

SA Keskkonnainvesteeringute Keskuse projekt nr. 10987

**Eesti arukaasikute kohanemisvõime kliimamuutusega –
rakendusuuringud FAHM katsealal**

Projekti kestus: 1.01.2016–30.11.2017

Lõpparuanne

Koostaja ja projekti vastutav täitja: Arvo Tullus

Projekti täitjad: Katrin Rosenvald, Priit Kupper, Reimo Lutter

Tartu, 2017

Taust

Prognooside kohaselt toob globaalne kliima soojenemine Põhja Euroopas, sh Balti regioonis, kaasa lisaks keskmise temperatuuri tõusule ja taimede kasvuperioodi pikenemisele ka sademete hulga ja sageduse suurenemise (Kont et al. 2003; Trnka et al. 2011; IPCC 2014; Lindner et al. 2014). Nii ennustatakse kui ka juba viimase sajandi jooksul toimunud sademete muutus on eriti suur talvel ja kevadel (Jaagus 2006), mõjutades seega oluliselt ka perioodi, mil toimub puude lehtimine ja intensiivne kasv (aprill-juuni). Lisaks suuremale maapinnani jõudvale sademete hulgale toob mainitud muutus kaasa nii keskmise suhtelise kui ka absoluutse õhuniiskuse suurenemise, mille mõjude uurimiseks rajati Järvseljale Rõka külla 2006.-2007. a maailmas unikaalne metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise katse (FAHM) (Kupper et al. 2011). FAHM üheks katseliigiks on meie metsade olulisim lehtpuu arukask (*Betula pendula* Roth). Lehtpuumetsade osakaal on Eestis viimastel aastakümnetel suurenenud (Keskkonnaagentuur 2017) ning kliimamuutuse tulemusena võib see meie regioonis veelgi kasvada (Kellomäki et al. 2008, Torssonen et al. 2015). Viimase aja metsa- ja puidutööstuse investeeringud kasevineeri tootmisesse tähendavad, et ka nõudlus kasepuudule kasvab. Samas on teadmised erinevate lehtpuuliikide kohanemisest mitmete kliimamuutuse aspektidega (sh suureneva õhuniiskusega, mis on ka Eesti jaoks väga aktuaalne) veel üsna pealiskaudsed.

Projekti täitmiseks vajalikud rakendusliku suunitlusega katseandmed koguti kuuest FAHMil asuvast arukase katsepuistust (kolm kontroll ja kolm 6-7% suurendatud suhtelise õhuniiskusega puistut). Suhtelise õhuniiskuse suurendamise katse on olnud töös alates 2008. aastast, seega käesoleva projekti lõpuks juba 10 kasvuperioodi, mis on eksperimentaalse botaanika seisukohast tähelepanuväärselt pikk katseperiood. FAHM katsest on saadud hulgaliselt uudseid baasteaduslikke tulemusi, kuid seni on vähem tähelepanu pööratud tulemuste rakenduslikule tõlgendamisele, et teha järeldusi keskkonnakaitse ja metsamajanduse seisukohast. FAHM alusuuringud on muuhulgas näidanud suurendatud õhuniiskusest põhjustatud muutusi mulla veepotentsiaalis (Hansen et al. 2013), mullahingamises (Kukumägi et al. 2014), ektomükoriisete seente (Parts et al. 2013) ja mullamikroobide (Truu et al. 2017) kooslustes ning kasvuhoonegaaside emissioonis mullast (Torga et al. 2017). FAHM katseala asub näivleetunud (ehk kahkjäl) mullal, mis on ühed enamlevinud põllumullad, moodustades Eestis haritava maa fondist 21% (Kokk 1995). Metsamaal kasvavad näivleetunud mullal viljakad jänsekapsa (näivleetunud mullad, 12,9%) ja jänsekapsa-mustika (gleistunud näivleetunud mullad, 8,8%) metsakasvukohatüübi metsad (Lõhmus 2004). Suurendatud õhuniiskuse mõjusid mullaviljakusele (sh pH-le ja toitainete sisaldusele) pole seni detailselt analüüsitud.

Alates 2012. aastast jätkub FAHM katse esimese puistupõlvkonna raie järgsete uute arukasepuistutega, mis rajati Lõuna-Soomest pärit klonaalsete taimedega, esimene kaskede katsepõlvkond rajati kohalike seemikutega. Uuendusraie-eelse katseperioodi kohta on olemas puude kasvukäigu ja tootlikkuse andmed. Teine FAHM katseperiood jätkub mullatingimustes, mida on õhuniiskuse suurendamine mõjutanud eelmise katseperioodi jooksul ja mis seega peaksid veelgi realistlikumalt iseloomustama tuleviku kliimas valitsevaid mullatingimusi.

Võrdlusandmetena kasutati EMÜ metsakasvatuse osakonna kiirekasvuliste lehtpuude tööruhma arhiivis olevaid andmeid näivleetunud endistel põllumuldadel kasvavate arukase puistute kasvukäigu, produktsiooni ja mullaomaduste kohta.

Projekti tulemused eesmärkide kaupa

Eesmärk 1: analüüsida suurendatud õhuniiskuse mõju arukaskede kõrgus- ja jämeduskasvule

Eesmärk 1: meetodika

KIK projekti raames teostati FAHM 2. katseperioodi eksperimentaalsetes arukasepuistutes puude kõrguse ja tüve diameetri kordusmõõtmised, peale 4. 5. ja 6. kasvuaastat (2016 varakevad – 2017 sügis). Katsetöötluse (suurendatud õhuniiskus) mõju puude juurdekasvule analüüsiti lineaarse kordumõõtmiste segamudeliga, arvestades andmete ajalisi ja ruumilisi sõltuvusi.

Projektis kogutud andmeid analüüsiti koos kogu 10-aastase õhuniiskuse suurendamise katse perioodi (neli aastat 1. katseperioodist ja kuus aastat 2. katseperioodist) jooksul kogutud arukase kasvuandmetega (Kupper et al. 2011, Sellin et al. 2013, Rosenvald et al. 2014, Sellin et al. 2017, A. Tullus avaldamata andmed).

FAHM arukasepuistute kõrguse kasvukäiku võrreldi mujal sarnastes tingimustes (jänesekapse metsakasvukohatüübi muldadel) kasvavate puistutega. Võrdluseks kasutati viie endisel põllumajandusmaal kasvava arukasekultuuri andmeid (Vares 2005, Lutter et al. 2015, Lutter 2017) ning metsamaa kasepuistute kasvukõverat (A. Kiviste kasvukäigumudeli põhjal [Kiviste 1997]).

Viiendal (2016) ja kuuendal (2017) kasvuaastal mõõdeti FAHMil arukaskede sesoonset kasvudünaamikat projekti raames ostetud dendromeetritega (DD-L, UP Umweltanalytische Produkte GmbH). Dendromeetrid registreerivad tüve jämeduskasvu mikromeetrites 10-minutilise intervalliga. Suurendatud õhuniiskuse ja tavalise õhuniiskuse (kontroll) tingimustes kasvavate puude kasvudünaamika võrdlemiseks teisendati absoluutse juurdekasvu andmed (mis on mõjutatud puu suurusest st varasemate aastate kasvust) suhtelisteks ööpäevasteks juurdekasvudeks. Selgitati, kas suurendatud õhuniiskuse mõju antud ööpäeva diameetri juurdekasvule sõltub ka muudest keskkonnaparameetritest (sademed, temperatuur).

Eesmärk 1: tulemused

Nii kohaliku päritoluga arukase seemikute (1. katseperiood) kui ka Lõuna-Soomest toodud klonaalsete kasetaimede (2. katseperiood) istutusjärgne kõrgus- ja tüve jämeduskasv oli suurendatud õhuniiskuse tingimustes esialgu oluliselt aeglasem, võrreldes kontrollpuistutega (Tabel 1, Joonised 1-3). Peale kolmandat katseaastat puude juurdekasv võrdsustus ning oli 1. katseperioodi viimasel aastal (2011) niisutuses isegi suurem. Teisel katseperioodil järgnes kasvustressi perioodile samuti juurdekasvude võrdsustumine 2017. aastal, selleks ajaks olid puud katsealal kasvanud kuus aastat (istutusmaterjali vanus oli 1a).

Puude kõrguskasv oli suurendatud õhuniiskusest negatiivselt mõjutatud kuuel vaatlusaastal 10-st (Joonis 1B), ent jämeduskasv oli mõjutatud ainult kahel aastal (Joonis 2B). Ka juurdekasvu taastumine ilmnis peale kohanemist kiiremini jämeduskasvus, mille tulemusel oli kogu 1. katseperioodi jooksul ja 2. katseperioodi viimasel vaatlusaastal tüvede kõrgus:diameetri suhe niiskes õhus väiksem (Joonis 4). 1. katseperioodil pärssis kaskede kõrguskasvu ka seenhaiguse *Cryptosporella betulae* poolt tekitatud ladvavõrse kahjustus

(Hanso ja Drenkhan 2010), mis esines niisutuses 30% ja kontrollis 2% puudest (Sellin et al. 2015).

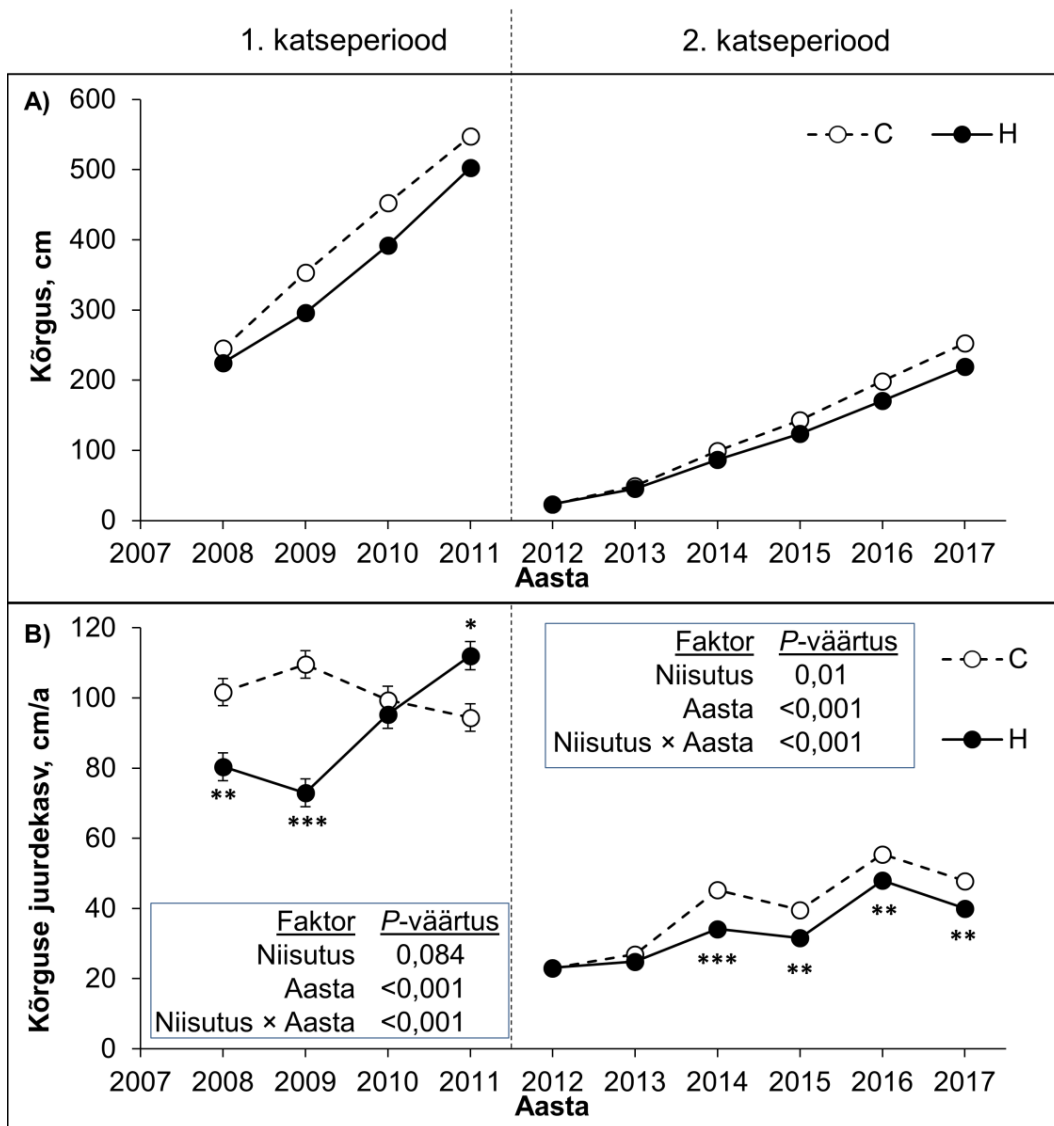
Kokkuvõttes kasvasid Soome päritolu kased kohalikest tunduvalt aeglasemalt, nende keskmine kõrgus oli peale viimast katseaastat 55% ja tüve diameeter (mõõdetud maapinnast 30 cm kõrguselt) 57% väiksem kui sama vanadel (7-aastastel) kohaliku päritoluga puudel.

