

Tartu Ülikool
Botaanika ja ökoloogia instituut

Mai Kukumägi

Mullahingamise sesoonne dünaamika kuuse-kase
segametsa aegreas: seosed mullatemperatuuri ja
mullaniiskusega

Magistritöö

Juhendajad: Prof. Olevi Kull
PhD Robert Szava-Kovats

Tartu 2007

SISUKORD

1. SISSEJUHATUS	3
2. MATERJAL JA METOODIKA	
2.1. Uurimisala	10
2.2. Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse mõõtmine	11
2.3. Varisekihi kogumine ja analüüs	12
2.4. Andmete analüüs	13
3. TULEMUSED	
3.1. Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse sesoonne ja vanuseline käik	14
3.2. Mullahingamise ja mullatemperatuuri vaheline seos	20
3.3. Mullahingamise ja mullaniiskuse vaheline seos	21
3.4. Mullahingamise, varisekihi ja mulla süsiniku sisaldus metsa aegreas	22
4. ARUTELU	23
5. KOKKUVÕTE	30
6. SUMMARY	31
7. TÄNUAVALDUS	32
8. KASUTATUD KIRJANDUS	33

1. SISSEJUHATUS

Mulla süsinikuvoogude uurimine on viimastel aastakümnetel märgatavalt suurenenud peamiselt selle tõttu, et muutused mulla süsinikuvoogudes võivad oluliselt mõjutada nii globaalset kui regionaalset süsinikuringet ja kliimasüsteemi (Luo ja Zhou 2006).

Mulla CO₂ voog, mida tihti väljendatakse ka mullahingamisena, on globaalse süsinikuringe üks suuremaid vooge ja seega globaalses süsinikuringes väga oluline komponent (Raich ja Schlesinger 1992; Raich ja Tufekcioglu 2000; Rustad *et al.* 2000; Schlesinger ja Andrews 2000). Erinevate andmete põhjal on globaalse mulla CO₂ voo suuruseks hinnatud 68-100 Pg C aastas, mida on ligikaudu 2,5 korda rohkem, kui varise vooga mulda juurde tuleb (Schlesinger 1977; Raich ja Schlesinger 1992; Raich *et al.* 2002). Võrreldes netoprimaarproduktiooniga, mis on 62-63 Pg C aastas (Grace 2001), on mullahingamine isegi suurem voog. Muldades on ligikaudu 2/3 kogu maismaa süsinikust (Hibbard *et al.* 2005; Dixon *et al.* 1994). Umbes 1500 Pg C on ülemises 1 meetri paksuses mullakihis (Jobbagy ja Jackson 2000; Batjes 1996). Mulla süsinikuvaru on ligikaudu 4 korda suurem kui atmosfääri oma, seega juba väikesed muutused mullahingamises võivad oluliselt mõjutada atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tasakaalu (Luo ja Zhou 2006). Süsiniku voog mullast on ligikaudu 8 korda suurem, kui fossiilsete kütuste põletamisel ja raie tagajärjel eralduv süsiniku hulk (Luo ja Zhou 2006; Grace 2001).

Tõusev atmosfääri CO₂ kontsentratsioon soodustab „kasvuhoone efekti“ teket, mille tagajärjeks on globaalne kliima soojenemine. Globaalse mullahingamise varieerumise saab põhiliselt ära seletada temperatuuri ja sademete jaotumisega (Luo ja Zhou 2006; Raich *et al.* 2002). Mulla CO₂ voog suureneb koos globaalse temperatuuriga. Sademetel on kõige suurem mõju mullahingamisele kuivades ökosüsteemides. Mullahingamist on mõõdetud erinevates metsaökosüsteemides üle kogu maailma (Raich ja Schlesinger 1992; Davidson *et al.* 1998). On leitud, et muldade, kui olulise süsiniku reservuaaride soojenemine mõjutab mullahingamist kõige rohkem külmades regioonides. Soojenemine on põhjustanud tundra ja boreaalsete metsade muldadest arvestatava süsiniku kao (Goulden *et al.* 1998).

Fotosüntees ja puude biomassi produktsioon on samuti tundlikud CO₂ kontsentratsioonile ja temperatuurile. Puude produktsioon on tundlik temperatuurile vahemikus 0-15°C ja suureneb atmosfääri CO₂ kahekordistumisel 10-40% (Grace 2005). Kui tõusev temperatuur võib põhjustada suurema mulla orgaanilise süsiniku kao, suurema mullahingamise (Raich ja Schlesinger 1992; Schlesinger ja Andrews 2000), siis suurem CO₂ kontsentratsioon võib omakorda tõsta netoprimaarproduktiooni, aga ka mullahingamist

(King *et al.* 2004). Mullahingamine on seotud bruto- ja netoprimaarprodukttsiooniga. Keskmiselt 80% brutoprimaarprodukttsioonist eraldub hingamisena atmosfääri tagasi (Janssens *et al.* 2001). Raich ja Schlesinger (1992) leidsid, et tasakaalulise süsteemi korral on mullahingamine proportsionaalne netoprimaarprodukttsiooniga ning nende vahel esineb positiivne lineaarne seos. Kuna muutused atmosfääri CO₂ kontsentratsioonis ja temperatuuris mõjutavad nii produkttsiooni kui hingamist, on oluline mõista suureneva atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni ja globaalse temperatuuritõusu koosmõju süsinikuringele ja süsinikuvoogudele.

Mullahingamine varieerub ajas ja ruumis. Mullahingamise ajalist varieeruvust kirjeldatakse põhiliselt neljal erineval tasemel: ööpäevane ja nädalane varieeruvus, sesoonne, aastatevaheline ning aastakümnete ja sajandite vaheline varieerumine. Sesoonset mulla CO₂ voogu on vaadeldud väga paljudes ökosüsteemides (Luo ja Zhou 2006). Mullahingamine on enamasti kõrge suvel ja madal talvel. Sesoonne mullahingamise varieerumine on põhiliselt kontrollitud temperatuuri, niiskuse, fotosünteesi produktide ja nende omavahelise koosmõju poolt. Kõige olulisem faktor, mis mullahingamist mõjutab, sõltub ökosüsteemi tüübist ja kliimast. Enamasti mõjutab kõige rohkem mullatemperatuur (Borken *et al.* 2002), ariidsetes ja semiaridsetes ökosüsteemides mullaniiskus (Luo ja Zhou 2006). Vahemerelise kliimaga regioonides, millele on iseloomulikud väga kuivad ja kuumad suved, mõjutab niiskus just suvel (Rey *et al.* 2002). Aastatevahelist mullahingamist on samuti uuritud mitmetes ökosüsteemides. Enamus uurimusi seostab aastatevahelise mullahingamise varieerumise kliimatingimustega. Peamised faktorid on mullatemperatuur ja mullaniiskus. Aastatevahelist mullahingamise erinevust võib mõjutada kevade algusaeg ja suvine kuivaperiood. Isegi, kui tegemist on häirimata metsaga, on aastatevahelised erinevused mullahingamises märgatavad (Concilio 2006).

Metsad katavad ligikaudu $42 \cdot 10^{12}$ m² maakera pindalast (Luo ja Zhou 2006). Eristatakse põhiliselt 3 metsabioomi: boreaalsed, parasvöötme ja troopilised metsad. Metsaökosüsteemi süsiniku hulk on kliima, mullaniiskuse, mullatemperatuuri, mulla tekstuuri, taimeliikide, toitainete kättesaadavuse ja majandamisviisi koosmõjude tulemus. Ökosüsteemi süsinikuringe peamised süsinikuvood on fotosüntees ja ökosüsteemi hingamine, mis omakorda koosneb transpiratsioonist ja mullahingamisest. Mullahingamine on seotud paljude ökoloogiliste protsessidega, nagu näiteks fotosünteesi aktiivsus ja orgaanilise aine lagunemine (Luo ja Zhou 2006; Mallik ja Hu 2001; Högberg *et al.* 2001). Metsaökosüsteemi mullahingamine koosneb juurte hingamisel, varise, juurte ning mulla orgaanilise aine lagunemisel eralduvast CO₂-st (Hanson *et al.* 2000; Kirschbaum 2000; Luo ja Zhou 2006).

Metsades moodustab mullahingamine tavaliselt 60-80% ökosüsteemi hingamisest (Davidson *et al.* 1998; Law *et al.* 1999; Janssens *et al.* 2001).

Mullahingamine on erinevates ökosüsteemides erinev (Raich ja Schlesinger 1992; Berg ja Laskowski 2006). Mõningatel juhtudel võib taimkatte tüüp mõjutada mullahingamist. On väga keeruline kasutada ühte mudelit kõigi ökosüsteemide puhul. Ka mullahingamise sesoonsus on mõjutatud liigilisest koosseisust, peamiselt okaspuude ja lehtpuude vahel (Luo ja Zhou 2006). Raich ja Tufekcioglu (2000) leidsid, et erinev taimkatte tüüp mõjutab erinevalt mulla mikrokliimat ja struktuuri, varise voo hulka ja kvaliteeti ning juurehingamist, avaldades seeläbi mõju mullahingamisele. Nad leidsid, et samal mullatüübil kasvavas okaspuumetsas on mullahingamine ligikaudu 10% madalam kui lehtpuumetsas. Mullahingamine on omakorda kõrgem segametsas, kui okas- või lehtpuumetsas (Hibbard *et al.* 2005). Lehtpuumetsades tuleb mullahingamise juures arvesse võtta ka varise hulk ja kvaliteet, kuna kergesti laguneva lehevarise suur juurdetulek võib suurendada mullahingamist (Kirschbaum 2000).

Põhjapoolkera metsaökosüsteemid omavad olulist rolli globaalse süsinikuringe dünaamikas. Kogu süsinikuvaru metsaökosüsteemides on ligikaudu 1150 Gt, millest 49% on boreaalsetes metsades (Dixon *et al.* 1994). Boreaalsete metsade pindala on $13,7 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ ning süsinikuvaru on 395 Pg C (Grace 2001, 2005). Parasvöötme metsade pindala on $10,4 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ ja süsinikuvaru on 292 Pg C. Võrreldes parasvöötme ja troopika metsadega on boreaalsete metsade mulla süsinikusisaldused suurimad $39\,000 \text{ gC m}^{-2}$ (parasvöötmes 5600 gC m^{-2} ja troopikas $16\,200 \text{ gC m}^{-2}$), kuid süsinikuvoos kõige madalamad (troopikas ligikaudu 3 korda suurem) (Grace 2001; Malhi *et al.* 1999; Pregitzer ja Euskirchen 2004). Mulla süsinikuvaru on kõige varieeruvam boreaalsetes metsades. Boreaalsed metsad on kõige rohkem mõjutatud sesoonsest päevapikkusest ja õhutemperatuurist. Mullahingamine boreaalsetel aladel moodustab kuni 80% kogu ökosüsteemi hingamisest (Black *et al.* 2005). Euroopa boreaalsed metsad on kliima muutustele kõige tundlikumad (Valentini *et al.* 2000).

Metsade intensiivne majandamine mõjutab metsa süsinikuringet, sh mullahingamist (Concilio 2006; Gough *et al.* 2005). Kõige rohkem on majandatud parasvöötme metsad. Metsamajandamise käigus võib muutuda nii taimkate, juurte biomass, varise kvantiteet ja kvaliteet, mikrokliima ja metsa struktuur (Tang *et al.* 2005; Covington 1981; Striegl ja Wickland 1998; Mallik ja Hu 1997; Kowalski *et al.* 2004). Puistu vanus võib mõjutada mullahingamist (Klopatek 2002; Wiseman ja Seiler 2004), seega on oluline uurida ja mõista metsamajandamise mõju mullahingamisele erineva vanusega puistutes (Liski *et al.* 2002). Suktsessiooni jooksul muutub metsa struktuur ja mitmed füsioloogilised tegurid, mis mõjutavad hingamist. Erinevas suktsessioonistaadiumis olevad metsad reageerivad

mullatemperatuuri ja -niiskuse muutustele sarnaselt, kuid erinevas ulatuses (Tang *et al.* 2006). Pregitzer ja Euskirchen (2004) leidsid, et kogu metsaökosüsteemi süsiniku hulk boreaalsetes ja parasvöötme metsades suureneb koos vanusega ning vanemates metsades on varieeruvus suurem kui nooremates.

Raie mõju mullahingamisele on suhteliselt vähe uuritud (Kowalski *et al.* 2003, 2004). Saadud on väga erinevaid tulemusi. Pärast lageraiet võib mullahingamine suureneda (Londo *et al.* 1999), väheneda (Striegl ja Wickland 1998; Griffiths ja Swanson 2001) või ei muutu oluliselt (Mallik ja Hu 1997). On näidatud, et mullahingamine ja mulla süsiniku ringekiirus suureneb koos raie intensiivsusega (Londo *et al.* 1999; Lee *et al.* 2002). Siiski ei ole piisavalt infot selle kohta, mis põhjustab üksteisele lähedal asuvates puistutes, mis ei erine oluliselt ei kliima, liigilise koosseisu, häiringute režiimi ja toitainete kättesaadavuse poolest, muutusi mullahingamises.

