

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Krõõt Arbo

Metsamulla süsinikuringet mõjutavad tegurid

Bakalaureusetöö

Juhendajad: PhD Ivika Ostonen-Märtin
MSc Mai Kukumägi

Tartu 2013

Sisukord

Kasutatud lühendid.....	3
Sissejuhatus.....	4
1. Metsamulla süsinikuvaru.....	6
2. Metsamulla süsiniku ringet mõjutavad tegurid.....	8
2.1. Abiootilised tegurid.....	8
2.1.1. Temperatuur.....	8
2.1.1.1. Külmutamine ja lumikate.....	11
2.1.1.2. Tuli.....	11
2.1.2. Sademed ja mullaniiskus.....	12
2.1.3. Lämmastik.....	14
2.1.4. Osoon ja süsinikdioksiid.....	16
2.2. Biootilised tegurid.....	17
2.2.1. Varis.....	17
2.2.1.1. Maapealsed süsiniku allikad: surnud puit ja jäme varis.....	17
2.2.1.2. Maaalused süsiniku allikad: jämedad juured, peenjuurte ringe ja juureeritised.....	18
2.2.2. Mulla fauna.....	19
2.2.3. Mullahingamine.....	21
2.2.3.1. Autotroofne hingamine.....	22
2.2.3.2. Heterotroofne hingamine.....	23
3. Kirjandusallikate analüüs.....	25
Kokkuvõte.....	33
Summary.....	34
Tänuavaldused.....	35
Kasutatud kirjandus.....	36

Kasutatud lühendid

DOC - (ingl. k. *dissolved organic carbon*)- lahustunud orgaaniline süsinik

DOM - (ingl. k. *dissolved organic matter*) - lahustunud orgaaniline aine

FACE – (ingl.k. Free Air CO₂ Enrichment) - CO₂ rikastamise eksperimendid

GPP - (ingl. k. *gross primary production*, GPP) - brutoprimaarproduksioon

LTER -(ingl. k. *Long-term Ecological Research*)

NPP - (ingl. k. *net primary production*) - netoprimaarproduksioon

POM (ingl. k. *particulate organic matter*)

SOC - (ingl. k. *soil organic carbon*)- mulla orgaaniline süsinik

SOM - (ingl. k. *soil organic matter*) - mulla orgaaniline aine

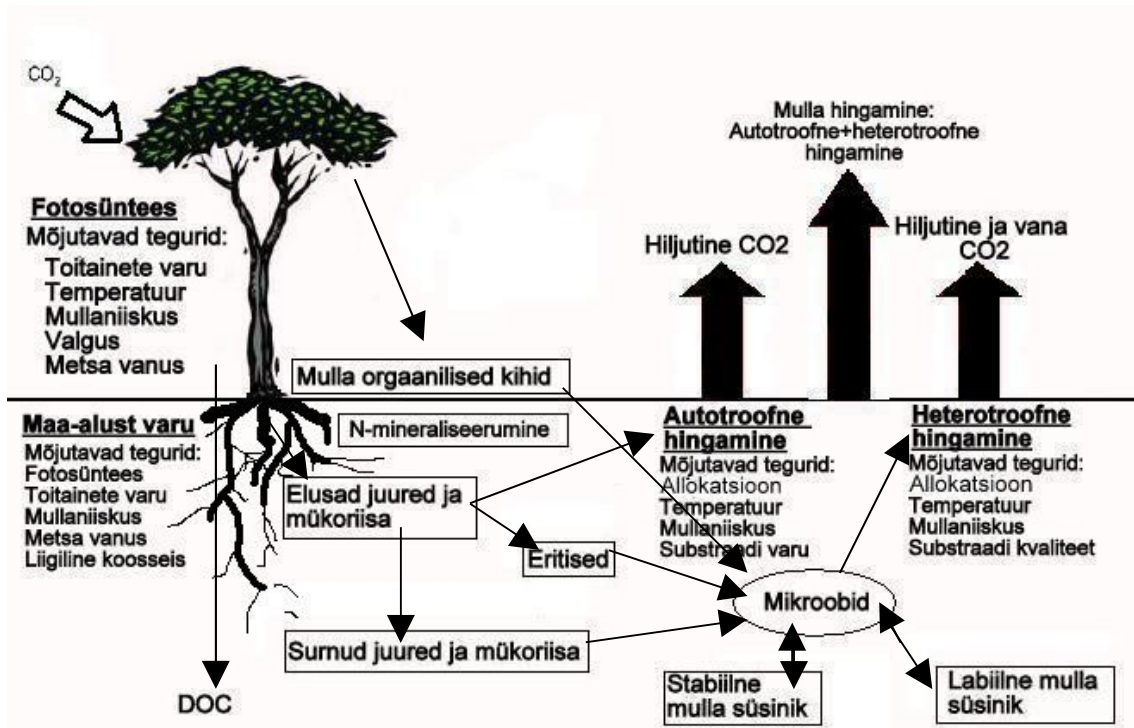
Sissejuhatus

CO₂ kontsentratsioon atmosfääris on tööstusrevolutsiooni eelsest ajast tõusnud 38%. 1750. aastal oli CO₂ kontsentratsioon 280 ppm, 2010. aastal 390 ppm ja see jätkab tõusu keskmiselt 2.0 ppm aastas (WMO 2009; NOAA). Tõusu peatamiseks või aeglustamiseks uuritakse eriti intensiivselt muldade süsinikuringe eripärasid, et leida võimalusi ja arendada ökotehnoloogilisi võtteid, mis võiks tõsta C sidumist muldadesse (Kull ja Szava-Kovats 2004).

Mullasüsinikku on maismaa ökosüsteemides 2500 Gt, mis koosneb 1550 Gt orgaanilisest mullasüsinikust ja 950 Gt anorgaanilisest mullasüsinikust (Batjes 1996). Seda on 3,3 korda rohkem kui maapealses taimkattes ja 4,5 korda rohkem kui atmosfääri süsinikuvoos (Schulte-Bisping jt. 2012). Need arvud illustreerivad selgelt mullasüsiniku osatähtsust globaalses süsinikuringes. Seega on süsinikku metsamullas märkimisväärses koguses, kuid ei ole teada missugused mehhanismid määravad süsiniku püsimise mullas ning miks osa süsinikku püsib mullas seotuna aastatuhandeid, aga osa laguneb kiiresti (Schmidt jt. 2011). Mulda sisenevad ja väljuvad süsinikuvoos on tundlikud ümbritseva keskkonna muutuste suhtes (Schmidt jt. 2011). Nende arvude võrdlus näitab, et atmosfääri CO₂ tõusu kiirust oleks võimalik vähendada või isegi peatada üsna tühistega mulla või biomassi hulkades. (Kull ja Szava-Kovats 2004).

Mullasüsiniku varud on dünaamilised, varu stabiilsus sõltub süsiniku mulda sisenemise ja mullast vabanemise vahekorradest, mis omakorda oleneb abiootilistest (temperatuur, sademed jt.) ja biootilistest tingimustest (mikro- ja makroorganismidest) mullas (Joonis 1). Mulla orgaanilise süsiniku püsivus ei ole molekulaarne omadus vaid ökosüsteemi omadus (Schmidt jt. 2011). Seega muutused keskkonnas muudavad mulla süsinikuvaru ja võimet siduda süsinikku. Näiteks maakasutamise oluline muutus tööstusrevolutsiooni järgsel ajal on kaasaaidanud atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tõusule pärast jää-aega (Ruddiman 2003, 2005). Leitud on ka positiivseid näiteid ökosüsteemide kliimasoojenemise mõjude puhverdamisvõimest: näiteks Euroopa metsad ja rohumaad seovad 305 Gt süsinikku aastas (CarbonEurope-IP 2009). See on 19% kasvuhoonegaasidest, mis eraldus fossiilsete kütuste põletamisel. Kui lisada siia ka intensiivse põllumajanduse ja turbaaladelt eraldunud süsinik suudavad nimetatud ökosüsteemid siduda 272 Gt süsinikku ehk 15% eraldunud süsinikust (Schulze 2009). Oluline küsimus on kas suurenev biomassi tootmine viib suurenevale süsiniku eraldumisele või sidumisele metsamuldades. (Schulte-Bisping 2012).

Käesoleva referatiivse töö eesmärgid on 1) analüüsida põhjapoolkera metsamulla süsinikuringet mõjutavaid abiootilisi ja biotilisi tegureid, mille muutumist ennustatakse globaalsete kliimamuutuste käigus 2) süstematiseerida kirjandusallikate tulemused tabelitesse süsinikuringet mõjutavate tegurite põhjal, et saada ülevaade üldisematest ja vastuolulisematest aspektidest metsade süsinikuringes.



Joonis 1. Metsaökosüsteemi kontseptuaalne skeem, kus põhirõhk on mulla süsinikuringel ja seda mõjutavatel keskkonnafaktoritel. Modifitseeritud Ryan ja Law (2005) järgi.

1. Metsamulla süsinikuvaru

Mulla orgaaniline aine (ingl. k. *soil organic matter*, SOM) moodustab mineraalmuldades massilt ja mahult väiksema osa kui mineraalosa, kuid SOM on ülimalt tähtis mulla talitlemise seisukohalt. Orgaaniline aine on ülekaalus turvasmuldades.

Ökoloogilised tingimused mõjutavad SOM-i koostist ja omadusi ning keemilist ja biokeemilist potentsiaali. Üldiselt võib öelda, et SOM koosneb maapealsest varisest (nimetatud ka *vare*, Astover jt. 2012) ja huumusest. Huumus omakorda koosneb mikroobse sünteesi ja autolüüsi produktina tekkinud eelhuumusest ja huumusainest.

Varis koosneb surnud taimede ja loomade lagunemata ja poollagunenud jäänustest, mille päritolu on võimalik kindlaks määrata säilinud osade kuju ja rakulise ülesehituse järgi. Mullas olev varis on valdavalt taimset päritolu. Varis on ülekaalus nii liigniiskete turba- ja toorhuumuslikus horisondis kui ka parasniiskete mineraalmuldade pinnal asuvas metsa- ja rohumaakõdu horisondis (Astover jt. 2012).

Vare lagunemisel tekivad vahesaadused, näiteks mikroobse sünteesi produktid, mis omakorda alluvad pärast elutegevuse lõppu autolüüsile (rakkude kudede lagunemine nende endi ensüümide toimetel), on oluliseks algmaterjaliks huumusainete, nagu fluvohapped, humiidhapped ja humiidained, tekkel. Siia kuuluvad nii dentriit (tugevasti peenestunud vare) kui ka järk-järgulise biokeemilise muundumise produktid. Parasniiskete muldade huumushorisondis on dentriidi osakaal tavaliselt väike, kuid hästi lagunenud metsakõdus ja toorhuumuslikus horisondis on see märksa suurem. Muldades, kus on väike mikrobioloogiline aktiivsus ja tagasihoidlik humifikatsioon on suur dendriidi osakaal. Varise lagunemise vahesaadused määravad suuresti huumuse kvaliteedi, nende koosseis kajastab mulla bioloogilist aktiivsust ning neil on indikatiivne tähtsus. Kogu SOM-is on mikroobsel sünteesil tekkinud ainete osakaal üldiselt väike, kuid nende koosseis on väga dünaamiline ja mitmekesine (Astover jt. 2012).

Mulla spetsiifilised orgaanilised ained, mida esineb suuremal või vähemal määral kõigis muldades, on tihedalt SOM-iga assotsieerunud. Seega võib SOM sisaldada organismide elusaid rakke, koosneda valdavalt ainult varest (turbad) või koosneda peamiselt huumusainetest. Asukoha ökoloogilised tingimused mõjutavad SOM-i koostist ja igale mullaliigile on omane SOM-i teatud koostisosade optimaalne seisund, mille poole muld kui maismaaökosüsteemi kandev osa oma arengus püüdleb. Huumusainete osatähtsus (nii massi poolest kui talitluslikult) on kõige suurem parasniisketes ja niisketes mineraalmuldades.

Peamine huumuse kvaliteeti ja tüüpi iseloomustav näitaja on mulla huumusainete koostis ja vahekord, mis sõltub mulla ökoloogilistest tingimustest (Astover jt. 2012).

Ökoloogiliselt jaguneb SOM aktiivseks ehk labiilseks varuks ja passiivseks ehk stabiilseks varuks (Astover jt. 2012; Cheng jt. 2007). SOM-i aktiivse osa moodustavad kiiresti mineraliseeruvad ja seega vähepüsivad orgaanilised ained või komponendid. Aktiivsel SOM-il on tähtis osa mulla elustikuga seotud bioloogilistes protsessides. Olles peamiseks energia- ja toiduallikaks mulla elustikule, vabanevad siit suhteliselt kiiresti toiteelemendid, mis on aluseks uuele bioloogilisele aineringle ja seega taimede kasvule (Astover jt. 2012).

SOM-i passiivne osa moodustub ühelt poolt komponentidest, mis alluvad lagunemisele halvasti või ei allu üldse ja mis oma inertsuse tõttu SOM-i koostises akumulatsioonid. Teiselt poolt moodustub see teatud SOM-i osade järkjärgulise polümerisatsiooni ja kondensatsiooni tulemusel. Passiivsel SOM-il on määrav osa mulla füüsikalistel omaduste (struktuursus, lasuvustihedus, poorsus) kujunemisel. Ühe või teise SOM-i koostisosa kuulumine aktiivsesse või passiivsesse ossa ei olene mitte ainult algmaterjalist, vaid suurel määral ka mulla ökoloogilistest tingimustest. Nii toimuvad optimaalsete hüdrofüüsikaliste tingimustega bioloogiliselt aktiivses ja toitainerikkas mullas SOM -i lagunemis- ja muundumisprotsessid tunduvalt kiiremini kui toitainevaeses ja bioloogiliselt väheaktiivses mullas. Samal ajal võib näiteks mulla kuivendamine senise passiivse SOM-i aktiivseks muuta (Astover jt. 2012).