Varem 1. katseperioodi andmetega läbiviidud analüüs (Tullus et al. 2017) näitas, et puudevahelise konkurentsi intensiivistudes (alates kolmandast istutusjärgsest aastast) esines konkurentsieliselega kaskedel (naabritest kõrgematel ja jämedamatel puudel) esialgu niiskes õhus suurem kasvustress; järgnevatel aastatel võimaldas konkurentsielisel kaskedel aga muutunud keskkonnatingimustega kiiremini kohaneda ja viimaks saavutada suurema kasvukiiruse, võrreldes sarnaste puudega kontrollaladel. Konkurentsis alla jäänud puude kasv ei olnud ühelgi vaatlusaastal katsetööstlusest mõjutatud: seega ei esinenud kahe eeldatava stressifaktori (konkurents ja niiske õhk) koostoimel kasvustressi täiendavat suurenemist. Asjaolu, et niiskes õhus oli suurte ja rohkem valgustatud võradega puude kõrgus- ja jämeduskasv esimesel aastal oodatust väiksem, võis tuleneda sellest, et nad suunasid rohkem ressursse niiske õhuga kohanemisele (näiteks oli niiskes õhus kasvanud puudel rohkem peenjuuri [Rosenvald et al. 2014] ja suve lõpul säilitasid nad fotosünteesiliselt aktiivseid lehti kauem [Godbold et al. 2014]), mis lõppkokkuvõttes võimaldas kasvult valitsevatel puudel niiskes õhus kiiremini kasvada kui kontrollaladel. Samas, naabrite varju jäänud puud ei reageerinud suurendatud õhuniiskusele, mis viitab sellele, et kahe eeldatava stressifaktoriga kohanemiseks vajalikud muutused kattusid osaliselt (näiteks nii varjus kui niiskes õhus kasvavate puude lehed on õhemad [Sellin et al. 2013, Rosenvald et al. 2014] – stressi tingimustes püüab puu fotosünteesiva lehepinna valmis kasvatada väiksema „materjalikuluga“) ehk teisisõnu oli varjus kasvav puu juba osaliselt kohanenud ka niiskema õhuga.

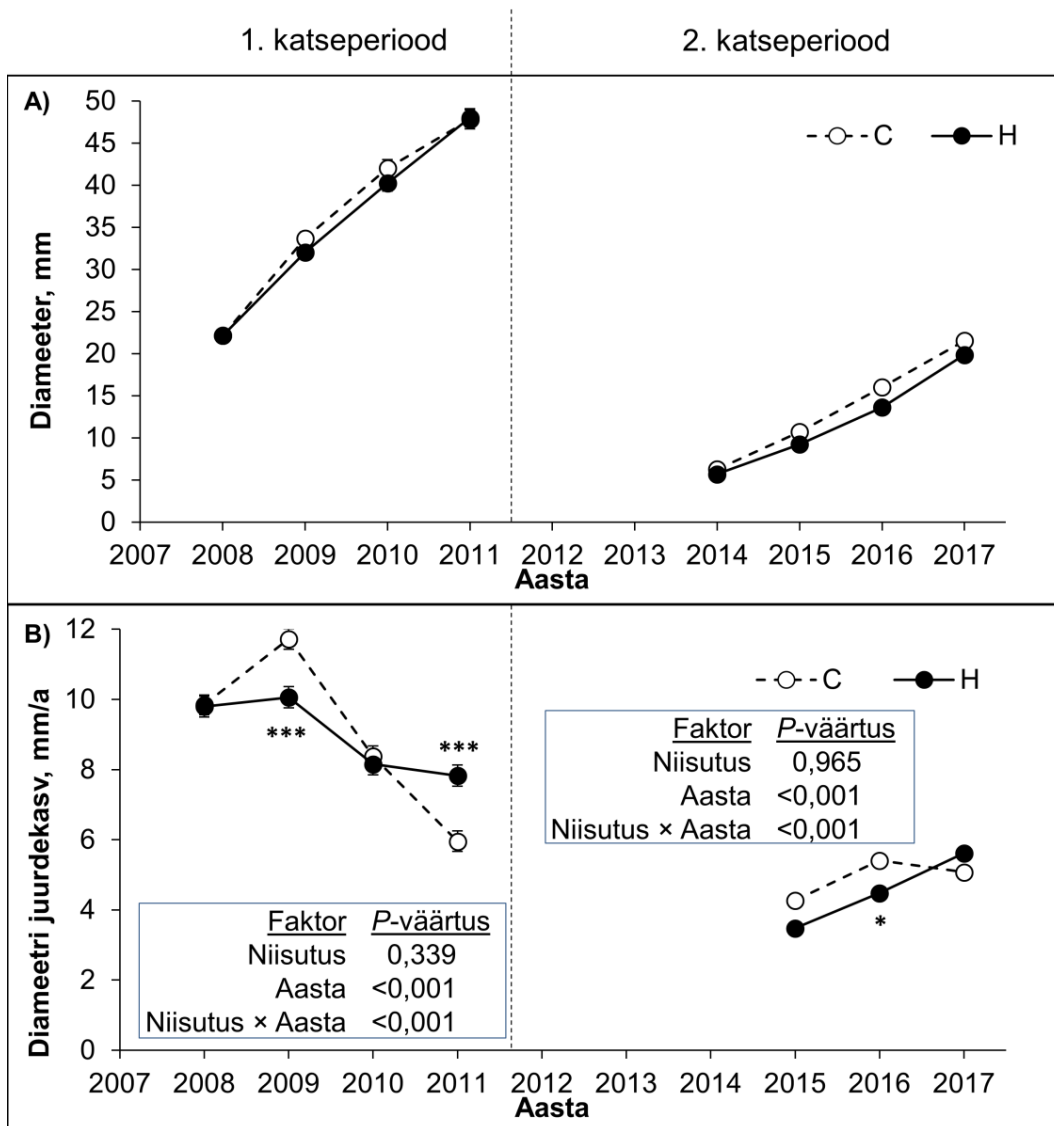
FAHM katsepuistute kõrguskasvu võrreldi teiste sarnastes tingimustes (jänesekapsa metsak kasvukohatüübile vastavatel muldadel) kasvavate kasepuistutega. Tulemuste (Joonis 5) põhjal reastusid 7-aastased puistud kasvukiirusest järgnevalt: FAHM 1. katseperioodi kontrollpuistud = endiste põllumajandusmaade kasepuistud = FAHM 1. katseperioodi suurendatud õhuniiskusega puistud > metsamaa kasepuistud > FAHM 2. katseperioodi kontrollpuistud > FAHM 2. katseperioodi suurendatud õhuniiskusega puistud. FAHM 1. katseperioodi puistud kasvasid esimese 4-5 aasta jooksul kiiremini kui mujal endisel põllumaal kasvavad kasekultuurid, mille põhjuseks võib olla regulaarne rohttaimede niitmine ja seeläbi juurkonkurentsi surve vähendamine FAHMil (paaril istutusjärgsel aastal) samas kui 6.-7. aastal jõudsid endise põllumaa kultuurid kasvus järele arvatavasti vähem intensiivse puudevahelise konkurentsi tõttu tootmiskultuurides (1800 puud/ha), võrreldes FAHMiga (10 000 puud/ha). Metsamaal jäi kasepuistute kasv aeglasemaks kui kohaliku päritolu taimedega rajatud kultuurides endisel põllumaal. Seda põhjustasid arvatavasti endiste põllumuldade suuremad toitainetarvad (põlluharimise ajal teostatud väetamise tõttu), aga ka kaasaegsem istutusmaterjal (metsamaa kasvukäigu mudelid põhinevad pikema vaatlusperioodi andmetel) kultuurides (Lutter 2017). Lõuna-Soome päritolu klonaalsete kasetaimedega rajatud kultuuride kasv jäi aga selgelt alla ka metsamaa kasepuistute kasvule, seega ei pruugi põhja poolt (antud juhul umbes 300 km) kase istutusmaterjali toomine end õigustada.

Tabel 1. Arukaskede keskmised kasvuandmed FAHM katseala suurendatud õhuniiskusega ja kontrollpuistutes. Suurendatud õhuniiskuse mõju statistilise analüüsi tulemused on esitatud joonistel 1-4.

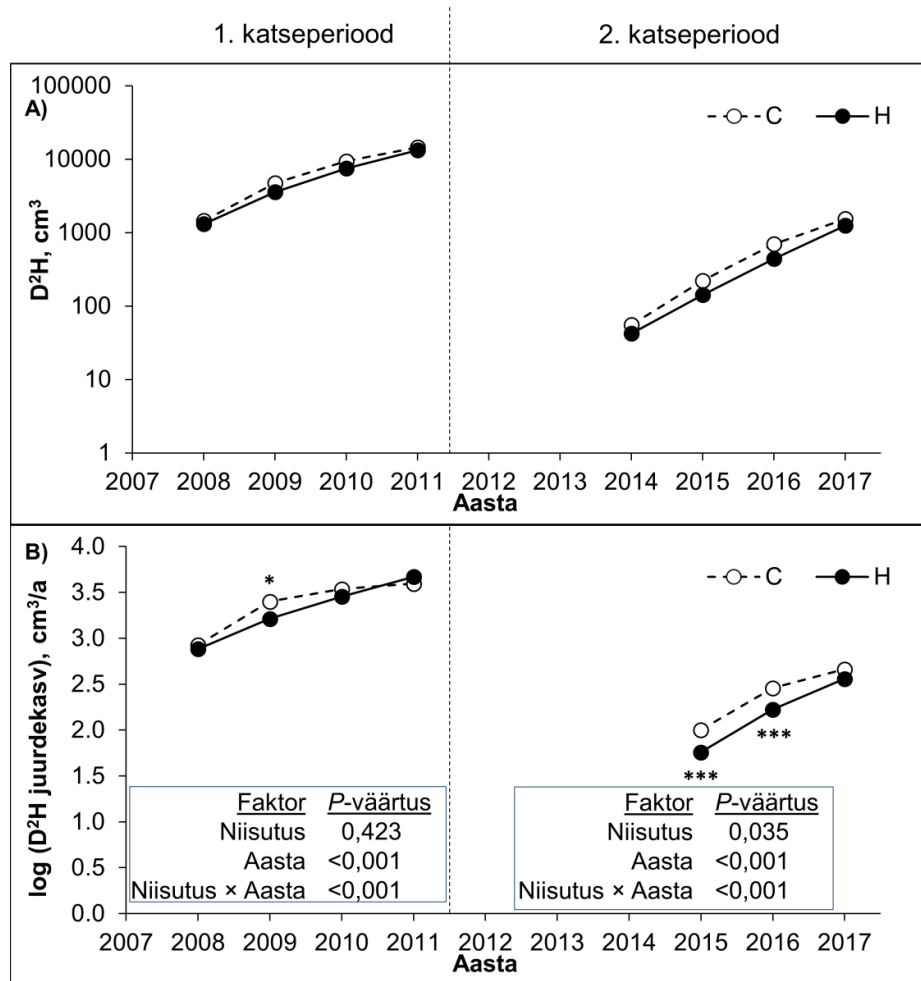
Aasta	1. katseperiood				2. katseperiood					
	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Vanus	4	5	6	7	2	3	4	5	6	7
Kõrgus, cm										
Kontroll	245	353	453	547	23	49	99	143	199	253
Niisutus	225	296	392	503	23	46	87	124	171	219
Erinevus	-20	-57	-61	-45	0	-4	-13	-19	-28	-33
Suht. er. (%)	-8	-16	-13	-8	1	-8	-13	-13	-14	-13
Kõrguse juurdekasv, cm										
Kontroll	102	110	99	94	23	27	45	40	55	48
Niisutus	80	73	95	112	23	25	34	32	48	40
Erinevus	-21	-37	-4	18	0	-2	-11	-8	-7	-8
Suht. er. (%)	-21	-33	-4	19	0	-8	-25	-20	-13	-16
Tüve diameeter 30 cm kõrguselt, mm										
Kontroll	22	34	42	48			6	11	16	22
Niisutus	22	32	40	48			6	9	14	20
Erinevus	0.0	-1.7	-1.8	0.2			-0.6	-1.5	-2.4	-1.7
Suht. er. (%)	0.1	-4.9	-4.2	0.4			-9.2	-13.7	-14.8	-7.8
Tüve diameetri juurdekasv, mm/a										
Kontroll	9.8	11.7	8.4	6.0				4.3	5.4	5.1
Niisutus	9.8	10.1	8.2	7.8				3.5	4.5	5.6
Erinevus	0.0	-1.7	-0.2	1.9				-0.8	-0.9	0.5
Suht. er. (%)	-0.4	-14.2	-2.6	31.4				-18.5	-17.2	10.6
Tüve ruumalaindeks (D^2H), cm^3										
Kontroll	1451	4718	9409	14565			56	222	697	1548
Niisutus	1312	3587	7476	13316			42	142	441	1247
Erinevus	-138.9	-1130.7	-1932.6	-1249.8			-13.1	-79.9	-256.4	-301.1
Suht. er. (%)	-9.6	-24.0	-20.5	-8.6			-23.6	-36.0	-36.8	-19.4
Ruumalaindeksi juurdekasv, cm^3/a										
Kontroll	847	2517	3435	3930				101	286	460
Niisutus	766	1636	2846	4670				57	167	362
Erinevus	-80.9	-881.7	-588.7	740.6				-43.3	-118.8	-97.8
Suht. er. (%)	-9.5	-35.0	-17.1	18.8				-43.1	-41.5	-21.3
H:D										
Kontroll	1.15	1.09	1.13	1.20				1.39	1.30	1.23
Niisutus	1.06	0.96	1.01	1.09				1.39	1.32	1.17
Erinevus	-0.09	-0.13	-0.12	-0.11				-0.01	0.02	-0.06
Suht. er. (%)	-7.8	-12.3	-10.5	-9.0				-0.5	1.6	-5.0