Mullahingamine on seotud ka varisekihi lagunemisega (Ryan ja Law 2005; Tang *et al.* 2006). Varis on oluline struktuurne ja funktsionaalne komponent põhjapoolkera ökosüsteemides. Ta on suur orgaanilise materjali ja toitainete varu ja omab olulist rolli taimestiku taastumisel pärast häirimist. Ühes ökotoobis kasvavate erinevate liikide varise hulk võib erineda 20-30% (Binkley ja Giardina 1998). Vanades metsades püsib varisekiht suhteliselt konstantsena, kuna juurdetulek on lagunemisega tasakaalus. Lageraie mõjutab seda tasakaalu radikaalselt, varise toitainete ja orgaanilise materjali varud kahanevad (Covington 1981). Varise kvaliteet mõjutab lagunemiskiirust (Berg ja McLaugherty 2003). Vähemviljakamates metsades, peamiselt okaspuumetsades, on varise kvaliteet nõrkev - võrreldes lehtpuumetsadega on siin varise C/N suhe suurem ja orgaanilise aine ning lämmastiku püsimise aeg mullas pikem (Fassnacht ja Gower 1999). Davidson *et al.* (2002) leidis, et aastatevahelised erinevused mullahingamises on seotud rohkem kliima mõjuga lagunemisele kui eelmise aasta varise voo hulga. Tähtsuse järjekorras mõjutavad varise lagunemist kõigil laiuskraadidel kliima (temperatuur ja niiskus) > varise keemiline koostis (kvaliteet) > mullaorganismid, lisaks varise füüsikalised omadused, toitainete kättesaadavus, mulla omadused ja metsamajandamine (nt raie) (Aerts 1997; Prescott *et al.* 2004; Berg ja McLaugherty 2003). Mullafauna ja mikroorganismid (bakterid ja seened) osalevad varise lagunemisprotsessides. Boreaalsetes ja parasvöötme okaspuumetsades on mulla mikroorganismide roll lagunemisprotsessides olulisem kui mullafaunal (Berg ja Laskowski 2006).

Atmosfääri eralduv mulla CO₂ hulk sõltub mulla CO₂ produktsioonist ning atmosfääri ja mulla vahelisest CO₂ kontsentratsiooni gradiendist (Luo ja Zhou 2006). Lisaks veel mulla

poorsusest, õhutemperatuurist ja tuulekiirusest, mis mõjutavad CO₂ liikumist mullas ja mullast välja. Varise- ja kõdukiht (O-horisont) ja mulla ülemine mineraalne osa (A-horisont) on peamised CO₂ allikad. Ligikaudu 2/3 (63%) mullahingamisest toimub ülemises kuni 30 cm mullakihis (O+A horisont) (Gaudinski *et al.* 2000; Irvine ja Law 2002; Khomik *et al.* 2006). Juurte biomass ja mikroobse biomassi süsinikuvaru on siin kõige suurem (Pietikäinen *et al.* 1999). Varise- ja kõdukihi eemaldamine vähendab mullahingamist kuni 40% (Buchmann 2000). Varisekihil on oluline mõju, kuna nii temperatuuri kui veesisalduse kõikumised on siin kõige suuremad (Borken *et al.* 2006; Khomik *et al.* 2006). Peale häiringut võib varis oluliselt mõjutada mullahingamist (Concilio 2006).

Häirimise või globaalse soojenemise tagajärjel suureneb CO₂ voog mulla sellest osast (*labile pool*), kus ringeajad on kõige lühemad (Schlesinger ja Andrews 2000). Mullad kaotavad süsinikku kas tänu globaalsele soojenemisele või mulla süsinikuringe kiirenemisele (mida rohkem tuleb juurde, seda rohkem ka eraldub). Mullahingamisena eraldub 50 ± 10% süsinikust, mis on mullas püsinud vähem kui aasta, 41% kogu mullahingamisest pärineb vanemast aeglasemalt lagunevast mulla orgaanilisest ainest (Gaudinski *et al.* 2000). Süsiniku kui olulise substraadi hulga vähenemine mingil põhjusel võib omakorda vähendada ka mullahingamist (Högberg *et al.* 2001), kuna fotosünteesis seotud süsinik (ligikaudu 55%), mida taimejuured kasvuks vajavad, eraldub enamasti 1-4 päeva pärast juurehingamisena (Ekblad ja Högberg 2001; Bowling *et al.* 2002). Sellest lähtuvalt võib öelda, et mullahingamine on ka hea ökosüsteemi metabolismi näitaja.

Mullahingamine koosneb autotroofsest ehk juure- ja temaga seotud mükoriisete seente ning risosfääri mikroorganismide hingamisest ja heterotroofsest ehk mikro- ja makroorganismide hingamisest ehk mikroobsest hingamisest (Ekblad ja Högberg 2001; Högberg *et al.* 2001; Hibbard *et al.* 2005; Gough *et al.* 2005; Rustad *et al.* 2000; Boone *et al.* 1998). Autotroofse ja heterotroofse hingamise suhteline osakaal varieerub sesoonselt ja on erinevates ökosüsteemides erinev. Autotroofne hingamine moodustab enamasti ligikaudu poole kogu mullahingamisest, varieerudes 10-90% ulatuses (Hanson *et al.* 2000). Sama suure varieeruvusega on ka heterotroofne hingamine. Veestressi tingimustes võib heterotroofse hingamise osakaal olla autotroofsest suurem (Hanson *et al.* 2000; Andersen *et al.* 2005). Boreaalsetes metsades moodustab autotroofne hingamine 50-60% kogu mullahingamisest lumest vaba perioodi jooksul (Högberg *et al.* 2005). Autotroofne ja heterotroofne hingamine reageerivad keskkonnateguritele erinevalt (Ryan ja Law 2005). Olulist mõju avaldavad substraadi hulk ja kvaliteet, temperatuur ja niiskus. Boone *et al.* (1998) leidis, et parasvöötme lehtpuumetsas sõltub mullahingamime kasvuperioodi jooksul peamiselt juurehingamise ja

risosfääri organismide temperatuurile reageerimisest ning et mikroobne hingamine on temperatuurimuutustele vähemtundlikum.

Peamised keskkonnafaktorid, mis mullahingamist mõjutavad, on mullatemperatuur ja mullaniiskus (Raich ja Schlesinger 1992; Borken *et al.* 2006; Davidson *et al.* 1998; Janssens ja Pilegaard 2003; Joffre *et al.* 2003; Reth *et al.* 2005; Rey *et al.* 2002; Xu ja Qi 2001), aga ka substraadi kättesaadavus ja kvaliteet (Buchmann 2000; Davidson *et al.* 2006b). Puude *girdling* eksperimendid on näidanud, et fotosünteesis seotud süsiniku transpordi katkestamisel juurtesse, kahaneb mullahingamine 1-2 kuu jooksul ligikaudu 50% (Högberg *et al.* 2001). Heterotroofset hingamist mõjutab rohkem varisekihi hulk ja kvaliteet. On leitud, et mullahingamine suureneb, kui varise hulk suureneb (Sulzman *et al.* 2005).

Temperatuuri ja hingamise vahelist seost kirjeldatakse sageli lihtsa eksponentsiaalse võrrandiga või Arrhenius võrrandiga (Borken *et al.* 2006; Luo ja Zhou 2006). Van't Hoff võttis kasutusele lihtsa empiirilise eksponentsiaalse valemi $y = ae^{bT}$. See valem kirjeldab hingamise suurenemist temperatuuri tõustes. Eksponentsiaalse seose esinemisel kasutatakse mullahingamise temperatuuritundlikkuse hindamiseks arvu Q_{10} , mis näitab hingamise kiiruse muutumist, kui temperatuur tõuseb 10°C . See leitakse valemiga $Q_{10} = e^{10b}$. Enamasti määratakse Q_{10} väärtus sesoonse temperatuuri baasil, kuna eraldi iga hingamisprotsessi temperatuurisõltuvust on väga raske mõõta. Seega on Q_{10} väärtus seotud mitmete temperatuurist mõjutatud protsessidega. Mullahingamise Q_{10} väärtused on sõltuvalt ökosüsteemist ja geograafilisest asukohast väga erinevad. Q_{10} väärtused muutuvad mulla sügavusega ja temperatuurimuutustega (Berg ja Laskowski 2006). Borken *et al.* (2002) näitas, et sügavuse suurenedes Q_{10} väärtused tõusid, mis on seotud sellega, et sügavamal mullas on temperatuurikõikumised oluliselt väiksemad. Samuti arvas ta, et 5-10 cm sügavus on kõige sobivam mullatemperatuuri ja mullahingamise vahelise seose kirjeldamiseks, kuna suur osa CO_2 produktsioonist toimub selles kihis. Autotroofse ja heterotroofse hingamise Q_{10} väärtused on erinevad (Högberg *et al.* 2005), sest erinevatel komponentidel, nagu varis, huumus, juured, on erinev temperatuuritundlikkus, neist juured on temperatuurimuutustele kõige tundlikumad (Boone *et al.* 1998).

Üsna levinud arusaam on, et mullahingamine on madal väga kuivades tingimustes, maksimaalne keskmise niiskuse taseme juures ja kahaneb taas, kui niiskusesisaldus on väga kõrge ning keskkond muutub liiga anaeroobseks hapniku vähesuse tõttu (Luo ja Zhou 2006). Mullaniiskus mõjutab CO_2 difusiooni kiirust mullas. Mullaniiskus mõjutab mullahingamist otseselt läbi juurtes ja mikroorganismides toimuvate füsioloogiliste protsesside ning kaudselt läbi substraadi ja hapniku difusiooni. Mullahingamise temperatuuritundlikkus on seotud

mullaniiskusega. On leitud, et Q_{10} väärtused on kõrgemad niiskematel aladel (Xu ja Qi 2001). Mullaniiskuse ja mullatemperatuuri vaheline seos on sageli negatiivne (Janssens ja Pilegaard 2003; Davidson *et al.* 1998; Xu ja Qi 2001). Mullaniiskus võib limiteerida mulla orgaanilise aine lagunemist väga kõrge või madala niiskuse tingimustes, samas juurte ja risosfääris olevate mikroobide hingamine ei pruugi olla niiskusest niipalju mõjutatud, kuna paljud taimed võivad kompenseerida veedefitsiiti, tõmmates vett mulla sügavamatest kihtidest (Borken *et al.* 2006).

Mullatemperatuur on peamine tegur, millega seletab ära ligikaudu 2/3 mullahingamise sesoonsest varieerumisest (Andersen *et al.* 2005; Khomik *et al.* 2006). Kui vesi ei limiteeri, on temperatuur kõige olulisem mullahingamise mõjutaja (Janssens *et al.* 2001; Curiel Yuste *et al.* 2003; Raich ja Schlesinger 1992). Kõige optimaalsemad on need mudelid, kus mullahingamine sõltub nii temperatuurist kui niiskusest (Tang *et al.* 2005; Joffre *et al.* 2003; Rey *et al.* 2002; Saiz *et al.* 2007).

Minu töö eesmärgiks on uurida mullahingamise seoseid mullatemperatuuri, mullaniiskuse, mulla ja varise süsiniku sisalduse vahel mitme kasvuperioodi jooksul piki kuuse-kase segametsa aegrida. Selleks, et mõista:

- kuidas süsinikuringe reageerib spetsiifilistele kliimamuutustele – näiteks, suurem temperatuuritõus talvel võrreldes suvega (Greco *et al.* 1994), lumikatte paksuse vähenemine ja sademete hulga muutus (Monson *et al.* 2006; Black *et al.* 2005; Bergeron *et al.* 2007),
- millist mõju avaldavad süsinikuringele erinevad metsamajandamise meetodid ja muutused majandamise sageduses – näiteks lageraie kasutamise suurenemine,

on oluline uurida mullahingamist metsaökosüsteemi aegreas - erineva vanusega metsi samal mullatüübil ja keskkonnatingimuste juures. Teades, kuidas muutub mullahingamine majandatud metsa aegreas, on võimalik prognoosida muutusi süsinikuringes. Raieringi pikkuse reguleerimisega on võimalik manipuleerida süsinikuvaruga ja mullahingamisega. Hoolimata mullahingamise globaalsest tähtsusest, pole selle protsessi ja teda mõjutavate faktorite kohta piisavalt kvantitatiivset informatsiooni.

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1. Uurimisala

Uurimisaladeks valiti üheksa ligikaudu 1 km² suurusel pindalal paiknevat laanemetsade tüübirühma, jänesekapsa-mustika kasvukohatüübi kuuse-kase segapuistut Tartu maakonnas Järveljal (58°22'N, 27°20'E) (Joonis 1). Uurimisalad paiknevad võrdlemisi ühtlase reljeefiga tasandikul, kõrgus üle merepinna on 38-40 m (Sellin ja Kupper 2005). Juulikuu keskmine temperatuur on 17,0°C ja jaanuarikuu keskmine temperatuur on -6,7°C. Aastane keskmine sademete hulk on 650 mm. Vegetatsiooniperioodi pikkus on keskmiselt 175-180 päeva. Mullastik on mitmekesine (mitmesuguse leetumisastmega liivsavi-, saviliiv- ja liivmullad ning erinevas lagunemisjärgus soomullad), millest tulenevalt on puistud ja nende alustaimestik väga vaheldusrikas (Kasesalu 1997).

Valitud puistud on vanusevahemikus 4–84 aastat viimasest lageraiest. Uurimisalade pindala jääb vahemikku 0,5–4,3 ha. Vaatluse all olevad puistud paiknevad leetunud gleimullal. Iseloomulikud taimeliigid puurindes on harilik kuusk (*Picea abies*), arukask (*Betula pendula*), vähem esineb harilikku haaba (*Populus tremula*) ja harilikku mändi (*Pinus sylvestris*). Põõsarindes kasvab peamiselt harilik pihlakas (*Sorbus aucuparia*). Alustaimestik on üsna liigirikas. Sageli esinevad järgmised liigid: harilik mustikas (*Vaccinium myrtillus*), metskastik (*Calamagrostis arundinacea*), leseleht (*Maianthemum bifolium*), harilik laanelill (*Trientalis europaea*), harilik jänesekapsas (*Oxalis acetosella*). Samblarinne on hästi välja kujunenud, moodustades enam-vähem pideva katte. Põhilised samblaliigid on harilik palusammal (*Pleurozium schreberi*) ja harilik laanik (*Hylocomium splendens*).



Joonis 1. Uurimisalade paiknemine. Igale alale on peale märgitud puistu vanus aastates 2006. aasta seisuga.