2. Metsamulla süsinikuringet mõjutavad tegurid

2.1. Abiootilised tegurid

2.1.1. Temperatuur

Mulla soojusrežiimi all mõistetakse soojuse tulekut mulda, selle levikut ja kadu mullast. Mulla soojusrežiim määrab mulla keemiliste ja biokeemiliste protsesside ja taimede ning mikroorganismide elutegevuse intensiivsuse, mullatekkeprotsessi spetsiifika ning ainevahetuse süsteemis muld-taim-atmosfäär. Mullas toimuvate protsesside tulemusel muutub ainete liikuvus ja omastatavus mullas, seejuures omastavad taimed soojemast mullast toitaineid paremini kui jahedast. Optimaalsest madalama temperatuuri korral väheneb kõige rohkem lämmastiku omastamine, seejärel fosfori ja kaltsiumi ning kõige vähem kaaliumi omastamine. Füsioloogiliselt on enamikule taimedele optimaalne negatiivne temperatuurigradient, et mullatemperatuur peab olema madalam õhutemperatuurist. Kuid taimede nõudmised soojusele on erinevad ja muutuvad taimede kasvuperioodil (Astover jt. 2012).

Päikesekiirguse intensiivsuse ööpäevased ja aastaajalised muutused põhjustavad maapinna ja mulla perioodilist soojenemist ja jahtumist. Päevane maapinna soojenemine algab päikesetõusuga ja kestab kuni kella kaheni päeval, mil õhutemperatuur on maksimaalne (Astover jt. 2012). Mulla pindmine kiht on soojusallikaks, mille arvel toimub vastavalt mulla seisundile ning füüsikalistele, hüdrofüüsikalistele ja soojusomadustele ka sügavamate mullakihtide soojenemine. Kuna muld on võrdlemisi halb soojusjuht, soojenevad sügavamad mullakihid teatud hiline misega, kusjuures hiline mis suureneb sügavuse suunas (Astover jt. 2012).

Kui maapinnal on temperatuuri maksimum keskpäeval, siis 20 cm sügavusel on see alles kella 18–19 paiku ja 80 cm sügavusel siis, kui maapinnal on miinimumtemperatuur. Temperatuuri amplituud on kõige suurem maapinnal ning mulla sügavamates kihtides see väheneb. Eesti laiuskraadidel ulatub temperatuuri ööpäevase kõikumise amplituud 14°C-ni, kuid juba 40 cm sügavusel on see 1°C ning 80 cm sügavusel vaid 0,8°C (Astover jt. 2012).

Aastaaegadest tingitud temperatuuri muutumise maksimaalne sügavus on ööpäevase muutumise sügavusest märgatavalt suurem ja sõltub geograafilisest sügavusest. Temperatuuri sesoonsel muutumisel soojenevad sügavamad kihid samuti hiline misega, kuid ajalised erinevused kihtide vahel võivad küündida mitme kuuni (Astover jt. 2012).

Mulla soojusrežiim, selle ööpäevane ja sesoonne soojusbilanss sõltub väga suurel määral

taimkattest. Kui võtta aluseks mulla aktiivsete temperatuuride ($>10^{\circ}\text{C}$) summa ja selle perioodi kestus, siis selgub, et metsaga võrreldes on põllumaad palju soojemad (Astover jt. 2012).

Viimase saja aasta (1906–2005) lineaarse trendi kohaselt on maakera pinna keskmine temperatuur tõusnud $0.74^{\circ}\text{C} \pm 0,18^{\circ}$. Soojenemise kiirus on viimase 50 aastaga tõusnud peaaegu kaks korda võrreldes viimase saja aastaga ($0,13^{\circ} \pm 0,03^{\circ}$ vs. $0,07^{\circ}\text{C} \pm 0,02^{\circ}\text{C}$ sajandi jooksul) (Trenberth jt. 2007). Temperatuuri tõus ei ole kogu planeedil ühtlane ja erinevates regioonides on keskmiste temperatuuride muutused erinevad. Kliima soojenemise prognooside kohaselt arvatakse, et kliima muutused mõjuvad kõige rohkem boreaalsetele metsadele > parasvöötme laialehistele metsadele > parasvöötme okasmetsadele. Igikeltsa ülemistes kihtides on täheldatud viimase 30 aasta jooksul kuni 3°C temperatuuri tõusu. Samal ajal on aastaajaline külmunud pind alates 1900 aastast vähenenud 7%. Seega praegu ei ole teada kuidas mõjub kliima soojenemine põhjapoolkera metsadele ja nende muldadele (Lukac ja Godbold 2011).

Temperatuur kontrollib paljusid protsesse: mullahingamist, lämmastiku mineralisatsiooni, nitrifikatsiooni ja denitrifikatsiooni, aga ka peenete juurte dünaamikat, toitainete omastamist, taimede produktsiooni ja varise lagunemist. Rustadi jt. (2001) meta-analüüs, kus mulla temperatuuri tõsteti erinevates katsetes $0.3\text{--}6.0^{\circ}\text{C}$, näitas, et see tõstab oluliselt mullahingamist 18–22% , lämmastiku netomineralisatsiooni 30–64% ja taimede produktsiooni 15–23%.

Mulla orgaaniline aine (SOM) on üks kõige suuremaid süsiniku varusid maismaal. Seega SOM-i ja selle erinevate osade temperatuuri tundlikkus on võtmefaktoreid, mis reguleerib süsinikuringe muutumist globaalse soojenemise käigus (Von Lützow ja Kögel-Knabner 2009). Mullas on koos tahked, vedelad ja gaasilised komponendid, mis kõik avaldavad üksteisele mõju. Mullaosakeste suurus varieerub nanomeetristest mineraalidest suurte jalgpallisuuruste mullakamakateni (Schmidt jt. 2011), kuna väikesed osakesed, eriti madalmolekulaarsed ühendid, ringlevad süsinikuringes kiiresti, võivad nad olla tundlikumad temperatuuri muutustele kui kõrgmolekulaarsed ühendid, mis sisaldavad näiteks aromaatsid gruppe (Price jt. 2012; Melillo jt. 2002). Mulla süsinikuringe temperatuuri tundlikkus sõltub eelkõige substraadi lagunemiskiirusest. Hetkel arvatakse, et SOM-i mineraliseerumise temperatuuri tundlikkust mõjutavad järgmised faktorid: 1) SOM-i stabiilsus, 2) orgaanilise aine lisandumise ja mineraliseerumise kiirus, 3) mulla mikrofloora omadused ja SOM-i lagundamiseefektiivsus, 4) faktorid, mis mõjutavad SOM-i stabiilsus -mineraliseerumise tasakaalu, nagu pH ja vee, hapniku ning toitainete limitatsioon (Von Lützow ja Kögel-

Knabner 2009).

On arvatud, et temperatuuri tõus mõjutab orgaanilise süsiniku lagunemist mullas ja seega globaalne soojenemine peaks suurendama orgaanilise süsiniku vabanemist atmosfääri. Laiahaardeline, pikaajaline mulla soojendamise eksperiment (kus võeti proovid 82 katsealalt, 5 kontinendilt) näitas, et C lagunemiskiirus ei ole kontrollitud mikroobse aktiivsuse poolt ja et kõrgem temperatuur üksi ei mõjuta süsiniku lagunemiskiirust metsamullas (Giardina ja Ryan 2000).

Mullahingamise vastus temperatuuri muutustele on väga ebaselge (Schmidt jt. 2011). Heterotroofne hingamine on lühiajaliselt tugevalt ja positiivselt seotud mullatemperatuuriga (Bradford jt. 2008; Eliasson jt. 2005; Butnor 2003; Suwa 2004, Melillo jt. 2002). Pikaajalist temperatuuri tõusu mõju heterotroofsele mullahingamisele on vähe uuritud (Bradford jt. 2008). Välikatsetes on mulla soojenemise mõjul suurenenud mullahingamine lühiajaline ja seda seletatakse kiirenenud orgaanilise aine ringe ja mulla süsinikuvaru ammendumisega (Bradford jt. 2008; Eliasson jt. 2005) ning mikroobse hingamise kohanemisega soojema keskkonnaga (Bradford jt. 2008; Melillo jt. 2002). Väidetavalt on ökosüsteemi kohanemine süsiniku varu ja biomassi vähenemise ning mikroobse hingamise kohanemise kombinatsioon (Bradford jt. 2008; Eliasson jt. 2005). Hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) Karst.) enamusega metsas, kus tõsteti temperatuuri astmeliselt suurenes mullahingamine pärast esimest aastat 60%, vähenes pärast kümnet aastat 30%-ni. Seega mullahingamise kasv viib kiirele labiilse süsiniku varu ammendumisele ja kiiremale mineraliseerumisele esimese soojema kümnendi jooksul (Eliasson jt. 2005). Teistes katsetes oli mikroobse biomassi hingamise muutus aeglasem kui aastaaja temperatuurid olid kõrgemad, mis viitab sellele, et lagunemiskiiruste muutused-, eksperimentaalsetes mulla soojendamise katsetes tulenevad mikroobikoosluste muutustest. See omakorda näitab, et globaalse soojenemise efekt mullahingamisele võib olla väiksem kui algselt ennustati (Bradford jt. 2008).

2.1.1.1 Külmumine ja lumikate

Globaalne soojenemine ja muutused lumikattes võivad tulevikus muuta mulla külmumise sagedust ja intensiivsust (Trenberth jt. 2007). Põhjapoolkera keskmiste laiuskraadide mäestiku metsades võib talvel eraldunud CO₂ hulk moodustada üle poole suvel fotosünteesi käigus seotud CO₂-st. Talvine CO₂ eraldumine võib olla seotud lumikatte paksusega, õhemal lumikattel on väiksem isolatsioonivõime ja põhjustab madalamat mullatemperatuuri ning madalamat mullahingamist (Monson jt. 2006). Monson jt. (2006) vaatlused näitavad, et kliima soojenemine võib muuta mulla süsiniku sidumise kiirust metsa ökosüsteemides, mis tuleneb lumikatte paksuse muutustest.

Ligi 60% Venemaa metsadest kasvab igikeltsaaladel (Cockwell 2012), mille muldades on salvestatud suur osa stabiilset süsinikku, sest madalatel temperatuuridel on vegetatsiooni mõju ja orgaanilise aine lagunemine piiratud (Stolbovoi 2004). See teeb need alad eriti tundlikuks temperatuuri muutuste suhtes. Mulla külmumine ja sulamine võib mõjutada süsiniku- ja lämmastikuringete kiirust, külmumise/sulamise tsüklite intensiivsust ja sagedust on vaadeldud Matzner ja Borken (2008).

Eksperimentaalsetes laboritingimustes tõusis metsakõdu lahustunud orgaanilise süsiniku (ingl. k. *dissolved organic carbon*, DOC) kontsentratsioon pärast külmutamist -8°C ja -13°C, kuid jäi muutumatuks -3°C juures. Edasiste külmumise/sulamise tsüklite kordamisel DOC-i kontsentratsiooni tõusu ei esinenud (Hentschel jt. 2008). Samas kui teise uurimuse järgi ei mõjutanud külmumine DOC-i vooge ja kontsentratsioone (Hentschel jt. 2009).

2.1.1.2 Tuli

Massiivsed tulekahjud võivad oluliselt mõjutada maakera kliimat, sest nad vabastavad biomassi põlemisel palju kasvuhoone gaase. Biomassi oksüdatsioon on tavaliselt poolik ning pürolüüsi ühendite ja POM-i (ingl. k. *particulate organic matter*, POM) vahemik aerosoolides on tekkinud olemasolevast mullasüsinikust termilise modifikatsiooni käigus. Need muutused viivad selleni, et orgaaniline aine muutub „püromorfseks huumuseks“, mis koosneb nõrkade kolloidsete omadustega makromolekulaarsetest osakestest ja on resistentsemad keemilisele ja bioloogilisele lagunemisele. Tulekahjude esinemine metsas ja ka põllumaadel võib viia pikaajaliste muutusteni mulla orgaanilise aine lagunemises ja dünaamikas (González-Pérez jt. 2004).

Tule erinevatest mõjudest metsamullale on teinud ülevaate Certini (2005). Sagedaste tulekahjudega aladel oli mulla orgaanilisest ainest 35–40% tule päritoluga must süsinik (Certini 2005), mis on väga vastupidav oksüdatsioonile ja bioloogilisele lagunemisele (González-Pérez jt. 2004). Tulekahju võib steriliseerida mulla kuni 10 cm sügavuselt või rohkem ja sterilisatsiooni efekt võib kesta kuni ühe kümnendi, mille tulemuseks on vähenenud mikroobne hingamine. Kui tulekahju ei eemalda süsinikku mulla süsteemist läbi põlemise, siis on tulekahjul kalduvus suurendada süsiniku stabiilsust läbi karboniseerumise, vees lahustuvuse vähendamise ja rikastamisega aromaatsete gruppide tekkega (Certini 2005). Czimeczik jt. (2003) leidsid, et Siberis hariliku männi metsas (*Pinus sylvestris* L.), moodustas must süsinik väikese osa mulla orgaanilisest süsinikust (ingl. k. *soil organic carbon*, SOC), samal ajal kui tuli vähendas metsa maapealset biomassi 60%. Samas Alaska boreaalsete metsade metsatulekahjudes põlesid peamiselt polüsahhariidse päritoluga ühendid ja selle tulemusel rikastusid mulla pealmised kihid ligniini ja lipiide sisaldavate ühenditega (Neff jt. 2005). Tulekahjude sageduse ja põlengu intensiivsuse suhe paistab olevat vastuoluline, nimelt metsades kus tulekahjusid on harva on need tugevama intensiivsusega, mis võib viia vähenenud karboniseerumise ja täieliku põlemiseni. Regioonides kus tulekahjusid esineb tihedamalt on põlengul madalam intensiivsus ja suurem karboniseerumine, mille tagajärjel süsiniku varu suureneb (Czimeczik jt. 2005).

2.1.2. Sademed ja mullaniiskus

Soojem kliima tõstab aurustumist ja suurendab sadamete hulka. Siiski ei ole teada, kus need sademed maha tulevad ja seejuures võivad paljud alad saada ka hoopis vähem sademeid; erinevused sademeriikade ja -vaeste alade vahel suureneb (Trenberth jt. 2007). Lisaks sõltub sademete muutuste efekt eelneva perioodi sademetest ja aurustumisest. Kuivaperioodi järgselt suurenenud sademete hulga korral ökosüsteemi brutoprimaarproduktioon (ingl. k. *gross primary production*, GPP) kasvab hüppeliselt. Autotroofset hingamist see ei mõjuta, kuid heterotroofne hingamine tõuseb, kuni sademed ei põhjusta üleujutust (Ågren ja Andersson 2012).

Ennustatakse, et GPP efekt on suurem kui heterotroofse hingamise kasv. Muidugi võivad väga niisked mullad vabastada süsinikku mullast ka metaanina, mis mõjutab samuti süsiniku varu ökosüsteemis. Suurem sademetekogus peaks suurendama süsiniku väljakannet pinnavees ning suurendama DOC-i transporti ökosüsteemist välja (Ågren ja Andersson 2012).