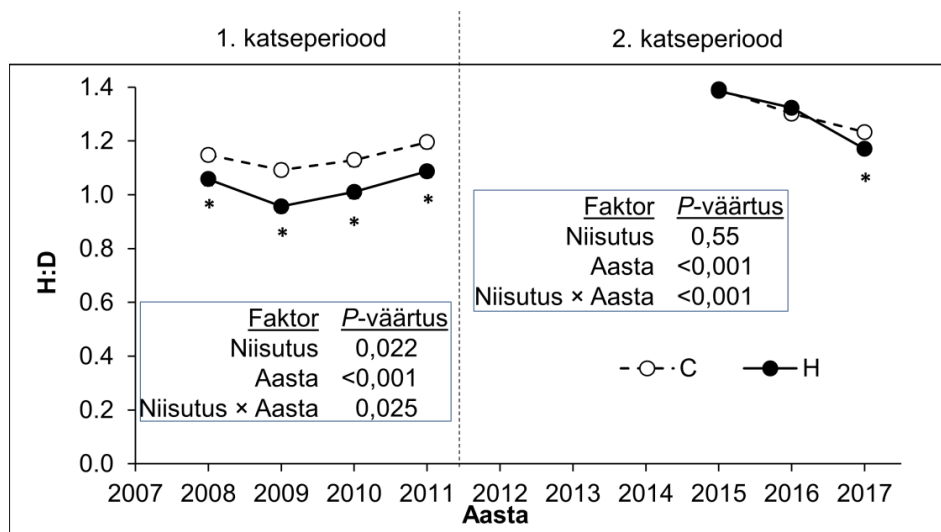
Joonis 1. Arukaskede keskmine kõrgus ja kõrguse juurdekasv FAHM katsepuistutes (C – kontrollpuistud, H – suurendatud õhuniiskusega puistud) ning juurdekasvu sõltuvus katsetöötlastest ja aastast (katsetöötlaste mõju statistiline olulisus antud aastal: $p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$; $p < 0,001^{***}$).



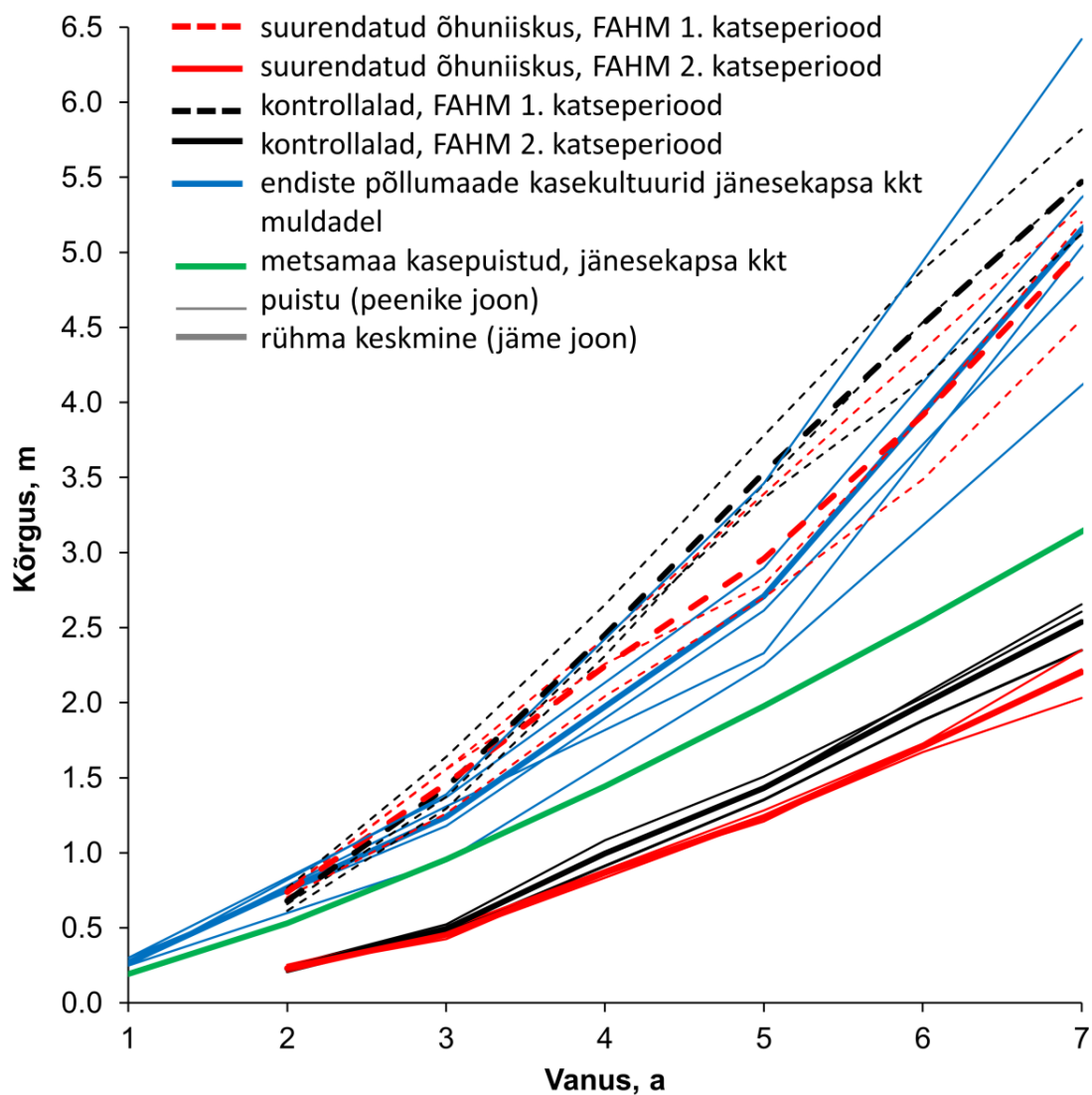
Joonis 2. Arukaskede keskmine tüve diameeter (mõõdetud 30 cm kõrguselt) ja diameetri juurdekasv FAHM katsepuistutes (C – kontrollpuistud, H – suurendatud õhuniiskusega puistud) ning juurdekasvu sõltuvus katsetööstlusest ja aastast (katsetööstluse mõju statistiline olulisus antud aastal: $p < 0,05^*$; $p < 0,001^{***}$).



Joonis 3. Arukaskede keskmine tüve ruumalaindeks (D^2H) ja ruumala indeksi juurdekasv FAHM katsepuistutes (C – kontrollpuistud, H – suurendatud õhuniiskusega puistud) ning juurdekasvu sõltuvus katsetötlusest ja aastast (katsetötluse mõju statistiline olulisus antud aastal: $p < 0,05^*$; $p < 0,001^{***}$).



Joonis 4. Arukaskede keskmine kõrguse:diameetri suhe (H:D) FAHM katsepuistutes (C – kontrollpuistud, H – suurendatud õhuniiskusega puistud) ning selle sõltuvus katsetötlusest ja aastast (katsetötluse mõju statistiline olulisus antud aastal: $p < 0,05^*$).



Joonis 5. FAHM katsealal, endistel põllumaadel ning metsamaal kasvavate noorte kasepuistute kõrguse kasvukäigu võrdlus