2.2. Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse mõõtmine

Mullahingamist väljendab mullast maapinna pinnaühiku kohta ajaühikus eralduv CO_2 voog $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mullahingamise mõõtmised on tehtud ajavahemikes mai-oktoober 2004, august-detsember 2005 ja mai-november 2006. Iga nelja nädala tagant tehti igal proovialal 10 mõõtmist juhuslikult valitud punktides põhiliselt kella 10.00-16.00 vahel. Mullahingamise dünaamika iseloomustamiseks ajas ja ruumis on kõige efektiivsem

automatiseeritud mõõtmiskambrite kasutamine (Savage ja Davidson 2003). Antud uurimustöös kasutati mullahingamise mõõtmiseks suletud dünaamilise kambri meetodit (PP Systems SRC-1 kamber koos gaasianalüsaatoriga CIRAS-2 (*Differential CO₂/H₂O Infrared Gas Analyzers*)). Kambri ristlõikepindala on 78,5 cm² ja ruumala 1170 cm³. Mõõtmine peatub automaatselt, kui kambri võrreldes algsega tõuseb CO₂ kontsentratsioon üle 60 ppm või kui mõõtmise algusest on möödunud 120 sekundit. Selleks, et mõõta ainult mullast eralduvat CO₂, lõigati kambri alla jäävad rohelised taimeosad ära.

Mullatemperatuur ja mullaniiskus mõõdeti samal ajal ja samast kohast, kust mulla CO₂ voog. Mullatemperatuuri mõõtmiseks ca 5 cm sügavuselt kasutati CIRAS-2 juurde kuuluvat mõõteriista STP-1, mis annab temperatuuri Celsiuse kraadides (°C). Mullaniiskust mõõdeti ca 5 cm sügavuselt mõõteriistaga HH2 *Moisture Meter Version 2*, mis annab mulla niiskusesisalduse massiprotsentides (%).

2.3. Varisekihi kogumine ja analüüs

2003. aasta juulis ja 2006. aasta juunis tehti igal alal viis juhuslikult valitud prooviruutu, millelt koguti varisekiht, rohhtaime maapealne kuivanud osa (kulu) ja samblarinne. Varisekihi all pean silmas mullale määramata (teadmata) aja jooksul moodustunud kergesti eemaldatavat ja selgesti eristuvat kihti, mille komponentide struktuur on selge ja vähelagunenud. Sammal on kogutud sellepärast, et sinna jääb osa langenud varisest. Varis, kulu ja sammal koguti 2003. aastal viielt ja 2006. aastal ülejäänud neljalt proovialalt. 2003. aastal valiti prooviruutude pindalaks 1 m² taimeanalüüsi teostamise eesmärgil. Prooviruutudelt, kus varise hulk oli suur, koguti varisekiht töö lihtsustamise eesmärgil enamasti väiksemalt pindalalt kui 1 m². Kulu ja sammal koguti ühelt ruutmeetrit. 2006. aastal koguti varisekiht, kulu ja sammal 0,25 m².

Enne ladustamist kuivatati kogutud varis, kulu ja sammal 24 tundi temperatuuril 70°C. Enne materjali sorteerimist ja kaalumist kuivatati kogutud materjal uuesti 48 tundi temperatuuril 70°C. Varis, kulu ja sammal sorteeriti järgnevateks komponentideks: kulu, puulehed, okkad, puiduosa (puuoksad), lagunenenud puidutükid, sammal ja muu materjal (õite osad, viljad, kooretükid ja silmaga eristamatu lagunenenud materjal). Pärast sorteerimist kaaluti kõik komponendid. Sorteerimistöö optimeerimise eesmärgil võeti 2003. aastal kogutud varise ja kulu suurematest kogustest osaproovid (kaaluti eelnevalt koguhulgad), sorteeriti komponentideks ja kaaluti. Saadud arvude alusel arvutati välja kõigi proovialade

prooviruutude varise ja kulu koguhulgad ja komponentide kaalud grammides maapinna ruutmeetri kohta (g m^{-2}). Lisaks leiti iga varisekihi komponendi süsiniku sisaldus (%).

2.4. Andmete analüüs

Andmete töötlemiseks ja analüüsimiseks kasutati arvutiprogrammi *Statistica 7.1*. Enne analüüside tegemist hinnati saadud andmeid visuaalselt ja hajuvusdiagrammi (*scatterplot*) alusel, eemaldades andmete hulgast ilmselgelt mõõteriista poolt valesti mõõdetud tulemused. Analüüsides on kasutatud igal alal tehtud 10 mõõtmise keskmisi väärtusi. Mullahingamise väärtused logaritmiti andmete jaotuvuse parandamiseks.

Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse sesoonse ja vanuselise käigu iseloomustamiseks ja oluliste erinevuste leidmiseks kasutati üldist lineaarset mudelit (GLM), dispersioonanalüüsi ja Tukey testi ($\alpha = 0,05$). Mudeli faktorid olid vanus, kuupäev ja aasta ning nende koosmõjud.

Mullahingamise ja mullatemperatuuri vahelise seose iseloomustamiseks kasutati lihtsat eksponentsiaalset võrrandit $y = ae^{bT}$, kus y tähistab mullahingamise keskmist väärtust $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a on hingamise väärtus 0°C juures, b temperatuurikoefitsient ja T on mullatemperatuur. Eksponentsiaalse võrrandiga seotud konstant b arvutati ümber Q_{10} väärtuseks valemiga: $Q_{10} = e^{10b}$. Q_{10} näitab mullahingamise kiiruse muutust, kui temperatuur tõuseb 10 kraadi.

Selleks, et leida, kas mullatemperatuur ja mullaniiskus mõjutavad oluliselt mullahingamist, tehti regressioonanalüüs ($p = 0,05$). Kasutades mullahingamise ja mullatemperatuuri vahelisi eksponentsiaalseid võrrandeid, arvutati mullahingamise erinevused (jäägid) ja tehti hajuvusdiagramm, et leida seos mullaniiskusega.

Töös kasutati Kull ja Szava-Kovats (2004) poolt leitud mulla süsiniku sisalduse andmeid, mis arvutati ümber vastavalt 2006. aasta uurimisalade vanusele. Mulla CO_2 voo süsiniku sisalduse (g m^{-2} päevas) leidmiseks jagati eralduv CO_2 voog (g m^{-2} päevas) arvuga 3,67. 2006. aasta andmeid kasutati sellepärast, et selle aasta andmed kasvuperioodi kohta on kõige ülevaatlikumad. Varise komponentide süsiniku sisaldus g m^{-2} kohta arvutati järgnevalt: varise komponendi hulk (g m^{-2}) korrutati vastava komponendi süsiniku sisaldusega (%) ja jagati sajaga. Iga ala varisekihi süsinikuvaru (g m^{-2}) on ala varisekihi komponentide süsiniku sisalduste summa.

3. TULEMUSED

3.1. Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse sesoonne ja vanuseline käik

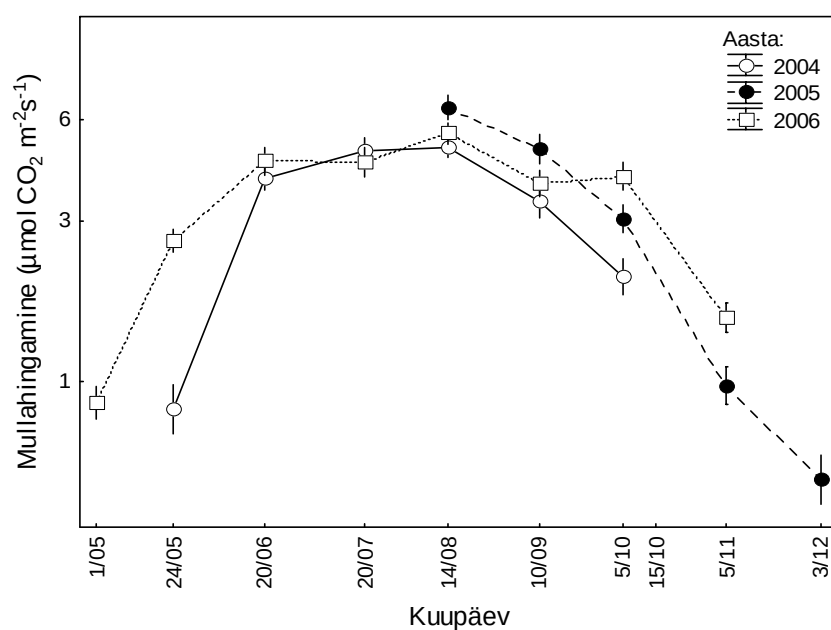
Mullahingamise puhul on kõigil uurimisaastatel ja aladel näha selge sesoonne käik, mis järgib mullatemperatuuri. Mullahingamine ja mullatemperatuur on kõrgem suvel (juuni-august) ja madalam kevadel, sügisel ja talvel (Joonis 2, 3). Kui mullahingamise ja mullatemperatuuri sesoonne käik on erinevatel aastatel suhteliselt sarnane, siis mullaniiskuse käik on iga aasta erinev (Joonis 4). Sesoonset käiku võib näha 2006. aastal, kus vastupidiselt mullatemperatuurile on kevadel ja sügisel mullaniiskus kõrge ja suvel madal. 2006. aasta suvi oli väga sademetevaene, millest ka madal mullaniiskuse sisaldus. Võrreldes omavahel 2004. aasta ja 2006. aasta keskmisi väärtusi selgus, et mullahingamine on mõlemal aastal praktiliselt sama (vastavalt 3,67 ja 3,52 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). 2004. aasta keskmine mullatemperatuur ja mullaniiskus on kõrgemad kui 2006. aasta oma (temperatuur vastavalt 9,9 ja 8,67 °C ning niiskuse 28,52% ja 21,1%).

Samal ajal on mullahingamine, mullatemperatuur ja mullaniiskus erineva vanusega puistutes erinev. Kevadel on nooremates puistutes mullahingamine ja mullatemperatuur kõrgem, kui vanemates metsades (Joonis 5, 6). Võrreldes kevadega on sügisel nii mullahingamine kui mullatemperatuur erinevatel aladel väga sarnane – nii selget aladevahelist eristumist nagu kevadel ei esine. Alates suvest on raiesmike (4-6 aastat) mullahingamine madalam, mis suvel võib olla seotud madalama niiskusesisaldusega, sügisel aga madalama temperatuuriga. Erinevalt mullatemperatuurist, mis sügisel kiiresti langeb (Joonis 6), ei kahane mullahingamine nii kiiresti (Joonis 5). Mullaniiskus on ajas läbivalt nooremates puistutes kõrgem (Joonis 7).

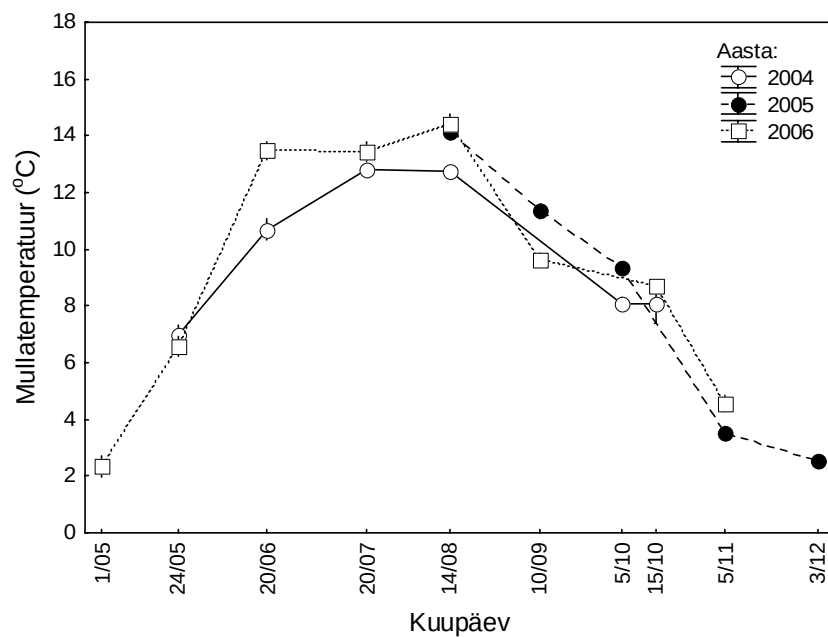
Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse puhul on oluline lisaks ajale ka vanus ja nende koosmõju ($p < 0,0001$; Tabel 1). Käesoleva töö tulemused näitavad, et mullahingamine 4- ja 84-aastases puistus oluliselt ei erine, 6-aastases puistus on madalam, saavutab maksimaalsed väärtused 14-28-aastastes puistutes ja alates 33-aastasest puistust, kus võrastik on liitunud, kahaneb taas (Joonis 8). Sellest lähtuvalt võib öelda, et mullahingamine suureneb koos puistu vanusega kuni võrastiku liitumiseni ja sealt edasi kahaneb. Mullatemperatuur ja mullaniiskus on kõrgem nooremates puistutes (4-14) ja madalam vanemates puistutes (Joonis 9, 10).

Tabel 1. Aja ja puistu vanuse mõju mullahingamisele ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), mullatemperatuurile ($^{\circ}\text{C}$) ja mullaniiskusele (%). Dispersioonanalüüsi tulemused.

