,41 ± 0,34
<i>Muld</i>				
(9) Heterotroofne hingamine	8,78 ± 2,20	6,14 ± 1,36	7,66 ± 1,90	4,78 ± 1,30
(10) Metaan	-0,005 ± 0,001	-0,005 ± 0,001	-0,004 ± 0,0004	0,007 ± 0,003
(11) Leostumine	0,12 ± 0,004	0,12 ± 0,01	0,09 ± 0,005	NA
(12) C sisendvoog = (2)+(3)+(4)+(5)+(6)+(8)	3,45 ± 0,28	3,18 ± 0,18	5,94 ± 0,56	5,32 ± 0,46
(13) Mulla C bilanss = (12)-(9)-(10)-(11)	<b>-5,44 ± 2,22</b>	<b>-3,08 ± 1,37</b>	<b>-1,81 ± 1,98</b>	<b>0,54 ± 1,37</b>
<i>Ökosüsteemi produktsioon</i>				
(13) NPP = (1)+(2)**+(4)+(5)+(6)+(7)+(8)	<b>6,05 ± 0,37</b>	<b>5,93 ± 0,42</b>	<b>10,85 ± 0,76</b>	<b>7,51 ± 0,66</b>
(14) NECB = (13)-(9)-(10)	-2,85 ± 2,23	-0,45 ± 1,42	3,11 ± 2,05	2,73 ± 1,45



Joonis 12. Virntulpdiagramm uurimisalade NPP-st ja mulla C voogudest. 0 – joonest ülespoole jäävad sisendvood ja allapoole jäävad väljundvood.

*Monte Carlo* simulatsiooni tulemuste järgi (tabel 4) on uurimisalade ökosüsteemi ja süsinikubilansside 95% usaldusvahemikud laiad, ületades kõigil juhtudel nulli, ehk muutust emiteerijast sidujaks. Seda veab peamiselt suure osatähtsusega heterotroofse hingamise voogude suur variatsioon ruumis ja ajas. Sellest tulenevalt ei saa ühegi uurimisala kohta öelda, et tegu on statistiliselt olulise sidumise või emiteerimisega. Süsinikubilansside 95% usaldusvahemikud on suuremad uurimisaladel, kus on suurem mulla CO<sub>2</sub> voog, *Monte Carlo* simulatsiooni sagedusjaotused on esitatud lisa 3.

Tabel 4. *Monte Carlo* simulatsioonist saadud 95% usaldusvahemikud. Sulgudes keskmine väärtus, sulgude ees 2,5–97,5% usaldusvahemik.

Voog, t C ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	Uurimisala			
	Liispõllu kaasik	Liispõllu männik	Vara kuusik	Tiksoja männik
C sisendvoog	2,35–4,55	1,98–4,3	3,59–8,29	3,30–7,31
Mulla C bilanss	-10,03–1,39	-6,08–0,32	-6,38–2,35	-2,75–3,60
NPP	4,72–7,38	4,51–7,47	8,36–13,47	4,64–10,28
NECB	-7,56–1,27	-3,34–2,64	-1,44–7,46	-1,04–6,34

## 4 ARUTELU

### 4.1 Süsiniku sisendvood

Suurimad süsiniku sisendvood ökosüsteemi ehk kõrgeim NPP oli Vara kuusikus ( $10,85 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), mis on võrreldav Meyer et al. (2013) tulemusega Rootsi analoogses puistus ( $8,3 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), ehkki viimane ei arvestanud metsa alustaimestiku produktsiooni. Tiksoja männiku NPP oli  $7,51 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  hoolimata ebasoodsatest tingimustest nagu kõrge keskmine veetase ja C/N suhe ning mulla happelisus. Sarnaste tingimustega Soome kõdusoomänniku NPP oli väiksem,  $5,3 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  (Minkkinen et al., 2018). Minkkineni tulemustega hoopis lähedasem oli Tiksoja männikust tunduvalt soodsama kasvukohaga Liispõllu männiku NPP ( $5,93 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Sarnane oli ka lähedal asuva Liispõllu kaasiku NPP ( $6,05 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Uri et al. (2017) leidsid, et sarnase vanusega, kuid oluliselt viljakama kasvukohaga kõdusookaasiku NPP oli samas suurusjärgus ( $6,29 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ).

Uurimisalade vahelised erinevused süsiniku sisendvoogude suuruses ja jaotuses olid tingitud puistu struktuurist, peapuuliigist ja mulla omadustest. Regionaalsel skaalal määravad majandatavate metsade puude produktsiooni eeskätt mulla omadused – ja sellest tulenevalt, seal kasvav peapuuliik. Puude maapealne produktsioon oli suurim Vara kuusikus ( $5,34 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), moodustades ligikaudu pool NPP-st. Puude maapealne produktsioon ja osakaal NPP-st oli Liispõllu kaasikus  $1,81 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja 30%, männikus  $3,61 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja 61% ning Tiksoja männikus  $1,62 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja 22%. Need osakaalud näitavad, et puude produktiivsuse vähenemisel suureneb muude ökosüsteemi osade produktiivsuse osakaal NPP-st. Puude produktsioon järgis Ekö et al. (2008) nimetatud liigilist mustrit, kus produktiivseim on kuusk, millele järgneb mänd ja seejärel kask. Peamiste puude kasvu mõjutavate mulla omaduste, nagu lämmastiku sisalduse (Bergh et al., 1999; Hogberg et al., 2021; Näsholm et al., 1998) ja pH (Schoenholtz et al., 2000) poolest on Vara kuusiku kasvukoht produktiivseim. Sealse madala C/N suhte (18,8) tõttu ei kannata puud lämmastiku puuduse all, viies kõrgema produktiivsuse. Teiste uurimisalade tunduvalt kõrgem C/N suhe ei ole puude produktsiooni kontekstis optimaalne. Samuti on Vara kuusikuga võrreldes teiste uurimisalade mullad oluliselt happelisemad, ehkki absoluutväärtuses on ka Vara kuusiku muld happeline. Mulla toitainete sisalduse ja pH olulisust produktsioonile näitavad ka Uri et al. (2017) tulemused, kus Liispõllu kaasiku vanune, kuid oluliselt viljakama mullaga kõdusookaasikus oli puude maapealne produktsioon ligi 25% suurem. Liigniiskus võis produktsiooni piiravat rolli mängida vaid Tiksoja männikus, kus aasta keskmine veetase jäi 30 cm sügavuse juurde. Teistel uurimisaladel langes vegetatsiooniperioodil veetase veepide lähedasele tasemele, mis näitab, et kuivendamise mõju oli pea maksimaalne. Uurimisalade puude produktsiooni võrdlemisel tuleb arvestada, et okaspuude puhul on hinnangutesse kaasatud ka okaste produktsioon, samas kui lehtpuude puhul on arvestatud ainult lehevaba biomassi juurdekasvu. Lehevarise põhjal on siiski võimalik hinnata lehtpuude koguproduktsiooni koos lehtedega, muutes võrdluse uurimisalade vahel lihtsamaks. Selle arvestuse põhjal on Vara kuusiku koguproduktsioon  $5,42 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ , Liispõllu männikus  $3,77 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ , Liispõllu kaasikus  $2,87 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja Tiksoja männikus  $1,85 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ .

Puude jämejuurte produktsiooni hindamiseks kasutati allomeetrilisi seoseid maapealse biomassiga. See tähendab, et suurema maapealse produktsiooniga uurimisaladel oli ka suurem

jämejuurte produktsioon (Buht et al., 2023; Uri et al., 2022). Allomeetriliste seostega hinnati ka puhmaste jämejuurte produktsiooni. Liispõllu männikus ja kaasikus ning Vara kuusikus jäi jämejuurte produktsioon vahemikku 0,78–0,88 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>, millest alustaimestiku juured moodustasid 22–38%. Tiksoja männikus oli see vastavalt 1,35 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> ja 81%. Need allomeetrilised seosed on aga peamiselt välja töötatud mineraalmuldadel kasvavates puistudes täheldatud seoste põhjal. Kõdusoometsades, mis tihtipeale on toitainete piiratud süsteemid, võivad puud suunata suurema osakaalu produktsioonist maa alla (Buht et al., 2023; Reynolds & Thornley, 1982; Uri et al., 2017). Seetõttu on võimalus, et käesolevad jämejuurte produktsiooni hinnangud on alahinnatud, seda eelkõige Liispõllu kaasikus ja männikus ja Tiksoja männikus, mis on lämmastikupiiratud ja madala pH-ga ökosüsteemid. Ehkki metsamajanduslikus kontekstis on suurem maa-alune produktsioon negatiivne nähtus, on see kliima kontekstis positiivne – see tähendab, et raie korral jääb rohkem raskesti lagundatavat süsinikku ökosüsteemi mulda alles. Kõnealune toitainete piiratuse mõju on samuti tuletatud uuringutest mineraalmuldadel (Ding et al., 2021; Ostonen et al., 2011). Kuigi mulla toitainete sisalduse mõju maa-alusele produktsioonile on ilmne, on selle toimimine ja suund turvasmuldades ebaselge ja erinevates uuringutes vastanduv (Bhuiyan et al., 2017; He et al., 2023; Lampela et al., 2023).

Mulla toitaainesisalduse ebaselget mõju maa-alusele produktsioonile turvasmuldade kontekstis illustreerivad hästi Tiksoja männiku ja Vara kuusiku tulemused. Mõlemal alal oli peenjuurte produktsioon suur, moodustades üle 40% kogu ökosüsteemi NPP-st. Samas erines mulla toitainete sisaldus oluliselt – Vara kuusiku C/N suhe oli madalaim (18,8), Tiksoja männikus aga kõrgeim (44,7). Tiksoja männikus, mida iseloomustas happeline ja lämmastikuvaene muld, moodustas puude peenjuurte produktsioon ligi 70% puude maapealsest produktsioonist. Veelgi märkimisväärsem oli alustaimestiku roll – selle peenjuurte produktsioon ületas puude oma enam kui kolmekordselt. Kogu peenjuurte produktsioon (3,41 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) oli seega Tiksoja männikus üle kahe korra suurem kui maapealne NPP. Kõrget peenjuurte produktsiooni vedas tõenäoliselt kombinatsioon mulla omadustest ja alustaimestikule soodsad metsapinna valgustingimused. Vara kuusiku puu peenjuurte produktsiooni osakaal maapealsest produktsioonist oli 55%. Tagasihoidliku alustaimestiku leviku tõttu moodustas puude peenjuurte produktsioon Vara kuusikus 80% kogu peenjuurte produktsioonist (4,04 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Enamasti on kuuskede peenjuurte produktsioon suurem, kui kasel või männil (Hansson et al., 2013). Peamiselt seetõttu, et kuuskede üldine produktsioon on suurem. Liispõllu kaasiku ja männiku peenjuurte produktsiooni osakaal maapealsest produktsioonist oli tunduvalt väiksem, vastavalt 10% ja vaid ligi 3%. Liispõllu männikus moodustasid puude peenjuurte produktsioon kogu peenjuurte produktsioonist vaid 14%, kaasikus oli vastav väärtus pisut suurem (18%). Kõigi uurimisalade peenjuurtel oli suur käibekiirus (1-2 a<sup>-1</sup>), mis võis olla tingitud mulla happelisuse ja peenjuurte käibekiiruse vahelisest positiivsest seosest (Godbold et al., 2003).

Metsa alustaimestiku produktsioon oli nii suhtes kogu NPP-ga kui ka absoluutnumbris suurim Tiksoja männikus (0,9 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Seda soodustasid puude kehvast kasvust tulenevad soodsad metsa aluskorra valgustingimused ja kasvukohatüübile omane laialt levinud atsidoofiilne puhmarinne (Löhmus, 1984), mis moodustas kogu alustaimestiku produktsioonist ligi 80%. Vara kuusikus ja Liispõllu männikus moodustasid hoopis samblad alustaimestiku kogu produktsioonist (vastavalt 0,52 ja 0,54 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) enamuse – tihedam ja produktiivsem metsa puistu muudab valgustingimused metsapinnal kehvemaks, luues seeläbi sammaldele

konkurentsieelise (Kolari et al., 2006). Lehtmetsades on enamasti alustaimestikul soodsamad valgustingimused (Côté et al., 2000; Messier et al., 1998), mis võib anda aimdust, miks Liispõllu kaasikus on sammalde produktioon tunduvalt tagasihoidlikum ja puhmaste produktioon suurem kui lähedal asuvas Liispõllu männikus. Rohttaimede produktioon oli kõigil, sh valgusküllastel uurimisaladel, väike. Uurimisalade happelised mullad võivad pärssida rohttaimede levikut ja produktiooni (Brunet et al., 1996). Vara kuusiku vähem happelisel mullal võib rohttaimede kasvu piirata hoopis metsa aluskorra kehvemad valgustingimused.