Mulla veesisaldus mõjutab taimede kasvu, mikroobset aktiivsust ja mitmeid mulla mehhaanilisi omadusi (plastilisus, tugevus, kompaktsus). Vesi jagab mullas poorset ruumi õhuga ja seega kontrollib gaaside juhtivust ja difusiooni läbi mulla, mõjutades mullaorganismide aktiivsust ja mulla redokspotentsiaali (Lukac ja Godbold 2011). Mulla-vesi sisaldab lahustunud orgaanilist ainet ja anorgaanilist koostisosa. Vesi mõjutab ka lagunemiskiirust, nimelt väga kuivades ja märgades tingimustes võib lagunemiskiirus drastiliselt väheneda (Ågren ja Andersson 2012).

Mulla kõrge niiskus mõjutab juurte sügavust ja levikut (Lukac ja Godbold 2011). Mulla niiskuse mõju juurtele sõltub ka mullatüübist ja ka puuliigist. Sesoonne üleujutus piirab peenete juurte kasvu hariliku kuusel ja hiigelnulul (*Abies Grandis*), seejuures oli mõju suurem kuusele kui hiigelnulule. Üleujutuste ajal oli hiigelnulu surnud peenjuurte mass suurem kui elusate peenjuurte biomass, kuid peenjuurte biomass suurenes üleujutustevabal perioodil 50%. Juurte erinev reaktsioon mulla veesisaldusele on liigispetsiifiline, ehkki isegi väga tolerantsetel liikidel on täheldatud väiksemat juurtevõrgustikku alaliselt märgades muldades. Tundlikel liikidel nagu sitka kuusel (*Picea sitchensis*) põhjustab üleujutus peenjuurte surma ja juuretippude kärbumist. Juurte reaktsioon üleujutustele mõjutab liigispetsiifiline juurte kasvudünaamika. Näiteks sitka kuuse juurte kasv aeglustub ja peatub varem ning on seetõttu vähem tundlik sügiste üleujutustele, kui need puuliigid, mille juurte kasv peatub hiljem (Lukac ja Godbold 2011).

Mullaniiskuse muutuste hindamisel on oluliseks indikaatoriks juur: võsu suhe, mis tihti tuleneb peenete juurte biomassi muutustest. Lukac ja Godbold (2011) on kirjeldanud põua korral peenjuurte biomassi tõusu okaspuudel ja vähenemist Euroopa heitlehiste puude liikidel. Muutused juurte biomassis on tugevalt liigispetsiifilised ja sõltuvad muutustest juurte käibe kiiruses. Juurte käibekiiruste muutustest põua ajal on vähe andmeid, kuid parasvöötme metsades on leitud nii muutumatuid kui kiirenenud ringeid. Kivitamme (*Quercus petraea*) metsas vähenes peenjuurte biomass orgaanilises kihis oluliselt pärast kolme kuulist eksperimentaalselt esilekutsutud suvist põuda. Samal ajal põuale vastupidavamad puud nagu harilik pöök (*Fagus sylvatica*) ja punane tamm (*Quercus robur*) säilitasid oma ülemiste mulla kihtide peenjuurte biomassi pärast mitut põuda, mis tulenes peenjuurte käibe kiirenemisest ehk siis puud suurendasid uute peenjuurte moodustumist suurenenud suremuse tingimustes (Lukac ja Godbold 2011). Kuna peenjuured on olulisim ökosüsteemilüli, mille kaudu süsinik sügavamale mulda liigub, siis muutused peenjuurte biomassis ja käibekiiruses mõjutavad metsamulla süsinikuringet suurel määral (Rasse jt. 2005; Lukac jt. 2009).

Uuringus vaadeldi vähenenud (970–520 mm/a) sademete mõju Euroopa põõgimetsadele nii

kiires kui aeglases ringes ja eraldi vananemis efektist. Vaadeldi süsiniku varu kõduhorisondis (ehk O-horisont), mineraalses mullas (kuni 100 cm) ja biomassis (kännud, lehed, peened juured) ja nende sõltuvust sademetest. Vähenenud sademetega (600 mm/a) alal vähenes SOC umbes 25% võrreldes alaga, kus oli rohkem sademeid (900 mm/a), samal ajal oli pöõgi tüvedes märgata väikest tõusu. Vähenenud sademed mõjutasid eriti peenjuurte biomassi süsiniku varu, aga vähem lehtede ja tüve biomassi osa. Peenjuurte ringe kiirenes vähenenud sademete all isegi kui peenjuurte mass ja SOC kõduhorisondis vähenes. Mulla süsiniku varu kõduhorisondis oli põhiliselt kontrollitud süsiniku varu suurusega peenetes juurtes, mis näitab, et peenete juurte ringel on oluline roll süsiniku transportimise maa-pealsetest osadest SOC-i varusse. Jõuti järeldusele, et pika-ajalised vähenemised sademetes viivad mineraalse mulla ja orgaanilise kihi SOC- varu vähenemisele, peamiselt suureneva lagunemiskiiruse tõttu. See võib globaalse soojenemise stsenaariumi järgi parasvöötme pöõgimetsad muuta süsiniku säilitajatest süsiniku allikateks (Meier ja Leuschner 2010).

2.1.3. Lämmastik

Atmosfääri bioloogiliselt reaktiivse lämmastiku sisaldus on viimase sajandi jooksul tõusnud kolm kuni viis korda (Denman jt. 2007), seda just tänu fossiilsete kütuste põlemisel ja kunstlike väetiste kasutamisel eraldunud lämmastikule (Denman jt. 2007; Davidson 2009). Järgnevatel aastatel on oodata edasist tõusu maakera erinevates paikades (Dentener jt. 2006) väidetavalt tõuseb lämmastiku kogus atmosfääris selle sajandi lõpuks 2,5 korda (Lamarque jt. 2005). Suurenenud lämmastiku depositsioonil on suur negatiivne mõju nii maismaa kui vee ökosüsteemidele, näiteks eutrofeerumine ja bioloogilise mitmekesisuse vähenemine (Vitousek jt. 1997; Maskell jt. 2010). Liigne lämmastiku depositsioon võib muuta mulla happelisemaks, vähendada katioonide hulka mullas ja leostuda põhjavette (de Vries jt. 2007; Dise, jt. 2009; Högberg jt. 2006). Siiski lämmastiku depositsiooni suurenemine mõjub positiivselt taimede kasvule ja läbi selle süsiniku sidumisele atmosfäärist (Reay jt. 2008; Ciais jt. 2008; Pregitzer jt. 2008; Thomas jt. 2010). Magnani jt. (2007) näitasid, et lämmastiku depositsioon on põhiline tegur süsiniku hoiustamisel metsa ökosüsteemides.

Kõrgema lämmastiku kontsentratsiooni juures aitavad kaasa suuremale süsiniku sidumisele kaks mehhanismi: biomassi kasv (Ciais jt. 2008; Pregitzer jt. 2008) ja seeläbi varise suurenemine ning potentsiaalselt ka suurema orgaanilise aine (SOM) akumulatsioon mulda (Pregitzer jt. 2008; Olsson jt. 2005; Hyvönen jt. 2007).

Suurenev lämmastiku depositsioon mõjutab mulla orgaanilise aine ja varise mikroobset lagunemist, mida omakorda mõjutab varise tüüp ja mikroobi koosluse koosseis (Sinsabaugh jt. 2004, 2005; Waldrop jt. 2004). On näidatud, et parasvöötme metsades muutuvad mikroobikooslused lämmastiku lisamisel (Waldrop jt. 2004).

Varise lämmastikuga rikastamise katsetes leiti nende meta-analüüsil huvitav dünaamika metsamuldade lämmastiku ja süsiniku varude vahel. Nimelt lämmastiku lisamisel madala kvaliteediga, kõrge ligniini sisaldusega varisele orgaanilise aine lagunemine aeglustus, samal ajal kui kõrge kvaliteediga ja madala ligniini sisaldusega varise puhul lämmastiku lisamine kiirendas lagunemist (Knorr jt. 2005). Teises meta-analüüsis, mis hõlmas 20 eksperimenti, orgaanilise aine lagunemine mullas ei vähenenud lämmastiku lisamisel märkimisväärselt. Kuid leiti siiski sarnased tulemused eelnevate uurimutega, et lämmastiku lisamise mõju sõltub varise kvaliteedist: kergemini laguneva varise lagunemine kiireneb (nt. *Acer*, *Populus*, *Betula*), samal ajal kui vastupidavama varise (nt. *Pinus*, *Picea*, *Fagus*, *Betula*) lagunemine vähenes. Seega, kuna kõik metsad toodavad suurtes kogustes madala kvaliteediga varist, nagu võrsed, oksad, seemne kestad, siis tuleks lämmastiku depositsiooni suurenemise mõju lagunemisele analüüsida varise kvaliteedist lähtuvalt (Janssens jt. 2010).

USA-s, Michiganis pikka aega kestnud uuringus saadi tulemuseks orgaanilise aine mineraliseerumise vähenemine mullas (Pregitzer jt. 2008), ehkki mikrokosmidega eksperimentaalsetes tingimustes tehtud katsete tulemus oli vastupidine suurenenud lämmastik põhjustas varise massi ~2% vähenemise (Manning jt. 2008). Vastavalt lämmastiku limiteerituse hüpoteesile (Finzi jt. 2006) väheneb aja jooksul ökosüsteemi netoprimaarproduktioon (NPP) kõrgenenud CO₂ kontsentratsiooni tingimustes, sest mulla lämmastikusisalduse vähenemine aeglustab lämmastiku mineraliseerumist (Finzi, jt. 2006). Hiljutine uuring, kus puid rikastati CO₂-ga näitab, et see hüpotees võib olla vale ning taimed juhivad juurte eritiste kaudu rohkem süsinikku sügavamatesse mulla kihtidesse. Koos mulla orgaanilise aine tõusuga tõusis ka rakuväliste ensüümide vabanemine, mis aitavad kaasa orgaanilise lämmastiku lagunemisele (Phillips jt. 2011).

Kõrgem antropogeense lämmastik tase muudab orgaanilise aine lagunemist metsa ökosüsteemides, muutes mikroobide võtmeensüümide esinemist (Sinsabaugh jt. 2004) ja aktiivsust (Sinsabaugh jt. 2005). DOC kontsentratsioonid olid oluliselt (keskmise 24%) kõrgemad aladel kuhu oli lämmastikku lisatud (Sinsabaugh jt. 2004).

22 aastases väetamise (ammoniumnitraadi ja füsioloogilise seguga, mis sisaldas makro- ja mikroelemente) katses Põhja-Rootsis suurendas väetamine kõduhorisondi DOC kontsentratsioone ja vooge 50% ning SOM-i varusid ligi kaks korda. Samas kui mulla B

horisondis ei põhjustanud väetamine tähelepanuväärseid muutusi. Väetamise positiivne mõju DOC-ile tuleneb mulla süsiniku kasvust (Fröberg jt. 2013).

Mulla soojenemine suurendab neto lämmastiku mineraliseerumist, kuid ei mõjuta orgaanilise ja anorgaanilise lämmastiku leostumist ning gaasilist lämmastikku (Melillo jt. 2002). Melillo jt. (2002) 10 aastase lämmastikuga rikastamise ($5 \text{ g/m}^2\text{a}$) katse käigus suurenes lämmastiku mineraliseerumine 41 g/m^2 10 aasta jooksul. 12,7% lisatud lämmastikust läks metsapuude kudedesse ja Melillo jt. arvutasid, et see võib lisada pikemaajalise soojenemise käigus ligikaudu 1560 g/m^2 süsinikku taimsetesse kudedesse. Sarnaseid tulemusi saadi ka Põhja-Rootsi ja Kagu-Rootsi kuusemetsades, kus pärast 10 aastast kestnud väetamist suurenes tüvepuidu kasv üle 4 korra (Bergh jt. 1999).

2.1.4. Osoon ja süsinikdioksiid

Metsamulla süsinikuringet mõjutavad ka atmosfääri süsinikdioksiid ja osoon, mis mõlemad eralduvad fossiilsete kütuste põletamisel. Põhja poolkeral on osooni sisaldus troposfääris tõusnud viimase sajandi jooksul 35%, mis kahjustab metsade ja põllumaa tootlikkust, isegi siis kui kõrgem CO_2 tase stimuleerib metsade tootlikkust. Lisaks sellele, et osoon vähendab tootlikkust, võib kõrgem osooni sisaldus troposfääris muuta ka metsade süsinikuringet, vähendades süsiniku allikate kvantiteeti ja kvaliteeti (Loya jt. 2003). Uuringu käigus avastati, et kui parasvöötme metsades tõsta nende kahe gaasi sisaldust 50% on tulemuseks märkimisväärselt madalam mullasüsiniku moodustumine. Selle põhjuseks võib olla taime jäänukest tulev vähenenud sisend või on tõusnud mullamikroobide värske süsiniku tarbimine (Loya jt. 2003). Teises uuringus, kus suurendati süsinikdioksiidi ja osooni kontsentratsiooni eraldi muutus mulla mikroobikoosluse koosseis, kui suurendati mõlema kontsentratsiooni korraga ei omanud see märkimisväärselt mõju mulla mikroobikooslusele (Loranger jt. 2004). Osooni suurenenud kontsentratsioon muutis oluliselt seenekoosluse koosseisu (Chung jt. 2006). Süsinikdioksiidi kontsentratsiooni tõusu mõju seenekooslustele on mitmetähenduslik. Ühes uurimuses tõuseb esile seente aktiivsus (Phillips jt. 2002), teises märgati selle vähenemist (Van Groenigen jt. 2007), selline seenekoosluse reaktsioon võib sõltuda varise keemilisest koostisest. Mullahingamine peaks suurenema kõrgeenenud süsinikdioksiidi ja osooni kontsentratsioonide puhul (Andrews ja Schlesinger 2001; King jt. 2004; Luo jt. 2001b; Pregitzer jt. 2006). FACE (CO_2 rikastamise eksperimendid) uuringud on näidanud, et vaatamata suurenenud mullahingamisele on süsinikubilanss positiivne tänu maapealse osa

biomassi, varise ja peenjuurte massi suurenemisele (Allen jt. 2000; Hamilton jt. 2002).