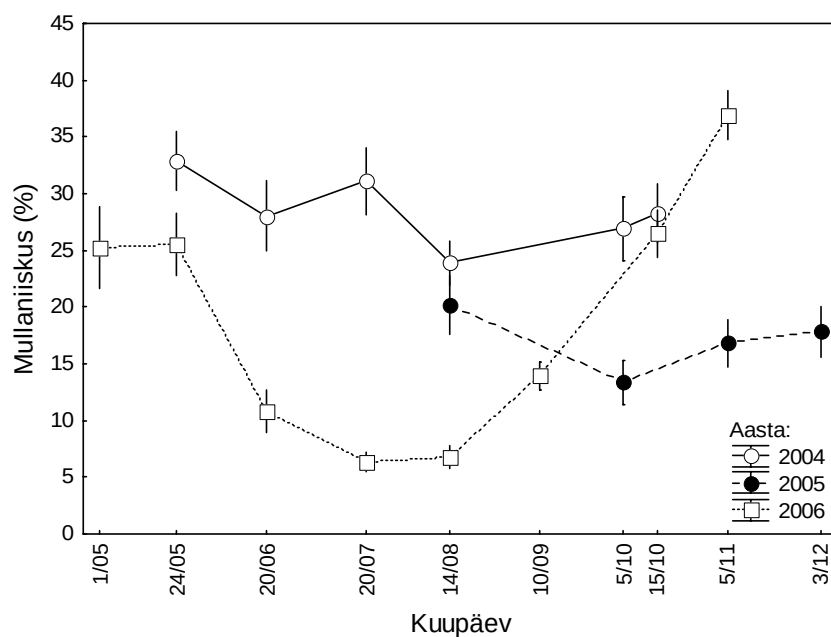
Mõju	Mullahingamine		Mullatemperatuur		Mullaniiskus	
	F	p	F	p	F	p
Vanus	33,93	<0,0001	128,03	<0,0001	92,14	<0,0001
Aasta	93,43	<0,0001	247,35	<0,0001	312,52	<0,0001
Kuupäev	529,37	<0,0001	4880,6	<0,0001	67,93	<0,0001
Vanus*aasta	4,29	<0,0001	11,03	<0,0001	6,4	<0,0001
Vanus*kuupäev	3,91	<0,0001	13,32	<0,0001	3,79	<0,0001
Aasta*kuupäev	56,39	<0,0001	115,54	<0,0001	79,84	<0,0001
Vanus*aasta*kuupäev	4,1	<0,0001	7,7	<0,0001	4,17	<0,0001



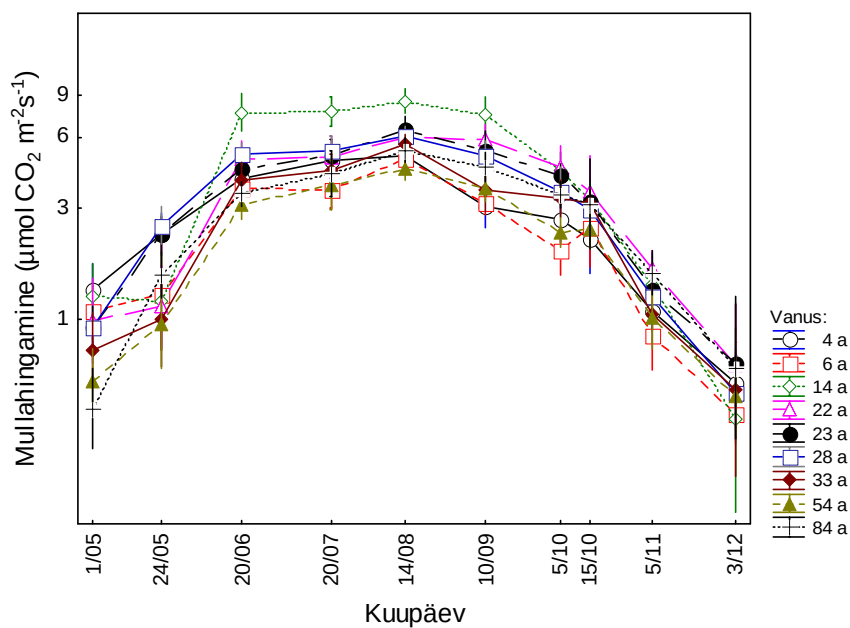
Joonis 2. Mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sesoonne kõik aastatel 2004-2006. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.



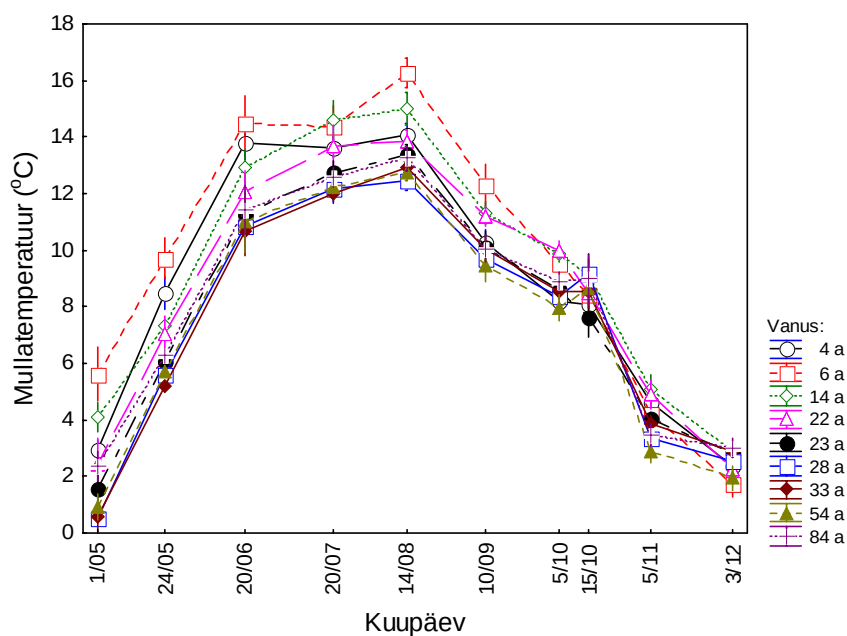
Joonis 3. Mullatemperatuuri (°C) sesoonne kõik aastatel 2004-2006. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.



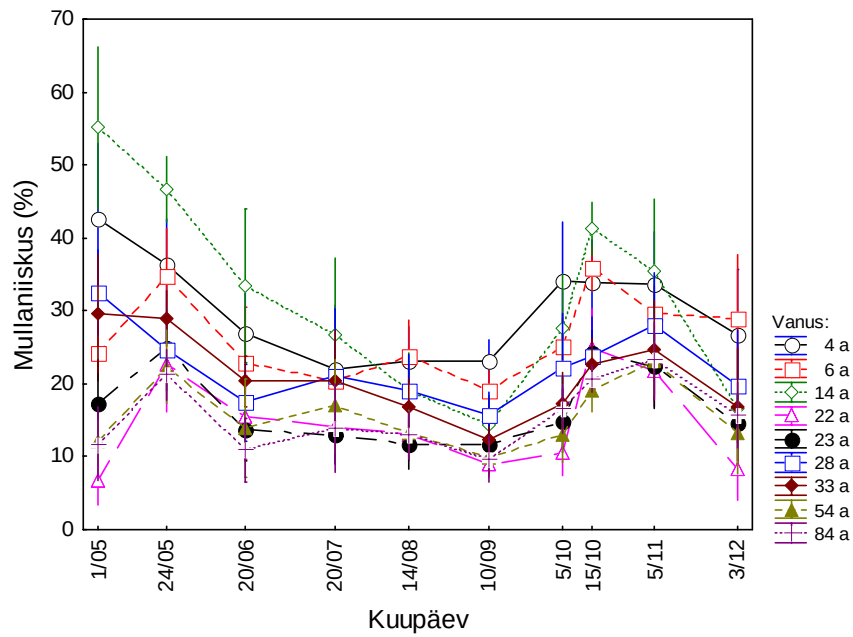
Joonis 4. Mullaniiskuse (%) sesoonne kõik aastatel 2004-2006. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.



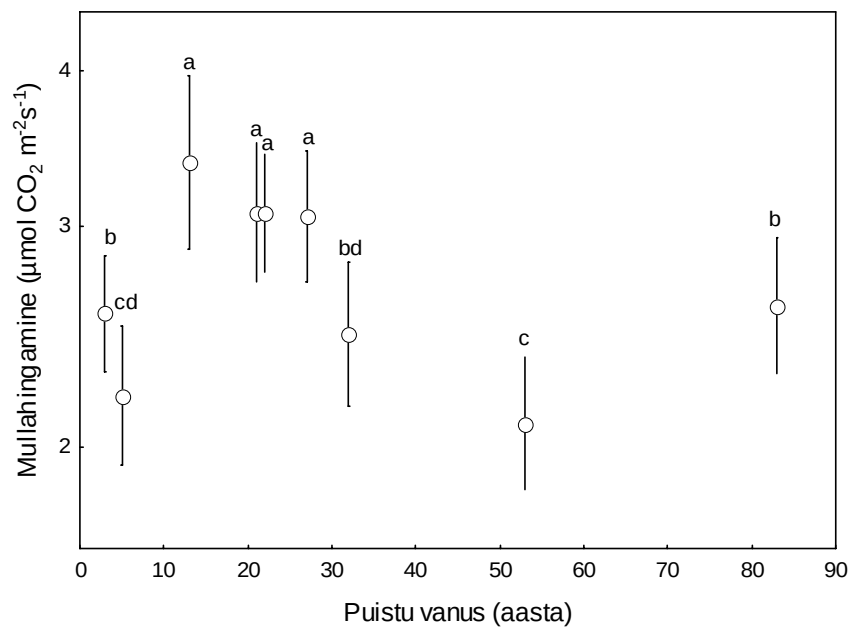
Joonis 5. Mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sesoonne käik üle 3 aasta erineva vanusega puistutes. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli. Legendis on toodud puistu vanused aastates.



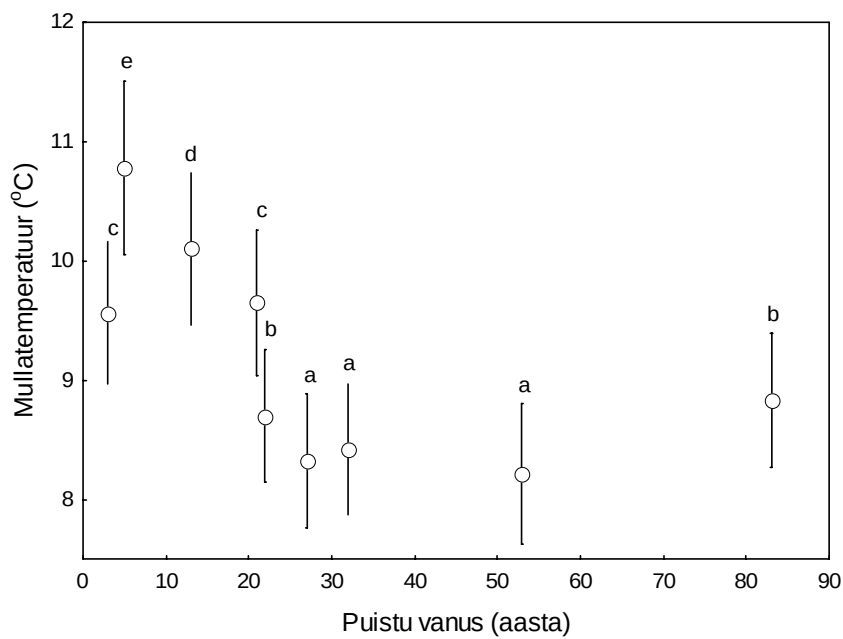
Joonis 6. Mullatemperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) sesoonne käik üle 3 aasta erineva vanusega puistutes. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli. Legendis on toodud puistu vanused aastates.



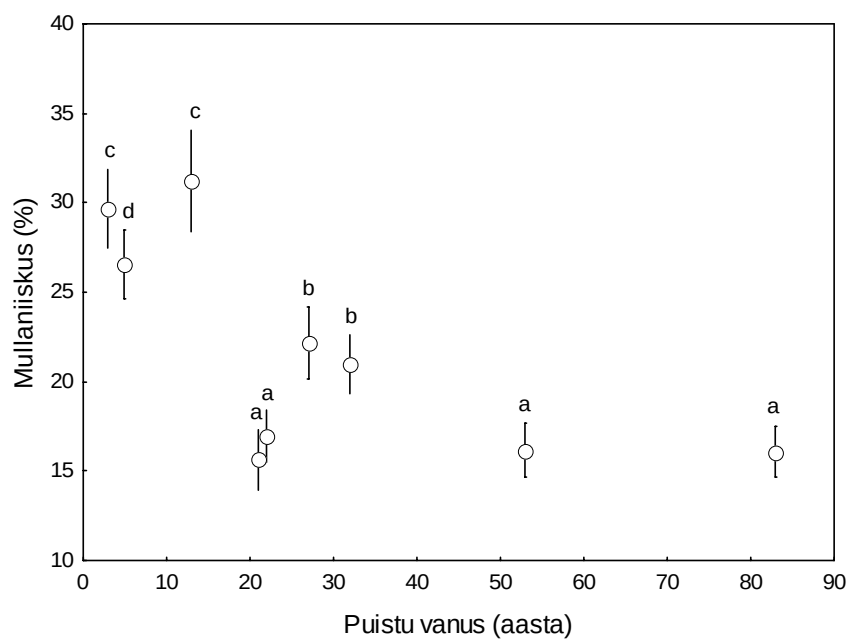
Joonis 7. Mullaniiskuse (%) sesoonne käik üle 3 aasta erineva vanusega puistutes. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli. Legendis on toodud puistu vanused aastates.



Joonis 8. Mullahingamine ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) metsa aegreas. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.

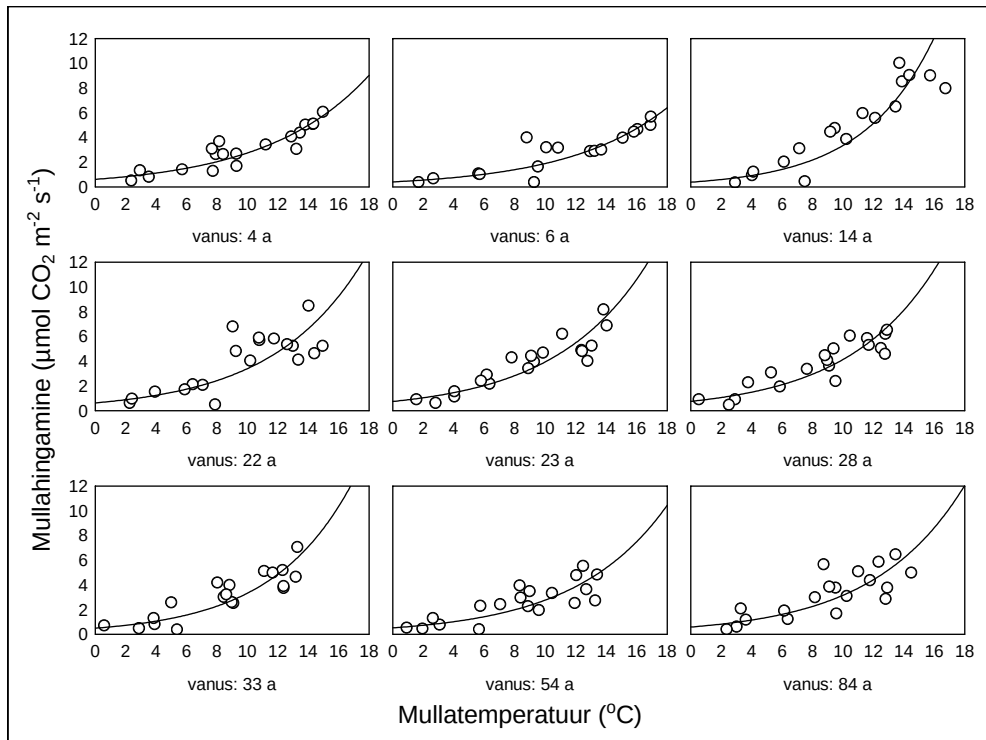


Joonis 9. Mullatemperatuur (°C) metsa aegreas. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.