Puude peenvarisest tulenev süsinikuvoog oli suurim Liispõllu männikus ( $1,34 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), kuid kõikidel siirdesoo uurimisaladel jäi voog samasse suurusjärku (Vara kuusikus  $0,96 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  ja Liispõllu kaasikus  $1,07 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ). Tiksoja männik oli erand, kus peenvarise voog oli oluliselt väiksem ( $0,76 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ), viidates Tiksoja männiku omasele madalamale puistu produktiivsusele ja väiksemale võrakatvusele. Albrektson (1988) järgi stabiliseerub varise kogus pärast puistu võrade liitumist, mistõttu ei ole puistute vanus ise enam domineeriv tegur varisevoo suuruse määramisel. Käesolevas töös analüüsitud puistud kuuluvad vanusevahemikku 40–60 aastat, mis tähendab, et nende puhul võibki eeldada, et võrade liitumine on üldjuhul saavutatud (va Tiksoja männikus) ja varise kogus seetõttu vanusest olenevalt enam olulisi erinevusi ei näita. Uri et al. (2022) varisevoo uuring näitas, et suurimad erinevused kaskede, kuuskede ja mändide varisevoos ilmnevad just väga noortes või vanades puistutes, samas kui keskealistes puistutes – nagu käesolevas töös käsitletavat alad – on liigiti esinevad erinevused väiksemad ja varisevood absoluutväärtustena üsna sarnased. Liispõllu männiku varisevoo suurus oli kooskõlas Uri et al. tulemustega. Samas jäid Liispõllu kaasiku varisevood Uri et al. (2017; 2022) tulemustega võrreldes väiksemaks – eriti jämevarise osas. Sarnane erinevus ilmnes ka Vara kuusikus, kus peen- ja jämevarise kogus jäi alla nii Uri et al. (2022) kui ka Kriiska et al. (2019) tulemustele. Kuna varisevood võivad aasta lõikes tugevalt varieeruda, on tõenäoline, et erinevused tulenevad vähemalt osaliselt 2023. aasta meteoroloogilistest tingimustest. Kirjandusest on võrdluseks võetud sarnase vanusega metsad, mistõttu ei saa põhjuseks olla ka vanemate metsade suurem jämevärise voog (Uri et al., 2022). Erinevusi võib selgitada lisaks tõik, et võrdluseks välja toodud metsad kasvavad produktiivsematel kasvukohtadel, millega tihtipeale kaasneb suurem varisevoog (Laskowski & Berg, 2006). Liispõllu kaasiku väikese varisevoo tõttu oli koguvarisevoog võrreldav märksa madalama produktiivsusega Tiksoja männikuga. Kuigi Uri et al. (2017) leidsid positiivse seose kasvukoha produktiivsuse ja varisevoo suuruse vahel, ei ilmnenu käesolevas töös sarnast mustrit. Tõenäoliselt on selle põhjuseks väike valim, mis ei võimalda usaldusväärseid üldistusi teha.

## 4.2 Süsiniku väljundvood

Süsiniku väljundvoogudest domineeris selgelt heterotroofne hingamine. Ühelgi uurimisalal ei moodustanud süsiniku leostumine ega  $\text{CH}_4$  emissioonid üle 2% heterotroofsest voost. Siirdesoo alasid – Liispõllu kaasik, Liispõllu männik ja Vara kuusik – iseloomustasid madal veetase, tüsedam akrotelm ja sügavam katotelm mullaolusid, mis soodustasid metaani sidumist (Whalen, 2005). Erandina käitus Tiksoja männik – rabaala – kus kõrge veetase võimaldas mulla  $\text{CH}_4$  emissiooni. Sarnast seost veetaseme ja  $\text{CH}_4$  emissioonide vahel on täheldatud ka Soome kehvasti kuivendatud kõdusoometsades (Ojanen et al., 2010). Tiksoja uurimisala keskmine veetaseme

sügavus maapinnast oli aastalõikes ca 30 cm – Roulet et al. (1993) sõnul on metaani emiteerimise kontekstis kriitiline veetase 25-30 cm, millest kõrgem veetase tähendab enamasti metaani emiteerimist. Siiski puudus Tiksojal tugev korrelatsioon mulla CH<sub>4</sub> voogude ja veetaseme vahel, mis tuleneb mõõtmispunktide ja aastaegade vahelisest erinevustest – suvisel perioodil oli kraavile lähimas punktis muld metaani siduja, samas kui kahes teises punktis emiteerija. Veetaseme ja metaanivoogude korrelatsioon oli selgem siirdesoo aladel, kus veetaseme alanemine suurendas CH<sub>4</sub> sidumist.

Süsiniku leostumise osakaal kogu süsiniku väljundvoogudest jäi tagasihoidlikuks. Leostumise tulemuste tõlgendamine on keeruline, kuna kasutatud plaatlüsimeetrid on varem rakendatud peamiselt mineraalmuldade uurimiseks. Mineraalmuldades esinevad selgelt eristuvad horisondid, sh orgaaniline kiht, mida turvasmuldades sageli ei eristu. Seetõttu ei pruugi 40 cm sügavusele paigaldatud lüsimeetrid hõlmata kogu turbakihi orgaanilist ulatust, mistõttu võib süsiniku leostumise voog olla alahinnatud. Samas võib sügavamal paiknev vanem turvas olla vähem labiilne (M. G. Evans et al., 2022), mistõttu on selle panus süsiniku leostumisse tõenäoliselt väiksem kui pealmise kihi värskemal orgaanikal. Sellegipoolest jäävad tulemused sarnasesse suurusjärku Rootsi ja Soome kõdusoometsade kraavidest mõõdetud DOC vooga (Rantakari et al., 2010; Tong et al., 2024).

Heterotroofne hingamine oli kõigil uurimisaladel intensiivne ja enamasti ületas kirjanduses varasemalt esitatud väärtuseid (Ojanen et al., 2010; Salm et al., 2012; Uri et al., 2017). Siiski leidsid Minkkinen et al. (2018) Soomes, et toitainevaese ja kehva kuivendusemõjuga männi enamusega kõdusoometsa aastane mulla CO<sub>2</sub> voog oli 4,5 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>, mis on lähedal sarnaste omadustega Tiksoja männiku voole (4,78 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Vara kuusiku mulla CO<sub>2</sub> voog (7,66 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) jäi sarnasesse suurusjärku Meyer et al. (2013) mõõdetud vooga samuti viljakas kõdusookuusikus Rootsis. Liispõllu kaasiku heterotroofne CO<sub>2</sub> voog oli uurimisalade vahel suurim (8,78 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) – see oli 2,5 t suurem kui Uri et al. (2017) mõõdetud voog sarnase vanusega kõdusoo kaasikust. Olgugi, et Uri et al. (2017) käsitletud kõdusoo kaasiku muld oli kolm korda madalama C/N suhtega, pea kahe võrra suurem pH<sub>KCl</sub> tasemega ja suurema lehevarise hulgaga – tingimused, mis viitavad kõrgemale mikrobioloogilise aktiivsusele ja seega suuremale mulla CO<sub>2</sub> voole (Chapin III et al., 2011; Fenner & Freeman, 2011; Waring & Running, 2010). Nende omaduste olulist mõju heterotroofsetele CO<sub>2</sub> voogudele näitab joonis 11b, kus mulla CO<sub>2</sub> voogude baastase (ehk voo suurus 0° C juures) on suurim Vara kuusikus. Seal on uurimisaladest madalaim C/N suhe ja kõrgeim pH. Samas on isegi kõrge C/N suhte ja madala pH-ga Tiksoja männiku CO<sub>2</sub> vood suuremad kui Ojanen et al. (2010) mõõdetud väärtused toitainerikastel kasvukohtadel Soomes.

On mitmeid potentsiaalseid põhjuseid, miks käesoleva töö uurimisalade mulla CO<sub>2</sub> vood nõnda kõrged olid. Esiteks on kuivendamise mõju tugev ning siirdesoo aladel on vegetatsiooniperioodil veetase üldiselt väga madal. Juunist septembrini oli kõigil siirdesoo aladel keskmine veetase alla 70 cm maapinnast, mis tähendab tüsedamat aeroobselt lagunevat mulla kihti. See jääb siiski alla optimaalse veetaseme sügavuse (61 cm), mille juures on turba lagunemisest tulenev CO<sub>2</sub> voog suurim (Mäkiranta et al., 2009; Ojanen & Minkkinen, 2019). Siiski sõltub see optimaalne sügavus mullavee kapillaarse liikumise võimest, mida mõjutab peamiselt turba tihedusest (Schlotzhauer & Price, 1999). Kuna uurimisalade mulla mahukaal erineb oluliselt (lisa 4), võib ka optimaalne veetase uurimisalade vahel erineda. Samuti oli Liispõllu kaasiku mulla CO<sub>2</sub>

voogude baasväärtus ligilähedane Liispõllu männiku voogude baasväärtusele (joonis 11b), vaatamata sellele, et männiku veetase oli oluliselt kõrgem. See viitab asjaolule, et juba madala veetaseme juures on mõju milleski muus, nt mulla omadustes või peapuuliigis. Teine potentsiaalne põhjus seisneb heterotroofse CO<sub>2</sub> voo mõõtmise meetodikas. Heterotroofse CO<sub>2</sub> voo mõõtmisalalt eemaldati kogu elus taimestik (sh samblad), et välistada kogu autotroofse hingamise komponent. Albeedo vähenemise tõttu võib muld intensiivsemalt soojeneda, tõstes selle mikrobioloogilist aktiivsust. Uri et al. (2017) kasutasid küll juureeraldusmeetodit, kuid jätsid sambla eemaldamata. Sambla isoleerivad omadused mullale võisid hoida sealset mullatemperatuuri madalamana (Startsev et al., 2007; Turetsky et al., 2010), viies madalamate voodeni. Kuna temperatuuri mõju mulla heterotroofsele hingamisele on eksponentsiaalne, siis mõjutavad ka väikesed temperatuurierinevused oluliselt voogude suurust (Kirschbaum, 1995). Lisaks oli mullatemperatuur peamine faktor kirjeldamaks heterotroofse CO<sub>2</sub> voogude varieeruvust ( $R^2 = 0,86-0,87$ ) (joonis 11a). Mõõtmise meetodikast tulenevalt ei saa ka põhjendada uurimisalade suuri voogusid kõrge peenjuurte produktsiooniga – uute juurte juurdepääs oli meetodiga välistatud ning vanad, läbi lõigatud juured, ei mõjutanud tulemusi, kuna mõõtmiste ajaks oli juureeraldusest möödas kaheksa kuud. Viimaks võib potentsiaalne põhjus peituda käesoleva töö uurimisalade ülesehituses. Mööda kuivendusgradienti paigutatud mõõtmisalad olid aastase emissiooni kujunemises võrdse kaaluga. See võib tähendada, et mõne mõõtmisala voog on metsaökosüsteemi kontekstis kas ala- või ülehinnatud.

Liispõllu kaasiku suurem CO<sub>2</sub> voog võrreldes teiste uurimisaladega oli tõenäoliselt tingitud mullatemperatuuri erinevusest – lehtmetsas jõuab rohkem päikesekiirgust mullapinnale (Côté et al., 2000; Messier et al., 1998), seeläbi tõstes metsapinna temperatuuri. Sealne vegetatsiooniperioodi mediaantemperatuur oli ~2°C kõrgem kui Vara kuusikus (joonis 6a). Seda arvestades võib isegi viljakamal ja peenjuurte rikkamal Vara kuusikul olla väiksem mulla CO<sub>2</sub> voog (7,66 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), kui Liispõllu kaasikus. Samuti võib mõju avaldada tõik, et kase varis on lihtsamini lagundatav kui okaspuude varis (Chapin III et al., 2011; McGroddy et al., 2004). Sama põhjus võib osaliselt seletada Liispõllu männiku väiksemaid mulla CO<sub>2</sub> vooge võrreldes kaasikuga. Kaks lähestikku asuvat Liispõllu uurimisala on omaduste poolest väga sarnased (joonis 7), mis tähendab, et arvatav erinevus voogude magnituudis tulenebki peamiselt peapuuliigi mõjust. Kindlasti on oluline osa ka asjaolul, et Liispõllu männiku keskmine mullatemperatuur on kaasiku uurimisalaga võrreldes madalam. Varasemalt on märgitud, et lehtpuude peenjuured on lihtsamini lagundatavad (Strukelj et al., 2013), kuid selle mõju heterotroofsetel CO<sub>2</sub> voogudel ei saa arvestada kasutatud meetodika tõttu. Uurimisalade vahelisi erinevusi mulla CO<sub>2</sub> voogudes võib põhjendada ka mahukaal. Ojanen et al. (2013) on välja toonud, et kõrgema mahukaaluga turvasmullas on suurem mass turvast aeroobses keskkonnas sama ruumala ühiku kohta, mis võib tähendada seeläbi suuremaid mulla CO<sub>2</sub> vooge. Liispõllu kaasiku turvasmulla mahukaal oli uurimisaladest suurim, sellele järges Liispõllu männik, Vara kuusik ja seejärel Tiksoja männik (joonis 5).

Mulla CO<sub>2</sub> vood varieerusid tugevalt uurimisalade siseselt, sest mõõtmisalad (A, B, C) olid paigutatud kuivenduskraavist kaugenevale transektile. See tähendab, et mõõtmisalal A oli veetase oluliselt madalam, kui mõõtmisaladel B või C. Standardhälbe kasutamine selle andmestiku puhul oleks olnud andmete varieeruvuse kirjeldamise seisukohalt väheinformatiivne, kuna vood ei järginud normaaljaotust. Seega kasutati heterotroofsete CO<sub>2</sub> voogude varieeruvuse

hindamiseks *bootstrap*-meetodit. Sellest nähtus, et mulla CO<sub>2</sub> voogude usaldusvahemikud on väga laiad. Voogude varieeruvus oleks oluliselt väiksem, kui hinnata alamala sisest, mitte alamalade vahelist variatsiooni – ehk kasutada stratifitseeritud valimit. Küll aga annaks antud meetodiline lähenemine võimaluse hinnata täpsemini vaid mulla CO<sub>2</sub> vooge mõõtmisalast A mõõtmisalani C, mitte kogu metsaökosüsteemi mulla CO<sub>2</sub> voogu. Kuna töö eesmärk oli hinnata kogu metsaökosüsteemi süsinikubilanssi, oli valitud lähenemine meetodiliselt sobivam, kuid takistab statistiliselt oluliste järelduste tegemist.