2.2. Bioutilised tegurid

2.2.1. Varis

2.2.1.1. Maapealsed süsiniku allikad: surnud puit ja jäme varis

Mulla süsiniku maapealseteks allikateks on maapinnale kukkunud surnud lehed, puukoor, puit, loomade korjused ja putukate eritised. Süsinik kaob pindmisest orgaanilisest ainest CO₂-na mullahingamisel, mulla orgaanilise aine segunemisel mulla fauna kaasabil ja seostumisel mullamineraalidega pikemaks ajaks ning lahustunud orgaanilise aine (ingl. k *dissolved organic matter*, DOM) leostumisel, millest lahustunud orgaaniline süsinik (DOC) moodustab suure osa.

Parasvöötme metsa uuringute sünteesis, mis hõlmas 42 uuringut, leiti, et sademed on tugevas positiivses korrelatsioonis DOC-i voo kiirusega mulla pinnalt mineraalsesse mulda. Metsakõdust väljaleostunud DOC-i kontsentratsioon oli positiivselt korrelatsioonis pH-ga. Leiti ka, et suurimad DOC-i aastased vood ja selle varieeruvused olid mulla huumushorisondis, humifitseerunud orgaanilises kihis (A-horisont) (Michalzik jt. 2001). DOC-i voogude kohta ülemistes kihtides on väga vähe uurimusi. Lahustunud orgaanilise süsiniku välja leostumine mineraalses mullas väheneb koos sügavusega. Oluline panus DOC-i tuleb võraveest, mis tuleneb herbivooride ja mikroobide tegevusest võrastikus. Silmapaistvat erinevust okas-ja lehtmetsa DOC-i voogude vahel ei ole leitud. Hilisemad 14C uuringud Rootsisis ja Tennesseees, USA-s on kinnitanud, et enamusest varisest tulevast DOC-ist hingatakse ära enne, kui see jõuab mineraalsesse mulda või seotakse see pealmistes kõdukihtides (Fröberg jt. 2007 a, b).

Varise manipulatsiooni katses lehtpuumetsas Bavarias, Saksamaal oli DOC-i kadu orgaanilistest kihtidest seotud nende sügavusega rohkem kui mikroobse aktiivsusega (Park ja Martzer 2003). DOM leostub pidevalt läbi mulla profiili, seega iga leostumine peaks olema kombinatsioon uuest varisest tulenevast DOM-ist ja vanemast DOM-ist, mis on eraldunud huumusest või madalamatest kihtidest (Park ja Martzer 2003). DOC, mis pärines vanemast varisest sisaldas rohkem ligniini päritolu süsinikku ja lagunes aeglasemalt, kui värske varise DOC (Don ja Kalbitz 2005; Kalbitz jt. 2006).

Varise erinevad füüsikalised omadused mõjutavad mikroobide hulka ja varise lagundamist (Hyvönen ja Årgen 2001). Varis, jäme puupraht ja puujuured on liigiti erineva keemilise koostise, lagunemiskiiruse ja lämmastiksisaldusega. On arvatud, et kõrgem CO₂ tase

atmosfääris võib viia keemiliste muutusteni lehe või juurte keemias. (Hyvönen ja Årgen 2001).

Mitmes vaba õhu CO₂-ga rikastamise (FACE) katses leiti, et liik-liik erinevused orgaanilises keemias on tähtsamad, kui erinevused, mis tulevad kõrgemast CO₂ tasemest. Vähemalt parasvöötme metsades mõjutab kõrgem CO₂ liikide konkurentsi ja see võib olla päästikuks, mis muudab varise lagunemise dünaamikat (King jt. 2001a, 2005; Finzi ja Schlesinger 2002; Hagedorn ja Machwitz 2007).

2.2.1.2. Maaalused süsiniku allikad: jämedad juured, peenjuurte ringe ja juureeritised

Maa-all on biomassis sisalduv süsinik peamiselt jämedates juurtes, ent liigub sinna peamiselt peenete juurte ja nende eritiseaga, peente juurtega on tihedalt seotud mükoriisaseened ja risosfääri mikrobikooslused. Kesk-Euroopa parasvöötme metsades on mõõdetud puude süsiniku sisalduseks 110 t C/ha, millest 26 t C/ha on jämedates juurtes ja 1,2 t C/ha peentes juurtes. Kui seda võrrelda juurevaba mullaga, kus on 65 t C/ha, siis juurte süsinik moodustab 42% maaalusest süsinikust. Need arvud on siiski vaid näitlikud ja varieeruvad suuresti erinevate liikide ja ökosüsteemide vahel (Lukac ja Godbold 2011).

Jämedate juurte peamine funktsioon on puu ankurdamine, vee ja toitainete transportimine lehestikku ja fotosünteesi produktide transportimine peentesse juurtesse. Jämedad juured moodustavad 20–30% puu biomassist. Mõned suurimad juured lähtuvad otse kännust ja elavad sama kaua kui puu ise, mis tähendab, et neis sisalduv süsinik jääb mulda mitmeks aastakümneks kui mitte sajanditeks (Lukac ja Godbold 2011).

Peened juured on defineeritud kui <2 mm läbimõõduga juured, mis varustavad taime vee ja mineraalsete toitainetega, on lühikese elueaga ja on kiire ringega (Ostonen jt. 2005, Majdi jt. 2005). Peenjuurte ringe mõõtmine *in situ* on tähtis, kuid väga keeruline, sest peenjuured sisaldava nii mükoriisseid primaarseid juuri kui puitunud juhtejuuri, mille eluiga ja käive on erinevate kiirustega. Varasemad uurimused on näidanud väga kiiret ringet kuudest aastani (Vogt jt. 1998). Samas kui hilisemad uuringud radioaktiivse süsiniku dateerimisel näitasid peenjuurtes sisalduva süsiniku vanuseks 5–10 aastat (Trumbore 2006). Need vastsuolulised tulemused võivad tuleneda sellest, et väga lühikeste juurte ringe võib kesta ainult nädala, samas kui pikemad juured võivad elada üle kahe kümnendi (Trumbore ja Gaudinski 2003) kui ka ainete retranslokatsioonist taimesisest, kus vanemat süsinikku võidakse kasutada uute

juurekudede moodustamisel (Sah jt. 2013).

Peenete juurte biomassi sõltub mitmetest keskkonna teguritest nagu vesi ja toitained. Üldiselt kui on vähe vett või toitaineid, siis taimed juhvivad suurema koguse süsinikku peenjuurtesse ja mükoriisasse, et tagada taime piisavat varustatust vee ja toitainetega, kuid siin on suured erinevused liikide vahel (Lukac ja Godbold 2011).

Enamusel liikidel ja metsa ökosüsteemides peenete juurte biomass kaldub vähenema eksponentsaalselt mulla sügavusega (Jobbágy ja Jackson 2000). Peenete juurte tähtsust mulla süsiniku kontsentratsioonis näitab fakt, et mulla süsiniku kontsentratsiooni profiil sarnaneb peenete juurte profiiliga (Lukac ja Godbold 2011).

Kui lahustunud orgaanilise aine (DOM) lisandumine lehe varisest on laialdaselt uuritud, siis juurde tulemist juure varisest on vähem uuritud. Uselman jt. (2007) leidsid, et juure varis kaotab mulla pindmistes kihtides enamiku süsinikust, kuid see väheneb proportsionaalselt mulla sügavusega, mis näitab, et sügavamal asuvatel juurtel on tähtis osa stabiilse süsiniku lisandumisel mulda. Rootsi männikus tehtud suuremahuline *girdling* (puude tüved kooritakse 2–5 cm laiuselt rinnakõrguselt) eksperiment näitas, et läbi fotosünteesi siseneb mulda 40% DOC-ist, mis on seotud juurte ja nendega assotsieerunud ektomükoriisa seentega konkreetsetes mullas (Giesler jt. 2007). See tulemus on erinev arvamusest, et DOC on esmane produkt juurte lagunemisel ja see peaks kasvama *girdling* eksperimendis (Högberg ja Högberg 2002; Giesler jt. 2007). FACE eksperiment näitas, et 62% süsinikust sisenes mulla orgaanilisse ainesse (SOM) läbi mükoriisaseente ringe (Godbold jt. 2006), mis toetab arvamust, et mükoriisa ringe on tihedalt seotud fotosünteesiga. Lisaks on tõendeid, et juured varustavad mulla risosfääri madalmolekulaarsete ühenditega ja see voog võib toita 30–100% heterotroofsest mulla hingamisest (Van Hees jt. 2005). Kõrgema CO₂ taseme mõju peenjuurte produktsioonile mullas on olnud erinev, osades uuringutes on ilmnenud tagasihoidlik positiivne efekt (Luo jt. 2001b; Wan jt. 2004), samal ajal kui teised uuringud näitavad väikest tõusu või muutumatut produktsiooni (Pritchard jt. 2001; King jt. 2005; Pritchard jt. 2008) või hoopis suurt tõusu (Lukac jt. 2009). King jt. (2005) uurimus näitas, et kõrgem CO₂ tase ei mõjuta juurte keemilist koostist ega lagunemiskiirust nagu algselt arvati.

2.2.2. Mulla fauna

Mullaelustik on mulla kui eluta ja elusa looduse piirialal oleva loodusliku moodustise lahutamatu osa. Mullaelustik jaotatakse kehasuuruse järgi järgmiselt: mikrofloora ja -fauna,

mesofauna, makrofauna ja megafauna. Mullaelustik osaleb peale orgaanilise aine lagunemise ka ökosüsteemi aineringses ja energiavoos ning paljudes mullaprotsessides (Astover jt. 2012). Mikroorganismidest mõjutavad SOM-i lagunemist bakterid, seened ja aktinomütseedid. Lagundavate mikroorganismidele on iseloomulik suur tsüklilisus, põlvkondade paljusus ühe vegetatsiooni perioodi jooksul ja väga heterogeenne jaotus mullas (risosfääris on neid 10–100 korda rohkem kui mujal) (Astover jt. 2012). Mikroobikoosluste moodustumine sõltub mulla soojus- ja veerežiimist, mulla reaktsioonist, orgaanilise aine omadustest ja aeratsioonist. Temperatuuri optimum mikroorganismide arenguks on 25–35°C ja niiskuse optimum on 60% maksimaalsest mullamahtuvusest (Astover jt. 2012). Palju mikroorganisme on muldades, milles on rohkesti lämmastikku ja toitaineid. Ohtralt on mikroobe neutraalses mullas, struktuuragregaatide pinnal ja mulla pindmises kihis, sest seal on hea aeratsioon. Mikroorganismid osalevad huumuse tekkel ja vastavate mullahorizontide moodustumisel. Bakterite biomass võib 25 cm tuseduses mullakihis ulatuda 2–3 Mg-ni hektari kohta ning mõnedel juhtudel isegi 5–7 Mg-ni hektari kohta (s.o 0,1–0,2%-ni mulla massist) (Astover jt. 2012).

Mullas leiduvad mikroseenid on bakteritega võrreldes palju võimsam ja mitmekesisem ensümaatiline aparaat. Tänu ökonoomsemale ainevahetusele saavad seened omastada ka raskesti lagunevaid orgaanilisi ühendeid. Saprofüüdid, kes toituvad varisel on võimelised lagundama ligniini ja tselluloosi. Väga palju on saprofüüte orgaanilises kõdukihis (O-horizont). 1 g mullas võib seenehüüfide pikkus ulatuda kümnest meetrist kuni mõnesajameetrini. Seente optimaalne pH_{KCl} on umbes 4. Seened osalevad aktiivselt mineralisatsiooni- ja humifikatsiooniprotsessis ning sünteesivad happelisi ühendeid. Seenelise lagunemise tagajärjel tekib rohkem happelist fluviaadset huumust (Astover jt. 2012).

Aktinomütseedid ehk kiirikseened on aeroobsed heterotroofid ja kasutavad süsiniku allikana mitmesuguseid orgaanilisi ühendeid. Nad lagundavad tselluloosi, ligniini ja humifitseerunud aineid. Tegelikult kuuluvad aktinomütseedid raku ehituse poolest bakterite hulka, kuid väliskujult ja talitluselt meenutavad nad seeni ja seetõttu käsitletakse neid koos mulla mikroseenetega. Aktinomütseedid on aktiivsed orgaanikarikkas neutraalses või nõrgalt happelises mullas. Nende optimaalne pH_{KCl} on 7,0–7,5. Kuigi aktinomütseete on metsamullas vähe, on nad küllaltki tähtsad, sest lagundavad teistele organismidele raskesti kättesaadavaid ühendeid (Astover jt. 2012).

Muutused mikroobi koosluste struktuurides võib olla oluline tegur mulla süsinikuringe mõistmisel. Mulla soojendamise katsed, kus uuritakse mulla mikroobi koosluste dünaamikat saab jaotada kaheks: mesokosmide katsed, kestvustega 1–15 aastani ja tagasihoidlikku mulla

temperatuuri tõusuga 1–3°C-ni (Kandeler jt. 1998; Bardgett jt. 1999; Zhang jt. 2005; Sowerby jt. 2005; Rinnan jt. 2007) ja lühiajalised (6–16 nädalat) labori inkubatsiooni katsed, kus muldi inkubeeriti 5–40°C-ni (Zogg jt. 1997; Andrews jt. 2000; Waldrop ja Firestone 2004). Selles valdkonnas on tehtud vähe välikatseid.

Frey jt.(2008) uurisid mikroobset biomassi, funktsionaalset võimekust ja koosluse struktuure Harvard Foresti LTER (ingl. k. *Long-term Ecological Research*) alal. Mikroobne biomass vähenes 12 aasta jooksul, kui temperatuur oli 5°C kõrgem tavatemperatuurist, mis võis tuleneda vähenenud labiilse süsiniku kättesaadavusest. Samuti täheldati erinevate süsinikuühendite nagu aminohapped, karbohüdraadid ja karboksüülhapete kasutamise vähenemist. Soojendamine vähendas oluliselt seente biomarkerite sisaldust. Ja mineraalse mulla mikroobi koosluses oli nihe gram-positiivsete bakterite ja aktinomütsetide suurema arvukuse suunas.

On leitud, et boreaalses metsas lagundavad mikroobid 95% taime varisest ja ainult 5% jääb mulla loomadele (Berg ja Laskowski 2006). Boreaalsetes ja parasvöötmemetsades domineerivad nii bakterid kui seened. Mõlemad grupid on võimelised lagundama tselluloosi, hemitselluloosi ja erinevaid ligniine (Berg ja Laskowski 2006).