Joonis 10. Mullaniiskus (%) metsa aegreas. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusintervalli.

3.2. Mullahingamise ja mullatemperatuuri vaheline seos



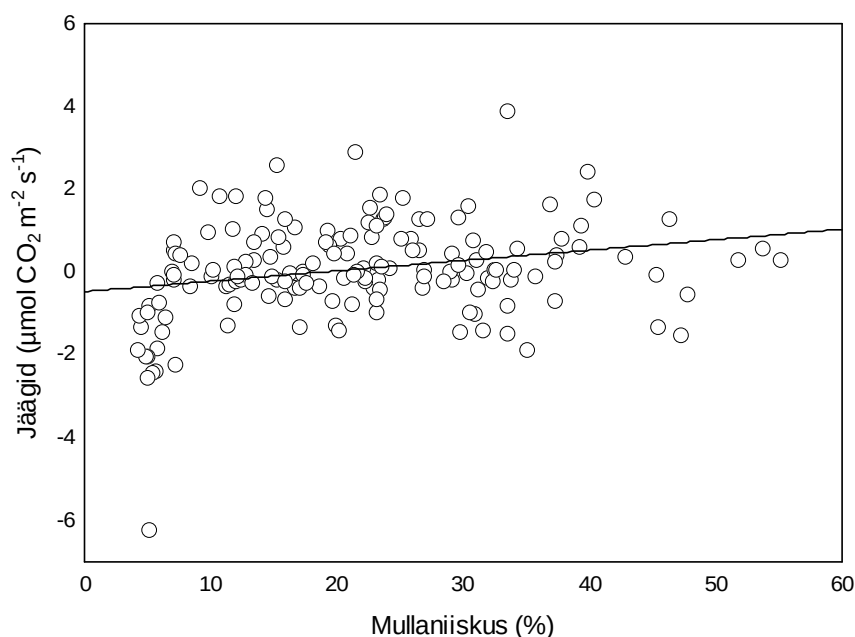
Joonis 11. Mullahingamise ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ja mullatemperatuuri ($^{\circ}\text{C}$) vahelised seosed erineva vanusega puistutes. Eksponentsiaalsed võrrandid on toodud tabelis 2.

Tabel 2. Uurimisalade Q_{10} , R^2 (determinatsioonikordaja) väärtused ning valemid ($p < 0,0001$), mille alusel eelnimetatud väärtused on arvutatud.

Ala	Vanus (aasta)	Q_{10}	R^2	Valem
279-5a	4	4,41	0,81	$y = 0,624e^{0,149x}$
266-1	6	4,56	0,71	$y = 0,417e^{0,152x}$
265-2	14	8,47	0,77	$y = 0,396e^{0,214x}$
265-3	22	5,29	0,64	$y = 0,644e^{0,167x}$
279-9	23	5,20	0,85	$y = 0,759e^{0,165x}$
280-1	28	5,39	0,79	$y = 0,768e^{0,169x}$
280-6	33	6,62	0,73	$y = 0,503e^{0,189x}$
280-4	54	5,25	0,68	$y = 0,529e^{0,166x}$
279-5b	84	5,33	0,69	$y = 0,594e^{0,167x}$
kõik alad		5,10	0,67	$y = 0,612e^{0,163x}$

Üle kõigi alade ja aastate seletab mullatemperatuur ära 67% mullahingamise varieerumisest. Temperatuurivahemikus 0–18°C seletab erineva vanusega metsades kõige paremini mullahingamise ja mullatemperatuuri vahelist seost eksponentsiaalne võrrand (R^2 on vahemikus 0,64–0,85) (Joonis 11, Tabel 2). Saadud Q_{10} väärtused on vahemikus 4,41–8,47. Oluliselt kõrgem Q_{10} väärtus 8,47 on 14-aastases puistus, kõige madalam väärtus 0,64 on 22-aastases puistus.

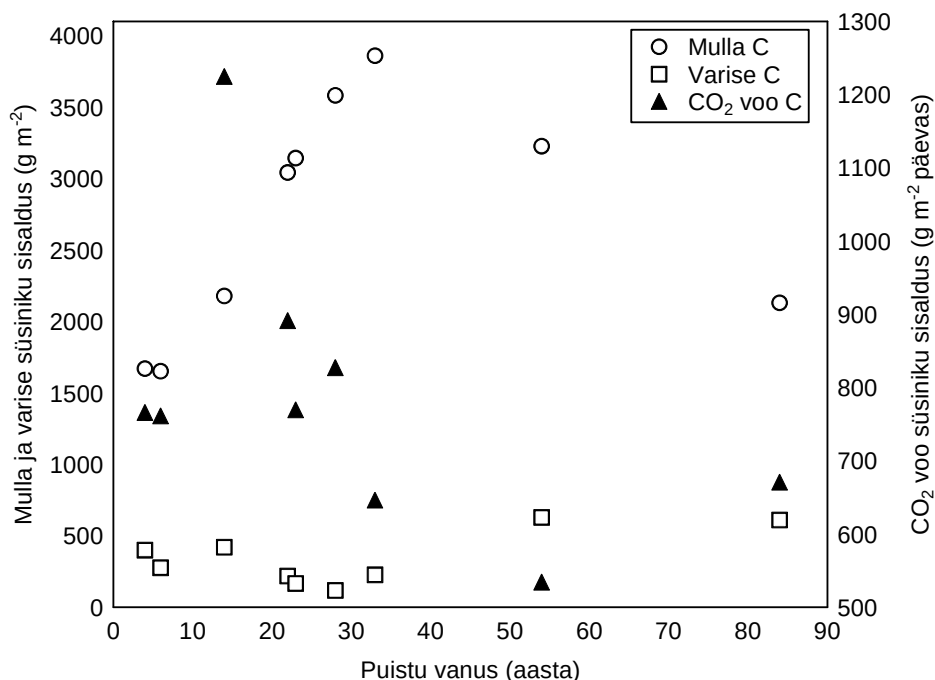
3.3. Mullahingamise ja mullaniiskuse vaheline seos



Joonis 12. Mullahingamise regressioonijääkide ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ja mullaniiskuse (%) vaheline seos ($y = -0,4707 + 0,0251 \cdot x$; $R^2 = 0,06$; $p = 0,0017$).

Regressioonanalüüsi tulemus näitas, et mullahingamist mõjutavad oluliselt nii mullatemperatuur kui mullaniiskuse (vastavalt $p < 0,0001$; $p = 0,02$; $R^2 = 0,51$). Elimineerides tabelis 2 toodud võrranditega temperatuuri mõju hingamisele, näeme tekkinud regressioonijääkide ja mullaniiskuse vahelisest seosest, et mullahingamisel on nõrk positiivne seos mullaniiskusega ($p = 0,0017$; Joonis 12).

3.4. Mullahingamise, varisekihi ja mulla süsiniku sisaldus metsa aegreas



Joonis 13. Mulla CO₂ voo ehk mullahingamise (g m^{-2} päevas), mulla ja varisekihi süsiniku (C) sisaldus (g m^{-2}) erineva vanusega puistutes.

Koos puistu vanusega muutuvad ajas ka mulla, varisekihi ning mullast eralduva süsiniku hulgad (Joonis 13). Lageraiejärgsel perioodil mulla süsinikusisaldus väheneb ligikaudu 10 aasta jooksul, hakates seejärel tõusma saavutades maksimumi 33-aastases puistus (3861 g m^{-2}), misjärel hakkab taas kahanema. Kõige madalam süsiniku sisaldus on 6-aastase raiesmiku mullas (1652 g m^{-2}). Varisekihi süsinikusisaldus samuti väheneb pärast lageraiet, saavutades miinimumi umbes 30-aastases puistus ja siis hakkab tõusma. Varisekihi süsiniku hulk on kõige suurem vanemates puistutes, antud juhul 54-aastase puistu varisekihis (627 g m^{-2}). Mullast eralduv süsiniku hulk on nooremates puistutes suurem kui vanemates. Pärast raiet mullast eralduva süsiniku hulk suureneb, saavutades maksimumi 14-aastases puistus (1225 g m^{-2} päevas), misjärel kahaneb miinimumini 54-aastases puistus (534 g m^{-2} päevas).

4. ARUTELU

Samasugust sesoonset mullahingamise käiku, mis järgib mullatemperatuuri ning kus väärtused on kõrgemad suvel (juuni-august) ja madalamad kevadel ning sügisel, on leidnud paljud, sh Borken *et al.* (2002), Fahey *et al.* (2005), Elberling ja Ladegaard-Pedersen (2005). Käesolevas töös leitud keskmised mullahingamise väärtused $0,63\text{--}6,96 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ korreleeruvad hästi teiste poolt boreaalsetes ja parasvöötme metsades leitud väärtustega $0,44\text{--}6,97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Davidson *et al.* 1998; Khomik *et al.* 2006; Fleming *et al.* 2006; Buchmann 2000; Moren ja Lindroth 2000). Antud töös on üle kõigi aastate leitud keskmine mullahingamine $3,62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ sarnane Khomik *et al.* (2006) poolt saadud tulemusega $3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mõõdetud kevade (mai) ja sügise (oktoober-detsember) ning suvekuude (juuni-august) mullahingamise väärtused korreleeruvad hästi Buchmann (2000) töö tulemusega (suvel vastavalt $4,36\text{--}6,96 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ja $4\text{--}6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, kevadel ja sügisel vastavalt $0,63\text{--}4,44 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ja $1,37\text{--}2,57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Madalam ($0,63 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) mullahingamise väärtus antud töös tuleneb pikemast mõõtmisperioodist. Buchmann (2000) mõõtis mullahingamist aprillist oktoobrini, siinpuhul on kõige madalamad mullahingamise väärtused mõõdetud novembris ja detsembris. Sarnased mullatemperatuuride väärtused - suvel $10\text{--}14^\circ\text{C}$ ja hilissügisel $2\text{--}4^\circ\text{C}$ - leidis ka Khomik *et al.* (2006). Mullaniiskuse puhul on saadud erinevaid tulemusi. Rootsis uurimustöö teinud Widén ja Majdi (2001) leidsid, et selget sesoonset trendi ei esine. Aastatevahelist erinevat mullaniiskuse trendi, mis on rohkem varieeruvam kui mullatemperatuuri oma ning kus ühel uurimisaastal on aasta keskmine mullaniiskus oluliselt madalam ($< 25\%$), on leidnud Martin ja Bolstad (2005). Käesolevas töös on 2006. aasta keskmine mullaniiskus ($21,1\%$) madalam 2004. aasta omast ($28,52\%$). Martin ja Bolstad (2005) põhjendasid seda erineva sademete hulgaga, mis võib ära seletada ka antud töös leitud aastatevahelise erinevuse. Vahemerelise kliimaga Itaalias tehtud uurimustöös leidis Rey *et al.* (2002), et ka mullaniiskuses esineb sesoonne käik – suvel väga madal ($6,08\%$) ja kevadel ning sügisel kõrgem ($51,7\%$). Need väärtused korreleeruvad hästi käesoleva töö 2006. aasta mullaniiskuse sisaldusega $6,6\text{--}40,4\%$.

Sellist tulemust, kus mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse puhul on oluline ka aja ja vanuse koosmõju, leidsid ka Widén ja Majdi (2001) ja Wiseman ja Seiler (2004). Nooremates puistutes on mullatemperatuur kevadel ja suvel $1\text{--}2^\circ\text{C}$ kõrgem kui vanemates metsades (augustis nooremates puistutes $14\text{--}15^\circ\text{C}$ ja vanemates umbes 12°C). Seda toetab ka Pypker ja Fredeen (2003) tulemus, kus leiti, et augustis on 9-aastaselt raiesmikul mullatemperatuur $18,2^\circ\text{C}$, samas kui küpses metsas on $12,27^\circ\text{C}$. Pypker ja

Fredeen (2003) ja Griffiths ja Swanson (2001) leidsid, et kevadel tõuseb raiesmikel mullatemperatuur kiiremini kui küpses metsas. Seda võib seletada puuduva või liitumata võrastikuga, mis ei takista päikesekiirguse ja sademete jõudmist mullale. Mullatemperatuuri sellist sesoonset eristumist saab seletada kõrgemate kevadiste õhutemperatuuridega, mis seostub omakorda päikese käiguga. Kevadel koos mullatemperatuuriga hakkab tõusma ka mullahingamine. Juurte ja mulla mikroorganismide elutegevuses esineb sesoonne varieeruvus (Hanson *et al.* 1993; Janssens ja Pilegaard 2001). Kevade lõpu poole ja suvel mullad soojenevad, soodustades juurte aktiivset kasvu. Maikuus moodustab juurehingamine kuni 62% mullahingamisest, oktoobris kuni 16% (Widén ja Majdi 2001). Kuna on teada, et juurehingamine võib kasvuperioodi jooksul moodustada vähemalt poole mullahingamisest (Saiz *et al.* 2007; Misson *et al.* 2006) ja on mulla temperatuurimuutustele tundlik (Boone *et al.* 1998), siis lisaks mullatemperatuuri tõusule võib mullahingamine suurened ka tänu juurehingamise suurenemisele (Davidson *et al.* 2006a). Suvine põud võib olla seletus, miks suvel, erinevalt kevadest, on raiesmike mullahingamine võrreldes vanemate metsadega madalam (Davidson *et al.* 1998; Xu ja Qi 2001). Sügisel võib hingamine olla kõrgem sademetest põhjustatud suurema mullaniiskuse tõttu. Samuti tõuseb sügisel lehevarise hulk, mis on kergesti lagundatav ja soodustab heterotroofse hingamise tõusu (Davidson *et al.* 2006a).