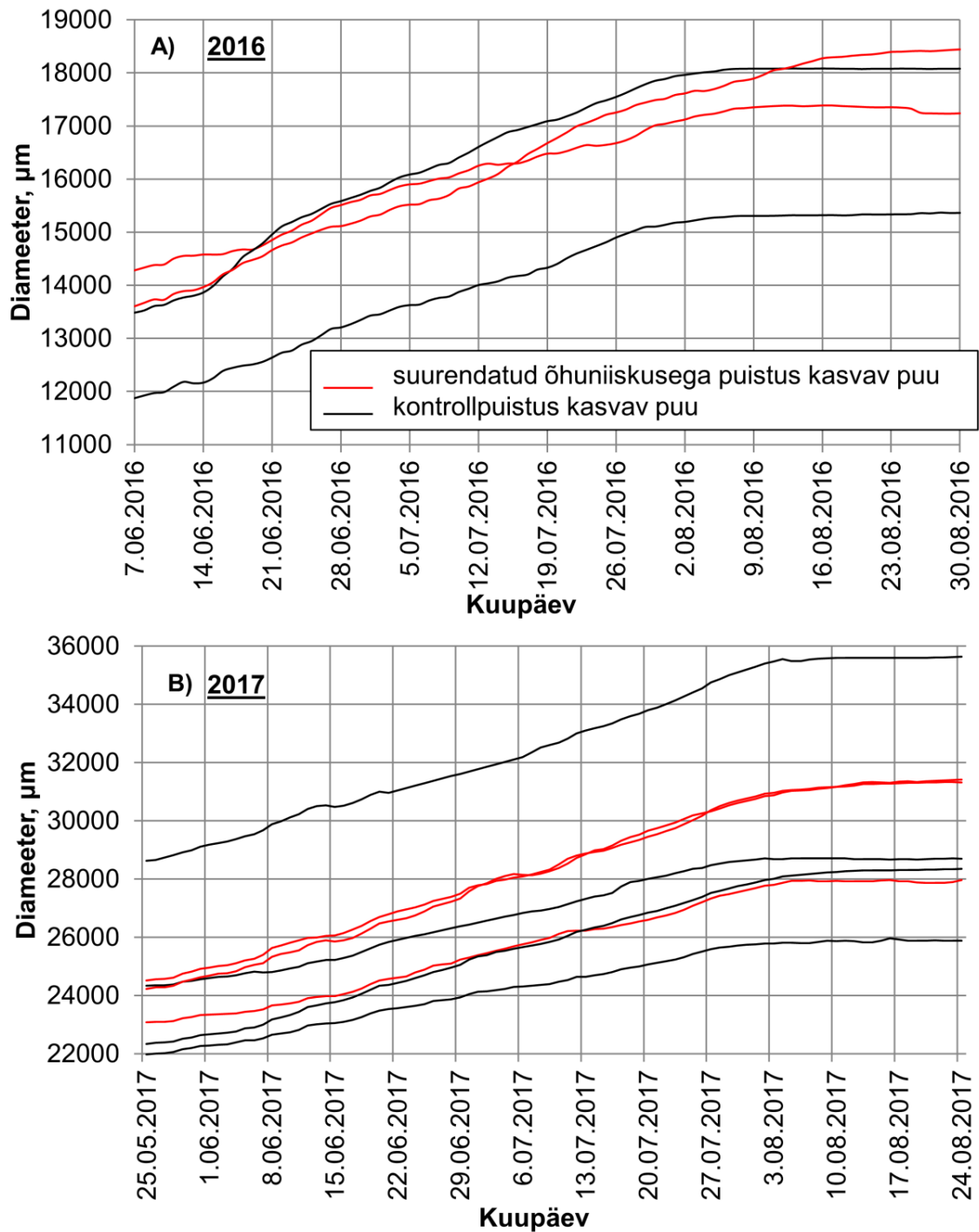


Joonis 6. Projekti raames ostetud DD-L tüüpi tüve diameetri dendromeeter

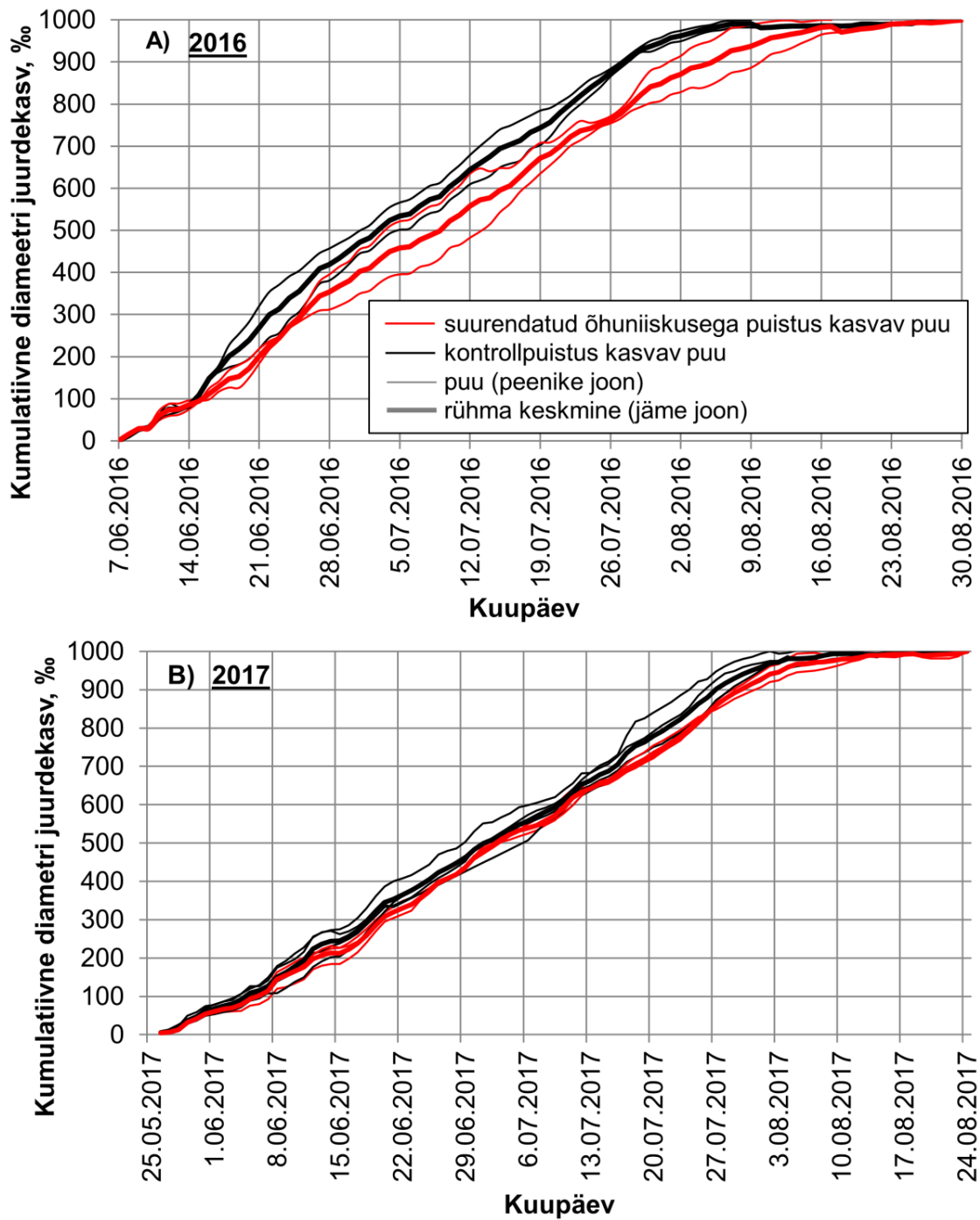
Dendromeetrite (Joonis 6) abil mõõdeti kaskede sesoonset jämeduskasvu dünaamikat 2016. ja 2017. aasta kasvuperioodidel (Joonis 7). Kuna diameetri juurdekasv sõltub puu suurusest, siis teisendati iga vaatlusaluse puu aastane jämeduskasv suhteliseks jämeduskasvuks, mida ööpäevaste juurdekasvude mugavamaks võrdlemiseks väljendati %-des (Joonised 8-11).

Aastane kasv dünaamika erines niiskes õhus ja kontrollaladel kasvavate puude vahel: niiskes õhus kestis intensiivne jämeduskasv kauem ja suurem osa kogu jämeduskasvust toimus kasvuperioodi teisel poolel (Joonised 8-10). Näiteks hetk, mil pool aastast jämeduskasvust oli toimunud, saabus niisutuses 2016. a. nädal aega hiljem (Joonis 8). Mõlema vaatlusaasta jooksul esines perioode, mil niisutuse ja kontrolli juurdekasvud erinesid. 2016. aastal oli kasv intensiivsem niiskes õhus 2.08-19.08, ja intensiivsem kontrollis: 17-21.06 ning 21-30.07 (Joonis 10A). 2017. aastal oli kasv intensiivsem niiskes õhus: 24-26.06, 29.06-4.07 ja peaaegu kogu augusti 1. pooles ning intensiivsem kontrollis enne 18.06 ja 13-19.07 (Joonis 10B).

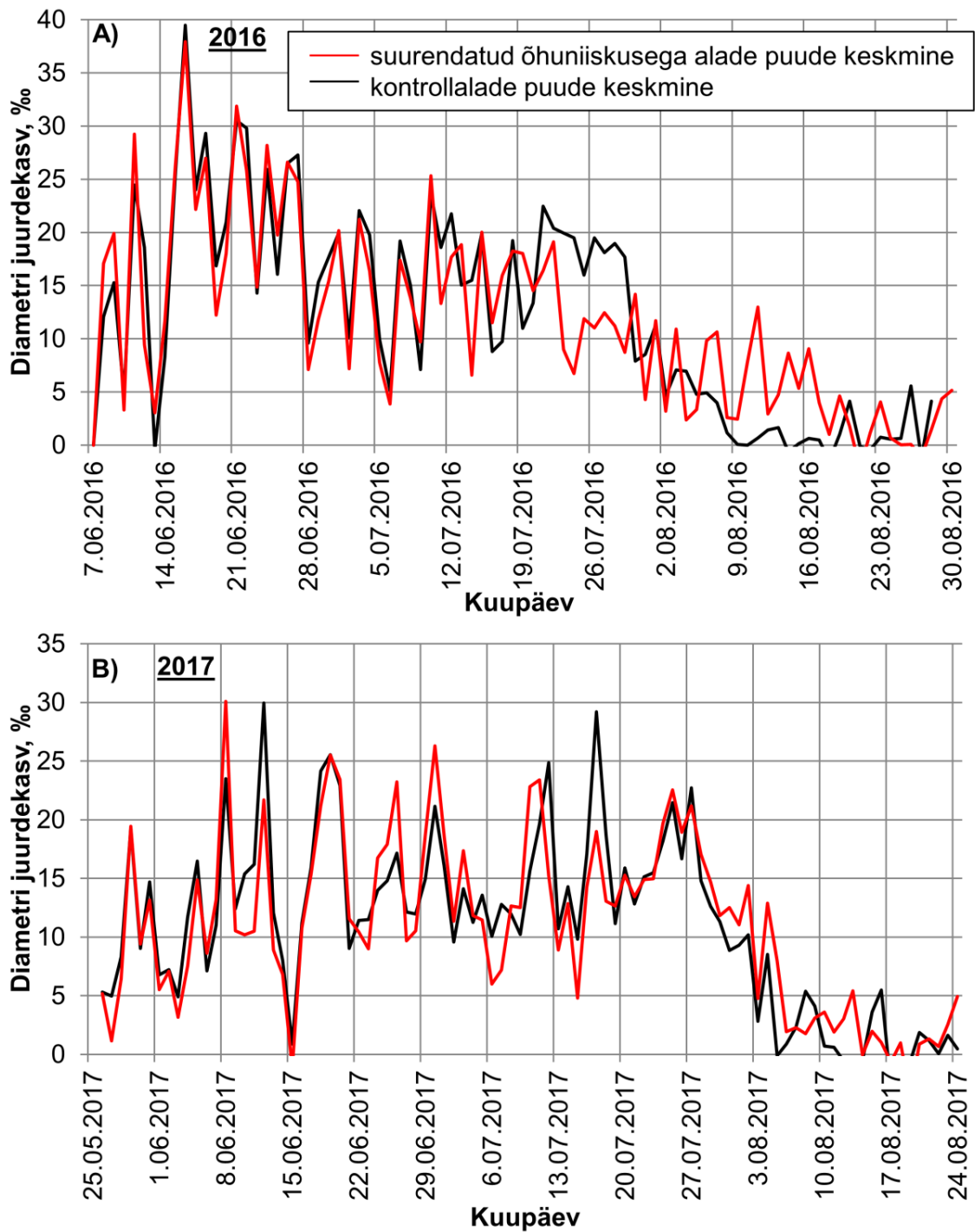
Suurendatud õhuniiskuse tingimustes kasvavate puude ööpäevase jämeduskasvu erinevuse seoste analüüs teiste keskkonnaparametritega (temperatuur ja sademed) näitas, et suve teisel poolel ületas jämeduskasv niisutuses kontrollpuude kasvu seda enam, mida rohkem oli sademeid (Joonis 11). Niiskes õhus vähenev transpiratsioon tähendab niiskemaid mullatingimusi ja arvatavasti suutsid sellega kohanenud puud ka muidu niiskel (vihmasel) perioodil paremini kasvada. Juurdekasvu seos suve 2. poole temperatuuriga oli 2016. a negatiivne ja vihmasemal 2017. a positiivne (Joonis 11). 2017. aastal oli jahedama kevade ja suve alguse (Tabel 2) tulemusel puude kasv suve 1. poolel vähem intensiivne kui 2016. aastal.



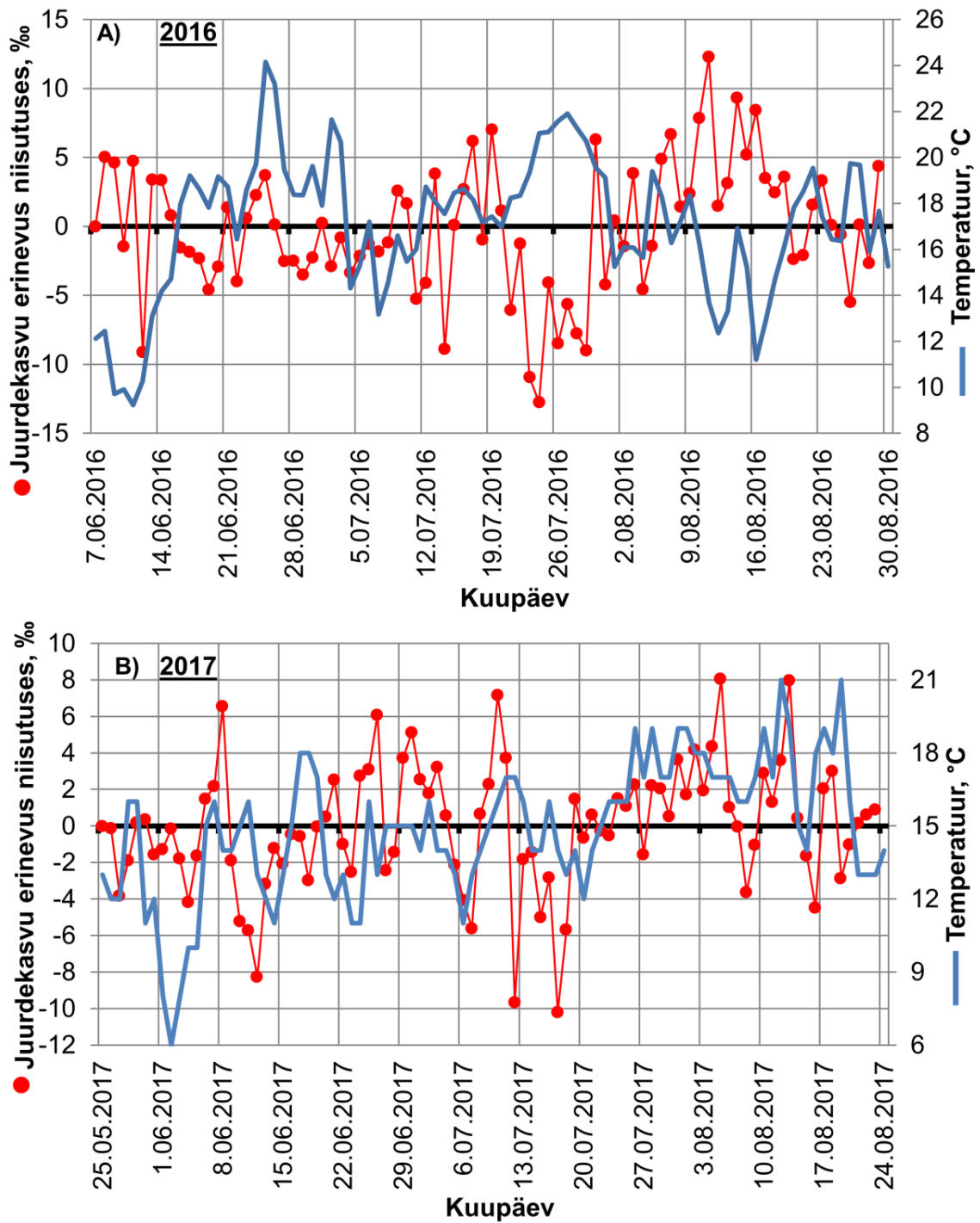
Joonis 7. Dendromeetritega registreeritud tüve diameetri sesoonne kasvukäik suurendatud õhuniiskuse ja ümbritseva (tavapärase) õhuniiskuse tingimustes kasvavatel arukaskedel.