Lisaks mõjutavad süsiniku ja lämmastiku ringet vihmaussid (Li jt. 2002, Marhan ja Scheu 2006). Väga tähtis osa SOM-i lagunemisel on vihmaussidel (Sugukond *Lumbricidae*-vihmausslased), kes võivad aasta jooksul oma seedetraktist läbi lasta umbes 25–40 tonni mulda hektari kohta, milles on umbes 1–2 tonni orgaanilist ainet (Astover jt. 2012). Vihmausside arvukus on enamasti mõnikümmend isendit ruutmeetri kohta ja küündib viljakamates muldades mõnesajani. Lehtpuumetsade aastasest varise kogusest võivad vihmaussid läbi töötada kuni poole ning sel juhul moodustub metsakõduhorisondi asemel hoopis huumushorisont. Vihmausside tegevus kiirendab lehtpuuvarise lagunemist 1,5–3 korda (Astover jt. 2012). Vihmaussid lubavad mulla mikroobidel kaevata vana süsinikku ka sügavamatest mullakihtidest (Dijkstra ja Cheng 2007; Fontaine jt. 2007). See vihjab sellele, et suurenenud toide lehtede tootmisest võib suurendada mulla heterotroofset hingamist ja CO₂ voogu mullas (Cleveland jt. 2007; Montaña, jt. 2007).

2.2.3. Mullahingamine

Süsinik vabaneb mullast süsihappegaasina juurte, seente ja bakterite hingamisel (Ryan ja Law 2005). Tavaliselt hinnatakse, et mullahingamine moodustab ~ 70% ökosüsteemi kogu

hingamisest ja see on 0,5–1% süsinikust, mis leidub mullas (Lukac ja Godbold 2011). Hinnanguliselt moodustab mullas leiduvate juurte hingamine ligikaudu 20% koguhingamisest, mikroobse hingamise osakaaluks peetakse 80% (Melillo jt. 2002). Melillo jt. (2002) näitasid, et 10 aastase soojendamise katse tulemusel oli süsiniku kadu hingamisel 944 g/m², mis on umbes 11,3% süsinikust, mis on ülemises 60 cm mullakihis. Globaalne mullahingamine on oluliselt seotud keskmise temperatuuri, keskmiste sademete ja ülemiste kihtide (0–20cm) orgaanilise süsiniku (SOC) varuga, samal ajal kui ülemiste kihtide lämmastiku sisaldus ja pH ei näidanud selget mõju ökosüsteemi mullahingamisele (Chen jt. 2010). Mullahingamine on jagatud autotroofseks ja heterotroofseks hingamiseks. See jaotus lihtsustab mullas esinevat keerulisemat süsteemi. Ehkki, näiteks ektomükoriisa ei ole selgelt primaarne tootja, siis kuuluvad tema ainevahetuse produktid autotroofse hingamise saaduste hulka, sest mükoriisa on ühenduses juurega ja sõltub fotosünteesist (Högberg ja Read 2006). Heterotroofne ja autotroofne mullahingamise jaotus ei arvesta CO₂ voogude erinevusi erinevatel aastaaegadel, mis on seotud bakterite, seente ja taimede erineva füsioloogiaga (Bradford jt. 2008; Allison jt. 2010).

Ektomükoriisa annab suure osa mulla biomassist ja tal on märkimisväärne panus mullahingamisele, kuid ta reageerib keskkonna muutustele teistmoodi kui juured ja bakterid, sellepärast on vaja eraldi mudeleid bakterite, mükoriisa ja juure hingamisele (Högberg ja Högberg 2002; Langley ja Hungate 2003; Fahey jt. 2005; Högberg jt. 2005; Heinemeyer jt. 2007; Blackwood jt. 2007). Bakterite ja seente domineerimine, kui ka üldine fauna koosseis mõjutab mullasüsiniku dünaamikat (Jones and Bradford 2001; Bradford jt. 2002). On tõendeid, et bakteri-seene suhted, mis mõjutavad otseselt süsiniku varusid on korrelatiivsed (Strickland ja Rousk 2010). Edasised uurimused peaksid selgitama alusmehhanisme ja keskkonnafaktoreid, mis iseloomustavad mikroobide reaktsioone keskkonnamuutustele (Chung jt. 2006; Monson jt. 2006; Blackwood jt. 2007; Fierer jt. 2007; Högberg jt. 2007).

Mikroobse lagunemise ja juurte eritiste produktideks olevad madalmolekulaarsed ühendid nagu orgaanilised happed, aminohapped ja suhkrud esindavad vaid väikest osa mulla süsinikust. Nende ühendite ringe on väga kiire ja viibeaeg mullas on hinnatud 1–10 tunnini (Van Hees jt. 2005).

2.2.3.1. Autotroofne hingamine

Võrastikus, fotosünteesi käigus fikseerunud süsivesikud kontrollivad soodsates

keskkonnatingimustes juurehingamist. Näiteks, isotoopuurimused näitavad, et kasvuhooajal hiljuti fikseerunud fotosünteesiproduktid kasutati hingamisel ära mõne päeva jooksul (Ekblad ja Högberg 2001; Bowling jt. 2002). Stressi tingimustes nagu külmumine või suvine põud, kui fotosüntees väheneb ja mittestruktuursed süsivesikud säilitatakse elusas koes, siis juurte hingamise ja fotosünteesi omavaheline korrelatsioon väheneb (Högberg jt. 2001). Teine näide juurte hingamise sõltumatusel ilmneb kevadel kui juured kasutavad toiteks süsivesikute varu. Põud võib muuta juurte hingamist, sest fotosünteesi vähenemine viib vähenenud juurte kasvule ja hingamisele, ning suurendab suremust ja vähendab säilitushingamist (Domec ja Gartner 2003).

Juurte hingamine on seotud ka mullatemperatuuri ja juurte kudede lämmastiku sisaldusega (Ryan jt. 1996), sest ainevahetuses on vaja aminohappeid ja proteiine, siinkohal reageerivad eri suurusega juured (Pregitzer jt. 1998) eri liigid sarnaselt (Burton jt. 2002). Lämmastiku limiit võib vähendada ka süsinikuühendite transporti juurtesse ja seeläbi muuta juurte ja mükoriisa biomassi (Oren jt. 2001; Rustad jt. 2001; Ryan jt. 2004).

Teadmised juure hingamise kohanemisest temperatuuriga on puudulikud (Ryan ja Law 2005). Tadaolevalt autotroofse hingamine kohaneb kõrgete temperatuuridega ja süsinikuvaru mullas väheneb (Tjoelker jt. 1999; Atkin ja Tjoelker 2003; Bolstad jt. 2003), aga see võib tuleneda ka piiratud orgaanilise aine kättesaadavusest (Dfwar jt. 1999). Juurte hingamise kohanemine võib olla sarnane maapealsete kudede kohanemisele (Tjoelker jt. 1999), aga ei pruugi (Pregitzer jt. 2000). Maa-aluste protsesside temperatuuri muutumisega kohanemise mõistmine on oluline keskkonna muutuste hindamisel (Ryan ja Law 2005).

2.2.3.2. Heterotroofne hingamine

Heterotroofne ehk mikroobne hingamine sõltub substraadi kvaliteedist ja kvantiteedist, hingamist reguleerivate ensüümide aktiivsuse, temperatuurist ning niiskusest (Ryan ja Law 2005). Temperatuur koos põuaga mõjutab ensüümide aktiivsust ja substraadi varu suurust, ning seeläbi mikroobset hingamist (Pendall jt. 2004). Kuivas kliimas võib pärast vihma mullahingamine kiiresti tõusta ja inkubatsiooni katsed on näidanud, et hingamine kasvab, sest mikroobid saavad paremini vett kätte. (Kelliher jt.2004).

Labiilse süsiniku lisandumine mulda muutub aastaajaliselt, millest tuleneb ka mikroobse hingamise aastaajaline dünaamika mõnedes bioomides, kus varis laguneb kiiresti (Ryan ja Law 2005). Tammemetsa mullahingamine oli kõrgem sügisel pärast lehtede langemist, kui oli

rohkem värsket materjali saadaval, kui sama temperatuuri juures kevadel (Yuste jt. 2005). See muster ei sobi männimetsale, kus varis on raskemini lagundatav (Ryan ja Law 2005). Laiemas skaalas on keskmine mullahingamine seotud maapealse ja-aluse varise ning temperatuuriga (Hibbard jt. 2004; Campbell jt. 2004). Ka heterotroofse hingamise kohanemist temperatuuri muutustega on täheldatud eksperimentaalsetes katsetes (Luo jt. 2001b; Melillo jt. 2002), samas ei toimunud seda tavatemperatuuril (Kane jt. 2003).

3. Kirjandusallikate analüüs

Analüüsitud kirjandusallikate põhjal koostasin ülevaate tabelid (Tabel 1–3) erinevate metsamullaringet mõjutavate tegurite kohta, mille tagajärjel mulla süsinikuvaru või -vood muutuvad. Läbi analüüsitud kirjandusallikatest mitmed olid ülevaateartiklid, mis omakorda koondasid paljude üksikuurimuste andmeid.

Mitme mulla süsinikuringe olulise protsessi puhul olid kliimamuutusi imiteerivate katsete tulemused vastuolulised ja sõltusid lisatingimustest. Näiteks, mulla orgaanilise aine akumulatsioon suurenes, kui madala ligniinisaldusega kõdu väetati lämmastikuga, samas mõjus väetamine kõrge ligniini sisaldusega kõdule vastupidiselt. Üldistatult võib öelda, et enamik artikleid näitasid, et lämmastiku lisamine suurendas mulla orgaanilise aine varu mullas (Tabel 3).

Teine näide on tulekahjude mõju mulla orgaanilisele süsinikusisaldusele, mis tuleneb nende sagedusest ja intensiivsusest. Metsades, kus tulekahjusid on harva on need tugevama intensiivsusega, mis viib suurema tõenäosusega täieliku põlemiseni ja vähenenud karboniseerumisele ja regioonides kus tulekahjusid esineb tihedamalt on põlengul madalam intensiivsus ja suurem karboniseerumine, mille tagajärjel süsinikuvaru mullas hoopis suureneb (Tabel 2).

Samas on mitmed eksperimentaalsed, igikeltsa aladel toimuvaid kliimamuutusi simuleerivad katsed näidanud, et külmumise ja sulamise sagedusel ja intensiivsusel sealhulgas ka mõnekraadine erinevus mullatemperatuuris, on oluline mõju mulla orgaanilisele ainele. See puudutab reaalselt väga suuri boreaalseid metsaalasid, sest igikeltsa aladel on mulda salvestunud süsinikuvaru väga suur, mis sisaldab palju vana süsinikku.

Töö tulemusena selgus, et peamiste mulda orgaanilist süsinikku transportivate peenete juurte biomassi muutused sademetele, mullaniiskusele (Tabel 1) ja -temperatuurile (Tabel 2) on tugevalt liigispetsiifilised. Seega on kliimamuutuste põhjal ennustataval metsade liigilise koosseisu muutusel suur mõju mulla orgaanilisele ainele ja selle ringele.

Lämmastiku depositsiooni suurenemise mõju mullahingamisele näidati väga paljudes töödes, aga tulemused olid väga varieeruvad (Tabel 3). Osad uurimused näitavad, et lämmastiku depositsioon ei mõjuta üldse mullahingamist, samas leidub käsitlusi, kus näidati mullahingamise reaktsiooni 57% -st vähenemisest kuni 63%-se kasvuni.

Kirjandusallikaid analüüsides selgus, et uurimistulemusi mõjutavad väga palju ka erinevad kasutusel olevad meetodid, mis vajavad tulevikus eraldi analüüsi, sest sellest tulenev

ebamäärasus on väga sageli hindamata.

Tabel 1. Sademete, mullaniiskuse, põua, üleujutuse ja nende manipulatsiooni, mõju lahustunud orgaanilisele süsinikule (DOC), mulla orgaanilisele süsinikule (SOC), peenjuurtele, auto- ja heterotroofsele hingamisele. (↑ suureneb; ↓ väheneb)

Vood/faktor	Sademed	Mullaniiskus	Põud ja üleujutus manipulatsioon	Põud	Üleujutus
DOC	Sademete suurenemisel ↑ kõduhorisondis; ei muutu mineraalmullas (Michalzik jt. 2001)	Kõduhorisondis ei mõjutanud (Fröberg jt. 2006)			Leostumise tagajärjel ↓ (Ågren ja Andersson 2012)
SOC	Vähenenud 900→600mm/a ↓25% (Meier ja Leuschner 2010)				
Autotroofne hingamine	Pärast kuiva perioodi palju sademeid – Ei mõjuta (Ågren ja Andersson 2012)				
Heterotroofne hingamine	Pärast kuiva perioodi palju sademeid - ↑ (Ågren ja Andersson 2012)	↑ koos niiskuse suurenemisega, kuni on piisavalt hapniku (Ågren ja Andersson 2012)		↓ (Borken jt. 2006)	↓ (Ågren ja Andersson 2012)
Peenjuurte biomass	Harilik kuusk ↑ kastmisel 40% (Leppälammil-Kujansuu jt. 2013)	Niiske mulla mõju on liigispetsiifiline ja mõjutab vertikaaljaotust mullas (Lukac ja Godbold 2011)	Sõltuvalt puuliigist ↑↓ (Lukac ja Godbold 2011)	↑ okaspuudel ja ↓ Euroopa heitlehiste puude liikidel, näiteks kivitammel; ei muutu → pöök, punane tamm; (Lukac ja Godbold 2011)	Sõltuvalt puuliigist ↑↓ (Lukac ja Godbold 2011)

Tabel 2. Mulla temperatuuri tõusu, lumikatte, tule, pH ja külmumise ja sulamise manipulatsiooni mõju lahustunud orgaanilisele süsinikule (DOC), mulla orgaanilisele süsinikule (SOC), peenjuurtele, maapealsele netoprimaarproduksioonile (NPP), mustale süsinikule SOC-is, lämmastiku (N) mineraliseerumisele, mikroobikooslustele ning mulla-, auto- ja heterotroofsele hingamisele. (↑ suureneb; ↓ väheneb)