Metsa vanus mõjutab mullahingamist (Concilio 2006; Klopatek 2002). Ühtset seisuskohta mullahingamise muutuste kohta majandatud puistu aegreas ei ole. Käesoleva töö tulemuste põhjal võib üldiselt öelda, et mullahingamine suureneb koos puistu vanusega kuni võrastiku liitumiseni ja sealt edasi kahaneb. Klopatek (2002) leidis oma uurimustöös, et kasvuperioodi jooksul on 40-aastases (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) puistus mullahingamine oluliselt madalam kui 20-aastases. See korreleerub hästi ka käesoleva töö tulemustega, kus mullahingamine on 20-30 aasta vanustes puistutes oluliselt kõrgem kui 33 ja 54 aasta vanuses puistus. Saiz *et al.* (2006), kes vaatles 10-47 aasta vanuseid kuusepuistuid, leidis, et erinevalt 10 aasta vanusest puistust, mullahingamine kahaneb alates 15 aasta vanusest puistust, kuid seletas seda selle puistu suurema maapealse produktiivsusega. Wiseman ja Seiler (2004) uurisid kuni 25-aastase puistu vanuseni ulatuvat *Pinus taeda* aegrida ja leidsid samuti, et mullahingamine suureneb koos puistu vanusega ja põhjendasid seda juurte biomassi suurenemisega. Lisaks auto- ja heterotroofse hingamise sesoonsele varieerumisele on leitud varieerumine ka koos puistu vanusega. Nooremates puistutes on autotroofse hingamise osakaal suurem kui vanemates metsades (Saiz *et al.* 2006). See võib olla seotud peenjuurte biomassi kasvuga, mis suureneb puistu vanusega (Wiseman ja Seiler 2004). Claus ja George

(2005) on välja toonud 3 arengufaasi: kiire peenjuurte biomassi tõus peale lageraiet kuni maksimumi saabumiseni (võrastiku liitumine), vähenemine kuni tasakaaluseisundi saavutamiseni küpses puistus. Madalam mullahingamine 6-aastaselt raiesmikul võib olla seletatav natuke erineva majandamismeetodiga. On leitud, et erinevad metsamajandamise meetodid mõjutavad mullahingamist erinevalt (Campbell ja Law 2005; Peng *et al.* 2002). Võrreldes 4-aastase raiesmikuga on siin alal oluliselt vähem raiejääke ja kände ning kõrgem mullatemperatuur ja rohurinde varise hulk ei suuda kompenseerida raiejääkide lagunemisel eralduvat CO₂ hulka. Griffiths ja Swanson (2001) põhjendasid raiejärgset mullahingamise vähenemist 5-aastaselt raiesmikul heterotroofse ja autotroofse hingamise vähenemise tõttu. Antud juhul võib ka see olla üheks madalama mullahingamise põhjuseks, kuna puujuured on surnud ja lagunevat materjali hulka suure hulga raiejääkide näol ei ole. Antud töös 4-aastase raiesmiku mullahingamine ei erine oluliselt vana, 84-aastase metsa mullahingamisest, mis võib olla seotud rohurinde varise suure hulgaga, kõrge mullatemperatuuri ja –niiskusesisaldusega, mis soodustavad ka suure hulga raiejääkide lagunemist ning selle tõttu ei ole mullahingamine oluliselt kahanenud (Pypker ja Fredeen 2003; Fleming *et al.* 2006). On saadud ka tulemusi, kus vanemates metsades on mullahingamine suurem kui nooremates (Irvine ja Law 2002), mida on seletatud erinevustega mulla veesisalduses. Nooremates metsades sõltub mullahingamine rohkem sademete hulgast, vanas metsas sügavamate mullakihtide veesisaldusest. Vanas metsas ulatub juurestik sügavamale mulda ja nad suudavad selle abil kompenseerida veedefitsiiti. Vanemates metsades on ka mulla orgaanilise materjali ja varisekihi hulk suurem, mistõttu ka mullahingamine võib soodsate lagunemistingimuste korral suureneka (Kukumägi 2005; Covington 1981; Yanai *et al.* 2003).

Mullatemperatuur mõjutab mullahingamist oluliselt, seda näitab nii käesolev töö kui mitmed teised uurimustööd. Mullatemperatuuri ja mullahingamise vahelist eksponentsiaalset seost on näidanud ka Widén ja Majdi (2001), Jassal *et al.* (2005), Fahey *et al.* (2005). Fang ja Moncrieff (2001) ja Buchmann (2000) leiavad, et see on ka kõige parem seos mullahingamise temperatuurisõltuvuse iseloomustamiseks, põhjendades seda Q₁₀ väärtuse mudelipõhise sõltuvusega - erinevad mudelid annavad erineva väärtuse. On leitud, et mullatemperatuur seletab ära suurema osa (2/3) mullahingamise sesoonsest varieerumisest (Andersen *et al.* 2005; Longdoz *et al.* 2000; Borken *et al.* 2002). Käesolevas töös seletab mullatemperatuur sõltuvalt puistu vanusest ära 64–85% mullahingamise varieerumisest, mis on sarnane Borken *et al.* (2002) ja Davidson *et al.* (1998) poolt saadud tulemustega (vastavalt 73–86% ja 80%).

Mullatemperatuuri temperatuuritundlikkuse väljendamiseks kasutatakse sageli Q₁₀ väärtust. Antud töös on Q₁₀ väärtus sõltuvalt puistu vanusest põhiliselt 4,4–6,6 (v.a. 14-

aastane puistu, mille väärtus tuli kõrgem, 8,47) (Tabel 2). Saadud tulemus korreleerub teiste Euroopa ja Põhja-Ameerika metsaökosüsteemides leitud Q_{10} väärtustega 2,0–6,3 (Davidson *et al.* 1998; Janssens ja Pilegaard 2003; Saiz *et al.* 2006). On leitud ka madalamaid väärtusi 2,05–3,8, kuid need uurimused on tehtud vahemerelise kliimaga aladel, kus suvine kuivus inhibeerib juurte kasvu (Tedeschi *et al.* 2005; Rey *et al.* 2002; Fahey *et al.* 2005). Erinevused Q_{10} väärtustes võivad tuleneda nii mullasügavusest, kust mullatemperatuuri mõõdetakse (Davidson *et al.* 1998; Khomik *et al.* 2006), kui ka mullaniiskuse sisaldusest. Q_{10} väärtused ei pruugi alati peegeldada tegelikku temperatuuritundlikkust, kuna ka mullaniiskus muutub sesooni jooksul (Jassal *et al.* 2005). Davidson *et al.* (1998), kes leidis kõrgemaid Q_{10} väärtusi, seostas seda juurehingamise suurema osakaaluga mullahingamises. Samuti leidis ta, et erinevate alade ja aastate vahel võivad Q_{10} väärtused erineda. Boone *et al.* (1998) arvutas Q_{10} väärtused juurehingamise (4,6) ja juurteta mulla (*bulk soil*) hingamise (3,5) kohta. Ta arvab, et temperatuuride tõustes suureneb juurehingamine, seega ka kogu mullahingamine ning Q_{10} väärtused, muldade süsiniku sidumine aga väheneb. Käesolevas töös võib juurehingamine moodustada suure osa koguhingamisest. See arvamus baseerub Uchida *et al.* (1998) poolt boreaalses *Picea mariana* metsas leitud tulemusel, et juurehingamine moodustab 54% kogu mullahingamisest. Ka Högberg *et al.* (2005) hindas juurehingamise osa 50–60% koguhingamisest. Eelnevalt toodud Boone *et al.* (1998) põhjendus võib aidata leida seletuse ka antud töös saadud teistest kõrgemale Q_{10} väärtusele (8,47) 14-aastases puistus. Mullatemperatuur on kõrge, juurte biomass suureneb, mistõttu ka juurehingamine on kõrgem. Samuti on siin kiiresti laguneva lehtpuulehtede ja rohurinde varise hulk suur. Subke *et al.* (2004) leidis, et varise lagunemise ja risosfääri organsimide elutegevuse aktiivsuse vahel on positiivne seos.

Juhul, kui mullaniiskus ei limiteeri, on mullatemperatuur põhiline mullahingamist mõjutav faktor (Elberling ja Ladegaard-Pedersen 2005; Janssens ja Pilegaard 2003; Hanson *et al.* 2000; Fang *et al.* 1998). Siiski ei saa mullaniiskuse mõju täielikult välja arvata. Käesoleva töö tulemus näitab, et mullaniiskuse mõju mullahingamisele on olemas, kuid on väga nõrk (Joonis 12). Kuna arvesse on võetud kogu andmete hulk, siis võib mullaniiskuse mõju mullahingamisele avalduda tänu 2006. aasta väga kuivadele suvekuudele. Mullaniiskuse mõju mullahingamisele on oluliselt ebaselgem kui mullatemperatuuri oma. Leitud on väga erinevaid tulemusi. Kuna mullatemperatuur ja mullaniiskus kovarieeruvad, on niiskuse mõju raske eraldada (Davidson *et al.* 1998). Enamasti on leitud, et boreaalsetes ja parasvöötme metsades mullaniiskus mullahingamist ei mõjuta, kuna mullatemperatuurid on seal madalamad ja mullaniiskus kõrgem kui soojema kliimaga aladel ning seetõttu on

mullahingamine temperatuurimuutustele tundlikum (Widén ja Majdi 2001; Pypker ja Fredeen 2003; Gough *et al.* 2005). Samasugust tulemust, kus boreaalsetel aladel mullaniiskus mõjutab mullahingamist, on leidunud Gärdenas (2000) ja Laporte *et al.* (2003). Esimesel juhul oli tegemist väga lühikese mõõtmisperioodiga (3 nädalat), mullatemperatuur nii lühikese aja jooksul aga oluliselt ei varieeru. Laporte *et al.* (2003) põhjendas nõrka seost sellega, et üks mõõtmine kuus ei anna korrektset ülevaadet mulla kuivamise ja märgumise tsüklist ning seega ei peegelda tegelikku niiskuse mõju mullahingamisele. Mullaniiskuse mõju mullahingamisele avaldub põhiliselt väga põuastel suvedel. Mullaniiskuse sisaldus, mille juures mõju ilmneb, on erinevates töodes erinev ulatudes kuni 20%-ni, st kui mullaniiskus on <20%, siis mullaniiskus mõjutab mullahingamist (Rey *et al.* 2002; Curiel Yuste *et al.* 2003; Saiz *et al.* 2006; Davidson *et al.* 1998).

Põhilised keskkonnafaktorid, millega saab ära seletada mullahingamise sesoonse ja vanuselise varieerumise, on mullatemperatuur ja mullaniiskus (Wiseman ja Seiler 2004; Xu ja Qi 2001), mida toetab ka käesoleva töö tulemus. Siiski ei saa mullahingamist mõjutavate tegurite hulgast välja arvata ka substraadi mõju - varise ja mulla süsiniku hulk.

On teada, et raie mõjutab süsinikuvaru ja –voogu (Kowalski 2003, 2004; Peng *et al.* 2002; Law *et al.* 2001). Mulla ja varisekihi süsiniku sisaldus erines puistu aegreas, jäädes vahemikku 1900–4000 g m⁻², mis on enam-vähem samas suurusjärgus Bhatti *et al.* (2002) tulemusega – 1500–5000 g m⁻². Mullast eralduv süsiniku hulk samuti muutub puistu aegreas, jäädes vahemikku 534–1225 g m⁻² päevas, mis korreleerub Pypker ja Fredeen (2003) tulemusega – 560–861 g m⁻². Sarnaselt antud töö tulemustele, on leitud, et vanemates metsades on mulla ja varisekihi süsiniku hulk suurem kui nooremates (Covington 1981; Yanai *et al.* 2000; Law *et al.* 2001), samas kui eralduv süsiniku hulk on suurem nooremates (Pypker ja Fredeen 2003). Fredeen *et al.* (2005) leidis, et vanade metsade raie vähendab kogu süsinikuvaru kuni 54%. Raiejärgset süsiniku vähenemist saab seletada paremate lagunemistingimustega ja puuvarise juurdetuleku järsu vähenemisega (Griffiths ja Swanson 2001; Covington 1981). Pärast raiet tõuseb enamasti mullatemperatuur ja mullaniiskus (Pypker ja Fredeen 2003). Suured raiejääkide hulgad ja juured hakkavad aja jooksul lagunema, mistõttu eraldub rohkem süsinikku. Samuti on raiesmikel ja nooremates puistutes kiiresti laguneva rohurinde varise hulk suur (Kukumägi 2005; Fleming *et al.* 2006). Antud töös võib 14-aastasest puistus lisaks võimalikule suuremale autotroofsele hingamisele olla kõrgem ka heterotroofne hingamine, kuna mullaniiskus ei limiteeri ja kergesti lagundatavat materjali lehtpuulehtede ja rohurinde varise näol on palju. Kõrgem temperatuur soodustab suuremat mullahingamist läbi mulla orgaanilise süsiniku kao (Schlesinger ja Andrews 2000).