### 4.3 Ökosüsteemide süsinikubilanss

Kahe uurimisala ökosüsteemi süsinikubilanss oli positiivne, mis tähendab, et seal seoti rohkem süsinikku kui emiteeriti. Tiksoja männik sidus 2,73 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> rohkem süsinikku, kui ökosüsteemist väljus. Positiivne bilanss tulenes eelkõige kõrgest NPP-st (eriti maa-alune produktsioon) ja võrdlemisi madalast mulla CO<sub>2</sub> voost. Ehkki Tiksoja männik oli ainuke metaani emiteeriv uurimisala, ei omanud see olulist rolli süsinikubilansi kujunemisele. Loomulikult oleks metaani roll suurem, kui arvestada selle globaalse soojenemise potentsiaali. Tiksoja männiku süsinikubilanss oli samas suurusjärgus Minkinen et al. (2018) tulemustega sarnases ökosüsteemis Soomes. Vaatamata intensiivsele heterotroofsele hingamisele oli Vara kuusiku süsinikubilanss samuti positiivne (3,20 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Seda vedas peamiselt suur puude ja peenjuurte produktsioon. Vara kuusiku ökosüsteem oli oluliselt suurem süsiniku siduja, kui võrreldav viljakas kõdusookuusik Rootsis (Meyer et al., 2013), kus mulla CO<sub>2</sub> voog oli Vara kuusikuga võrreldav, kuid NPP oluliselt madalam. Liispõllu männiku süsinikubilanss jäi nullilähedaseks (-0,45 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) erinevdes Lohila et al. (2011) tulemustest, kus leiti, et sarnane, kuid pisut noorem ökosüsteem on süsiniku siduja (2,4 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Liispõllu kaasikus oli süsinikubilanss negatiivne (-2,85 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). See on vastupidine Uri et al. (2017) tulemustele, kus leiti, et kõdusoo kaasikud muutuvad süsinikku emiteerivateks ökosüsteemideks alles puistu küpsusvanuses. Peamine erinevus Uri et al. (2017) tulemustega oli Liispõllu kaasiku oluliselt suurem heterotroofsest hingamisest tulenev CO<sub>2</sub> voog. Tulemusi tõlgendades tuleb meeles hoida, et positiivne majandatava metsaökosüsteemi süsinikubilanss näitab selle lühiajalist süsiniku sidumise võimet, sest raiega viiakse ökosüsteemist suur osa sinna kogunenud süsinikust minema.

Pikaajalist mõju kliimale näitab metsaökosüsteemi mulla süsinikubilanss. Mulla süsinikubilanss oli positiivne vaid Tiksoja männikus (0,54 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) tänu väiksemale heterotroofsele hingamisele ja suuremale alustaimestiku ja peenjuurte produktsioonile. Analoogne ökosüsteem Soomes omas samuti sarnast mulla süsinikubilanssi (0,6 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>) (Minkinen et al., 2018). Suurim süsinikukadu oli Liispõllu kaasiku mullast, koguni 5,43 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Liispõllu männiku uurimisalal, kus oli kaasikuga sarnane mulla süsiniku sisendvoog, kuid väiksem mulla CO<sub>2</sub> emissioon, kaotas muld 3,09 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Produktiivse Vara kuusiku mulla süsinikubilanss oli -2,12 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>. Vastandlikud tulemused ökosüsteemi ja mulla süsinikubilansside osas näitavad, kuivõrd oluline on ökosüsteemi eri osade süsinikuvaru muutuste hindamine. Kuna puude varise voo mõju mulla süsinikubilansile on uurimisalati sarnane, kujunesid määravaks maa-aluse produktsiooni sisendvood. Nende panus varieerus oluliselt uurimisalade lõikes. Tiksoja ja Liispõllu uurimisaladel mängis võtmerolli metsa alustaimestiku peenjuurte produktsioon, mis ületas oluliselt puude oma. Juurtel on heterotroofse hingamise kõrval määrav

tähtsus mulla süsinikubilansi kujunemisele. Samas on maa-aluse produktsiooni suurust mõjutavate faktorite mõju turvasmuldades siiani ebaselge. Ehkki jämejuurte produktsiooni ei ole käesolevas töös mulla süsiniku sisenditesse kaasatud, omavad need pikaajaliselt arvestatavat mõju. Allomeetriliste hinnangute põhjal jääb pärast raiet ökosüsteemi rohkem kui 20% puu biomassist – peamiselt jämejuurte ja kännu näol – ning see süsinik võib oluliselt panustada mulla süsinikuvarude kasvu tulevikus.

*Monte Carlo* simulatsiooniga hinnatud ökosüsteemi ja mulla süsinikubilansside usaldusvahemikud (95%) olid laiad ning ületasid kõigil uurimisaladel nulli piiri (tabel 4). Seetõttu ei saa öelda ühegi uurimisala kohta, et seal toimus statistiliselt oluline sidumine või emiteerimine. Ebakindlust vedasid peamiselt mulla CO<sub>2</sub> vood, mille ruumiline ja temporaalne varieeruvus seda tingis. Kuna mulla CO<sub>2</sub> vood olid süsinikubilansi komponentide vahel kõige suurema kaaluga, mõjutas nende lai usaldusvahemik oluliselt kogu süsinikubilansi usaldusvahemiku kujunemist. Siiski on mulla CO<sub>2</sub> voogude suur varieeruvus teiste komponentidega võrreldes indikaator, et mulla heterotroofse hingamise emissioonid on väga tundlikud keskkonnamuutuste suhtes. Süsinikubilansi usaldusvahemikku oleks oluliselt kitsendanud mulla CO<sub>2</sub> voogude puhul stratifitseeritud valimi kasutamine, kus voo suuruste variatsiooni oleks võrreldud vaid ühe mõõtmisala sees. Siiski ei läheks see kokku töö eesmärkidega, kuna sel juhul kehtiks see kitsam usaldusvahemik vaid transektil esimesest mõõtmispunktist (A) viimaseni (C), mitte terves metsaökosüsteemis. Süsinikubilansside usaldusvahemikud näitavad andmete ruumilist ja ajalist varieeruvust. Seetõttu peegeldavad hinnatud usaldusvahemikud mitte ainult mõõtemääramatust, vaid ka andmete ruumilist ja ajalist varieeruvust. Neid võib vaadelda kui võimalike süsinikubilansside ulatust uuritava ökosüsteemi sees, mitte ainult kui ühe aasta keskmise süsinikubilansi määramatust.

Mulla süsinikuvaru kasvatamine või säilitamine kuivendatud turvasmuldadega ökosüsteemides on kliimamuutuste kontekstis kriitilise tähtsusega, kuna need ökosüsteemid on praegu märkimisväärsed kasvuhoonegaaside allikad, moodustades ligikaudu 5% inimtekkeliste emissioonide kogumahust (Günther et al., 2020). Atmosfääris kasvav kasvuhoonegaaside kontsentratsioon tõstab Maa keskmist temperatuuri, millel on eksponentsiaalne mõju mulla CO<sub>2</sub> emissioonidele (Kirschbaum, 1995) – erinevalt biomassi juurdekasvust, mille kasvutempo ei järgi sama loogikat. Eriti haavatavad on kuivendatud turvasmullad külmemates kliimavööndites, kus temperatuuri tõusul on mulla hingamisele esialgu veelgi tugevam mõju (Byun et al., 2021; Kirschbaum, 1995; Liu et al., 2024). Mulla süsinikuvaru suurendamisel on kliimale pikaajaline jahutav mõju. See-eest positiivsel ökosüsteemi süsinikubilansil on mõju kliimale vaid lühiajalisel skaalal. Siiski ei tohiks lühiajalise süsinikusidumise tähtsust alahinnata – isegi ajutine kasvuhoonegaaside kontsentratsiooni vähendamine võib aidata vältida pöördumatute protsesside käivitumist, näiteks kriitiliste tagasisidemehhanismide aktiveerumist.

## KOKKUVÕTE

Magistritöö raames hinnati biomeetrilise meetodiga nelja kuivendatud kõdusoometsa ökosüsteemi ja mulla aastast süsinikubilanssi eesmärgiga mõista, kuidas erinevad peapuuliigid, mullaomadused ja keskkonnategurid mõjutavad süsiniku sidumist või emiteerimist. Uurimisalad – kaks männikut, üks kaasik ja üks kuusik – paiknesid siirdesoo- või rabamuldadel ning erinesid oluliselt nii süsinikuvoogude, mulla kui ka ökosüsteemi C bilansside poolest. Ökosüsteemi tasandil olid süsinikubilansid positiivsed Vara kuusikus ja Tiksoja männikus, kus seoti vastavalt 3,1 ja 2,7 t C ha<sup>-1</sup> aastas rohkem kui ökosüsteemist eraldus. Positiivset bilanssi kujundas eelkõige kõrge netoprimaarproduktioon (NPP), eriti maa-aluses biomassis. Liispõllu männikus jäi bilanss nullilähedaseks, samas kui Liispõllu kaasikus oli see tugevalt negatiivne (–2,85 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), mis näitab, et kõdusoo ökosüsteemi süsinikubilanss võib vaatamata metsataimestiku kõrgemale produktioonile olla negatiivne.

Mulla süsinikubilanss oli positiivne vaid Tiksoja männikus (0,54 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), mida toetas madal heterotroofne hingamine ning suur alustaimestiku ja peenjuurte produktioon. Kõige suurem süsinikukadu mullast ilmnis Liispõllu kaasikus (–5,4 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>), kus emissioon ületas mulla süsinikusisendi mitmekordselt. Liispõllu männikus, kus sisend oli samas suurusjärgus, kuid emissioon väiksem, oli bilanss samuti negatiivne (–3,08 t C ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>). Vara kuusikus oli mulla süsinikubilanss negatiivne hoolimata kõrgest maa-alusest süsiniku sisendist. Liispõllu ja Tiksoja aladel moodustas maa-alusest produktioonist suurema osa metsa alustaimestik, mis rõhutab, et mulla süsinikubilansi seisukohalt on oluline mitte ainult puude, vaid ka muude metsakoosluse komponentide panus. Kuivendatud turvasmuldadele iseloomulikult olid metaanivood siirdesooaladel negatiivsed, samas kui kõrgema veetasemega Tiksoja rabamullal esines positiivne metaanivoog. Nii metaanivood kui ka süsiniku leostumine omasid kogu süsinikubilansi kujunemisel tagasihoidlikku rolli.

Erinevusi uurimisalade vahel tingisid mitmed tegurid. Mulla CO<sub>2</sub> vood olid mulla süsinikubilansi seisukohalt kõige suurema osatähtsusega ning nende varieeruvust selgitas peamiselt mulla temperatuur. Samuti mõjutasid neid vooge uuringuala spetsiifilised tingimused, nagu veetase, peapuuliik ja mulla omadused. Puude maapealne produktioon sõltus peamiselt mulla toitainesisaldusest ja puuliigist – kõige produktiivsem oli toitainerikkal mullal kasvav kuusik, vähim juurdekasv esines Tiksoja männikus, kus kasvu pärssis nii toitainete piiratus kui ka kõrge veetase. Mulla toitainete sisalduse ja maa-aluse produktiooni vahel otsest seost ei ilmnenu. Kõrgeim maa-alune produktioon esines toitainete sisalduse poolest vastandlikel aladel, jäädes madalamaks vahepealsetel aladel. See viitab vajadusele uurida süsiniku allokatsiooni mustreid sügavamalt just turvasmuldade kontekstis. Alustaimestiku produktiooni suurus oli tõenäoliselt seotud valgusoludega metsapinnal, olles suurim Tiksoja männikus ja Liispõllu kaasikus. Metsapinnale jõudnud varise hulk ei järginud kirjanduses välja toodud seoseid, mis võib olla seotud aastaspetsiifiliste meteoroloogiliste tegurite mõjuga.

Töö tulemused näitasid, et kõdusoometsade pikaajalist mõju kliimale näitav mulla süsinikubilanss oli negatiivne uurimisaladel, kus kuivenduse mõju oli tugev. Ainus uurimisala, kus mulla süsinikubilanss oli positiivne, oli Tiksoja männik – seal oli kuivenduse mõju oluliselt nõrgem. Lisaks kuivenduse mõjule mängib kõdusoometsade pikaajalise kliimamõju kujunemisel kesket rolli süsiniku allokatsioon. Isegi kui maa-alune produktioon ei ületa CO<sub>2</sub> emissioone,

tähendab selle suurenemine mulla süsinikuvaru tagasihoidlikumat vähenemist. Seega on kliimamõju hindamiseks vältimatu, et süsinikubilanssi käsitletaks nii ökosüsteemi kui ka mulla tasandil eraldi.