Vood/faktorid	Mulla temperatuuri tõus	Külmumine ja sulamine manipulatsioon	Lumikate	Tuli	pH muutus
DOC		↑ -8°C ja -13°C juures, pärast esimest tsükli kolmest. -3°C juures - jäi muutumatuks (Hentschel jt. 2008)			↑ metsakõdus, kui pH _{3,2} →4,4 (Michalzik jt. 2001)
SOC	Ei mõjuta (Giardina ja Ryan 2000)	↑ (Rodionow jt. 2006)		↑ Sagedased ja madala intensiivusega põlengud (Czimezik jt. 2005) ↓ Harvad ja intensiivsed põlengud (Czimezik jt. 2005)	
Maapealne NPP	0.3–6.0 °C - ↑ 15–23% (Rustad jt. 2001) 5°C - ei muutu; 5°C + väetamine - ↑ 50% (Strömngren ja Linder 2002)			↓ 60% (Czimezik jt. 2003)	
Must süsinik SOC-ist		Pikendab viieaega mullas (Rodionow jt. 2006)		Sagedaste tulekahjudega tagajärjel	

				35–40% SOC-ist (Certini 2005) intensiivsete põlengute tagajärjel moodustub 99% orgaanilisest kihist (Czimczik jt. 2005)	
Mullahingamine	Tõsteti astmeliselt ↑30–60% (Eliasson jt. 2005) 0.3–6.0 °C ↑18–22% (Rustad jt. 2001) 4.0–10.0 °C ↑ (Hobbie 1996)		↓ Õhem lumikate (Monson jt. 2006)	↓ (steriliseeriv efekt kuni 10 cm ulatuses) (Certini 2005)	Ei mõjuta (Chen 2010) ↓ 2–12x, kui pH 4→3 (Sitaula jt.1995) ↓ 18 %, kui pH 7→8,7 (Rao ja Pathak 1996) ↓ 83 % , kui pH 7→10,3 (Rao ja Pathak 1996)
Autotroofne hingamine	Kohaneb (Tjoelker jt. 1999; Byrla 1997; Atkin ja Tjoelker 2003; Bolstad jt. 2003) ↑ eksponentsiaalselt temperatuuriga (Burton jt. 1996; Burton jt. 2002) ↑ 25→35°C (Byrla 1997) ↓ 35→25°C (Byrla 1997)				
Heterotroofne hingamine	Kohaneb (Luo jt. 2001a; Melillo jt. 2002)				

N-mineraliseerumine	<p>↑(Melillo jt. 2002) 0.3–6.0 °C ↑ 30–64% (Rustad jt. 2001)</p> <p>↑ 52,2% (Bai jt. 2013)</p> <p>4.0–10.0 °C juures ↑ (Hobbie 1996)</p>		<p>↓ N (õhukese lumikatte korral) (Groffman jt. 2011)</p>	<p>160 °C juures ↑ PMN (ingl.k <i>potential mineralizable nitrogen</i>)</p> <p>380 °C juures ↓ PMN (Choromanska ja DeLuca 2002)</p>	
Mikroobikooslused	<p>5°C ↓(biomass) (Frey jt.2008) Kooslused võivad muutuda (bakertid →seened) (Zhang jt. 2005)</p>				<p>↓35 % (biomass), kui pH 7→8,7 (Rao ja Pathak 1996)</p> <p>↓ 83 % (biomass), kui pH 7→10,3 (Rao ja Pathak 1996)</p>
Peenjuurte biomass	<p>5°C ↑ 13% 5°C + väetamine ↑ 62% (Leppälampi-Kujansuu jt. 2013)</p> <p>2°C ei muutu 2°C + CO₂ ↓ (0–10 cm ja 30–40 cm) + ↑ N sisaldus (Kandeler jt. 1998)</p>				

Tabel 3. Lämmastiku (N) lisamise, süsinikdioksiidi (CO₂) kontsentratsiooni tõusu, osooni (O₃) kontsentratsiooni tõusu, CO₂ ja O₃ kontsentratsiooni tõusu ning peenjuurte+mükoriisa mõju lahustunud orgaanilisele süsinikule (DOC), DOC-ile kõduhorisondis, mulla orgaanilisele süsinikule (SOC), mulla orgaanilisele ainele (SOM), mineraalmullale, varise maapealsele massile, maapealsele neto primaarproduksioonile (NPP), peenjuurte biomassile ning seene- ja mikroobikooslustele. (↑ suureneb; ↓ väheneb)

Vood/faktorid	N lisandumine	CO ₂ kontsentratsiooni tõus	O ₃ kontsentratsiooni tõus	CO ₂ ja O ₃ kontsentratsiooni tõus	Peenjuured + mükoriisa
DOC	↑ keskmine 24% (Sinsabaugh jt. 2004)	+N ↑5% (Leavitt jt. 2001)			40% siseneb mulda (Giesler jt. 2007)
DOC kõduhorisondis	↑50% (Fröberg jt. 2013)				
SOC		↓ (Dijkstra jt. 2007)		↓ (Loya jt. 2003)	Siseneb mulda 62%, on mükoriisset päritolu (Godbold jt. 2006)
SOM	↓Kõdu kõrge ligniinisaldus (Knorr jt. 2005) ↑Kõdu madal ligniinisaldus (Knorr jt. 2005) ↑ (Pregitzer jt. 2008) ↑ 2X (Fröberg jt. 2013)				
Mineraalmuld	Ei olnud muutusi (Fröberg jt. 2013)				
Varise maapealne biomass	↓ ~2% (Manning jt. 2008)			↑ (Allen jt. 2000; Hamilton jt. 2002)	
Maapealne NPP	↑ 1560g/m ² (Melillo jt. 2002)				

	↑ 4x (Bergh jt. 1999)				
Mullahingamine	Ei mõjuta (Chen 2010) ↓57%–↑63% (keskmise ↓ 15%) (Janssens jt. 2010)	↑ 39 % (King jt. 2001b)		↑(Andrews ja Schlesinger 2001; King jt. 2004; Luo jt. 2001; Pregitzer jt. 2006) Ei mõjutanud (Kingjt.2001b)	
Seenekooslused		↑ aktiivsust (Phillips jt. 2002) ↓ aktiivsus (Van Groenigen jt. 2007)	Muutus (Chung jt. 2006)		
Mikroobikooslused		Muutus (Loranger jt. 2004)	Muutus (Loranger jt. 2004)	Ei mõjutanud (Loranger jt. 2004)	
Peenjuurte biomass		↑ 36–113% (Lukac jt. 2009) ↑ 96% (Kingjt.2001b) ↓ 30% (Bader jt. 2009)		↑ (Allen jt. 2000; Hamilton jt. 2002) Ei mõjutanud (Kingjt.2001b)	

Kokkuvõte

Mulla süsinikuringet mõjutavad mitmed abiootilised ja biootilised tegurid, mis on omavahel tihedalt seotud ning mõjutavad üksteist. Globaalse kliimasoojenemise uurimused näitavad eekõige muutusi abiootilistes tegurites nagu temperatuur, sademete jaotus, lämmastiku ja osoonikontsentratsioon õhus, aga ka CO₂ taseme tõus atmosfääris, mis läbi biootiliste tegurite muudavad ökosüsteemide aineringeid. Tulevikuks prognoositakse nende tegurite tasemete edasist kasvu, kui inimesed ei võta midagi ette selle peatamiseks, mis võivad viia suurte muutusteni erinevates ökosüsteemides ja muuta mõned süsinikku siduvad ökosüsteemid nagu igikeltsa aladel kasvavad boreaalsed metsad süsiniku allikateks.

Mullasüsinikku on maismaa ökosüsteemides 3,3 korda rohkem kui maapealses taimkattes ja 4,5 korda rohkem kui atmosfääri süsinikuvoos. CO₂ kontsentratsioon õhus on tõusnud 1750. aastast kuni 2010. aastani 110 ppm, ja see jätkab tõusu 2 ppm aastas. Eelnevat arvesse võttes võiks atmosfääri CO₂ tõusu leevendada sidudes rohkem süsinikku mulla pikaajalistesse varudesse. Selleks on aga vaja mõista metsaökosüsteemide süsinikuringet mõjutavaid tegureid ja nende koostoimeid muutuvates kliimatingimustes.

Käesoleva töö eesmärk on 1) analüüsida põhjapoolkera metsamulla süsinikuringet mõjutavaid abiootilisi ja biootilisi tegureid, mille muutumist ennustatakse globaalsete kliima muutuste käigus 2) süstematiseerida kirjandusallikate tulemused tabelitesse mõjutavate tegurite põhjal, et saada ülevaade üldisematest ja vastuolulisematest aspektidest metsade süsiniku ringes.

Kokkuvõttes saab öelda, et metsamulla süsinikuringe uurimisel vajavad veel väga paljud aspektid analüüsimist ja uusi uuringuid. Seejuures võimaldavad olemasolevad kirjanduse andmed ka praegu teha edasisi meta-analüüse ja modelleerida suuremate metsaalade süsinikuringet, arvestades rohkemaid abiootilisi ja biootilisi tegureid.

Summary

Factors influencing the carbon cycle of forest soil

Soil carbon cycle is affected by several abiotic and biotic environmental factors such as temperature, precipitation, nitrogen deposition, ozone and CO₂, but also litter production, species composition as well as soil microbiology and respiration etc. These factors correlate highly with each other, but interactions between the factors may be biased in climate change.

The soil carbon pool in terrestrial ecosystems is 3,3 times higher than in the vegetation and the and 4,5 times higher than in the atmosphere. From 1750 to 2010 the concentration of CO₂ has increased 110 ppm and continues to increase 2 ppm per year. The possibility to mitigate the atmospheric CO₂ rise is to increase the sequestration of carbon into soil stabile carbon pool. For that we need to understand the influence of factors on ecosystem carbon cycle and their interaction in changing climate conditions.

The aim of this paper is 1) to analyse the affect of changing abiotic and biotic factors on northern hemisphere soil carbon cycle during the global climate change 2) to systemize literature data to tables based on factors that affect carbon cycle, and to get the overview of most common and controversial aspects in forest carbon cycle.

In the literature analysis we found controversial results e.g for litter decomposition under nitrogen deposition and highly variable results in freezing and thawing. In conclusion, many aspects of soil carbon cycle need further analyze and more accurate studies.

Tänuavaldused

Käesoleva töö valmimise eest tahaksin tänada oma juhendajaid Ivika Ostonen-Märtinit ja Mai Kukumäge.

Kasutatud kirjandus

- Allen, A.S., Andrews, J.A., Finzi, A.C., Matamala, R., Richter, D.D., Schlesinger, W.H. (2000) Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on belowground process in *Pinus taeda* forest. *Ecological Applications*, 10 (2), 437–448
- Allison, S.D., Wallenstein, M.D., Bradford, M.A. (2010) Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 3(5), 336–340
- Andrews, J.A., Matamala, R., Westover, K.M., Schlesinger, W.H. (2000) Temperature effects on the diversity of soil heterotrophs and the $\delta^{13}\text{C}$ of soil-respired CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 (5), 699–706
- Andrews, J.A., Schlesinger, W.H. (2001) Soil CO₂ dynamics, acidification, and chemical weathering in a temperate forest with experimental CO₂ enrichment. *Global Biogeochemical Cycles*, 15 (1), 149–162
- Astover, A., Kölli, A., Roostalu, R., Reintam, H., Leedu, E. (2012) *Mullateadus*. Eesti Maaülikool, Tartu
- Atkin, O.K., Tjoelker, M.G. (2003) Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 8 (7), 343–351
- Ågren, G.I., Andersson, F.O. (2012) *Terrestrial ecosystem ecology: principles and applications*. Cambridge University Press, UK
- Bader, M., Hiltbrunner, E., Körner, C. (2009) Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Functional Ecology*, 23 (5), 913–921
- Bai, E., Li, S., Xu, W., Li, W., Dai, W., Jiang, P. (2013) A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist*. In press
- Bardgett, R.D., Kandeler, E., Tschirko, D., Hobbs, P.J., Bezemer, T.M., Jones, T.H., Thompson, L.J. (1999) Below-ground microbial community development in a high temperature world. *Oikos*, 85 (2), 193–203
- Batjes, N.H. (1996) Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 47 (2), 151–163
- Berg, B., Laskowski, R. (2006) *Litter decomposition: a guide to a carbon and nutrient turnover*. Advances in ecological research 38. Elsevier Academic Press, UK
- 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
- Blackwood, C.B., Waldrop, M.P., Zak, D.R., Sinsabaugh, R.L. (2007) Molecular analysis of fungal communities and laccase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition. *Environmental Microbiology*, 9 (5), 1306–1316
 - Bolstad, P.V., Reich, P., Lee, T. (2003) Rapid temperature acclimation of leaf respiration rates in *Quercus alba* and *Quercus rubra*. *Tree Physiology*, 23 (14), 969–976
 - Borken, W., Savage, K., Davidson, E.A., Trumbore, S.E. (2006) Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12 (2), 177–193
 - Bowling, D.R., McDowell, N.G., Bond, B.J., Law, B.E., Ehleringer, J.R. (2002) ^{13}C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, 131 (1), 113–124
 - Bradford, M.A., Davies, C.A., Frey, S.D., Maddox, T.R., Melillo, J.M., Mohan, J.E., Reynolds, J.F., Treseder, K.K., Wallenstein, M.D. (2008) Thermal adaption of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 11 (12), 1316–1327
 - Bradford, M.A., Tordoff, G.M., Eggers, T., Jones, T.H., Jones, T.H., Newington, J.E. (2002) Microbiota, fauna, and mesh size interaction in litter decomposition. *Oikos*, 99 (2), 317–323
 - Bradford, M.A., Watts, B.W., Davies, C.A. (2010) Thermal adaption of heterotrophic soil respiration in laboratory microcosms. *Global Change Biology*, 16 (5), 1576–1588
 - Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Ruess, R.W., Hendrick, R.L., Allen, M.F. (2002) Root respiration in North American forests: Effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 131 (4), 559–568
 - Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Zogg, G.P., Zak, D.R. (1996) Latitudinal variation in sugar maple fine root respiration. *Canadian Journal of Forest Research*, 26 (10), 1761–1768
 - Butnor, J.R., Johnsen, K.H., Oren, R., Katul, G.G. (2003) Reduction of forest floor respiration by fertilization on both carbon dioxide-enriched and reference 17-year-old loblolly pine stands. *Global Change Biology*, 9 (6), 849–861
 - Byrle, D.R., Bouma, T.J., Eissenstat (1997) Root respiration in citrus acclimates to