Joonis 8. Dendromeetritega registreeritud tüve diameetri suhteline kumulatiivne kasvukäik suurendatud õhuniiskuse ja ümbritseva (tavapärase) õhuniiskuse tingimustes kasvavatel arukaskedel.



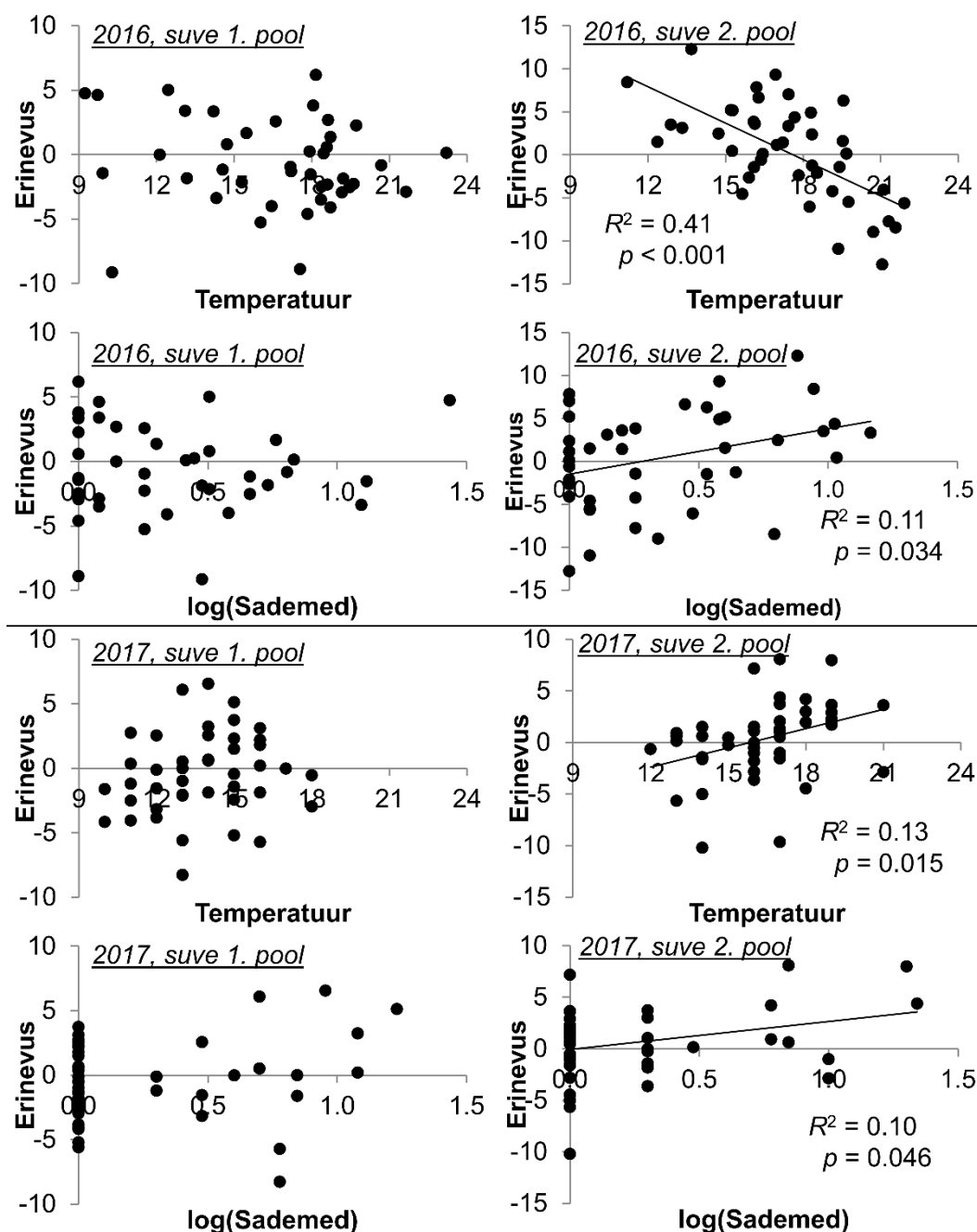
Joonis 9. Dendromeetritega registreeritud tüve diameetri suhtelised ööpäevased juurdekasvud (mitu promilli kogu kasvuperioodi juurdekasvust toimus antud päeval) suurendatud õhuniiskuse ja ümbritseva (tavapärase) õhuniiskuse tingimustes kasvavatel arukaskedel.



Joonis 10. Dendromeetritega registreeritud ööpäevase suhtelise juurdekasvu erinevus suurendatud õhuniiskuse tingimustes kasvavatel puudel (kontrollala puude kasv on referentstasemeks).

Tabel 2. Keskmine ööpäevane õhutemperatuur ning sademete hulk dendromeetrite vaatlusperioodidel 2016. ja 2017. aastal.

Periood	Ööpäeva keskmine temperatuur, C	Ööpäeva sademete hulk, mm	Perioodi sademete summa, mm
2016, suve 1. pool	16.8	4.0	168
2016, suve 2. pool	17.4	2.2	94
2016 kogu periood	17.1	3.1	262
2017, suve 1. pool	13.3	1.9	87
2017, suve 2. pool	16.4	2.3	104
2017 kogu periood	14.9	2.3	191



Joonis 11. Suhtelise ööpäevase jämeduskasvu erinevuse (niisutus vs kontroll) seos ööpäeva keskmise õhutemperatuuri ning sademete hulga

Eesmärk 1: rakenduslikud järeldused

- Kohaliku päritolu kase seemikud kohanesid suurendatud õhuniiskusega 3-4 katseaasta jooksul. Lõuna-Soome päritolu kasetaimed näitasid kasvu aklimatiseerumise märke 6. katseaastal. Kokkuvõttes suutsid kased kasvukiiruse ja produktsiooni poolest tuleviku niiskema kliimaga hästi kohaneda.
- Puude kõrguskasv oli niiskest õhust enam mõjutatud kui jämeduskasv. Seetõttu oli ka tüve H:D suhe väiksem, seda eriti esimesel katseperioodil, mil kõrguskasvu pärssis ka seenhaiguse põhjustatud ladvakahjustus.
- Suurendatud õhuniiskuse tingimustes kestis jämeduskasv kauem ja oli intensiivsem suve teises pooles, seega võib eeldada ka kevad- ja sügispuidu osakaalude muutust, mis vajab edasist kontrollimist.
- Kuigi puud näitasid kohanemise märke esines 10-aastase katseperioodi jooksul rohkem vaatlusaastaid, mil puude juurdekasv oli niiskes õhus väiksem või ei erinenud kui aastaid mil juurdekasv oli suurem, seega tuleb suurenevat õhuniiskust ja sellega kaasnevat tingimusi (nt anaeroobsete mullatingimuste pikem kestus sademete-rohkel perioodil) käsitleda potentsiaalse (vähemalt lühiajalise) kasvustressi põhjustajana metsapuudel.
- Arukask kasvas endistel põllumaadel noores eas väga kiiresti, võrreldes metsamaa kasepuistutega. Põhja-Soome päritolu (umbes 300 km FAHM katsealast põhja pool) kase istutusmaterjal ei õigustanud ennast, jäädes kohalikule istutusmaterjalile kasvukiiruses ligi kaks korda alla.
- Suurenev õhuniiskus võib sarnaselt teistele muutuvatele kliimateguritele mõjutada puude kasvu läbi puudevaheliste konkurentsuhete. Valitsevad ja kasvus alla jäänud puud võivad kliimamuutusele reageerida erinevalt, mis võib tingida vajaduse harvendusraiate intensiivsuse, ajastuse ja põhimõtete muutmiseks tuleviku kliimas.

Eesmärk 2: analüüsida suurendatud õhuniiskuse mõju arukaskede maapealse biomassi produktsioonile, jaotusele ja kvaliteedile

Eesmärk 2: meetodika

2017. aasta suvel langetati FAHM katsepuistutest 14 mudelpuud biomassi allokatsiooni ja omaduste määramiseks. Mudelpuud mõõdistati ja analüüsiti, kasutades varem väljatöötatud metodoloogiat (Rosenvald et al. 2014). Puud jagati 4 sektsiooniks: kolm esimest sektsiooni saadi elusvõra tüve jagamisel kolmeks võrdse pikkusega osaks, alates ladvast; oksavaba tüvi moodustas neljanda sektsiooni. Igas sektsioonis eraldati lehed, jooksva aasta võrsed, vanemad elus oksad, kuivanud/surnud oksad ning tüvi. Igas võrasektsioonis loendati oksad. Fraktsioonide kuivkaalud määrati peale konstantse kaaluni kuivatamist +65° C juures.

Puidutiheduse ja koore protsendi määramiseks võeti värskest raiutud mudelpuudelt iga tüvesektsiooni algusest proovikehad pikkusega 10 cm. Proovikehadelt eemaldati koor ning kooreta puiduosa ruumala (maht) määrati hüdrostaatilisel ehk nn uputamismeetodil (Savi 2010). Seejärel kuivatati koor ja puit +65° C juures ning peale kaalumist määrati koore %. Seejärel kuivatati puidu proovikehad edasi 105 °C juures ning kaaluti uuesti. Igale proovikehale arvutati puidutihedus lähtudes värskest raiutud ruumalast ja 105 °C kuivatamisel saadud kuivkaalust. Kogu mudelpuu puidutihedus arvutati kaalutud keskmisena, võttes kaaluks tüvesektsiooni kuivkaalu.

Kolme alumise sektsiooni tüvepuidust eraldati alamproovid toitainete (N, P, K), tselluloosi, hemi-tselluloosi ja ligniini määramiseks. Suurendatud õhuniiskuse mõju hindamisel kasutati puu kaalutud keskmise tiheduse ja puidu keemilise koostise andmeid.

Eesmärk 2: tulemused

Biomassi allokatsioon puu maapealsete osade vahel oli üldiselt sarnane (Tabel 3), välja arvatud asjaolu, et suurendatud õhuniiskuse tingimustes oli puutüvede kooreprotsent kõrgem (Joonis 12). Tüve diameetri ja erinevate fraktsioonide biomasside seost kirjeldavad allomeetrilised võrrandid reeglina ei sõltunud katsetööstlusest kuid erandiks oli okste osakaal, mis niiskes õhus kasvanud puudel suurenes diameetri kasvades kiiremini kui kontrollis (Joonis 13). Ka okste arv elusvõra jooksva meetri kohta oli niisutuses suurem (Tabel 3).

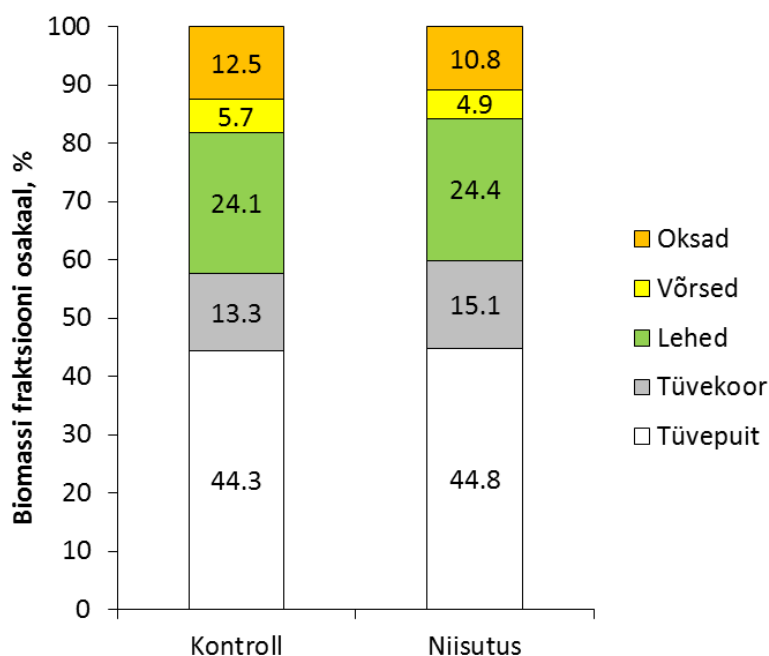
Makrotoitainete sisaldused suvel langetatud mudelpuude tüvepuidus ei sõltunud katsetööstlusest (Tabel 3). 1. katseperioodi lõpus analüüsiti talvitumisperioodil langetatud mudelpuid ja siis oli niiskes õhus kasvanud puude tüvepuidus suurem N ja P sisaldus (Tullus et al. 2014), mis viitab nii suuremale parenhüümirakkude (peamiselt säsiikiirtes) hulgale kui ka neis talvel säilitatavate varuainete kogusele. Teoreetiliselt tähendab see 3–6% suuremat N ja P ärakannet talvel toimuva energiapuidu raie korral (Tullus et al. 2014).