Süsinikubilansside laiad usaldusvahemikud näitasid, et kõdusoometsade süsinikuvood varieeruvad ruumis palju. Seetõttu on süsinikubilansi hindamisel biomeetriliste meetodite abil äärmiselt oluline, et uurimisala valik ja ülesehitus oleks ökosüsteemi kontekstis piisavalt esinduslik. See tähendab mõõtmiste suuremat ruumilist ja temporaalset esindatust. Kõdusoometsade kliimamõjude paremaks mõistmiseks tuleb jätkata nende uurimist eri vanuse, liigilise koosseisu ja mullaga ökosüsteemides.

# **Carbon balance of drained transitional bog and raised bog forests**

**Joosep Truupõld**

## **SUMMARY**

This Master's thesis assessed the annual carbon balance of four managed forest ecosystems located on drained peat soils in Estonia: three transitional mire sites (Downy birch, Scots pine, and Norway spruce stands) and one bog site (Scots pine stand). The primary objective was to quantify carbon fluxes at both the ecosystem and soil levels and to evaluate the influence of species composition, soil properties, and environmental conditions on these fluxes.

The research relied on biometric methods to estimate both carbon inputs and outputs at the ecosystem and soil levels. Input fluxes included above- and belowground production of trees and understory vegetation, as well as tree litterfall. Tree aboveground production was assessed using the model tree approach, while belowground coarse root production was estimated through established allometric relationships. Belowground production of understory biomass was determined through direct sampling, whereas its coarse root production was also derived from known allometric equations. Fine root production of both trees and understory vegetation was quantified using root ingrowth cores. Litterfall fluxes were measured with littertraps.

Output fluxes consisted of soil heterotrophic respiration, methane emissions, and dissolved organic carbon (DOC) leaching. Heterotrophic respiration was measured using the trenching method to exclude root autotrophic respiration, with CO<sub>2</sub> fluxes measured by a portable gas analyzer. Methane emissions were assessed using static opaque chambers placed on collars installed in the forest floor, with gas samples collected and analyzed in the laboratory via gas chromatography. DOC leaching was measured using plate lysimeters installed at soil depth. Additionally, a range of environmental variables was recorded, including soil moisture, soil temperature, and water parameters such as pH, temperature, electrical conductivity, air pressure, and oxygen saturation. Soil chemical properties were analyzed from soil cores, while physical characteristics were determined using soil pits. Data collection spanned two years, from June 2022 to June 2024, with soil carbon fluxes measured biweekly. Carbon balances were compiled using data from the year 2023. To estimate the uncertainty of the calculated balances, Monte Carlo simulations were applied.

The results showed a clear difference between the carbon balances at the ecosystem and soil levels. At the ecosystem scale, two sites (a nutrient-rich spruce stand and a nutrient-poor pine stand) acted as net carbon sinks. However, all sites with stronger drainage impacts exhibited a negative carbon balance at the soil level. Only the pine bog forest, with a higher average water table, maintained a positive soil carbon balance due to limited carbon emissions and high root productivity. Carbon allocation patterns and environmental sensitivity of heterotrophic respiration emerged as key factors influencing soil carbon dynamics.

The wide confidence intervals of the carbon balances indicated that carbon fluxes in drained forested peatlands exhibit high spatial variability. Therefore, when estimating carbon balances using biometric methods, it is essential that the selection and design of study areas are sufficiently representative within the context of the ecosystem. This implies greater spatial and temporal

coverage of measurements. To better understand the climate impacts of forested drained peatlands, further research is needed across ecosystems differing in stand age, species composition, and soil characteristics.

## **TÄNUAVALDUSED**

Suur tänu Kaido Soosaarele oskusliku ja pühendunud juhendamise eest ning arendavate võimaluste loomise eest. Võimalus osaleda uurimisalade ettevalmistamises ja hilisemas andmekogumises andis mulle väärtusliku kogemuste pagasi ja teadmised, mis mängisid olulist rolli magistritöö valmimisel. Samuti tänan Reti Rannikut, kes toetas mind kogu tööprotsessi vältel mitmekülgset, hoolimata seitsmetunnisest ajavahest. Lisaks avaldan tänu Veiko Urile, Ivika Ostonenile ja nende meeskondadele, kelle mõõtmised ja teadmised löid aluse kogu süsinikubilansi koostamiseks.

## KASUTATUD KIRJANDUS

*Aastaraamat Mets 2019*. (2020). Eesti keskkonnaagentuur.

Ackerly, D. D., & Reich, P. B. (1999). Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: A comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, *86*(9), 1272–1281.

Aitkenhead, J., & McDowell, W. H. (2000). Soil C: N ratio as a predictor of annual riverine DOC flux at local and global scales. *Global biogeochemical cycles*, *14*(1), 127–138.

Albrektson, A. (1988). Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *3*(1–4), 333–342.

Aosaar, J., Mander, Ü., Varik, M., Becker, H., Morozov, G., Maddison, M., & Uri, V. (2016). Biomass production and nitrogen balance of naturally afforested silver birch (*Betula pendula* Roth.) stand in Estonia. *Silva Fennica*, *50*(4).

Arias, P. A., Bellouin, N., Coppola, E., Jones, R. G., Krinner, G., Marotzke, J., Naik, V., Palmer, M. D., Plattner, G.-K., Rogelj, J., Rojas, M., Sillmann, J., Storelvmo, T., Thorne, P. W., Trewin, B., Achuta Rao, K., Adhikary, B., Allan, R. P., Armour, K., ... Zickfeld, K. (2021). Technical Summary. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Toim), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (lk 33–144). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.002>

Åström, M., Aaltonen, E.-K., & Koivusaari, J. (2001). Effect of ditching operations on stream-water chemistry in a boreal forested catchment. *Science of the Total Environment*, *279*(1–3), 117–129.

Averill, C., Turner, B. L., & Finzi, A. C. (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, *505*(7484), 543–545. <https://doi.org/10.1038/nature12901>

Bader, C., Müller, M., Schulin, R., & Leifeld, J. (2018). Peat decomposability in managed organic soils in relation to land use, organic matter composition and temperature. *Biogeosciences*, *15*(3), 703–719.

Baldocchi, D. D. (2003). Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: Past, present and future. *Global change biology*, *9*(4), 479–492.

Beaulne, J., Garneau, M., Magnan, G., & Boucher, É. (2021). Peat deposits store more carbon than trees in forested peatlands of the boreal biome. *Scientific Reports*, *11*(1), 2657. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82004-x>

Becquer, A., Guerrero-Galán, C., Eibensteiner, J. L., Houdinet, G., Bücking, H., Zimmermann, S. D., & Garcia, K. (2019). Chapter Three—The ectomycorrhizal contribution to tree nutrition. F. M. Cánovas (Toim), *Molecular Physiology and Biotechnology of Trees* (Kd 89, lk 77–126). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2018.11.003>

- Berg, B., McClaugherty, C., & others. (2008). *Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer.
- Bergh, J., Linder, S., Lundmark, T., & Elfving, B. (1999). The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest ecology and management*, 119(1–3), 51–62.
- Bhuiyan, R., Minkkinen, K., Helmisaari, H.-S., Ojanen, P., Penttilä, T., & Laiho, R. (2017). Estimating fine-root production by tree species and understorey functional groups in two contrasting peatland forests. *Plant and Soil*, 412, 299–316.
- Bird, J. A., & Torn, M. S. (2006). Fine roots vs. Needles: A comparison of 13 C and 15 N dynamics in a ponderosa pine forest soil. *Biogeochemistry*, 79, 361–382.
- Black, K., Bolger, T., Davis, P., Nieuwenhuis, M., Reidy, B., Saiz, G., Tobin, B., & Osborne, B. (2007). Inventory and eddy covariance-based estimates of annual carbon sequestration in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) forest ecosystem. *European Journal of Forest Research*, 126, 167–178.
- Blok, D., Sass-Klaassen, U., Schaepman-Strub, G., Heijmans, M., Sauren, P., & Berendse, F. (2011). What are the main climate drivers for shrub growth in Northeastern Siberian tundra? *Biogeosciences*, 8(5), 1169–1179.
- Bond-Lamberty, B., & Gower, S. T. (2007). Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. *Oecologia*, 151, 584–592.
- Bond-Lamberty, B., Wang, C., & Gower, S. T. (2004). Net primary production and net ecosystem production of a boreal black spruce wildfire chronosequence. *Global Change Biology*, 10(4), 473–487.
- Brouns, K., Keuskamp, J. A., Potkamp, G., Verhoeven, J. T., & Hefting, M. M. (2016). Peat origin and land use effects on microbial activity, respiration dynamics and exo-enzyme activities in drained peat soils in the Netherlands. *Soil Biology and Biochemistry*, 95, 144–155.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., & Tyler, G. (1996). Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests—Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest ecology and management*, 88(3), 259–272.
- Buchmann, N., & Schulze, E.-D. (1999). Net CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes of terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(3), 751–760.
- Buht, M., Padari, A., Aosaar, J., Varik, M., Aun, K., Uri, M., Becker, H., Kukumägi, M., Sepaste, A., & Uri, V. (2023). Biomass allocation and equations for silver birch (*Betula pendula*) and downy birch (*Betula pubescens*) in Estonia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 38(7–8), 486–496. <https://doi.org/10.1080/02827581.2023.2273250>
- Byun, E., Rezanezhad, F., Fairbairn, L., Slowinski, S., Basiliko, N., Price, J. S., Quinton, W. L., Roy-Léveillé, P., Webster, K., & Van Cappellen, P. (2021). Temperature, moisture and freeze–thaw controls on CO<sub>2</sub> production in soil incubations from northern peatlands. *Scientific reports*, 11(1), 23219.
- Campioli, M., Malhi, Y., Vicca, S., Luysaert, S., Papale, D., Peñuelas, J., Reichstein, M., Migliavacca, M., Arain, M. A., & Janssens, I. A. (2016). Evaluating the convergence between

- eddy-covariance and biometric methods for assessing carbon budgets of forests. *Nature Communications*, 7(1), 13717. <https://doi.org/10.1038/ncomms13717>
- Carleton, T., & Maycock, P. (1981). Understorey–canopy affinities in boreal forest vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 59(9), 1709–1716.
- Chapin, F. S., Woodwell, G. M., Randerson, J. T., Rastetter, E. B., Lovett, G. M., Baldocchi, D. D., Clark, D. A., Harmon, M. E., Schimel, D. S., Valentini, R., Wirth, C., Aber, J. D., Cole, J. J., Goulden, M. L., Harden, J. W., Heimann, M., Howarth, R. W., Matson, P. A., McGuire, A. D., ... Schulze, E.-D. (2006). Reconciling Carbon-cycle Concepts, Terminology, and Methods. *Ecosystems*, 9(7), 1041–1050. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0105-7>
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science & Business Media.
- Chen, G., Yang, Y., Guo, J., Xie, J., & Yang, Z. (2011). Relationships between carbon allocation and partitioning of soil respiration across world mature forests. *Plant Ecology*, 212, 195–206.
- Cleve, K. van, Chapin, F., Flanagan, P., Viereck, L., & Dyrness, C. (1986). *Forest ecosystems in the Alaskan taiga: A synthesis of structure and function*. Springer.
- Clymo, R. (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 303(1117), 605–654.
- Coleman, D. C., Callaham, M. A., & Crossley Jr, D. (2017). *Fundamentals of soil ecology*. Academic press.
- Cornelissen, J. H., Lang, S. I., Soudzilovskaia, N. A., & During, H. J. (2007). Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of botany*, 99(5), 987–1001.
- Côté, L., Brown, S., Paré, D., Fyles, J., & Bauhus, J. (2000). Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(8–9), 1079–1090.
- Cotrufo, M. F., & Lavelle, J. M. (2022). Soil organic matter formation, persistence, and functioning: A synthesis of current understanding to inform its conservation and regeneration. *Advances in agronomy*, 172, 1–66.
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global change biology*, 19(4), 988–995.
- Coutand, C., Dupraz, C., Jaouen, G., Ploquin, S., & Adam, B. (2008). Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees: Demonstration with young *Prunus avium* trees. *Annals of botany*, 101(9), 1421–1432.
- Cropper Jr, W. P., & Gholz, H. L. (1994). Evaluating potential response mechanisms of a forest stand to fertilization and night temperature: A case study using *Pinus elliottii*. *Ecological Bulletins*, 154–160.
- Cuevas, E., & Medina, E. (1988). Nutrient dynamics within amazonian forests: II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76, 222–235.