- temperature and slows during drought. *Plant, Cell & Environment*, 20 (11), 1411–1420
- Campbell, J.L., Sun, O.J., Law, B.E. (2004) Supply-side controls on soil respiration among Oregon forests. *Global Change Biology*, 10 (11), 1857–1869
 - CarbonEurope-IP (2009) An assessment of the European terrestrial carbon balance. In: Schulze, E.D., Gash, J., Freibauer, A., Luyssaert, S., Ciais, P. (eds) Druckhaus Gera GmbH
 - Certini, G. (2005) Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia*, 143 (1), 1–10
 - Chen, S., Huang, Y., Zou, J., Shen, Q., Hu, Z., Qin, Y., Chen, H., Pan, G. (2010) Modeling interannual variability of global soil respiration from climate and soil properties. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150 (4), 590–605
 - Cheng, L., Leavitt, S.W., Kimball, B.A., Pinter Jr., P.J., Ottman, M.J., Matthias, A., Wall, G.W., Brooks, T., Williams, D.G., Thompson, T.L. (2007) Dynamics of labile and recalcitrant soil carbon pools in a sorghum free-air CO₂ enrichment (FACE) agroecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (9), 2250–2263
 - Choromanska, U., DeLuca, T.H. (2002) Microbial activity and nitrogen mineralization in forest mineral soils following heating: Evaluation of post-fire effects
. Soil Biology and Biochemistry, 34 (2), 263–271
 - Chung, H. Zak., D.R., Lilleskov, E.A. (2006) Fungal community composition and metabolism under elevated CO₂ and O₃. *Oecologia*, 147 (1), 143–154
 - Ciais, P., Borges, A.V., Abril, G., Meybeck, M., Folberth, G., Hauglustaine, D., Janssens, I.A. (2008) The impact of lateral carbon fluxes on the European carbon balance. *Biogeosciences*, 5 (5), 1259–1271
 - Cleveland, C.C., Nemergut, D.R., Schmidt, S. K., Townsend, A.R. (2007) Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biochemistry*, 82 (3), 229–240
 - Cockwell, M. (2012) The Forests of Eastern Russia: A Study of the Competitiveness of Forestry in Siberia and Russian Far East. Working Draft Limberlost Forest & Wildlife Reserve, Canada
 - Czimczik, C.I., Preston, C.M., Schmidt, M.W.I., Schulze, E.-D. (2003) How surface fire in Siberian Scots pine forests affects soil organic carbon in forest floor: Stocks, molecular structure, and conversion to black carbon (charcoal). *Global Biogeochemical Cycles*, 17 (1), 20–1

- Czimczik, C.I., Schmidt, M.W.I., Schulze, E.-D. (2005) Effects of increasing fire frequency on black carbon and organic matter in Podzols of Siberian Scots pine forests. *European Journal of Soil Science*, 56 (3), 417–428
- Davidson, E.A. (2009) The contribution of manure and fertilizer nitrogen to atmospheric nitrous oxide since 1860. *Nature Geoscience*, 2 (9), 659–662
- Denman, K.L., G. Brasseur, A., Chidthaisong, P., Ciais, P.M., Cox, R.E., Dickinson, D., Hauglustaine, C., Heinze, E., Holland, D., Jacob, U., Lohmann, S., Ramachandran, P.L., da Silva Dias, S.C., Wofsy and X. Zhang, (2007) Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. 499–587 Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Dentener, F., Drevet, J., Lamarque, J.F., Bey, I., Eickhout, B., Fiore, A.M., Hauglustaine, D., Horowitz, L.W., Krol, M., Kulshrestha, U.C., Lawrence, M., Galy-Lacaux, C., Rast, S., Shindell, D., Stevenson, D., Van Noije, T., Atherton, C., Bell, N., Bergman, D., Butler, T., Cofala, J., Collins, B., Doherty, R., Ellingsen, K., Galloway, J., Gauss, M., Montanaro, V., Müller, J.-F., Pitari, G., Rodriguez, J., Sanderson, M., Solomon, F., Strahan, S., Schultz, M., Sudo, K., Szopa, S., Wild, O. (2006) Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation. *Global Biogeochemical Cycles*, 20 (4), art. no.GB4003
- Bryla, D.R. (1997) Root respiration in citrus acclimates to temperature and slows during drought. *Plant, Cell and Environment*, 20 (11), 1411–1420
- de Vries, W., van der Salm, C., Reinds, G.J., Erisman, J.W. (2007) Element fluxes through European forest ecosystems and their relationships with stand and site characteristics. *Environmental Pollution*, 148 (2), 501–513
- Dfwar, R.C., Medlyxt, B.E., McMurtrieij, R.E. (1999) Acclimation of the to respiration/photosynthesis raio to temperature insights from a model. *Global Change Biology*, 5 (5), 615–622
- Dijkstra, F.A., Cheng, W. (2007) Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition. *Ecology Letters*, 10 (11), 1046–1053
- Dise, N.B., Rothwell, J.J., Gauci, V., van der Salm, C., de Vries, W. (2009)

- Predicting dissolved inorganic nitrogen leaching in European forests using two independent databases. *Science of the Total Environment*, 407 (5), 1798–1808
- Domec, J.-C., Gartner, B.L. (2003) Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and Environment*, 26 (3), 471–483
 - Don A., Kalbitz, K. (2005) Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 (12), 2171–2179
 - Ekblad, A., Högberg, P. (2001) Natural abundance of ^{13}C in CO_2 respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia*, 127 (3), 305–308
 - Eliasson, P.E., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., Strömberg, M., Linder, S., Ågren, G.I. (2005) The response of heterotrophic CO_2 flux to soil warming. *Global Change Biology*, 11 (1), 167–181
 - Fahey, T.J., Tierney, G.L., Fitzhugh, R.D., Wilson, G.F., Siccama, T.G. (2005) Soil respiration and soil carbon balance in a northern hardwood forest ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (2) 244–253
 - Fierer, N., Bradford, M.A., Jackson, R.B. (2007) Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 88 (6), 1354–1364
 - Finzi, A.C., Moore, D.J.P., DeLucia, E.H., Lichter, J., Hofmockel, K.S, Jackson, R.B., Kim, H.-S., Matamala, R., McCarthy, H.R., Oren, R., Phippen, J.S., Schlesinger, W.H. (2006) Progressive nitrogen limitation of ecosystem processes under elevated CO_2 in a warm-temperate forest. *Ecology*, 87 (1), 15–25
 - Finzi A.C., Schlesinger, W.H. (2002) Species control variation in litter decomposition in a pine forest exposed to elevated CO_2 . *Global Change Biology*, 8 (12), 1217–1229
 - Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., Rumpel, C. (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450 (7167), 277–280
 - Frey, S.D., Drijber, R., Smith, H., Melillo, J. (2008) Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 40 (11), 2904–2907
 - Fröberg, M., Berggren, D., Bergkvist, B., Bryant, C., Mulder, J. (2006) Concentration and fluxes of dissolved organic carbon (DOC) in three Norway spruce stands along a

- climatic gradient in Sweden. *Biogeochemistry*, 77 (1), 1–23
- Fröberg, M., Berggren Kleja, D., Hagedorn, F. (2007a) The contribution of fresh litter to dissolved organic carbon leached from a coniferous forest floor. *European Journal of Soil Science*, 58 (1), 108–114
 - Fröberg, M., Grip, H., Tipping, E., Svensson, M., Strömngren, M., Kleja, D.B. (2013) Long-term effects of experimental fertilization and soil warming on dissolved organic matter leaching from a spruce forest in Northern Sweden. *Geoderma*, 200–201, 172–179
 - Fröberg, M., Jardine, P.M., Hanson, P.J., Swanston, C.W., Todd, D.E., Tarver, J.R., Garten, Jr., C.T. (2007b) Low dissolved organic carbon input from fresh litter to deep mineral soils. *Soil Science Society of America Journal*, 71 (1), 347–354
 - Giardina, C.P., Ryan, M.G. (2000) Evidence that decomposition of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404 (6780), 858–861
 - Giesler, R., Högberg, M.N., Strobel, B.W., Richter, A., Nordgren, A., Högberg, P. (2007) Production of dissolved organic carbon and low-molecular weight organic acids in soil solution driven by recent tree photosynthate. *Biochemistry*, 84 (1), 1–12
 - Godbold, D.L., Hoosbeek, M.R., Lukac, M., Cotrofu, M.F., Janssens, I.A., Ceulemans, R., Polle, A., Velthrost, E.J., Scarascia-Mugnozza, G., De Angelis, P., Miglietta, F., Peressotti, A. (2006) Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant and Soil*, 281 (1–2), 15–24
 - González-Pérez, J.A., González-Vila, F.J., Almendros, G., Knicker, H. (2004) The effect of fire on soil organic matter – A review. *Environment International*, 30 (6), 855–870
 - Groffman, P.M., Hardy, J.P., Fashu-Kanu, S., Driscoll, C.T., Cleavitt, N.L., Fahey, T.J., Fisk, M.C. (2011) Snow depth, soil freezing and nitrogen cycling in a northern hardwood forest landscape. *Biogeochemistry*, 102 (1), 223–238
 - Hagedorn, F., Machwitz, M. (2007) Controls on dissolved organic matter leaching from forest litter growing under elevated atmospheric CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (7), 1759–1769
 - Hamilton, J.G., DeLucia, E.H., George, K., Naidu, S.L., Finzi, A.C., Schlesinger, W.H. (2002) Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia*, 131 (2), 250–260
 - Heinemeyer, A., Hartley, I.P., Evans, S.P., Carreira De La Fuente, J.A., Ineson, P. (2007) Forest soil CO₂ flux: Uncovering the contribution and environmental responses

- of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*, 13 (8), 1786–1797
- Hentschel, K., Borken, W., Matzner, E. (2008) Repeated freeze-thaw events affect leaching losses of nitrogen and dissolved organic matter in a forest soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171 (5), 699–706
 - Hentschel, K., Borken, W., Zuber, T., Bogner, C., Huwe, B., Matzner, E. (2009) Effects of soil frost on nitrogen net mineralization, soil solution chemistry and seepage losses in a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 15 (4), 825–836
 - Hibbard, K.A., Law, B.E., Rayan, M.G., Takle, E.S. (2004) Issues and recent advances in soil respiration. *Eos*, 85 (22), 220
 - Hobbie, S.E. (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. (1996) *Ecological Monographs*, 66 (4), 503–522
 - Högberg, P., Fan, H., Quist, M., Binkley, D., Tamm, C.O. (2006) Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest. *Global Change Biology*, 12 (3), 489–499
 - Högberg, M.N., Högberg, P. (2002) Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in forest soil. *New Phytologist*, 154 (3), 791–795
 - Högberg, M.N., Högberg, P., Myrold, D.D. (2007) Is microbial community composition in boreal forest soil determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 150 (4), 590–601
 - Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D.J. (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411 (6839), 789–792
 - Högberg, P., Nordgren, A., Högberg, M.N., Ottosson-Löfvenius, M., Bhupinderpal-Singh, Olsson, P., Linder, S. (2005) Fractional contributions by autotrophic and heterotrophic respiration to soil-surface CO₂ efflux in Boreal forests. *SEB experimental biology series*, 251–267
 - Högberg, P., Read, D.J. (2006) Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 (10), 548–554
 - Hyvönen, R., Årgen, G.I. (2001) Decomposer invasion rate, decomposer growth rate, and substrate chemical quality: how they influence soil organic matter turnover.

Canadian Journal of Forest Research, 31 (9), 1594–1601

- Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Cotrufo, M.F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigurdsson, B.D., Strömgren, M., Van Oijen, M., Wallin, G. (2007) The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: A literature review. *New Phytologist*, 173 (3), 463–480
- Janssens, I.A., Dieleman, W., Luysaert, S., Subke, J.-A., Reichstein, M., Ceulemans, R., Ciais, P., Dolman, A.J., Grace, J., Matteucci, G., Papale, D., Piao, S.L., Schulze, E.-D., Tang, J., Law, B.E. (2010) Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3 (5), 315–322
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B. (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10 (2), 423–436
- Jones, T.H., Bradford, M.A. (2001) Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems. *Ecological Research*, 16 (5), 845–858
- Kalbitz, K., Kaiser, K., Bargholz, J., Dardenne, P. (2006) Lignin degradation controls the production of dissolved organic matter in decomposing foliar litter. *European Journal of Soil Science*, 57 (4), 504–516
- Kandeler, E., Tschirko, D., Bardgett, R.D., Hobbs, P.J., Kampichler, C., Jones, T.H. (1998) The response of soil microorganisms and roots to elevated CO₂ and temperature in a terrestrial model ecosystem. *Plant and Soil*, 202 (2), 251–262
- Kane, E.S., Pregitzer, K.S., Burton, A.J. (2003) Soil Respiration along Environmental Gradients in Olympic National Park. *Ecosystems*, 6 (4), 326–335
- Kelliher, F.M., Ross, D.J., Law, B.E., Baldocchi, D.D., Rodda, N.J. (2004) Limitations to carbon mineralization in litter and mineral soil of young and old ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management*, 191 (1–3), 201–213
- King, J.S., Hanson, P.J., Bernhardt, E., Deangelis, P., Norby, R.J., Pregitzer, K.S. (2004) A multiyear synthesis of soil respiration responses to elevated atmospheric CO₂ from four forest FACE experiments. *Global Change Biology*, 10 (6), 1027–1042
- King, J.S., Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Holmes, W.E., Schmidt, K. (2005) Fine root chemistry and decomposition in model communities of north-temperate tree species show little response to elevated atmospheric CO₂ and varying soil resource

- availability. *Oecologia*, 146 (2), 318–328
- King, J.S., Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Kubiske, M.E., Ashby, J.A., Holmes, W.E. (2001a) Chemistry and decomposition of litter from *Populus tremuloides* michaux grown at elevated CO₂ and varying N availability. *Global Change Biology*, 7 (1), 65–74
 - King, J., Pregitzer, K., Zak, D., Sober, J., Isebrands, J., Dickson, R., Hendrey, G., Karnosky, D. (2001b) Fine-root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃. *Oecologia*, 128 (2), 237–250
 - Knorr, M., Frey, S.D., Curtis, P.S. (2005) Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology*, 86 (12), 3252–3257
 - Kull, O., Szava-Kovats, R. (2004) Metsa raietsükkel ja mulla süsinik. Muld ökosüsteemis, seire ja kaitse. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn
 - Lamarque, J.-F., Kiehl, J.T., Brasseur, G.P., Butler, T., Cameron-Smith, P., Collins, W.D., Collins, W.J., Granier, C., Hauglustaine, D., Hess, P.G., Holland, E.A., Horowitz, L., Lawrence, M.G., McKenna, D., Merilees, P., Prather, M.J., Rasch, P.J., Rotman, D., Shindell, D., Thornton, P. (2005) Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: Analysis of nitrogen deposition *Journal of Geophysical Research D: Atmospheres*, 110 (19), art. no. D19303, 1–21
 - Langley, J.A., Hungate, B.A. (2003) Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology*, 84 (9), 2302–2312
 - Leavitt, S.W., Pendall, E., Paul, E.A., Brooks, T., Kimball, B.A., Pinter Jr., P.J., Johnson, H.B., Matthias, A., Wall, G.W., LaMorte, R.L. (2001) Stable-carbon isotopes and soil organic carbon in wheat under CO₂ enrichment. *New Phytologist*, 150 (2), 305–314
 - Leppälammil-Kujansuu, J., Ostonen, I., Strömberg, M., Nilsson, L.O., Berggren Kleja, D., Sah, S.P. & Helmisaari, H-S. (2013) Effects of long-term temperature and nutrient manipulation on Norway spruce fine roots and mycelia production. *Plant and Soil*, 366, 287–303
 - Li, X., Fisk, M.C., Fahey, T.J., Bohlen, P.J. (2002) Influence of earthworm invasion on soil microbial biomass and activity in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 34 (12), 1929–1937
 - Loranger, G.I., Pregitzer, K.S., King, J.S. (2004) Elevated CO₂ and O₃t concentrations differentially affects selected groups of the fauna in temperate forest soils. *Soil*