Tüvepuidu tihedus ei sõltunud katsetööstlusest ja oli 7-aastastel mudelpuudel keskmiselt 0,391 g/cm³, mis on madalam kui regioonis keskmiselt raieküpsetele kaskedel: 0,412-0,650 g/cm³ (Kasesalu 1965, Repola 2006, Johansson 2007)

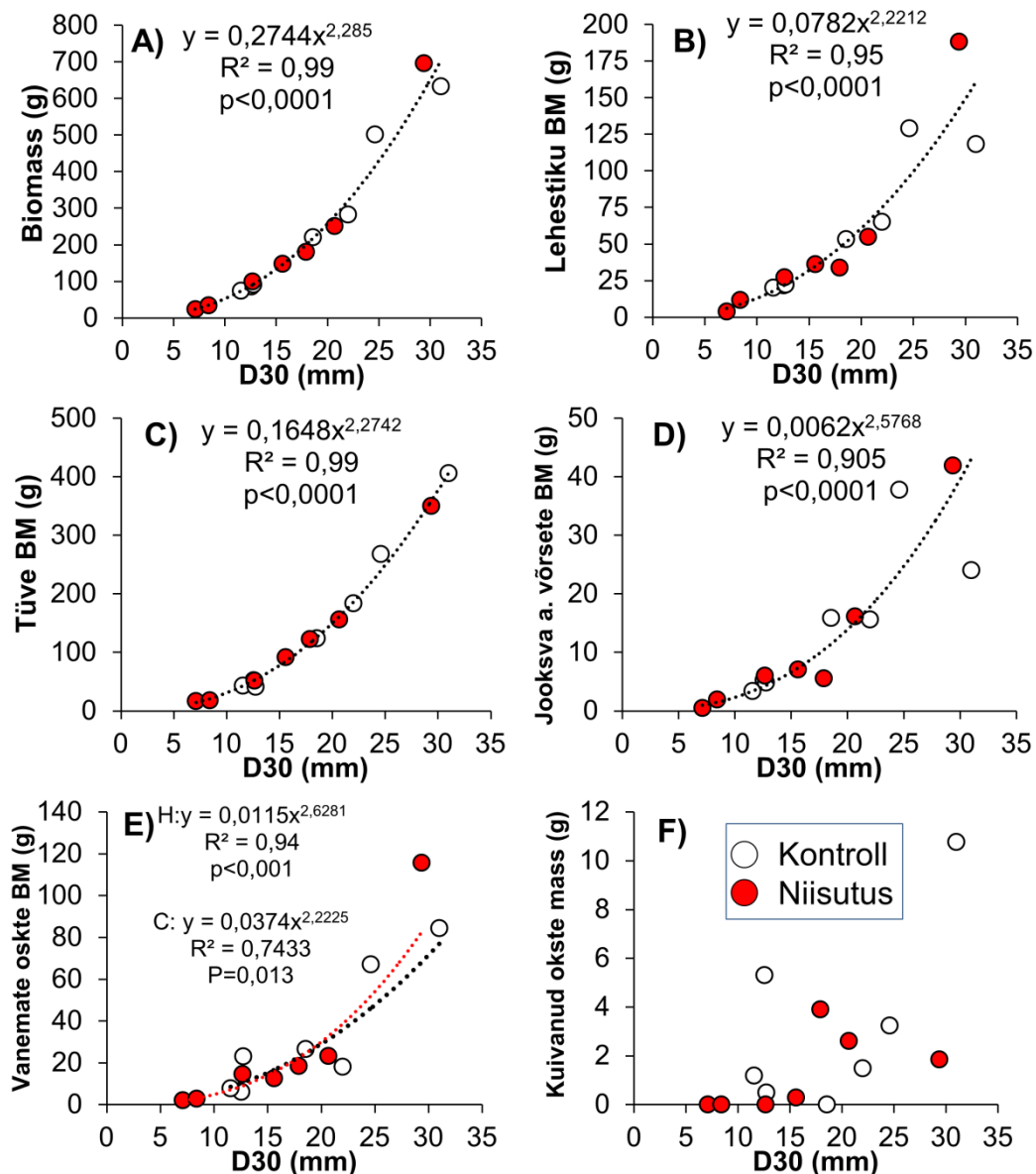
Puidurakkude struktuursete süsivesikute analüüs näitas, et niiskemas õhus kasvanud puude puidus oli tselluloosisisaldus väiksem, kuigi absoluutarvudes oli see erinevus väike (Tabel 3).

Tabel 3. Mudelpuudel määratud tunnuste võrdlus suurendatud õhuniiskuse ja kontrollpuistute vahel

Tunnus	Kontroll	st.viga	Niisutus	st. viga	Erinevus (niisutus-kontroll)	Suhteline erinevus, %	p
Elusvõra suhteline pikkus (%)	76.5	2.5	71.2	3.7	-5.3	-7.0	0.26
Tüve osakaal maapealsest biomassist (%)	57.7	2.6	59.9	3.2	2.2	3.8	0.607
Koore osakaal tüvest (%)	23.1	0.5	25.3	0.7	2.2	9.4	0.026
Lehtede osakaal maapealsest biomassist (%)	24.1	1.0	24.4	2.2	0.3	1.4	0.890
Võrsete osakaal maapealsest biomassist (%)	5.7	0.5	4.9	0.6	-0.8	-14.6	0.323
Vanemate okste osakaal maapealsest biomassist (%)	12.5	2.4	10.8	1.3	-1.7	-13.6	0.536
Okste arv elusvõra jooksva meetri kohta	14	0.9	18	1.0	4	25.5	0.020
Puidutihedus (g/cm ³)	0.389	0.005	0.393	0.009	0.003	0.8	0.749
Tüvepuidu koostis:							
N (%)	0.24	0.007	0.24	0.010	-0.01	-2.3	0.653
P (%)	0.09	0.003	0.09	0.002	0.00	-0.1	0.985
K (%)	0.15	0.008	0.14	0.006	-0.01	-6.6	0.344
Tselluloos (%)	57.9	0.3	55.9	0.8	-2.0	-3.4	0.036
Hemitselluloos (%)	23.5	0.6	24.4	1.1	0.9	3.9	0.483
Ligniin (%)	12.2	0.4	12.9	0.6	0.7	5.8	0.370



Joonis 12. Mudelpuude biomassi suhteline jaotus puu maapealsete osade vahel



Joonis 13. Erinevate biomassi fraktsioonide ja tüve diameetri (D30) mittelineaarsed seosed. Juhul kui seos sõltus ($p < 0,05$) katsetötlusest on esitatud kontroll (C) ja suurendatud õhuniiskuse (H) tingimustes kasvanud puude jaoks eraldi seosed.

Esimese katseperioodi varemavaldatud tulemused: kuigi esimestel katseaastatel oli kaskede puidutihedus niiskes õhus väiksem (Sellin et al. 2013), siis viimasel katseaastal langetatud puude tüvepuidu tiheduses enam usaldusväärseid erinevusi ei tuvastatud (Tullus et al. 2014). Esimese katseperioodi puude biomassi jaotus maapealsete osade (tüvi, oksad, lehed) vahel ei sõltunud tötlusest, kuid maa-aluses osas oli niiskes õhus kasvanud kaskedel suurem peenjuurte biomass (Rosensvald et al. 2014).

Eesmärk 2: rakenduslikud järeldused

- Biomassi produktsiooni ja puiduomaduste analüüs ei näidanud statistiliselt väga olulisi ($p < 0.01$) suurendatud õhuniiskusest põhjustatud muutusi.
- Suurendatud õhuniiskuse tingimustes oli puutüvede kooreprotsent kõrgem, okslikkus suurem ja tselluloosisisaldus väiksem. Kõrgem kooresisaldus viitab suuremale tuhasusele ja põletamisel eralduvate saasteainete kogusele kase biomassi energiapiduna kasutamisel. Okslikkus kahandab vineeripaku kvaliteeti ja suurendab laasimise vajadust.
- Kaskede tüvepuidu tihedus (keskmiselt $0,391 \text{ g/cm}^3$) oli suhteliselt madal, mis on iseloomulik noortele viljakal mullal kasvavatele puudele, aga väiksem raieküpsete metsamaa kaskede puidutihedusest. Suurendatud õhuniiskus ei mõjutanud puidutihedust.
- Suurendatud õhuniiskus ei mõjutanud tüvepuidu makrotoitainete sisaldust suvel. Varasemad katsetulemused näitasid, et teoreetiliselt võib suurenev õhuniiskus tähendada suuremat toitainete ärakannet talvise raie korral, sest varuainete hulk tüvepuidus kasvab.

Eesmärk 3: analüüsida suurendatud õhuniiskuse mõju mullaviljakusele ja toitainete ringlusele

Eesmärk 3: meetodika

2016. ja 2017. a kasvuperioodi teisel poolel viidi läbi lehtede varisemise dünaamika analüüs. Augusti alguses paigaldati igasse vaatluse all olevasse katsepuistusse kaks varisekorje kasti suurusega 54cm x 38cm. Kastide paigaldamisel korjati nende alla jäävalt maapinnalt sinna varem langenud varis. Varisekaste tühjendati kahenädalase intervalliga. Varise kuivkaal määrati peale kuivatamist $+65 \text{ }^\circ\text{C}$ juures konstantse kaaluni.

2016. a juulis koguti kasvavatelt puudelt võra ülemisest poolest täiskasvanud kahjustamata lehtede proovid, milles määrati toitainete (N, P, K) sisaldused. Toitainete sisaldused määrati ka 2017. a langetatud mudelpuude lehtedest ning mõlema aasta lehevarisest.

2016. a sügisel koguti mullaproovid FAHM katsepuistute mulla A-horisondist (0-10 cm), et analüüsida 10 a jooksul toimunud muutusi mullaviljakuses, võrreldes neid varem tehtud mullaproovide keemilise koostisega (TÜ rakendusökoloogia töörühma andmebaasist). Mullaproovides määrati pH_{KCl} , üld-N, orgaanilise aine sisaldus, omastatavad P, K, Ca ja Mg.

FAHM puistute mullatunnuseid võrreldi ka teiste sarnastel näivleetunud muldadel kasvavate kasekultuuride pikaajalise mullamonitooringu andmetega (EMÜ metsakasvatuse töörühma andmebaasist).

Eesmärk 3: tulemused

2017. a suvel oli niiskes õhus kasvanud kaskede lehtedes väiksem N- ja 2016. aastal väiksem P-sisaldus, võrreldes kontrollpuistute kaskedega (Tabel 4). Ka varasemad tulemused on näidanud osadel katseaastatel toitainete raskendatud kättesaadavust niiske õhuga puistutes (Sellin et al. 2013, Rosenvald et al. 2014, Sellin et al. 2017), mis võib olla osaliselt tingitud vähenenud transpiratsioonivoo tõttu aeglustunud juurte-suunalisest toitainete massivoolest mullas.

Lehevarise kogus pindalaühiku kohta ei erinenud katsetöötluste vahel kummalgi aastal. Küll aga erines varise dünaamika – niiskes õhus püsisid lehed puudel kauem ja nt hetk, mil pooled lehed olid veel varisemata saabus niiskes õhus ligi 3 nädalat hiljem (Joonis 14). Sama tulemus saadi ka 1. katseperioodil, kui kohalikku päritolu kased langetasid kõigil mõõtmisaastatel niiskemas õhus lehed hiljem (Godbold et al. 2014). Pikem kasvuperiood võimaldas arvatavasti efektiivsemat N retranslokatsiooni enne lehtede langetamist ja arvatavasti seetõttu oli ka varisenud lehtede N-sisaldus niiskes õhus 2017. a väiksem (Tabel 4). Lehevarisesse seotud toitainete kogused olid niisutuses keskmiselt väiksemad kui kontrollis, aga vastavad erinevused polnud statistiliselt olulised.

Peale 10-aastast katseperioodi oli suurendatud õhuniiskusega puistute mulla pH kõrgem kui kontrollpuistutes (Tabel 5). Seejuures oli pH suurenenud kõigis FAHM puistutes, aga niisutuses oli muutus suurem (Tabel 6, Joonis 15). Vastupidi sellele on endistele põllumaadele rajatud kasekultuurides mulla pH sama pika perioodi jooksul enamasti alanenud. Põhjuseks on arvatavasti erinev lupjamise praktika, sest mujal oli pH enne metsastamist u 6 (tõstetud lupjamisega), aga FAHMil u 4,5. Lupjamise mõju puudumist näitab ka FAHM katseala mulla väiksem Ca sisaldus, võrreldes sarnaste põllumuldadega. Tulemustest (Joonis 15) võib järeldada, et põllumaal on kaskedele optimaalne mulla pH on u 5 ja selle suunas ka puud oma juurte keskkonda kujundavad. Peenjuurte suurem biomass mulla huumushorisondis niiske õhu korral (Rosenvald et al. 2014) võimaldas kaskedel ka risosfääri kiiremini mõjutada.