- Curtis, P. S., Hanson, P. J., Bolstad, P., Barford, C., Randolph, J., Schmid, H., & Wilson, K. B. (2002). Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, *113*(1–4), 3–19.
- De Vries, W., & Breeuwsma, A. (1987). The relation between soil acidification and element cycling. *Water, Air, and Soil Pollution*, *35*, 293–310.
- DeLucia, E. H., Turnbull, M. H., Walcroft, A. S., Griffin, K. L., Tissue, D. T., Glenny, D., McSeveny, T. M., & Whitehead, D. (2003). The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. *Global Change Biology*, *9*(8), 1158–1170.
- Dessler, A. E. (2021). *Introduction to modern climate change*. Cambridge University Press.
- Dilly, O., Bartsch, S., Rosenbrock, P., Buscot, F., & Munch, J. C. (2001). Shifts in physiological capabilities of the microbiota during the decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.) forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(7–8), 921–930.
- Ding, Y., Leppälampi-Kujansuu, J., Salemaa, M., Schiestl-Aalto, P., Kulmala, L., Ukonmaanaho, L., Nöjd, P., Minkkinen, K., Makita, N., Železnik, P., & others. (2021). Distinct patterns of below- and aboveground growth phenology and litter carbon inputs along a boreal site type gradient. *Forest Ecology and Management*, *489*, 119081.
- Dixon, R. K., Solomon, A., Brown, S., Houghton, R., Trexler, M., & Wisniewski, J. (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, *263*(5144), 185–190.
- Drake, J. E., Davis, S. C., Raetz, L., & Delucia, E. H. (2011). Mechanisms of age-related changes in forest production: The influence of physiological and successional changes. *Global Change Biology*, *17*(4), 1522–1535.
- Dunfield, P., Dumont, R., Moore, T. R., & others. (1993). Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils: Response to temperature and pH. *Soil Biology and Biochemistry*, *25*(3), 321–326.
- Dungait, J. A., Hopkins, D. W., Gregory, A. S., & Whitmore, A. P. (2012). Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, *18*(6), 1781–1796.
- Dunn, C., & Freeman, C. (2011). Peatlands: Our greatest source of carbon credits? *Carbon Management*, *2*(3), 289–301.
- Ekö, P.-M., Johansson, U., Petersson, N., Bergqvist, J., Elfving, B., & Frisk, J. (2008). Current growth differences of Norway spruce (*Picea abies*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and birch (*Betula pendula* and *Betula pubescens*) in different regions in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *23*(4), 307–318.
- Erich Lõhmus. (1984). *Eesti metsakasvukohatüübid*.
- Evans, C. D., Renou-Wilson, F., & Strack, M. (2016). The role of waterborne carbon in the greenhouse gas balance of drained and re-wetted peatlands. *Aquatic Sciences*, *78*, 573–590.
- Evans, M. G., Alderson, D. M., Evans, C. D., Stimson, A., Allott, T. E., Goulsbra, C., Worrall, F., Crouch, T., Walker, J., Garnett, M. H., & others. (2022). Carbon loss pathways in degraded peatlands: New insights from radiocarbon measurements of peatland waters. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *127*(7), e2021JG006344.

- Fenner, N., & Freeman, C. (2011). Drought-induced carbon loss in peatlands. *Nature geoscience*, 4(12), 895–900.
- Fox, T. R. (2000). Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 138(1–3), 187–202.
- Frey, S. D., Lee, J., Melillo, J. M., & Six, J. (2013). The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 3(4), 395–398.
- Friedlingstein, P., Joel, G., Field, C. B., & Fung, I. Y. (1999). Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology*, 5(7), 755–770.
- Fröberg, M., Hansson, K., Kleja, D. B., & Alavi, G. (2011). Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden. *Forest ecology and management*, 262(9), 1742–1747.
- Genet, H., Bréda, N., & Dufrene, E. (2010). Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree physiology*, 30(2), 177–192.
- Giardina, C. P., Coleman, M. D., Hancock, J. E., King, J. S., Lilleskov, E. A., Loya, W. M., Pregitzer, K. S., Ryan, M. G., & Trettin, C. C. (2005). The response of belowground carbon allocation in forests to global change. *Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change: Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on Trees and Soil Interactions, Implications to Global Climate Change August 2004 Krasnoyarsk, Russia*, 119–154.
- Gielen, B., Neiryck, J., Luysaert, S., & Janssens, I. A. (2011). The importance of dissolved organic carbon fluxes for the carbon balance of a temperate Scots pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(3), 270–278.
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845–858.
- Godbold, D. L., Fritz, H.-W., Jentschke, G., Meesenburg, H., & Rademacher, P. (2003). Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (*Picea abies*) are affected by soil acidity. *Tree physiology*, 23(13), 915–921.
- Goldschmidt-Clermont, M. (2017). Photosynthesis, Genetics of☆. *Reference Module in Life Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.06902-8>
- Gorham, E. (1991). Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological applications*, 1(2), 182–195.
- Gough, C., Vogel, C., Schmid, H., Su, H.-B., & Curtis, P. (2008). Multi-year convergence of biometric and meteorological estimates of forest carbon storage. *agricultural and forest meteorology*, 148(2), 158–170.
- Goulden, M. L., Mcmillan, A. M. S., Winston, G. C., Rocha, A. V., Manies, K. L., Harden, J. W., & Bond-Lamberty, B. P. (2011). Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession. *Global Change Biology*, 17(2), 855–871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02274.x>
- Gower, S. T., Krankina, O., Olson, R. J., Apps, M., Linder, S., & Wang, C. (2001). NET PRIMARY PRODUCTION AND CARBON ALLOCATION PATTERNS OF BOREAL

FOREST ECOSYSTEMS. *Ecological Applications*, 11(5), 1395–1411.  
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1395:NPPACA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1395:NPPACA]2.0.CO;2)

Gower, S. T., McMurtrie, R. E., & Murty, D. (1996). Aboveground net primary production decline with stand age: Potential causes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9), 378–382.

Günther, A., Barthelmes, A., Huth, V., Joosten, H., Jurasinski, G., Koebisch, F., & Couwenberg, J. (2020). Prompt rewetting of drained peatlands reduces climate warming despite methane emissions. *Nature communications*, 11(1), 1644.

Hansson, K., Helmisaari, H.-S., Sah, S. P., & Lange, H. (2013). Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. *Forest Ecology and Management*, 309, 58–65.

Hart, S. A., & Chen, H. Y. (2006). Understorey vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381–397.

He, W., Mäkiranta, P., Straková, P., Ojanen, P., Penttilä, T., Bhuiyan, R., Minkkinen, K., & Laiho, R. (2023). Fine-root production in boreal peatland forests: Effects of stand and environmental factors. *Forest Ecology and Management*, 550, 121503.

Hobbie, S. E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological monographs*, 66(4), 503–522.

Hogberg, P., Wellbrock, N., Hogberg, M. N., Mikaelsson, H., & Stendahl, J. (2021). Large differences in plant nitrogen supply in German and Swedish forests—Implications for management. *Forest Ecology and Management*, 482.

Hynynen, J., Niemistö, P., Viherä-Aarnio, A., Brunner, A., Hein, S., & Velling, P. (2010). Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry*, 83(1), 103–119.

Hyvönen, R., Ågren, G. I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M. F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I. A., Jarvis, P. G., & others. (2007). The likely impact of elevated [CO<sub>2</sub>], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: A literature review. *New Phytologist*. 173 (3): 463-480., 173(3), 463–480.

Jagannathan, B., & Golbeck, J. (2009). Photosynthesis: Microbial. *Encyclopedia of Microbiology, Third Edition* (lk 325–341). Elsevier.

Jiang, M., Medlyn, B. E., Drake, J. E., Duursma, R. A., Anderson, I. C., Barton, C. V., Boer, M. M., Carrillo, Y., Castañeda-Gómez, L., Collins, L., & others. (2020). The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 580(7802), 227–231.

Joensuu, S., Ahti, E., & Vuollekoski, M. (2001). Long-term effects of maintaining ditch networks on runoff water quality. *Suo*, 52(1), 17–28.

Jurasinski, G., Barthelmes, A., Byrne, K. A., Chojnicki, B. H., Christiansen, J. R., Decler, K., Fritz, C., Günther, A. B., Huth, V., Joosten, H., Juszczak, R., Juutinen, S., Kasimir, Å., Klemedtsson, L., Koebisch, F., Kotowski, W., Kull, A., Lamentowicz, M., Lindgren, A., ... Couwenberg, J. (2024). Active afforestation of drained peatlands is not a viable option under the

EU Nature Restoration Law. *Ambio*, 53(7), 970–983. <https://doi.org/10.1007/s13280-024-02016-5>

Jönsson, M. T., & Jonsson, B. G. (2007). Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: Implications for conservation and management. *Forest ecology and management*, 242(2–3), 363–373.

Kaisel, M., & Kohv, K. (2009). Metsakuivenduse keskkonnamõju ülevaade. *Tartu: Eestimaa Looduse Fond, Ecopint*, 36.

Kalbitz, K., Schwesig, D., Schmerwitz, J., Kaiser, K., Haumaier, L., Glaser, B., Ellerbrock, R., & Leinweber, P. (2003). Changes in properties of soil-derived dissolved organic matter induced by biodegradation. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(8), 1129–1142.

Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J.-H., Michalzik, B., & Matzner, E. (2000). Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: A review. *Soil science*, 165(4), 277–304.

Kalisz, B., Urbanowicz, P., Smólczyński, S., & Orzechowski, M. (2021). Impact of siltation on the stability of organic matter in drained peatlands. *Ecological Indicators*, 130, 108149. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108149>

Kamal, S., & Varma, A. (2008). Peatland microbiology. *Microbiology of Extreme Soils* (lk 177–203). Springer.

Keskkonnaagentuur. (n.d.). *Metsaregister*. <https://register.metsad.ee/Inforegister+3>

Keskkonnainvesteeringute Keskus. (s.a.). *Metsaportaal* [Dataset]. Salvestatud 13. aprill 2025, <https://register.metsad.ee/#/>

Kindler, R., Siemens, J., Kaiser, K., Walmsley, D. C., Bernhofer, C., Buchmann, N., Cellier, P., Eugster, W., Gleixner, G., Grünwald, T., Heim, A., Ibrom, A., Jones, S. K., Jones, M., Klumpp, K., Kutsch, W., Larsen, K. S., Lehuger, S., Loubet, B., ... Kaupenjohann, M. (2011). Dissolved carbon leaching from soil is a crucial component of the net ecosystem carbon balance. *Global Change Biology*, 17(2), 1167–1185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02282.x>

King, J., Giardina, C., Pregitzer, K., & Friend, A. (2006). Biomass partitioning in red pine (*Pinus resinosa*) along a chronosequence in the Upper Peninsula of Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(1), 93–102.

King, J., Pregitzer, K., Zak, D., Sober, J., Isebrands, J., Dickson, R., Hendrey, G., & Karnosky, D. (2001). Fine-root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and tropospheric O<sub>3</sub>. *Oecologia*, 128, 237–250.

Kirschbaum, M., Eamus, D., Gifford, R., Roxburgh, S., & Sands, P. (2001). Definitions of some ecological terms commonly used in carbon accounting. *Cooperative Research Centre for Carbon Accounting, Canberra*, 2–5.

Kirschbaum, M. U. (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and biochemistry*, 27(6), 753–760.

Kirschbaum, M. U. (2000). Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48, 21–51.

- Kirschbaum, M. U. F., & Mueller, R. (2001). *Net ecosystem exchange: Workshop proceedings, CRC for Greenhouse Accounting, April 2001*. CRC for Greenhouse Accounting.
- Kleja, D. B., Svensson, M., Majdi, H., Jansson, P.-E., Langvall, O., Bergkvist, B., Johansson, M.-B., Weslien, P., Truusb, L., Lindroth, A., & others. (2008). Pools and fluxes of carbon in three Norway spruce ecosystems along a climatic gradient in Sweden. *Biogeochemistry*, *89*, 7–25.
- Kloppel, B. D., Harmon, M. E., & Fahey, T. J. (2007). Estimating aboveground net primary productivity in forest-dominated ecosystems. *Principles and standards for measuring primary production*, 268.
- Kolari, P., Pumpanen, J., Kulmala, L., Ilvesniemi, H., Nikinmaa, E., Grönholm, T., & Hari, P. (2006). Forest floor vegetation plays an important role in photosynthetic production of boreal forests. *Forest Ecology and Management*, *221*(1–3), 241–248.
- Kolari, P., Pumpanen, J., Rannik, Ü., Ilvesniemi, H., Hari, P., & Berninger, F. (2004). Carbon balance of different aged Scots pine forests in Southern Finland. *Global Change Biology*, *10*(7), 1106–1119.
- Kriiska, K., Frey, J., Asi, E., Kabral, N., Uri, V., Aosaar, J., Varik, M., Napa, Ü., Apuhtin, V., Timmusk, T., & others. (2019). Variation in annual carbon fluxes affecting the SOC pool in hemiboreal coniferous forests in Estonia. *Forest Ecology and Management*, *433*, 419–430.
- Kriiska, K., Lõhmus, K., Frey, J., Asi, E., Kabral, N., Napa, Ü., & Ostonen, I. (2021). The dynamics of mass loss and nutrient release of decomposing fine roots, needle litter and standard substrates in hemiboreal coniferous forests. *Frontiers in Forests and Global Change*, *4*, 686468.
- Krishna, M., & Mohan, M. (2017). Litter decomposition in forest ecosystems: A review. *Energy, Ecology and Environment*, *2*, 236–249.
- Kumar, A., Bhatia, A., Fagodiya, R., Malyan, S., & Meena, B. (2017). Eddy covariance flux tower: A promising technique for greenhouse gases measurement. *Adv. Plants Agric. Res*, *7*, 337–340.
- Kõlli, R. (2002). Productivity and humus status of forest soils in Estonia. *Forest ecology and management*, *171*(1–2), 169–179.
- Kögel-Knabner, I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil biology and biochemistry*, *34*(2), 139–162.
- Laiho, R., Sallantausta, T., & Laine, J. (1999). The effect of forestry drainage on vertical distributions of major plant nutrients in peat soils. *Plant and Soil*, *207*, 169–181.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology*. Springer Science & Business Media.
- Lampela, M., Minkkinen, K., Straková, P., Bhuiyan, R., He, W., Mäkiranta, P., Ojanen, P., Penttilä, T., & Laiho, R. (2023). Responses of fine-root biomass and production to drying depend on wetness and site nutrient regime in boreal forested peatland. *Frontiers in Forests and Global Change*, *6*, 1190893.
- Lang, S. I., Cornelissen, J. H., Klahn, T., Van Logtestijn, R. S., Broekman, R., Schweikert, W., & Aerts, R. (2009). An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates

in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*, 97(5), 886–900.