Biology and Biochemistry, 36 (9), 1521–1524

- Loya, W.M., Pregitzer, K.S., Karberg, N.J., King, J.S., Giardina, C.P. (2003) Reduction of soil carbon formation by tropospheric ozone under increased carbon dioxide levels. *Nature*, 425 (6959), 705–707
- Lukac, M., Godbold, D. L. (2011) Soil ecology in northern forests: a belowground view of a changing world. Cambridge University Press, Cambridge
- Lukac, M., Lagomarsino, A., Moscatelli, M, C., De Angelis, P., Cotrufo, M.F. and Godbold, D.L. (2009) Forest soil carbon cycle under elevated CO₂ – a case of increased throughput? *Forestry*, 82 (1), 75–86
- Luo, Y., Wan, S., Hui, D., Wallace, L.L. (2001a) Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413 (6856), 622–625
- Luo, Y., Wu, L., Andrews, J.A., White, L., Matamala, R., Schafer, K., Schlesinger, W.H. (2001b) Elevated CO₂ differentiates ecosystem carbon processes: deconvolution analysis of Duke Forest FACE data. *Ecological Monographs*, 71 (3), 357–376
- Magnani, F., Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., Grelle, A., Hari, P., Jarvis, P.G., Kolari, P., Kowalski, A.S., Lankreijer, H., Law, B.E., Lindroth, A., Loustau, D., Manca, G., Moncrieff, J.B., Rayment, M., Tedeschi, V., Valentini, R., Grace, J. (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447 (7146), 848–850
- Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A.-S., Nylund, J.-E., I. Ågren, G. (2005) Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 276 (1–2), 1–8
- Manning, P., Saunders, M., Bardgett, R.D., Bonkowski, M., Bradford, M.A., Ellis, R.J., Kandeler, E., Marhan, S., Tschirko, D. (2008) Direct and indirect effects of nitrogen deposition on litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 40 (3), 688–698
- Marhan, S., Scheu, S. (2006) Mixing of different mineral soil layers by endogeic earthworms affects carbon and nitrogen mineralization. *Biology and Fertility of Soils*, 42 (4), 308–314
- Maskell, L.C., Smart, S.M., Bullock, J.M., Thompson, K., Stevens, C.J. (2010) Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats *Global Change Biology*, 16 (2), 671–679
- Matzner, E., Borken, W. (2008) Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science*, 59 (2),

274–284

- Meier, I.C., Leuschner, C. (2010) Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 16 (3), 1035–1045
- Melillo, J.M., Steudler, P.A., Aber, J.D., Newkirk, K., Bowles, F.P., Catricala, C., Magill, A. Ahrens, T., Morrisseau, S. (2002) Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298 (5601), 2173–2176
- 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. *Biochemistry*, 52 (2), 173–205
- Monson, R.K., Lipson, D.L., Burns, S.P., Turnipseed, A.A., Delany, A.C., Williams, M.W., Schmidt, S.K. (2006) Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, 439 (7077), 711–714
- Montaña, N.M., Garcia-Oliva, F., Jaramillo, V.J. (2007) Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and soil*, 295 (1–2), 265–277
- Neff, J.C., Harden, J.W., Gleixner, G. (2005) Fire effects on soil organic matter content, composition, and nutrients in boreal interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (9), 2178–2187
- Olsson, P., Linder, S., Giesler, R., Högberg, P. (2005) Fertilization of boreal forest reduces both autotrophic and heterotrophic soil respiration. *Global Change Biology*, 11 (10), 1745–1753
- 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
- Oren, R., Ellsworth, D.S., Johnsen, K.H., Phillips, N., Ewers, B.E., Maier, C., Schäfer, K.V.R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S.G., Katul, G.G. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 411 (6836), 469–472
- Park, J.H., Matzner, E. (2003) Controls on the release of dissolved organic carbon and nitrogen from a deciduous forest floor investigated by manipulations of aboveground litter inputs and water flux. *Biogeochemistry*, 66 (3), 265–286
- Pendall, E., Bridgham, S., Hanson, P.J., Hungate, B., Kicklighter, D.W., Johnson,

- D.W., Law, B.E., Luo, Y., Megonigal, J.P., Olsrud, M., Ryan, M.G., Wan, S.(2004) Below-ground process responses to elevated CO₂ and temperature: A discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist*, 162 (2), 311–322
- Phillips, R.L., Finzi, A.C., Bernhardt, E.S. (2011) Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecological Letters*, 14 (2), 187–194
 - Phillips, R.L., Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C. (2002) Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone. *Oecologia*, 131 (2), 236–244
 - Pregitzer, K.S., Burton, A.J., Zak, D.R., Talhelm, A.F. (2008) Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. *Global Change Biology*, 14 (1), 142–153
 - Pregitzer, K.S., King, J.S., Burton, A.J., Brown, S.E. (2000) Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 147 (1), 105–115
 - Pregitzer, K.S., Laskowski, M.J., Burton, A.J., Lessard, V.C., Zak, D.R. (1998) Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, 18 (10), 665–670
 - Pregitzer, K.S., Loya, W., Kubiske, M., Zak, D. (2006) Soil respiration in northern forests exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone. *Oecologia*, 148 (2), 503–516
 - Price, S.P., Bradford M.A. And Ashton M.S. (2012) *Managing Forest Carbon in a Changing Climate*. Springer Science & Business Media B.V.
 - Pritchard, S.G., Rogers, H.H., Davis, M.A., Van Santen, E., Prior, S.A., Schlesinger, W.H. (2001) The influence of elevated atmospheric CO₂ on fine root dynamics in an intact temperate forest. *Global Change Biology*, 7 (7), pp. 829–837
 - 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-CO₂-enrichment: A six-year-minirhizotron study. *Global Change Biology*, 14 (3), 588–602
 - Rao, D.L.N., Pathak, H.(1996) Ameliorative Influence of Organic Matter on Biological Activity of Salt-Affected Soils. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 10 (4), 311–319
 - 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
- Reay, D.S., Dentener, F., Smith, P., Grace, J., Feely, R.A. (2008) Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 1 (7), 430–437
 - Rinnan, R., Michelsen, A., Bååth, E., Jonasson, S. (2007) Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, 13 (1), 28–39
 - Rodionow, A., Flessa, H., Kazansky, O., Guggenberger, G. (2006) Organic matter composition and potential trace gas production of permafrost soils in the forest tundra in northern Siberia. *Geoderma*, 135, 49–62
 - Ruddiman, W.F. (2003) The anthropogenic greenhouse era began thousands of years ago. *Climatic Change*, 61 (3), 261–293
 - Ruddiman, W.F. (2005) How did humans first alter global climate? *Scientific American*, 292 (3), 429–436
 - Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J., Alward, R., Beier, C., Burke, I., Canadell, J., Callaghan, T., Christensen, T.R., Fahnestock, J., Fernandez, I., Harte, J., Hollister, R., John, H., Ineson, P., Johnson, M.G., Jonasson, S., John, L., Linder, S., Lukewille, A., Masters, G., Melillo, J., Mickelsen, A., Neill, C., Olszyk, D.M., Press, M., Pregitzer, K., Robinson, C., Rygielwicz, P.T., Sala, O., Schmidt, I.K., Shaver, G., Thompson, K., Tingey, D.T., Verburg, P., Wall, D., Welker, J., Wright, R. (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126 (4), 543–562
 - Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., Giardina, C.P., Senock, R.S. (2004) An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs*, 74 (3), 393–414
 - Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Pongracic, S., Raison, R.J., Mcmurtrie, R.E. (1996) Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16 (3), 333–343
 - Ryan, M.G., Law, B.E. (2005) Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biochemistry*, 73 (1), 3–27
 - Sah, S.P., Bryant, C.L., Leppälammil-Kujansuu, J., Lõhmus, K., Ostonen, I., Helmisaari, H.-S. (2013) Variation of carbon age of fine roots in boreal forests determined from ¹⁴C measurements. *Plant and Soil*, 363 (1–2), 77–86

- 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
- Schulze, E.D., Luysaert, S., Ciais, P., Freibauer, A., Janssens, I.A., Soussana, J.F., Smith, P., Grace, J., Levin, I., Thiruchittampalam, B., Heimann, M., Dolman, A.J., Valentini, R., Bousquet, P., Peylin, P., Peters, W., Rödenbeck, C., Etiope, G., Vuichard, N., Wattenbach, M., Nabuurs, G.J., Poussi, Z., Nieschulze, J., Gash, J.H. (2009) Importance of methane and nitrous oxide for Europe's terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geoscience*, 2 (12), 842–850
- Schulte-Bisping, H., Beese, F., Dieffenbach-Fries, H. (2012) C-fluxes and C-turnover of mature mixed beech and pine stand under increasing temperature at ICP Integrated Monitoring site in Neuglobsow (Brandenburg). *European Journal of Forest Research*, 131 (5), 1601–1609
- Sinsabaugh, R.L., Gallo, M.E., Lauber, C., Waldrop, M.P., Zak, D.R. (2005) Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 75 (2), 201–215
- Sinsabaugh, R.L., Zak, D.R., Gallo, M.E., Lauber, C., Amonette, R. (2004) Nitrogen deposition and dissolved organic carbon production in northern temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 36 (9), 1509–1515
- Sitaula, B.K., Bakken, L.R., Abrahamsen, G. (1995) N-fertilization and soil acidification effects on N₂O and CO₂ emission from temperate pine forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 27 (11), 1401–1408
- Sowerby, A., Emmett, B., Beier, C., Tietema, A., Peñuelas, J., Estiarte, M., Van Meeteren, M.J.M., Hughes, S., Freeman, C. (2005) Microbial community changes in heathland soil communities along a geographical gradient: Interaction with climate change manipulations. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 (10), 1805–1813
- Stolbovoi, V. (2006) Soil carbon in the forests of Russia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11 (1), 203–222
- Strickland, M.S., Rousk, J. (2010) Considering fungal: Bacterial dominance in soils – Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 (9), 1385–1395

- Strömgren, M., Linder, S. (2002) Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand. *Global Change Biology*, 8 (12), 1194–1204
- Suwa, M., Katul, G.G., Oren, R., Andrews, J., Pippen, J., Mace, A., Schlesinger, W.H. (2004) Impact of elevated atmospheric CO₂ on forest floor respiration in a temperate pine forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 18 (2) 1–14
- Zhang, W., Parker, K.M., Luo, Y., Wan, S., Wallace, L.L., Hu, S. (2005) Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 11 (2), 266–277
- Zogg, G.P., Zak, D.R., Ringelberg, D.B., MacDonald, N.W., Pregitzer, K.S., White, D.C. (1997) Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal*, 61 (2), 475–481
- Thomas, R.Q., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L. (2010) Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3 (1), 13–17
- Tjoelker, M.G., Oleksyn, J., Reich, P.B. (1999) Acclimation of respiration to temperature and CO₂ in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology*, 5 (6), 679–691
- Trenberth, K.E., P.D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. Klein Tank, D. Parker, F. Rahimzadeh, J.A. Renwick, M. Rusticucci, B. Soden and P. Zhai, 2007: Observations: Surface and Atmospheric Climate Change. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- Trumbore, S. (2006) Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 12 (2), 141–153
- Trumbore, S.E., Gaudinski, J.B. (2003) The secret lives of roots. *Science*, 302 (5649) , 1344–1345
- Uselman, S.M., Qualls, R.G., Lilienfein, J. (2007) Contribution of roots vs.leaf to dissolved organic carbon leaching through soil. *Soil Science Society of America Journal*, 71 (5) , 1555–1563

- Van Groenigen, K.J., Six, J., Harris, D., Van Kessel, C. (2007) Elevated CO₂ does not favour a fungal decomposition pathway. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (8), 2168–2172
- Van Hees, P.A.W., Jones, D.L., Finlay, R., Godbold, D.L., Lundstrom, U.S. (2005) The carbon we do not see—the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 37 (1), 1–13
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7 (3), 737–750
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Bloomfield, J. (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*, 200 (1), 1–13
- Von Lützow, M., Kögel-Knabner, I. (2009) Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition-what do we know? *Biology and Fertility of Soils*, 46 (1), 1–15
- Waldrop, M.P., Firestone, M.K. (2004) Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry*, 67 (2), 235–248
- Waldrop, M.P., Zak, D.R., Sinsabaugh, R.L. (2004) Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 36 (9), 1443–1451
- Wan, S., Norby, R.J., Pregitzer, K.S., Ledford, J., O'Neill, E.G. (2004) CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*, 162 (2), 437–446
- WMO, World Meteorological Organisation (2009) Greenhouse gas bulletin. The state of greenhouse gases in the atmosphere using global observations through 2008. WMO, Geneva
- Yuste, J.C., Janssens, I.A., Ceulemans, R. (2005) Factors controlling the temporal variability of soil respiration in a temperate deciduous forest. *Biogeochemistry*, 73 (1), 3–27

Interneti leheküljed

- NOAA—Earth System Research Laboratory. Trends in atmospheric carbon dioxide. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>. 27.05.2013

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Krõõt Arbo _____
(*autori nimi*)
(sünnikuupäev: _____ 29.03.1990 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) enda loodud teose
_____ Metsamulla süsinikuringet mõjutavad tegurid

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ PhD Ivika Ostonen-Märtin, MSc Mai Kukumägi _____
(*juhendaja nimi*)

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

Tartus 27.05.2013