Mulla N, P, K ja Ca sisaldus ei erinenud 2016. aasta mullamonitoringu ajal oluliselt kontrolli ja suurendatud õhuniiskusega alade vahel (Tabel 5). Kuna aga katsealal esines teatav mullatingimuste varieeruvus, siis 10 aasta jooksul toimunud muutused toitainete sisalduses näitasid mõningaid erinevusi katsevariantide vahel (Tabel 6). Mulla ülakihi N-sisaldus suurenes niisutuses kuid jäi kontrollis samaks (Tabel 6). Arvatavasti on suurendatud õhuniiskuse korral kõrgemana püsivast mullaniiskusest tulenevalt mineraliseerumine aeglasem, millele viitab vähenenud mullahingamine (Kukumägi et al. 2014). Samal põhjusel võis suurendatud õhuniiskusega puistute mulla Mg sisaldus olla 2016. a suurem, paraku ei ole võimalik analüüsida Ca ja Mg muutusi, sest varem pole võrreldava meetodikaga analüüse tehtud ja vastavaid muutusi tuleb jälgida edaspidi. Mulla omastatava P sisaldus näitas nii aastate kui katsevariantide vahel väga suurt varieeruvust ning edasist uurimist vajab P erinevate vormide sisaldus ja suhe mullas.

Kontrollpuistute mulla orgaanilise aine ja seega ka C-sisaldus (tuletatud org. ainekasutades koefitsienti 0,58) vähenes 10 aastaga oluliselt, kuid suurendatud õhuniiskuse korral püsis see stabiilsena (Tabel 6, Joonis 15). Seega ökosüsteemi (muld + alustaimestik + puud) tasemel on niiskema õhu tingimustes kasvavate noorte arukasemetsade C salvestamise võime intensiivsem, mida kinnitas ka 1. katseperioodi andmete põhjal tehtud C bilansi analüüs (K. Lõhmus, avaldamata käsikiri).

Üldiselt näitas C:N suhe (ca 12) väga häid mineraliseerumistingimusi nii kontrollis kui suurendatud õhuniiskusega puistutes.

Tabel 4. Arukase lehtede toitainete sisaldused ja retranslokatsioon enne varisemist ning lehevarise kogused FAHM suurendatud õhuniiskusega ja kontrollipuistutes

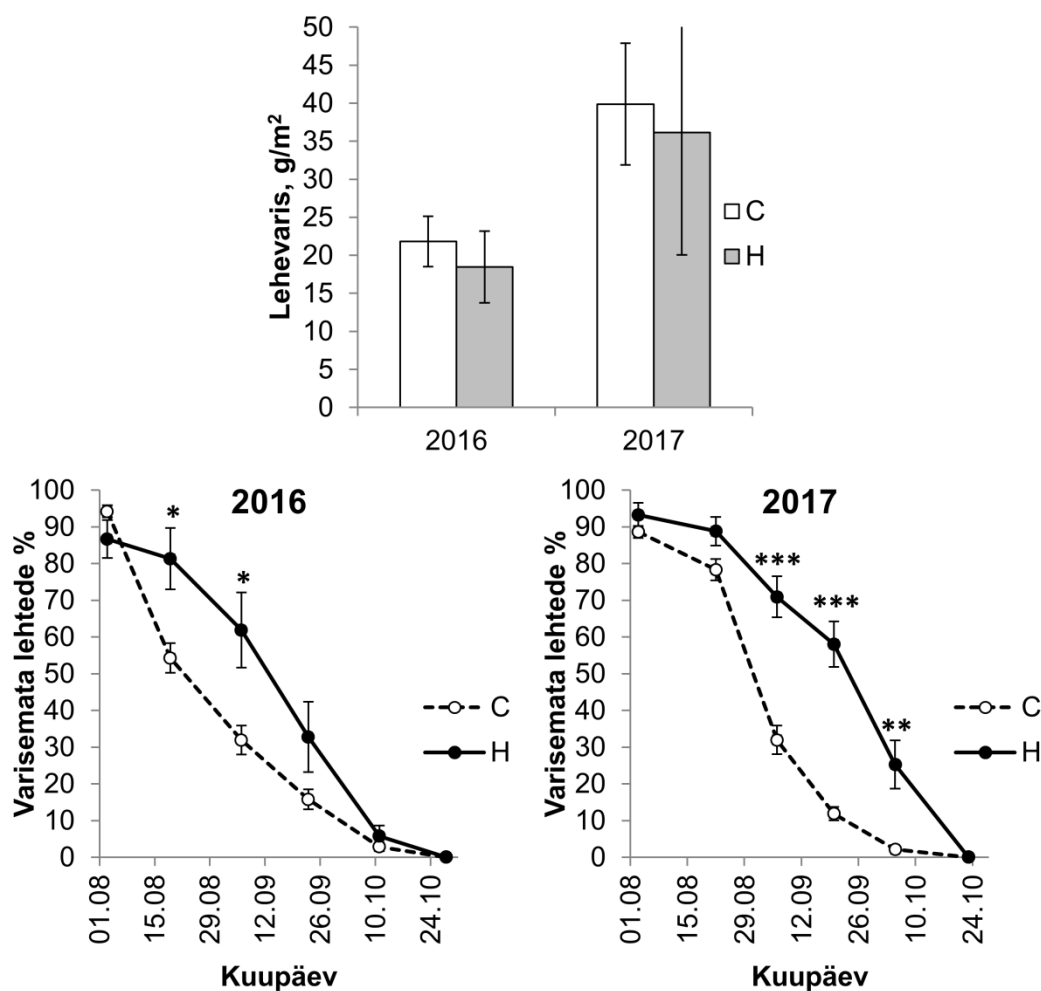
Tunnus	Kontroll	st. viga	Niisutus	st. viga	Erinevus	Suhteline erinevus, %	p
Täiskasvanud lehed suvel							
2016 N (%)	2.8	0.10	2.7	0.05	-0.05	-1.8	0.674
2017 N (%)	2.1	0.07	1.8	0.10	-0.29	-13.6	0.032
2016 P (%)	0.50	0.03	0.40	0.02	-0.10	-19.5	0.028
2017 P (%)	0.38	0.04	0.33	0.01	-0.06	-14.7	0.180
2016 K (%)	0.80	0.03	0.74	0.02	-0.06	-7.6	0.142
2017 K (%)	0.73	0.04	0.65	0.05	-0.08	-11.4	0.250
Varisenud lehed							
Lehevaris 2016 (g/cm ²)	21.8	3.6	18.5	5.1	-3.4	-15.4	0.601
Lehevaris 2017 (g/cm ²)	39.9	8.0	36.1	16.1	-3.7	-9.4	0.851
2016 N (%)	1.7	0.07	1.5	0.06	-0.18	-10.7	0.064
2016 N retranslokatsioon (%)	38.3	1.93	44.0	1.74	5.74	15.0	0.052
2016 N varis (kg/ha)	3.71	0.54	2.72	0.62	-0.98	-26.5	0.261
2017 N (%)	1.45	0.06	1.23	0.07	-0.22	-14.9	0.049
2017 N retranslokatsioon (%)	31.11	3.75	33.03	4.05	1.91	6.2	0.741
2017 N varis (kg/ha)	5.75	1.26	4.27	2.01	-1.49	-25.8	0.544
2016 P (%)	0.21	0.02	0.19	0.01	-0.02	-9.5	0.283
2016 P retranslokatsioon (%)	57.17	1.98	51.52	2.91	-5.65	-9.9	0.140
2016 P varis (kg/ha)	0.46	0.08	0.35	0.10	-0.11	-23.0	0.431
2017 P (%)	0.31	0.02	0.27	0.02	-0.04	-13.7	0.085
2017 P retranslokatsioon (%)	17.48	5.82	22.22	5.20	4.74	27.1	0.577
2017 P varis (kg/ha)	1.26	0.31	0.99	0.51	-0.27	-21.2	0.664
2016 K (%)	0.31	0.02	0.34	0.04	0.03	11.1	0.460
2016 K retranslokatsioon (%)	61.30	3.78	53.78	5.53	-7.51	-12.3	0.288
2016 K varis (kg/ha)	0.65	0.09	0.61	0.17	-0.04	-6.1	0.847
2017 K (%)	0.39	0.01	0.34	0.02	-0.05	-13.9	0.053
2017 K retranslokatsioon (%)	46.75	4.43	46.29	5.48	-0.46	-1.0	0.951
2017 K varis (kg/ha)	1.56	0.34	1.34	0.73	-0.23	-14.5	0.784

Tabel 5. FAHM katsepuistute mulla keemilised karakteristikud

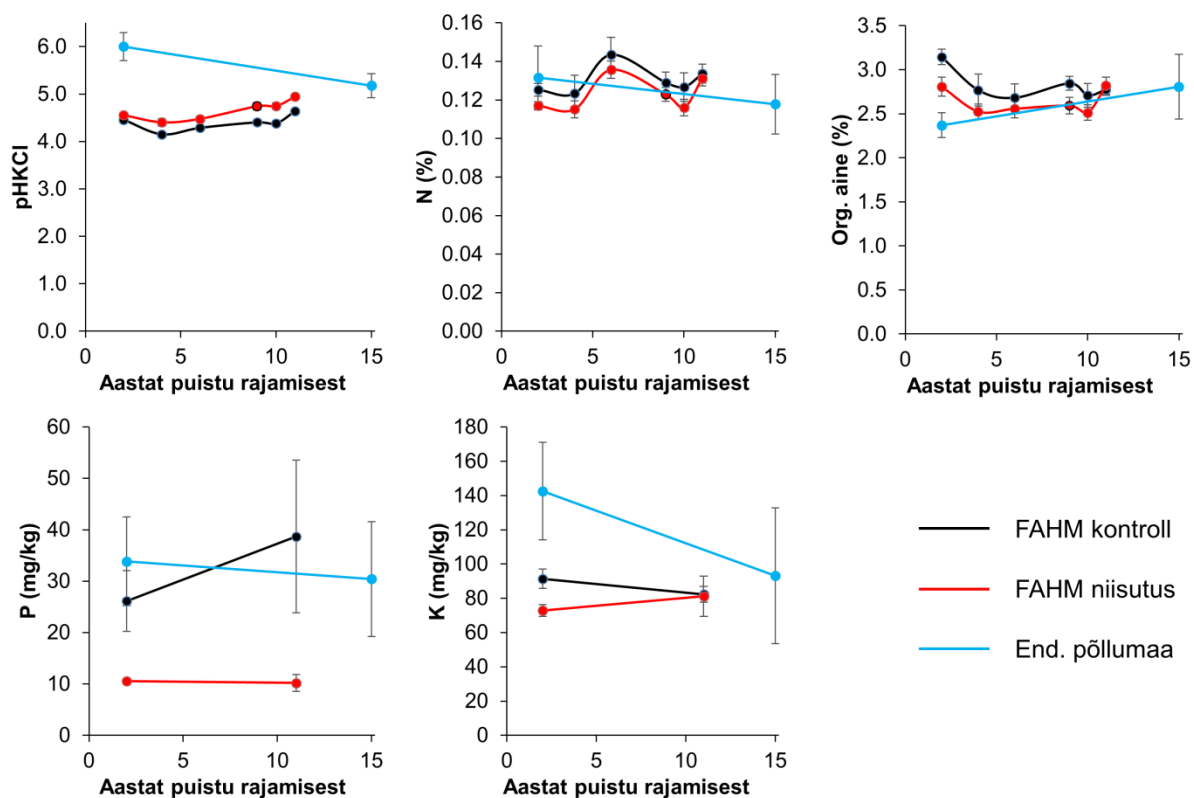
Tunnus	Kontroll	st. viga	Niisutus	st. viga	Erinevus	Suhteline erinevus, %	p
pH _{KCl}	4.64	0.03	4.94	0.04	0.30	6.50	0.000
Üld N, %	0.13	0.00	0.13	0.00	0.00	-1.77	0.719
Orgaaniline aine, %	2.78	0.07	2.82	0.09	0.04	1.55	0.719
C, %	1.61	0.04	1.63	0.05	0.02	1.55	0.719
C:N	12.08	0.24	12.46	0.24	0.38	3.11	0.295
Omastatav P, mg/kg	38.70	14.83	10.22	1.67	-28.47	-73.59	0.086
Omastatav K, mg/kg	82.30	4.54	81.26	11.77	-1.04	-1.27	0.936
Omastatav Ca, mg/kg	439.84	15.81	461.18	16.85	21.34	4.85	0.377
Omastatav Mg, mg/kg	82.82	4.27	97.40	4.09	14.57	17.60	0.033