Laskowski, R., & Berg, B. (2006). *Litter decomposition: Guide to carbon and nutrient turnover*.

Lasslop, G., Reichstein, M., Papale, D., Richardson, A. D., Arneth, A., Barr, A., Stoy, P., & Wohlfahrt, G. (2010). Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: Critical issues and global evaluation. *Global change biology*, 16(1), 187–208.

Le Mer, J., & Roger, P. (2001). Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: A review. *European journal of soil biology*, 37(1), 25–50.

LeBauer, D. S., & Treseder, K. K. (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89(2), 371–379.

Lieffers, V., & Rothwell, R. (1987). Effects of drainage on substrate temperature and phenology of some trees and shrubs in an Alberta peatland. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(2), 97–104.

Lindo, Z., & Gonzalez, A. (2010). The bryosphere: An integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems*, 13, 612–627.

Litton, C. M., Raich, J. W., & Ryan, M. G. (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13(10), 2089–2109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x>

Litton, C. M., Ryan, M. G., Tinker, D. B., & Knight, D. H. (2003). Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(2), 351–363.

Liu, H., Rezanezhad, F., Zhao, Y., He, H., Van Cappellen, P., & Lennartz, B. (2024). The apparent temperature sensitivity (Q<sub>10</sub>) of peat soil respiration: A synthesis study. *Geoderma*, 443, 116844.

Lohila, A., Minkkinen, K., Aurela, M., Tuovinen, J.-P., Penttilä, T., Ojanen, P., & Laurila, T. (2011). Greenhouse gas flux measurements in a forestry-drained peatland indicate a large carbon sink. *Biogeosciences*, 8(11), 3203–3218.

Longton, R. (1984). The role of bryophytes in terrestrial ecosystems. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55, 147–163.

Lopez, F. B., & Barclay, G. F. (2017). Chapter 4—Plant Anatomy and Physiology. S. Badal & R. Delgoda (Toim), *Pharmacognosy* (lk 45–60). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802104-0.00004-4>

Lorenz, K. (2010). *Carbon sequestration in forest ecosystems*. Springer.

Lorenz, K., & Lal, R. (2005a). The depth distribution of soil organic carbon in relation to land use and management and the potential of carbon sequestration in subsoil horizons. *Advances in agronomy*, 88, 35–66.

Luyssaert, S., Inglis, I., Jung, M., Richardson, A. D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E. -D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K. G., Bonal, D., Bonnefond, J. -M., Chambers, J., Ciais, P., ... Janssens, I. A. (2007).

CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13(12), 2509–2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>

Maa- ja Ruumiamet. (2025). *Eesti topograafia andmekogu (ETAK)*. <https://geoportaal.maaamet.ee/est/ruumiandmed/eesti-topograafia-andmekogu-p79.html>

Ma, L., Zhu, G., Chen, B., Zhang, K., Niu, S., Wang, J., Ciais, P., & Zuo, H. (2022). A globally robust relationship between water table decline, subsidence rate, and carbon release from peatlands. *Communications Earth & Environment*, 3(1), 254.

Magnússon, R. Í., Tietema, A., Cornelissen, J. H., Hefting, M. M., & Kalbitz, K. (2016a). Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils. *Forest Ecology and Management*, 377, 1–15.

Maljanen, M., Sigurdsson, B. D., Guðmundsson, J., Óskarsson, H., Huttunen, J. T., & Martikainen, P. J. (2010). Greenhouse gas balances of managed peatlands in the Nordic countries – present knowledge and gaps. *Biogeosciences*, 7(9), 2711–2738. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2711-2010>

Mander, Ü., Espenberg, M., Melling, L., & Kull, A. (2023). Peatland restoration pathways to mitigate greenhouse gas emissions and retain peat carbon. *Biogeochemistry*, 167(4), 523–543. <https://doi.org/10.1007/s10533-023-01103-1>

Manzoni, S., Taylor, P., Richter, A., Porporato, A., & Ågren, G. I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 196(1), 79–91.

Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J. A., Vanguelova, E. I., & Vesterdal, L. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>

McGroddy, M. E., Daufresne, T., & Hedin, L. O. (2004). Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 85(9), 2390–2401.

Messier, C., Parent, S., & Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511–520.

Meyer, A., Tarvainen, L., Noursratpour, A., Björk, R. G., Ernfors, M., Grelle, A., Kasimir Klemetsson, Å., Lindroth, A., Rantfors, M., Rütting, T., Wallin, G., Weslien, P., & Klemetsson, L. (2013). A fertile peatland forest does not constitute a major greenhouse gas sink. *Biogeosciences*, 10(11), 7739–7758. <https://doi.org/10.5194/bg-10-7739-2013>

Michalzik, B., Kalbitz, K., Park, J.-H., Solinger, S., & Matzner, E. (2001). Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen—a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry*, 52, 173–205.

Minkkinen, K., & Laine, J. (1998). Effect of forest drainage on the peat bulk density of pine mires in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(2), 178–186.

- Minkkinen, K., Ojanen, P., Penttilä, T., Aurela, M., Laurila, T., Tuovinen, J.-P., & Lohila, A. (2018). Persistent carbon sink at a boreal drained bog forest. *Biogeosciences*, *15*(11), 3603–3624. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3603-2018>
- Moore, T. (2003). Dissolved organic carbon in a northern boreal landscape. *Global Biogeochemical Cycles*, *17*(4).
- Morén, A.-S., & Lindroth, A. (2000). CO<sub>2</sub> exchange at the floor of a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, *101*(1), 1–14.
- Moroni, M., Morris, D., Shaw, C., Stokland, J., Harmon, M., Fenton, N., Merganičová, K., Merganič, J., Okabe, K., & Hagemann, U. (2015). Buried wood: A common yet poorly documented form of deadwood. *Ecosystems*, *18*, 605–628.
- Muller, R. N. (2003). Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems. *the herbaceous layer in forests of eastern North America*. Oxford University Press, New York, 15–37.
- Mäkiranta, P., Laiho, R., Fritze, H., Hytönen, J., Laine, J., & Minkkinen, K. (2009). Indirect regulation of heterotrophic peat soil respiration by water level via microbial community structure and temperature sensitivity. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(4), 695–703.
- Neumann, M., Ukonmaanaho, L., Johnson, J., Benham, S., Vesterdal, L., Novotný, R., Verstraeten, A., Lundin, L., Thimonier, A., Michopoulos, P., & others. (2018). Quantifying carbon and nutrient input from litterfall in European forests using field observations and modeling. *Global Biogeochemical Cycles*, *32*(5), 784–798.
- Niklas, K. J., & Enquist, B. J. (2002a). Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, *89*(5), 812–819.
- Niklas, K. J., & Enquist, B. J. (2002b). On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *The American Naturalist*, *159*(5), 482–497.
- Norby, R. J., Loader, N. J., Mayoral, C., Ullah, S., Curioni, G., Smith, A. R., Reay, M. K., Van Wijngaarden, K., Amjad, M. S., Brettle, D., & others. (2024). Enhanced woody biomass production in a mature temperate forest under elevated CO<sub>2</sub>. *Nature Climate Change*, *14*(9), 983–988.
- Normand, A., Turner, B., Lamit, L., Smith, A., Baiser, B., Clark, M., Hazlett, C., Kane, E., Lilleskov, E., Long, J., & others. (2021). Organic matter chemistry drives carbon dioxide production of peatlands. *Geophysical Research Letters*, *48*(18), e2021GL093392.
- Novaes, E., Osorio, L., Drost, D. R., Miles, B. L., Boaventura-Novaes, C. R., Benedict, C., Dervinis, C., Yu, Q., Sykes, R., Davis, M., & others. (2009). Quantitative genetic analysis of biomass and wood chemistry of *Populus* under different nitrogen levels. *New Phytologist*, *182*(4), 878–890.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Högberg, M., & Högberg, P. (1998). Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, *392*(6679), 914–916.
- Ohtsuka, T., Saigusa, N., & Koizumi, H. (2009). On linking multiyear biometric measurements of tree growth with eddy covariance-based net ecosystem production. *Global Change Biology*, *15*(4), 1015–1024.

- Ohtsuka, T., Shizu, Y., Hirota, M., Yashiro, Y., Shugang, J., Iimura, Y., & Koizumi, H. (2014). Role of coarse woody debris in the carbon cycle of Takayama forest, central Japan. *Ecological research*, *29*, 91–101.
- Ojanen, P., & Minkkinen, K. (2019). The dependence of net soil CO<sub>2</sub> emissions on water table depth in boreal peatlands drained for forestry. *Mires and Peat*, *24*(Article 27), 27.
- Ojanen, P., Minkkinen, K., Alm, J., & Penttilä, T. (2010). Soil–atmosphere CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O fluxes in boreal forestry-drained peatlands. *Forest Ecology and Management*, *260*(3), 411–421. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.036>
- Ojanen, P., Minkkinen, K., & Penttilä, T. (2013). The current greenhouse gas impact of forestry-drained boreal peatlands. *Forest Ecology and Management*, *289*, 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.008>
- Ostonen, I., Helmisaari, H.-S., Borken, W., Tedersoo, L., Kukumägi, M., Bahram, M., Lindroos, A.-J., Nöjd, P., Uri, V., Merilä, P., & others. (2011). Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. *Global Change Biology*, *17*(12), 3620–3632.
- Ostonen, I., Löhmus, K., & Pajuste, K. (2005). Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: Comparison of soil core and ingrowth core methods. *Forest Ecology and Management*, *212*(1–3), 264–277.
- Paal, J., Jürjendal, I., & Kull, A. (2016). Impact of drainage on vegetation of transitional mires in Estonia. *Mires and Peat*, *18*, 02.
- Paavilainen, E., Päivänen, J., Paavilainen, E., & Päivänen, J. (1995). Bases of peatland forestry. *Peatland Forestry: Ecology and Principles*, 31–101.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, *333*(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Paré, D., & Bergeron, Y. (1996). Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research*, *26*(6), 1022–1031.
- Perry, D. A., Oren, R., & Hart, S. C. (2008). *Forest ecosystems*. JHU press.
- Pitkänen, A., Simola, H., & Turunen, J. (2012). Dynamics of organic matter accumulation and decomposition in the surface soil of forestry-drained peatland sites in Finland. *Forest Ecology and Management*, *284*, 100–106.
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New phytologist*, *193*(1), 30–50.
- Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, *101*, 133–149.
- Preston, M. D., Smemo, K. A., McLaughlin, J. W., & Basiliko, N. (2012). Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay Lowlands, Canada. *Frontiers in microbiology*, *3*, 70.

- Pritchard, S. G., Strand, A. E., McCormack, M. L., Davis, M. A., Finzi, A. C., Jackson, R. B., Matamala, R., Rogers, H. H., & Oren, R. (2008). Fine root dynamics in a loblolly pine forest are influenced by free-air-CO<sub>2</sub>-enrichment: A six-year-minirhizotron study. *Global Change Biology*, *14*(3), 588–602.
- Pumpanen, J., Kolari, P., Ilvesniemi, H., Minkkinen, K., Vesala, T., Niinistö, S., Lohila, A., Larmola, T., Morero, M., Pihlatie, M., & others. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO<sub>2</sub> efflux. *Agricultural and Forest Meteorology*, *123*(3–4), 159–176.
- Päivänen, J. (1973). *Hydraulic conductivity and water retention in peat soils*. Suomen metsätieteellinen seura.
- Raich, J. W., Russell, A. E., & Valverde-Barrantes, O. (2009). Fine root decay rates vary widely among lowland tropical tree species. *Oecologia*, *161*, 325–330.
- Randerson, J. T., Chapin, F. S., Harden, J. W., Neff, J. C., & Harmon, M. E. (2002). NET ECOSYSTEM PRODUCTION: A COMPREHENSIVE MEASURE OF NET CARBON ACCUMULATION BY ECOSYSTEMS. *Ecological Applications*, *12*(4), 937–947. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0937:NEPACM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0937:NEPACM]2.0.CO;2)
- Rantakari, M., Mattsson, T., Kortelainen, P., Piirainen, S., Finér, L., & Ahtiainen, M. (2010). Organic and inorganic carbon concentrations and fluxes from managed and unmanaged boreal first-order catchments. *Science of the Total Environment*, *408*(7), 1649–1658.
- Rasmussen, S. (1993). Phenylpropanoid metabolism of Sphagnum and nutrient stress. *International Symposium on Natural Phenols in Plant Resistance* 381, 243–249.
- Rasse, D. P., Rumpel, C., & Dignac, M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, *269*(1–2), 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Ratt, A. (1985). *Mõnda maaviljeluse arengust Eestis läbi aegade*. Valgus.
- Reich, P. B. (2002). Root-shoot relations: Optimality in acclimation and adaptation or the ‘Emperor’s New Clothes’. *Plant roots: the hidden half*, 205–220.
- Reynolds, J., & Thornley, J. (1982). A shoot: Root partitioning model. *Annals of botany*, *49*(5), 585–597.
- Rincon, E., & Grime, J. (1989). An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *The journal of ecology*, 447–455.
- RMK. (2022). *Aastaraamat*. [https://rmk.ee/wp-content/uploads/2025/02/RMK\\_aastaraamat\\_2022\\_EST.pdf](https://rmk.ee/wp-content/uploads/2025/02/RMK_aastaraamat_2022_EST.pdf)
- Roulet, N. T., Ash, R., Quinton, W., & Moore, T. (1993). Methane flux from drained northern peatlands: Effect of a persistent water table lowering on flux. *Global Biogeochemical Cycles*, *7*(4), 749–769.
- Rycroft, D., Williams, D., & Ingram, H. (1975). The transmission of water through peat: I. Review. *The Journal of Ecology*, 535–556.