Pärast lageraiet maha jäävate raiejääkide lagunemine võtab aega. Law *et al.* (2001) väidab, et 10-20 aastat peale häiringut muutub mets süsiniku „allikast” süsiniku „neelajaks” (*sink*). Ka käesolevas uurimustöös vaadeldud puistu aegreas on mullahingamine kõrgem 10-20 aasta vanustes puistutes, samas mulla süsiniku hulk selles vanusevahemikus suureneb.

Üldiselt orgaanilise kihi süsinikuvaru suureneb puistu vanusega (Peltoniemi *et al.* 2004; Pussinen *et al.* 2002), kuid umbes 40-50-aastases puistus hakkab mulla süsiniku akumulatsioon aeglustuma (Peltoniemi *et al.* 2004), mida näeb ka käesolevast tööst. Samal ajal on mullast eralduv süsiniku hulk väga madal, mida võib seletada aeglustunud varise lagunemiskiirusega, mis omakorda on seotud varise kvaliteedi ja hulgaga - puitunud osa ja okkavarise suur hulk (Kukumägi 2005). On teada, et okkavaris ja puitunud materjal erinevad lehtpuulehtede varisest oma keemilise koostise poolest, mistõttu lagunevad aeglasemalt (Berg ja Laskowski 2006). Varise komponentide ringeajad parasvöötme metsas on leitud järgmised: 2-5 aastat vähelagunenud lehevaris, 5-10 aastat juurevaris, 40-100 aastat humifitseerinud orgaaniline materjal ja sajandeid mineraalosaga seotud süsinikul (Gaudinski *et al.* 2000). Mulla orgaanilise süsiniku varu sõltub tasakaalust varise voo ja tema lagunemiskiiruse vahel (Liski *et al.* 2002). Nagu eelnevalt mainitud, hakkab mulla süsinikuvaru mingist vanusest alates vanemates puistutes vähenema. Antud töös on 84-aastases puistus võrreldes 54-aastase puistuga mulla süsiniku hulk vähenenud umbes 1,5 korda, samas eralduv süsinikuhulk on tõusnud umbes 1,2 korda, mida võib seletada paranenud lagunemistingimustega. Tekkinud on häilud, valgust on rohkem, mullatemperatuur on kõrgem ja niiskus ei limiteeri.

Erinevat tüüpi häiringutel on mullahingamisele erinev mõju, mõjudes ka sesooni jooksul erinevalt (suvel on mõju suurim) (Concilio 2006). Peng *et al.* (2002) kasutas CENTURY mudelit, et hinnata erinevate raie meetodite mõju süsinikuvarule ja -voogudele. Ta leidis, et lageraie, kus suurem osa okstest viiakse ära, vähendab boreaalsetes metsades kogu ökosüsteemi ja mulla süsinikuvaru. Raieringi pikkusega saab mõjutada metsaökosüsteemi süsinikuvaru. Kogu ökosüsteemi varu on kõrgeim, kui raiering on 120 aastat ja väheneb, kui see on 60 ja 30 aastat (Peng *et al.* 2002). 30-aastane raiering boreaalses metsas võib vähendada metsa produktiivsust kuni 65%. Boreaalses regioonis prognoositakse 1-2 °C temperatuuritõusu suvel ja 2-3 °C talvel (Greco *et al.* 1994). See võib pikendada kasvuperioodi, mis võib suurendada netoprimaarproduktiooni ja metsade süsiniku sidumist (Pussinen *et al.* 2002). Teisest küljest võib soojemate temperatuuride tõttu lagunemiskiirus tõusta, vähendades seeläbi mulla süsinikuvaru. Pussinen *et al.* (2002) leidis, et 60 aastat raieringi pikkusena on optimaalne. Kliima soojenedes võib aga pikem aeg nagu 80 aastat mulla süsinikuvaru hoopis vähendada. Kui globaalse soojenemise tõttu peaks talvised

temperatuurid boreaalsetel aladel tõusma, võib see kaasa tuua ka suurema mullahingamise suurenenud lagunemiskiiruse tõttu (Goulden *et al.* 1998). Teisest küljest võib kõrgem talvine temperatuur vähendada lumekihi paksust, mis omakorda avaldab mõju mullahingamise ja mullasüsiniku sidumise kiirusele. Väiksem lumikatte paksus võib mullahingamist hoopis kahandada (Monson *et al.* 2006), mis võib olla seotud temperatuurimuutustele tundlike mulla mikroobikooslusega. Monson *et al.* (2006) leidis, et talvel ja suvel eksisteerivate mikroobide liigiline koosseis on erinev.

Boreaalsed metsad on kõige olulisem bioom globaalse süsinikuringe mudeli mõistmiseks, kuna nende muldades on suurim süsinikuvaru ning nad on kõige tundlikumad kliima soojenemisele. Tuleviku atmosfääri CO₂ kontsentratsioon sõltub sellest, milline on metsade tagasiside kliima muutusele ehk milline on tasakaal süsiniku sidumise ja eraldumise vahel (Kellomäki 2000). Majandamisest põhjustatud muutusi metsade muldade süsinikuvarudes ja -voogudes on raske hinnata, kuna paljud tegurid mõjutavad mullas toimuvad protsesse. Muutuvad keskkonnatingimused võivad oluliselt muuta metsade produktiivsust, avaldades mõju optimaalsele raieringi pikkusele ning majanduslikule kasumile. Metsadest saadav majanduslik tulu ja metsade süsiniku sidumine on omavahel seotud ja mõjutatud kliimatingimustest ning majandamisviisist. Et säilitada ja parandada metsade süsiniku sidumist ja varumist, on oluline leida optimaalne majandamisviis ja raiering. Raieringi pikkuse määramisel tuleb arvesse võtta ka metsamajandamise viis (harvendus, lageraie jne). Seega on oluline uurida majandatud metsa aegreas mulla CO₂ voogu ehk mullahingamist ning mulla süsinikuvaru mitme aasta vältel koos mullatemperatuuri ja mullaniiskusega, et prognoosida muutusi süsinikuringes.

5. KOKKUVÕTE

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida mullahingamise sesoonset käiku kuuse-kase segametsa aegreas ja seoseid mullatemperatuuri ja mullaniiskusega. Lisaks hinnata mulla ning varisekihi süsinikuvaru ja mullast eralduvat süsiniku hulka metsa aegreas. Uurimisalaks oli 9 erineva vanusega puistut vanusevahemikus 4-84 aastat Järveljal. Andmed koguti aastatel 2003–2006.

Sesooni jooksul muutuvad majandatava metsa aegreas mullahingamine, mullatemperatuur ja mullaniiskus. Mullahingamine ja mullatemperatuur on kõrgem suvel ja madalam kevadel ja sügisel. Mullaniiskuses üldiselt selget sesoonset trendi ei esinenud. Mullatemperatuur on kõige olulisem faktor, mis seletab ära mullahingamise varieerumise sesooni jooksul ja aegreas. Leitud Q_{10} varieerusid sõltuvalt puistu vanusest 4,41-8,47, olles madalamad nooremates puistutes (va. 14-aastane puistu). Mullaniiskuse mõju mullahingamisele on nõrk ja avaldub tõenäoliselt väga kuivades tingimustes. Metsa aegreas toimuvad olulised muutused ka mulla ja varisekihi ning mullast eralduva süsiniku hulgas. Mulla ja varisekihi süsiniku hulk on suurem vanemates puistutes, mullast eralduv süsiniku hulk nooremates puistutes. Mingil ajahetkel hakkab mulla süsiniku sisaldus kahanema ja hingamine suurenema.

Metsades süsiniku sidumise ja varumise seisukohast on oluline leida optimaalne majandamisviis ja raiering globaalse kliima soojenemise tingimustes. Arvesse tuleb võtta võimalikud muutused kasvuperioodi pikkuses, kõrgem temperatuur talvel, muutused sademete hulgas ja kuidas see võib tõenäoliselt mõjutada mulla süsinikuvaru ja –voogu. Lisaks käesolevas töös tehtule, tuleks uurida ka auto- ja heterotroofse hingamise varieerumist majandatud metsa aegreas ja kuidas muutused mullatemperatuurides ja niiskusesisalduses seda mõjutavad. Samuti tuleks täpsemalt uurida mullahingamist erineva liigilise koosseisuga puistutes, võttes arvesse asjaolu, et erinev varise hulk ja keemiline koostis mõjutab lagunemiskiirust.

6. SUMMARY

Seasonal Soil Respiration in a Spruce-Birch Chronosequence: Relationships Between Soil Temperature and Soil Moisture

The aim of the work was to explore the seasonal variation of soil respiration in a chronosequence of spruce-birch forest and determine the relationships between soil respiration and soil temperature and soil moisture. Additionally, the aim was to describe the dynamics of soil and forest floor carbon pool and carbon efflux in a chronosequence of spruce-birch forest. Nine stands aged between 4 to 84 years, located in Järvelja, were studied. Data was collected during the growing seasons between 2003 – 2006.

Soil respiration, soil temperature and soil moisture content varied markedly with season. Maximum respiration and temperature were in summer and minimum in spring and in autumn. Generally, soil moisture does not vary markedly with season. Soil temperature was the most important factor controlling soil respiration and its temporal variation. Q_{10} ranged from 4.41 to 8.47 depending on stand age (lower in younger stands, except 14 years old stand). Soil moisture may limit respiration when the moisture is very low. The soil and forest floor carbon and carbon efflux varied with stand age. The soil and forest floor carbon are highest in older forests. Carbon efflux is higher in younger forests. At some point the carbon store starts to decline and respiration starts to arise.

To maintain and improve the capacity of forests to store and sequester carbon in changing climate conditions requires optimisation of forest management and rotation length. We must consider longer vegetation periods, higher winter temperatures and changes in precipitation and how this would influence the soil carbon pool and soil respiration.

To improve our knowledge of changes in soil respiration in managed forests and in changing climate conditions, we should study autotrophic and heterotrophic respiration in chronosequences of managed forests together with soil temperature and moisture content. We also need to study how different tree species influence soil respiration through different quantity and quality of litter.

7. TÄNUAVALDUS

Avaldan tänu oma juhendajatele Olevi Kullile ja Robert Szava-Kovatsile huvitava teema, oskusliku juhendamise ja kasulike nõuannete eest antud töö kirjutamisel. Lisaks soovin tänada Ingmar Tulvat, Kersti Loolaidu, Jaan Liirat ja Kairi Raimet mitmekülgse toetuse eest.

8. KASUTATUD KIRJANDUS

- Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79, 439-449.
- Andersen, C.P., Nikolov, I., Nikolova, P., Matyssek, R., Häberle, K.-H., 2005. Estimating „autotrophic” belowground respiration in spruce and beech forests: decreases following girdling. *Eur. J. Forest Res.* 124, 155-163.
- Batjes, N.H., 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 151-163.
- Berg, B., McClaugherty, 2003. *Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Berg, B., Laskowski, R., 2006. *Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. Advances in ecological research* 38. Elsevier Academic Press, UK.
- Bergeron, O., Margolis, H.A., Black, T.A., Coursolle, C., Dunn, A.L., Barr, A.G., Wofsy, S.C., 2007. Comparison of carbon dioxide fluxes over three boreal black spruce forests in Canada. *Global Change Biol.* 13, 89-107.
- Bhatti, J.S., Apps, M.J., Tarnocai, C., 2002. Estimates of soil organic carbon stocks in central Canada using three different approaches. *Can. J. For. Res.* 32, 805-812.
- Binkley, D., Giardina, C., 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochem.* 42, 89-106.
- Black, T.A., Gaumont-Guay, D., Jassal, R.S., Amiro, B.D., Jarvis, P.G., Gower, S.T., Kelliher, F.M., Dunn, A., Wofsy, S.C., 2005. Measurement of CO₂ exchange between Boreal forest and the atmosphere. In: *The Carbon Balance of Forest Biomes* (eds. Griffiths H., Jarvis P.G.), 151-185. Cromwell Press, Trowbridge, UK.
- Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Canary, J.D., Kaye, J.P., 1998. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* 396, 570-572.
- Borken, W., Xu, Y.-J., Davidson, E.A., Beese, F., 2002. Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biol.* 8, 1205-1216.
- Borken, W., Savage, K., Davidson, E.A., Trumbore, S., 2006. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biol.* 12, 177-193.
- Bowling, D.R., McDowell, N.G., Bond, B.J., Law, B.E., Ehleringer, J.R., 2002. ¹³C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia* 131, 113-124.
- Buchmann, N., 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1625-1635.
- Campbell, J.L., Law, B.E., 2005. Forest soil respiration across three climatically distinct chronosequences in Oregon. *Biogeochem.* 73, 109-125.
- Claus, A., George, E., 2005. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Can. J. For. Res.* 35, 1617-1625.
- Concilio, A., Ma, S., Ryu, S.-R., North, M., Chen, J., 2006. Soil respiration response to experimental disturbances over 3 years. *For. Ecol. Manage.* 228, 82-90.
- Covington, W.W., 1981. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* 62, 41-48.