- Salm, J.-O., Maddison, M., Tammik, S., Soosaar, K., Truu, J., & Mander, Ü. (2012). Emissions of CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O from undisturbed, drained and mined peatlands in Estonia. *Hydrobiologia*, *692*, 41–55.
- Scharlemann, J. P., Tanner, E. V., Hiederer, R., & Kapos, V. (2014). Global soil carbon: Understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon management*, *5*(1), 81–91.
- Schlesinger, W. H. (1997). *Biogeochemistry: An analysis of global change*.
- Schlotzhauer, S. M., & Price, J. S. (1999). Soil water flow dynamics in a managed cutover peat field, Quebec: Field and laboratory investigations. *Water Resources Research*, *35*(12), 3675–3683.
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, *478*(7367), 49–56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schmitt, J., Dudley, S. A., & Pigliucci, M. (1999). Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: Phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *the american naturalist*, *154*(S1), S43–S54.
- Schoenholtz, S. H., Van Miegroet, H., & Burger, J. (2000). A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities. *Forest ecology and management*, *138*(1–3), 335–356.
- Shi, Z., Allison, S. D., He, Y., Levine, P. A., Hoyt, A. M., Beem-Miller, J., Zhu, Q., Wieder, W. R., Trumbore, S., & Randerson, J. T. (2020). The age distribution of global soil carbon inferred from radiocarbon measurements. *Nature Geoscience*, *13*(8), 555–559. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0596-z>
- Sigurdsson, B. D., Roberntz, P., Freeman, M., Næss, M., Saxe, H., Thorgeirsson, H., & Linder, S. (2002). Impact studies on Nordic forests: Effects of elevated CO<sub>2</sub> and fertilization on gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research*, *32*(5), 779–788.
- Sokka, L., Koponen, K., & Keränen, J. T. (2015). Cascading use of wood in Finland—with comparison to selected EU countries. *Metsäenergian kestävyyselvitys, Project numer.*
- Starr, M., Saarsalmi, A., Hokkanen, T., Merilä, P., & Helmisaari, H.-S. (2005). Models of litterfall production for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland using stand, site and climate factors. *Forest Ecology and Management*, *205*(1–3), 215–225.
- Startsev, N., Lieffers, V., & McNabb, D. (2007). Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management*, *240*(1–3), 79–86.
- Stokland, J. N. (2012). Wood decomposition. *Biodiversity in dead-wood*. London: Cambridge University Press. p, 1028.
- Strukelj, M., Brais, S., Quideau, S. A., Angers, V. A., Kebli, H., Drapeau, P., & Oh, S.-W. (2013). Chemical transformations in downed logs and snags of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, *43*(9), 785–798.

- Swanson, R. V., & Flanagan, L. B. (2001). Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem. *Agricultural and forest Meteorology*, 108(3), 165–181.
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., & Anderson, J. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Kd 5). Univ of California Press.
- Zhang, X., & Wang, W. (2015). The decomposition of fine and coarse roots: Their global patterns and controlling factors. *Scientific reports*, 5(1), 9940.
- Ziegler, C., Kulawska, A., Kourmouli, A., Hamilton, L., Shi, Z., MacKenzie, A. R., Dyson, R. J., & Johnston, I. G. (2023). Quantification and uncertainty of root growth stimulation by elevated CO<sub>2</sub> in a mature temperate deciduous forest. *Science of the Total Environment*, 854, 158661.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology* (Sinauer, Sunderland, MA).
- Thomas, S. C., & Martin, A. R. (2012). Carbon content of tree tissues: A synthesis. *Forests*, 3(2), 332–352.
- Tobin, B., Čermák, J., Chiatante, D., Danjon, F., Di Iorio, A., Dupuy, L., Eshel, A., Jourdan, C., Kalliokoski, T., Laiho, R., & others. (2007). Towards developmental modelling of tree root systems. *Plant Biosystems*, 141(3), 481–501.
- Tong, C. H. M., Noumonvi, K. D., Ratcliffe, J., Laudon, H., Järveoja, J., Drott, A., Nilsson, M. B., & Peichl, M. (2024). A drained nutrient-poor peatland forest in boreal Sweden constitutes a net carbon sink after integrating terrestrial and aquatic fluxes. *Global change biology*, 30(3), e17246.
- Turetsky, M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *The bryologist*, 106(3), 395–409.
- Turetsky, M. R., Mack, M. C., Hollingsworth, T. N., & Harden, J. W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7), 1237–1264.
- Turunen, J., Anttila, J., Laine, A. M., Ovaskainen, J., Laatikainen, M., Alm, J., & Larmola, T. (2024). Impacts of forestry drainage on surface peat stoichiometry and physical properties in boreal peatlands in Finland. *Biogeochemistry*, 167(4), 589–608.
- Uno Valk. (1988). *Eesti sood*. Valgus.
- Uri, V., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Kukumägi, M., Ligi, K., Pärn, L., & Kanal, A. (2015). Biomass resource and environmental effects of Norway spruce (*Picea abies*) stump harvesting: An Estonian case study. *Forest Ecology and Management*, 335, 207–215.
- Uri, V., Kukumägi, M., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Aun, K., Krasnova, A., Morozov, G., Ostonen, I., Mander, Ü., Lõhmus, K., Rosenthal, K., Kriiska, K., & Soosaar, K. (2019). The carbon balance of a six-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) ecosystem estimated by different methods. *Forest Ecology and Management*, 433, 248–262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.012>

- Uri, V., Kukumägi, M., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Aun, K., Lõhmus, K., Soosaar, K., Astover, A., Uri, M., & others. (2022). The dynamics of the carbon storage and fluxes in Scots pine (*Pinus sylvestris*) chronosequence. *Science of the Total Environment*, 817, 152973.
- Uri, V., Kukumägi, M., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Aun, K., Nikopensius, M., Uri, M., Buht, M., Sepaste, A., & others. (2022). Litterfall dynamics in Scots pine (*Pinus sylvestris*), Norway spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula*) stands in Estonia. *Forest Ecology and Management*, 520, 120417.
- Uri, V., Kukumägi, M., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Morozov, G., & Karoles, K. (2017). Ecosystems carbon budgets of differently aged downy birch stands growing on well-drained peatlands. *Forest Ecology and Management*, 399, 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.023>
- Uri, V., Kukumägi, M., Aosaar, J., Varik, M., Becker, H., Soosaar, K., Morozov, G., Ligi, K., Padari, A., Ostonen, I., & Karoles, K. (2017). Carbon budgets in fertile grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) stands of different ages. *Forest Ecology and Management*, 396, 55–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.004>
- Van Sundert, K., Horemans, J. A., Stendahl, J., & Vicca, S. (2018). The influence of soil properties and nutrients on conifer forest growth in Sweden, and the first steps in developing a nutrient availability metric. *Biogeosciences*, 15(11), 3475–3496.
- van Winden, J. F., Reichart, G.-J., McNamara, N. P., Benthien, A., & Damsté, J. S. S. (2012). Temperature-induced increase in methane release from peat bogs: A mesocosm experiment. *PLoS one*, 7(6), e39614.
- Vávřová, P., Penttilä, T., & Laiho, R. (2009). Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: Implications for estimating carbon pools and fluxes. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 401–412.
- Venäläinen, A., Rontu, L., & Solantie, R. (1999). On the influence of peatland draining on local climate. *Boreal environment research*, 4(1), 89–100.
- Vesterdal, L., Schmidt, I. K., Callesen, I., Nilsson, L. O., & Gundersen, P. (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255(1), 35–48.
- Vompersky, S., & Eizerman, N. (1990). Substantiation of forest drainage standards on the basis of a thermodynamic approach. *Sov For Sci*, 5, 17–24.
- Wardle, D. A., & Zackrisson, O. (2005). Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, 435(7043), 806–810.
- Waring, R. H., & Running, S. W. (2010a). *Forest ecosystems: Analysis at multiple scales*. Elsevier.
- Whalen, S. C. (2005). Biogeochemistry of methane exchange between natural wetlands and the atmosphere. *Environmental Engineering Science*, 22(1), 73–94.
- Wieder, R. K., Vitt, D. H., & Benscoter, B. W. (2006). Peatlands and the boreal forest. *Boreal peatland ecosystems* (1k 1–8). Springer.

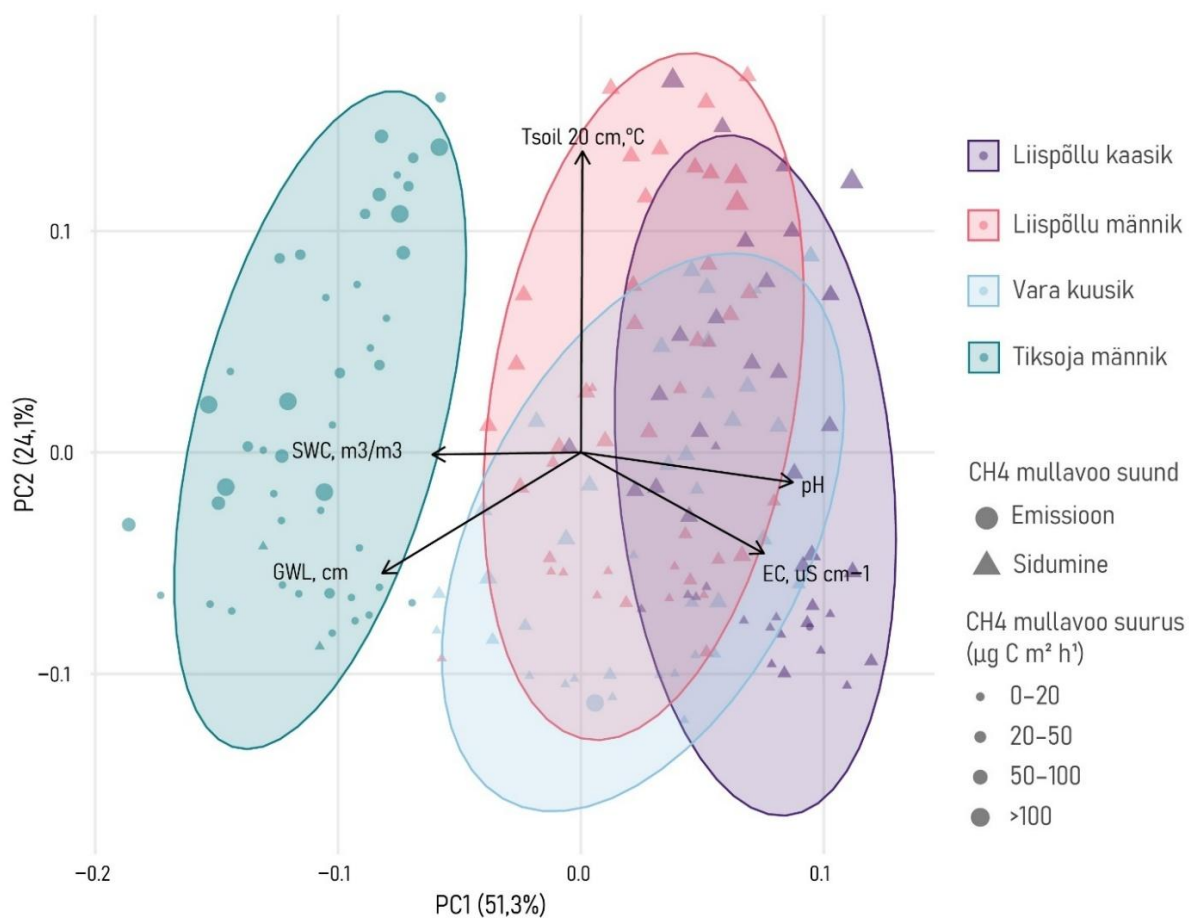
- Wolf, A., Field, C. B., & Berry, J. A. (2011). Allometric growth and allocation in forests: A perspective from FLUXNET. *Ecological Applications*, *21*(5), 1546–1556.
- Xu, J., Morris, P. J., Liu, J., & Holden, J. (2018). PEATMAP: Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *Catena*, *160*, 134–140.
- Yu, Z., Loisel, J., Brosseau, D. P., Beilman, D. W., & Hunt, S. J. (2010). Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophysical research letters*, *37*(13).

## LISAD

Lisa 1. Fotod (a) varisekogujast, (b) lüsimetrist, (c) mulla füüsiliste parameetrite hindamiseks proovide kogumine, (d) mulla keemiliste parameetrite hindamiseks proovide kogumine.

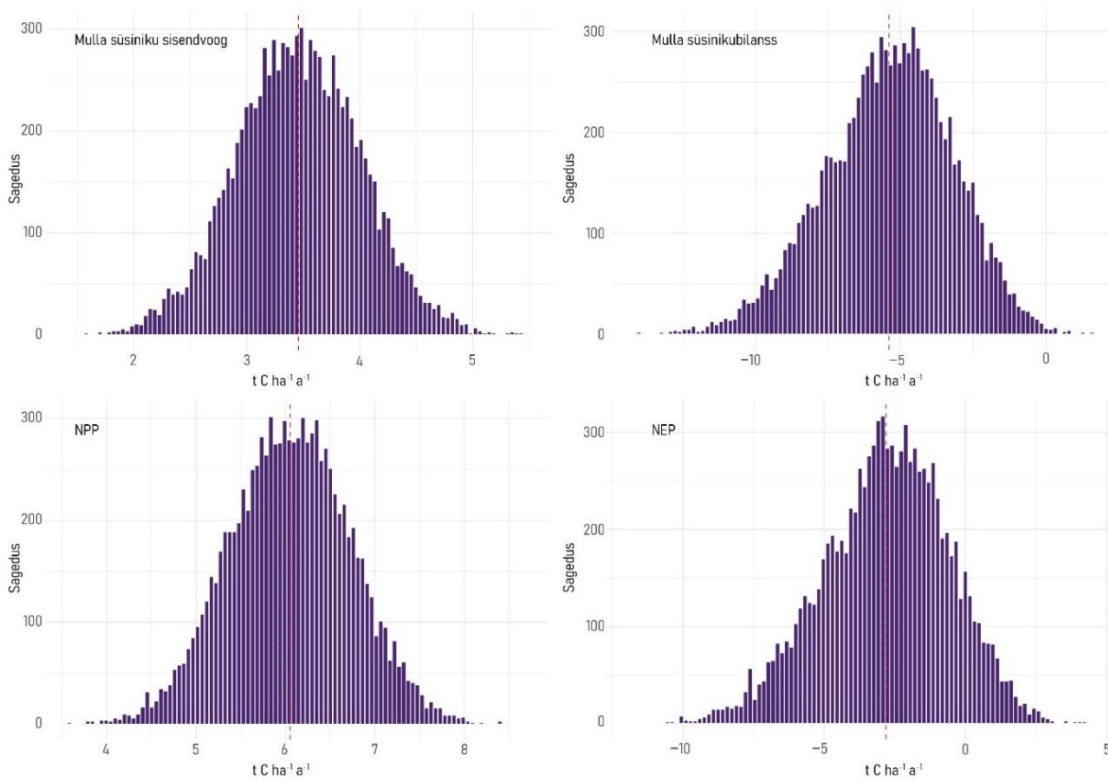


Lisa 2. Uurimisalade keskkonnaparametrite peakomponentanalüüs CH<sub>4</sub> voogudega.

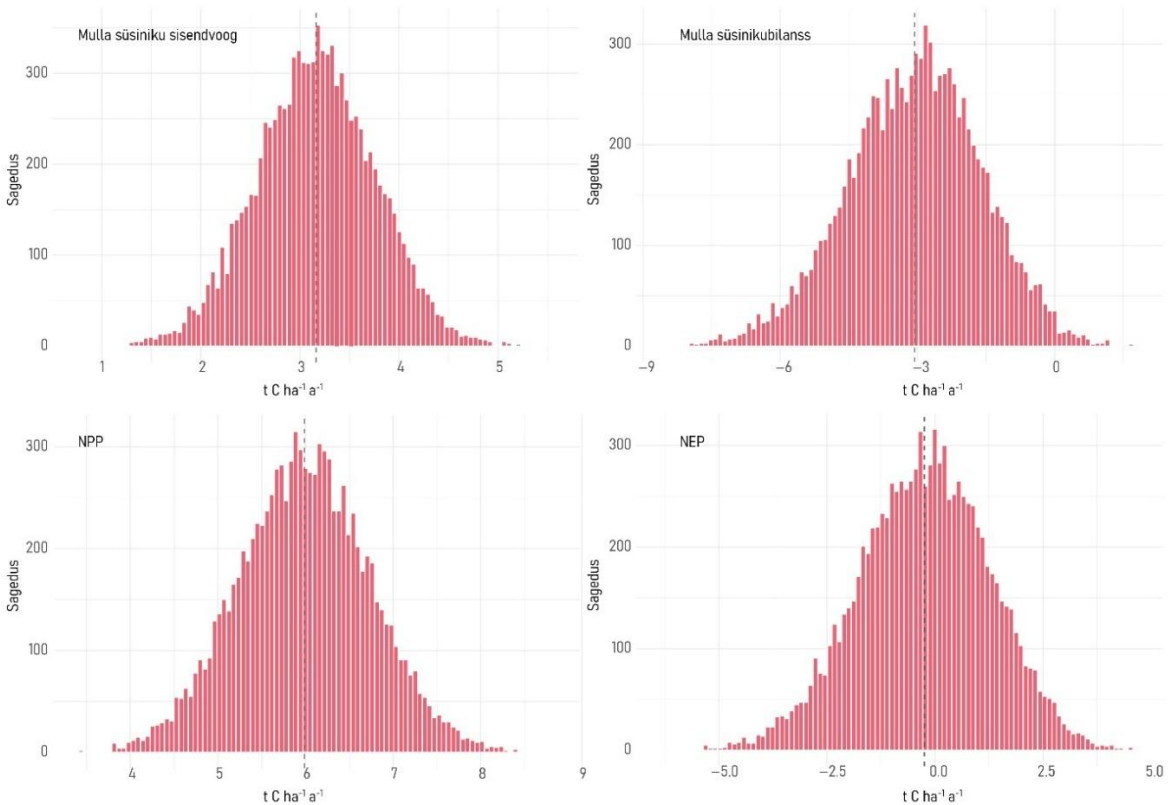


Joonis 1. Uurimisalade keskkonnaparametrite peakomponentanalüüs ja mulla CH<sub>4</sub> voogude jaotumine. Ellipsid tähistavad rühmade 90% usalduspiire.

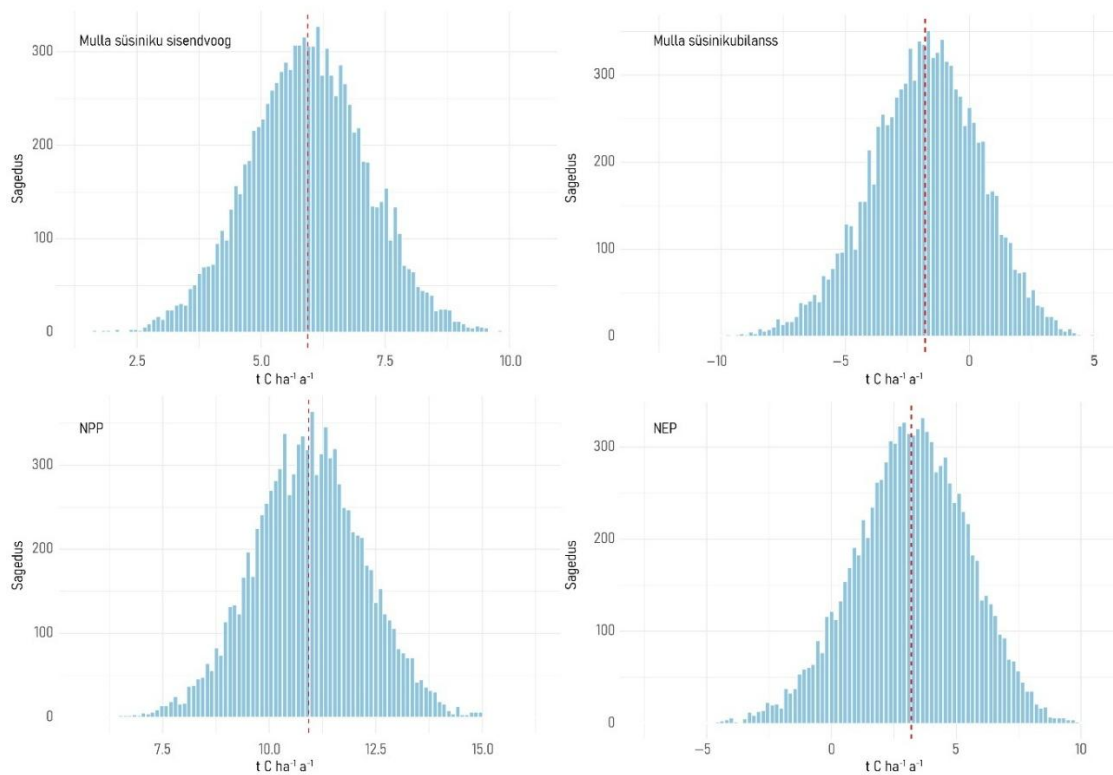
Lisa 3. Monte Carlo analüüsi sagedusjaotused uurimisaladel



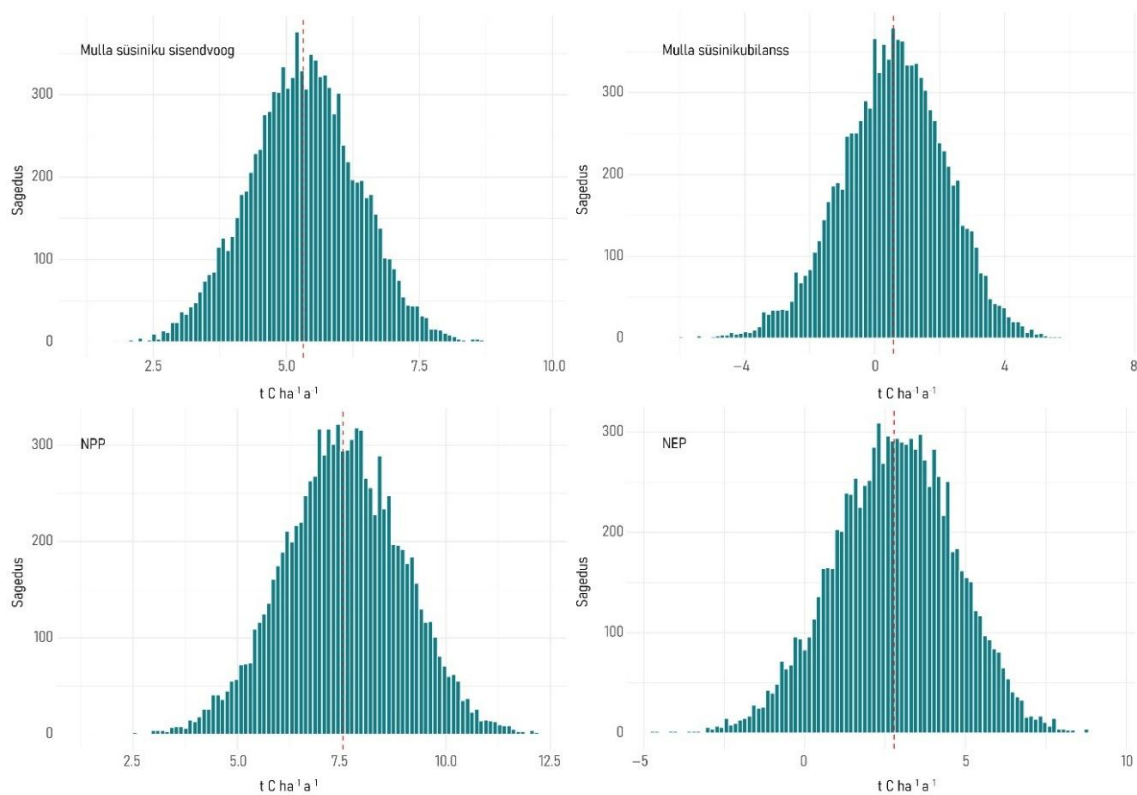
Joonis 2. Liispõllu kaasiku *Monte Carlo* simulatsiooni tulemuste sagedusjaotused. Punktirjoon kujutab keskmist.



Joonis 3. Liispõllu männiku *Monte Carlo* simulatsiooni tulemuste sagedusjaotused. Punktirjoon kujutab keskmist.



Joonis 4. Vara kuusiku Monte Carlo simulatsiooni tulemuste sagedusjaotused. Punktiirjoon kujutab keskmist.



Joonis 5. Tiksoja männiku Monte Carlo simulatsiooni tulemuste sagedusjaotused. Punktiirjoon kujutab keskmist.

#### Lisa 4. Uurimisalade mullaomadused

Tabel 1. Nelja uurimisala mullatüüp, turba paksus ja ülemise 30 cm keskmine mahukaal, tuhasus, C/N suhe ja asendushappesus (pH<sub>KCL</sub>).

Uurimisala	Mullatüüp	Turba paksus	Mahukaal	Tuhasus	C/N suhe	pH <sub>KCL</sub>
		cm	kg/m <sup>3</sup>	%		
Liispõllu kaasik	sügav siirdesoomuld S'''	88	209,4	5,1	44,7	2,6
Liispõllu männik	sügav siirdesoomuld S'''	102	191,2	4,6	36,9	2,8
Vara kuusik	sügav siirdesoomuld S'''	80	156,1	10,6	18,8	4,1
Tiksoja männik	sügav rabamuld R'''	395	86,9	2,9	47	2,2

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

Mina, Joosep Truupõld,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Kuivendatud siirdesoo- ja rabametsade süsinikubilanss“, mille juhendajad on kaasprofessor Kaido Soosaar ja Reti Ranniku, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, alates **26.05.2028** kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Joosep Truupõld*

26.05.2025