- Curiel Yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Meiresonne, L., Ceulemans, R., 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiol.* 23, 1263-1270.
- Davidson, E.A., Belk, E., Boone, R.D., 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biol.* 4, 217-227.
- Davidson, E.A., Savage, K., Bolstad, P., Clark, D.A., Curtis, P.S., Ellsworth, D.S., Hanson, P.J., Law, B.E., Luo, Y., Pregitzer, K.S., Randolph, J.C., Zak, D., 2002. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agric. For. Meteorol.* 113, 39-51.
- Davidson, E.A., Richardson, A.D., Savage, K.E., Hollinger, Y., 2006a. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Global Change Biol.* 12, 230-239.
- Davidson, E.A., Janssens, I.A., Luo, Y., 2006b. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biol.* 12, 154-164.
- Dixon, R.K., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., Wisniewski, J., 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263, 185-190.
- Elberling, B., Ladegaard-Pedersen, P., 2005. Subsurface CO_2 dynamics in temperate beech and spruce forest stands. *Biogeochem.* 75, 479-506.
- 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, 305-308.
- 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. *Can. J. For. Res.* 35, 244-253.
- Fang, C., Moncrieff, J.B., Gholz, H.L., Clark, K.L., 1998. Soil CO_2 efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil* 205, 135-146.
- Fang, C., Moncrieff, J.B., 2001. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biol. Biochem.* 33, 155-165.
- Fassnacht, K.S., Gower, S.T., 1999. Comparison of the litterfall and forest floor organic matter and nitrogen dynamics of upland forest ecosystems in north central Wisconsin. *Biogeochem.* 45, 265-284.
- Fleming, R.L., Laporte, M.F., Hogan, G.D., Hazlett, P.W., 2006. Effects of harvesting and soil disturbance on soil CO_2 efflux from a jack pine forest. *Can. J. For. Res.* 36, 589-600.
- Fredeen, A.L., Bois, C.H., Janzen, D.T., Sanborn, P.T., 2005. Comparison of coniferous forest carbon stocks between old-growth and young second-growth forests on two soil types in central British Columbia, Canada. *Can. J. For. Res.* 35, 1411-1421.
- Gaudinski, J.B., Trumbore, S.E., Davidson, E.A., Zheng, S., 2000. Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochem.* 51, 33-69.
- Grace, J., 2001. Carbon cycle. *Encyclopedia of Biodiversity* 1.
- Grace, J., 2005. Role of forest biomes in the global carbon balance. In: *The Carbon Balance of Forest Biomes* (eds. Griffiths H., Jarvis P.G.), 19-45. Cromwell Press, Trowbridge, UK.
- Gough, C.M., Seiler, J.R., Wiseman, P.E., Maier, C.A., 2005. Soil CO_2 efflux in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations on the Virginia Piedmont and South Carolina Coastal Plain over a rotation-length chronosequence. *Biogeochem.* 73, 127-147.

- Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Harden, J.W., Trumbore, S.E., Crill, P.M., Gower, T.F., Daube, B.C., Fan, S.-M., Sutton, D.J., Bazzaz, A., Munger, J.W., 1998. Sensitivity of Boreal Forest Carbon Balance to Soil Thaw. *Science* 279, 214-217.
- Greco, S., Moss, R.H., Viner, D., Jenne, R., 1994. Climate scenarios and socioeconomic projections for IPCC WGII assessment. IPCC, WMO and UNEP, Washington, DC.
- Griffiths, R.P., Swanson, A.K., 2001. Forest soil characteristics in a chronosequence of harvested Douglas-fir forests. *Can. J. For. Res.* 31, 1871-1879.
- Gårdenäs, A.I., 2000. Soil respiration fluxes measured along a hydrological gradient in a Norway spruce stand in south Sweden (Skogaby). *Plant and Soil* 221, 273-280.
- Hanson, P.J., Wullschlenger, S.D., Bohlman, S.A., Todd, D.E., 1993. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest. *Tree Physiol.* 13, 1-15.
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., Andrews, J.A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochem.* 48, 115-146.
- Hibbard, K.A., Law, B.E., Reichstein, M., Sulzman, J., 2005. An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems. *Biogeochem.* 73, 29-70.
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., Read, D.J., 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411, 789-792.
- Högberg, P., 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 forest. In: *The Carbon Balance of Forest Biomes* (eds. Griffiths H., Jarvis P.G.), 251-267. Cromwell Press, Trowbridge, UK.
- Irvine, J., Law, B.E., 2002. Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests. *Global Change Biol.* 8, 1183-1194.
- Janssens, I.A., Lankreijer, H., Matteucci, G., Kowalski, A.S., Buchmann, N., Epron, D., Pilegaard, K., Kutsch, W., Longdoz, B., Grünwald, T., Montagnani, L., Dore, S., Rebmann, C., Moors, E.J., Grelle, A., Rannik, Ü., Morgenstern, K., Oltechev, S., Clement, R., Gudmundsson, J., Minerbi, S., Berbigier, P., Ibrom, A., Moncrieff, J., Aubinet, M., Bernhofer, C., Jensen, O., Vesala, T., Granier, A., Schulze, E.-D., Lindroth, A., Dolman, A.J., Jarvis, P.G., Ceulemans, R., Valentini, R., 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol.* 7, 269-278.
- Janssens, I.A., Pilegaard, K., 2003. Large seasonal changes in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biol.* 9, 911-918.
- Jassal, R., Black, A., Novak, M., Morgenstern, K., Nesic, Z., Gaumont-Guay, D., 2005. Relationship between soil CO₂ concentrations and forest-floor CO₂ effluxes. *Agric. For. Meteorol.* 130, 176-192.
- Jobbägy, G.E., Jackson, R.B., 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.* 10, 423-436.
- Joffre, R., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Rocheteau, A., 2003. The key-role of topsoil moisture on CO₂ efflux from a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Ann. For. Sci.* 60, 519-526.
- Kasesalu, H., 1997. Järvselja läbi aegade. TÜ Kirjastus, Tartu.
- Kellomäki, S., 2000. Forest of the boreal region: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manage.* 132, 63-71.
- Khomik, M., Arain, M.A., McCaughey, J.H., 2006. Temporal and spatial variability of soil respiration in a boreal mixedwood forest. *Agric. For. Meteorol.* 140, 244-256.

- 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 Biol.* 10, 1027-1042.
- Kirschbaum, M.U.F., 2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochem.* 48, 21-51.
- Klopatek, J.M., 2002. Belowground carbon pools and processes in different age stands of Douglas-fir. *Tree Physiol.* 22, 197-204.
- Kowalski, S., Sartore, M., Burlett, R., Berbigier, P., Loustau, D., 2003. The annual carbon budget of a French pine forest (*Pinus pinaster*) following harvest. *Global Change Biol.* 9, 1051-1065.
- Kowalski, A.S., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., Kolari, P., Berninger, F., Rannik, Ü., Hari, P., Rayment, M., Mencuccini, M., Moncrieff, J., Grace, J., 2004. Paired comparison of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biol.* 10, 1707-1723.
- Kull, O., Szava-Kovats, R., 2004. Metsa raietsükkel ja mulla süsinik. In: Muld ökosüsteemis, seire ja kaitse (eds Reintam, L.) Eesti Teaduste Akadeemia looduskaitse komisjon, 64-74. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn.
- Laporte, M.F., Duchesne, L.C., Morrison, I.K., 2003. Effect of clearcutting, selection cutting, shelterwood cutting and microsites on soil surface CO₂ efflux in a tolerant hardwood ecosystem of northern Ontario. *For. Ecol. Manage.* 174, 565-575.
- Law, B.E., Ryan, M.G., Anthony, P.M., 1999. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biol.* 5, 169-182.
- Law, B.E., Thornton, P.E., Irvine, J., Anthony, P.M., Van Tuyl, S., 2001. Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biol.* 7, 755-777.
- Lee, J., Morrison, I.K., Leblanc, J.-D., Dumas, M.T., Cameron, D.A., 2002. Carbon sequestration in trees and regrowth vegetation as affected by clearcut and partial cut harvesting in a second-growth boreal mixedwood. *For. Ecol. Manage.* 169, 83-101.
- Liski, J., Perruchoud, D., Karjalainen, T., 2002. Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. *For. Ecol. Manage.* 169, 159-175.
- Londo, A.J., Messina, M.G., Schoenholtz, S.H., 1999. Forest harvesting effects on soil temperature, moisture, and respiration in a bottomland hardwood forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 637-644.
- Longdoz, B., Yernaux, M., Aubinet, M., 2000. Soil CO₂ efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution. *Global Chang Biol.* 6, 907-917.
- Luo, Y., Zhou, X., 2006. Soil respiration and the environment. Elsevier Academic Press, UK.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D., Jarvis, P.G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ.* 22, 715-740.
- Mallik, A.U., Hu, D., 1997. Soil respiration following site preparation treatments in boreal mixedwood forest. *For. Ecol. Manage.* 97, 265-275.
- Martin, J.G., Bolstad, P.V., 2005. Annual soil respiration in broadleaf forests of northern Wisconsin: influence of moisture and site biological, chemical, and physical characteristics. *Biogeochem.* 73, 149-182.
- Misson, L., Gershenson, A., Tang, J., McKay, M., Cheng, W., Goldstein, A., 2006. Influences of canopy photosynthesis and summer rain pulses on root dynamics and soil respiration in a young ponderosa pine forest. *Tree Physiol.* 26, 833-844.

- 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, 711-714.
- Morén, A.-S., Lindroth, A., 2000. CO₂ exchange at the floor of a boreal forest. *Agric. For. Meteorol.* 101, 1-14.
- Peltoniemi, M., Mäkipää, R., Liski, J., Tamminen, P., 2004. Changes in soil carbon with stand age – an evaluation of a modelling method with empirical data. *Global Change Biol.* 10, 2078-2091.
- Peng, C., Jiang, H., Apps, M.J., Zhang, Y., 2002. Effects of harvesting regimes on carbon and nitrogen dynamics of boreal forests in central Canada: a process model simulation. *Ecol. Model.* 155, 177-189.
- Pietikäinen, J., Vajärvi, E., Ilvesniemi, H., Fritze, H., Westman, C.J., 1999. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO₂ across a moisture gradient. *Can. J. For. Res.* 29, 1197-1203.
- Pregitzer, K.S., Euskirchen, E.S., 2004. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biol.* 10, 2052-2077.
- Prescott, C.E., Vesterdal, L., Preston, C.M., Simard, S.W., 2004. Influence of initial chemistry on decomposition of foliar litter in contrasting forest types in British Columbia. *Can. J. For. Res.* 34, 1714-1729.
- Pussinen, A., Karjalainen, T., Mäkipää, R., Valsta, L., Kellomäki, S., 2002. Forest carbon sequestration and harvests in Scots pine stand under different climate and nitrogen deposition scenarios. *For. Ecol. Manage.* 158, 103-115.
- Pypker, T.G., Fredeen, A.L., 2003. Below ground CO₂ efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 172, 249-259.
- Raich, J.W., Schlesinger, W.H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B, 81-99.
- Raich, J.W., Tufekcioglu, A., 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochem.* 48, 71-90.
- Raich, J.W., Potter, C.S., Bhagawati, D., 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol.* 8, 800-812.
- Reth, S., Reichstein, M., Falge, E., 2005. The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO₂ efflux – A modified model. *Plant and Soil* 268, 21-33.
- Rey, A., Pegaoraro, E., Tedeschi, V., de Parri, I., Jarvis, P.G., Valentini, R., 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biol.* 8, 851-866.
- Rustad, L.E., Huntington, T.G., Boone, R.D., 2000. Controls on soil respiration: Implications for climate change. *Biogeochem.* 48, 1-6.
- Ryan, M.G., Law, B.E., 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochem.* 73, 3-27.
- Saiz, G., Byrne, K.A., Butterbach-Bahl, K., Kiese, R., Blujdea, V., Farrell, E.P., 2006. Stand age-related effects on soil respiration in a first rotation Sitka spruce chronosequence in central Ireland. *Global Change Biol.* 12, 1007-1020.
- Saiz, G., Black, K., Reidy, B., Lopez, S., Farrell, E.P., 2007. Assessment of soil CO₂ efflux and its components using a process-based model in a young temperate forest site. *Geoderma*, doi: 10.1016/j.geoderma.2006.12.005.
- Savage, K.E., Davidson, E.A., 2003. A comparison of manual and automated systems for soil CO₂ flux measurements: trade-offs between spatial and temporal resolution. *J. Experim. Botany* 54, 891-899.
- Schlesinger, W.H., 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8, 51-81.

- Schlesinger, W.H., Andrews, J.A., 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochem.* 48, 7-20.
- Sellin, A., Kupper, P., 2005. Variation in leaf conductance of silver birch: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. *For. Ecol. Manage.* 206, 153-166.
- Striegl, R.G., Wickland, K.P., 1998. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack-pine – lichen woodland. *Can. J. For. Res.* 28, 534-539.
- Subke, J.-A., Hahn, V., Battipaglia, G., Linder, S., Buchmann, N., Cotrufo, M.F., 2004. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity. *Oecologia* 139, 551-559.
- Sulzman, E.W., Brant, J.B., Bowden, R.D., Lajtha, K., 2005. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochem.* 73, 231-256.
- Tang, J., Qi, Y., Xu, M., Misson, L., Goldstein, A.H., 2005. Forest thinning and soil respiration in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada. *Tree Physiol.* 25, 57-66.
- Tang, X.-L., Zhou, G.-Y., Liu, S.-G., Zhang, D.-Q., Liu, S.-Z., Li, J., Zhou, C.-Y., 2006. Dependence of soil respiration on soil temperature and soil moisture in successional forests in southern China. *J. Integrat. Plant Biol.* 48, 654-663.
- Tedeschi, V., Rey, A., Manca, G., Valentini, R., Jarvis, P.G., Borghetti, M., 2006. Soil respiration in a Mediterranean oak forests at different developmental stages after coppicing. *Global Change Biol.* 12, 110-121.
- Uchida, M., Nakatsubo, T., Horikoshi, T., Nakane, K., 1998. Contribution of micro-organisms to the carbon dynamics in black spruce (*Picea mariana*) forest soil in Canada. *Ecological Research* 13, 17-26.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grunwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Mundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S., Jarvis, P.G., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404, 361-365.
- Widén, B., Majdi, H., 2001. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Can. J. For. Res.* 31, 786-796.
- Wiseman, P.E., Seiler, J.R., 2004. Soil CO₂ efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont. *For. Ecol. Manage.* 192, 297-311.
- Xu, M., Qi, Y., 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biol.* 7, 667-677.
- Yanai, R.D., Arthur, M.A., Siccama, T.G., Federer, C.A., 2000. Challenges of measuring forest floor organic matter dynamics: Repeated measures from a chronosequence. *For. Ecol. Manage.* 138, 273-283.

Käsikirjad:

- Kukumägi, M., 2005. Varisekihi ja varise voo sesoonne koostis ja hulk ning ringeajad kuuse-kase segametsa aegreas. Bakalaureusetöö. Tartu Ülikool, Botaanika ja ökoloogia instituut.