Tabel 6. Mulla keemiliste tunnuste muutused (Δ) FAHM katsepuistutes perioodil 2007-2016

Tunnus	Kontroll	st. viga	p	Niisutus	st. viga	p
Δ pH	0.18	0.05	0.017	0.39	0.02	0.000
Δ N, %	0.008	0.008	0.339	0.014	0.004	0.012
Δ Orgaaniline aine, %	-0.37	0.13	0.034	0.01	0.17	0.946
Δ C, %	-0.21	0.07	0.034	0.01	0.10	0.946
Δ C:N	-2.46	0.28	0.000	-1.44	0.51	0.037
Δ P, mg/kg	12.57	9.86	0.258	-0.34	2.08	0.878
Δ K, mg/kg	-9.08	8.99	0.359	8.37	8.75	0.383



Joonis 14. Arukase lehevarise kogused ja lehtede varisemise dünaamika FAHM katsepuistutes (C- kontroll, H-niisutus) ning vastavaks kuupäevaks veel varisemata lehtede osakaalu erinevuse statistiline olulisus: $p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$, $p < 0,001^{***}$



Joonis 15. Mulla keemiliste karakteristikute muutused FAHM katsepuistutes ning mujal endiste põllumaade kasekultuurides 10-15 aasta jooksul peale metsastamist

Eesmärk 3: rakenduslikud järeldused

- Suurenev õhuniiskus muudab kaselehtede varisemise dünaamikat ja lehed püsivad sügisel kauem, mis võimaldab kauem fotosünteesida ja paremat toitainete retranslokatsiooni.
- FAHMi ja teiste endiste põllumaade kasekultuuride tulemuste põhjal on optimaalne pH kasele endistel põllumuldadel umbes 5. Kased suudavad edukalt muuta mulla pH-d endale optimaalseks ja suurendatud õhuniiskuse tingimustes toimub see muutus kiiremini.
- Suurendatud õhuniiskus ei põhjustanud makrotoitainete (N, P, K) kontsentratsioonide vähenemist mullas.
- Suurendatud õhuniiskuse tingimustes endisel põllumullal kasvavad noored arukasemetsad on süsinikku salvestavad ökosüsteemid, samas kui tava (kontroll) tingimustes esines C-varu vähenemine mulla ülakihis.
- Suurendatud õhuniiskuse tingimustes väheneb transpiratsioon ja mulla veevarude ammendumine kasvuperioodil on aeglasem. Antud asjaolu omab olulist positiivset mõju põuastel kasvuperioodidel samas kui sademeterohketel aastatel võib pikenev liigniiske ja anaeroobste tingimustega periood põhjustada puudel kasvustressi.

Aruande sissejuhatuses ja eesmärkide 1-3 alapunktides kasutatud allikad

- Godbold D, Tullus A, Kupper P *et al.* (2014). Elevated atmospheric CO₂ and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* × *tremuloides*. *Annals of Forest Science*, 71, 831–842.
- Hansen R, Mander Ü, Soosaar K *et al.* (2013). Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecology*, 28, 637–649.
- Hanso M, Drenkhan R (2010). Two new Ascomycetes on twigs and leaves of Silver birches (*Betula pendula*) in Estonia. *Folia Cryptog Estonica* 47:21-26
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Core Writing Team, Pachauri RK, Meyer LA), PP. 12. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jaagus J (2006). Climatic changes in Estonia during the second half of the 20th century in relationship with changes in large-scale atmospheric circulation. *Theoretical and Applied Climatology*, 83, 77–88.
- Johansson, T. (2007). Biomass production and allometric above and below-ground relations for young birch stands planted at four spacings on abandoned farmland. *Forestry*, 80, 41-52.
- Kasesalu, A. (1965). Kasepuidu füüsikalise-mehaanilistest omadustest erinevates kasvukohatüüpides [Physical-mechanical properties of birch timber in different site types]. *Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused*, 4, 149-157.
- Kiviste, A. (1997). Eesti riigimetsa puistute kõrguse, diameetri ja tagavara vanuseridade diferentsmudel 1984.-1993. aasta metsakorralduse andmeil. Eesti Põllumajandusülikool. Teadustööde kogumik. 189, 63-75.
- Kellomäki S, Peltola H, Nuutinen T, Korhonen KT Strandman H (2008). Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 2341–2351.
- Keskkonnaagentuur (2017). Aastaraamat Mets 2016, 293 lk.
- Kokk, R. (1995). Muldade jaotumus ja omadused. - Raukas, A. (toim.) Eesti. Loodus. (Estonia. Nature). Tallinn, Valgus, 430-439.
- Kont A, Jaagus J, Aunap R (2003). Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change*, 36, 1–15.
- Kukumägi M, Ostonen I, Kupper P, Truu M, Tulva I, Varik M, Aosaar J, Sõber J, Lõhmus K (2014). The effects of elevated atmospheric humidity on soil respiration components in a young silver birch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 194:167–174.
- Kupper P, Sõber J, Sellin A *et al.* (2011). An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany*, 72, 432–438.

Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE *et al.* (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146, 69–83.

Lutter, R. (2017). Growth development and ecology of midterm hybrid aspen and silver birch plantations on former agricultural lands (Keskealiste hübriidhaava- ja arukaseistandike kasvukäik ning ökoloogia endistel põllumajandusmaadel), Eesti Maaülikool, doktoritöö.

Lutter R, Tullus A, Kanal A, Tullus T, Vares A, Tullus H (2015). Growth development and plant-soil relations in midterm silver birch (*Betula pendula* Roth) plantations on previous agricultural lands in hemiboreal Estonia. *European Journal of Forest Research*, 134, 653–667.

Lõhmus, E. (2004). Eesti metsakasvukoatüübid (Estonian forest site types). Eesti Loodusfoto, Tartu, 80 lk.

Parts K, Tedersoo L, Lõhmus K, Kupper P, Rosenvald K, Sõber A, Ostonen I (2013). Increased air humidity and understory composition shape short root traits and the colonizing ectomycorrhizal fungal community in silver birch stands. *Forest Ecology and Management*, 310, 720–728.

Repola, J. (2006). Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density. *Silva Fennica*, 40(4), 673–685.

Rosenvald K, Tullus A, Ostonen I *et al.* (2014). The effect of elevated air humidity on young silver birch and hybrid aspen biomass allocation and accumulation – Acclimation mechanisms and capacity. *Forest Ecology and Management*, 330, 252–260.

Savi, H. (2010). Pikaajalise ladustamise mõju kase küttepuidu mahumassile ja kõvadusele. Eesti Maaülikool, magistratöö, 88 lk.

Sellin A, Tullus A, Niglas A, Õunapuu E, Karusion A, Lõhmus K (2013). Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecological Research*, 28, 523–535.

Sellin A, Rosenvald K, Õunapuu-Pikas E, Tullus A, Ostonen I, Lõhmus K (2015). Elevated air humidity affects hydraulic traits and tree size but not biomass allocation in young silver birches (*Betula pendula*). *Front Plant Sci* 6:860.

Sellin, A.; Alber, M.; Keinänen, M.; Kupper, P.; Lihavainen, J.; Lõhmus, K.; Oksanen, E.; Sõber, A.; Sõber, J.; Tullus, A. (2017). Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: possible mechanisms behind the growth retardation. *Regional Environmental Change*, 17 (7), 2135–2148.

Torga, R.; Mander, Ü.; Soosaar, K.; Kupper, P.; Tullus, A.; Rosenvald, K.; Ostonen, I.; Kutti, S.; Jaagus, J.; Sõber, J.; Maddison, M.; Kaasik, A.; Lõhmus, K. (2017). Weather extremes and tree species shape soil greenhouse gas fluxes in an experimental fast-growing deciduous forest of air humidity manipulation. *Ecological Engineering*, 106, 369–377.

Trnka M, Olesen JE, Kersebaum KC *et al.* (2011). Agroclimatic conditions in Europe under climate change. *Global Change Biology*, 17, 2298–2318.

Truu, M., Ostonen, I., Preem, J.K., Lõhmus, K., Nõlvak, H., Ligi, T., Rosenvald, K., Parts, K., Kupper, P., Truu, J. (2017). Elevated air humidity changes soil bacterial community structure in the silver birch stand. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1–15.

Tullus A, Sellin A, Kupper P *et al.* (2014). Increasing air humidity - a climate trend predicted for northern latitudes - alters the chemical composition of stemwood in silver birch and hybrid aspen. *Silva Fennica*, 48, 1–16.

Tullus, A.; Kupper, P.; Kaasik, A.; Tullus, H.; Lõhmus, K.; Sõber, A.; Sellin, A. (2017). The competitive status of trees determines their responsiveness to increasing atmospheric humidity – a climate trend predicted for northern latitudes. *Global Change Biology*, 23 (5), 1961–1974.

Vares, A. (2005). The Growth and Development of Young Deciduous Stands in Different Site Conditions. A Thesis for applying for the degree of Doctor of Philosophy in Forestry. Tartu, 159 p.

Eesmärk 4: koostada teaduskirjanduse ülevaade kliimamuutuste mõjust meie regiooni olulisematele lehtpuudele

Eesmärk 1: metoodika

Kirjandusraporti eesmärgiks on anda ülevaade arukase ja teiste meie regiooni metsanduses oluliste lehtpuude (sookask, sanglepp, hall lepp, harilik haab ja neile lähedased Põhja-Ameerika liigid: kollane ja paberikask, ameerika haab) reaktsioonist kliimamuutusele, tuginedes eelkõige rahvusvahelistes eelretsenseeritavates *Web of Science*'is refereeritavates teadusajakirjades avaldatud tulemustele. Mõne üksiku erandiga on analüüsitud kaasaegsemaid teadusartikleid, mis on avaldatud peale 2000. aastat.

Kirjanduse ülevaade

Üldised kliimamuutuse mõjud

Kliimamuutuse tulemusel ennustatakse mitmeid puude kasvule soodsaid arenguid Põhja-Euroopa keskkonnatingimustes: keskmine õhutemperatuur tõuseb ja kasvuperiood pikeneb, CO₂ kontsentratsioon õhus suureneb, aineringe kiireneb, sademete hulk jääb samaks või kasvab (Saxe et al. 2001, Lindner et al. 2010, 2014). Selle tulemusel peaks paljude puuliikide areaalid liikuma põhja suunas, kusjuures varasuktsessioonilised liikide (nagu kased ja haavad) levik on kiirem (Meier et al. 2012).

Negatiivseteks arenguks on O₃ kontsentratsiooni suurenemise maapinnalähedases õhukihis, mis tekitab puudel kasvustressi ning võib tulevikus märkimisväärselt vähendada kogu Põhja regiooni metsade süsiniku talletamise võimet (Wittig et al. 2009), kevadiste külmakahjustuste sagenemine tulenevalt varasemast kasvuperioodi algusest (Oksanen et al. 2005a), tingimused paranevad ka paljude patogeeni levikuks (La Porta et al. 2008) ja sagenevad ekstreemsed ilmaolud (põuad, liigniisked perioodid, tormid, üleujutused, intensiivsed sademed, kuumalained jne). Eeldatavalt mõjutab tormide sagenemine Läänemere regioonis negatiivselt rohkem okaspuid, kuna lehtpuudel on tormide sagedasema esinemise perioodil lehed varisenud ja nende vastupanu tuulele seega suurem (Smith et al. 2008). Lühenev ja soojenev talveperiood võib anda ebasoodsaid signaale puude talvitumisperioodil (nt põhjustada liiga varajast kasvuprotsessi käivitumist, mille tulemusel kulutatakse varuaineid ja puud nõrgenevad stressorite suhtes).

Teoreetiliselt peaks CO₂ kontsentratsiooni tõus mõjuma puude kasvule soodustavalt, sest fotosünteesi intensiivsus ei ole praeguse CO₂ taseme juures veel oma maksimumi saavutanud. Reeglina on kõik lühiajalised katsed näidanud positiivset mõju kasvule kuid pikaajaliste uuringute tulemused on vastukäivamad - sageli on juurdekasvu suurendav mõju aja jooksul vähenenud või kadunud, reeglina põhjustab seda õhulõhede juhtivuse ja tiheduse järkjärguline vähenemine kõrge CO₂ kontsentratsiooni tingimustes (Ainsworth & Rogers 2007, Possen et al. 2011, Kawaguchi et al. 2012).

Kased

Kliimamuutuse tulemusel ennustatakse, et nii aru- kui ka sookase areaal laieneb põhja suunas (Hemery et al. 2010) ja kased suudavad tuleviku soojema kliimaga hästi kohaneda (Rousi et al. 2012, Torssonen et al. 2015). Praegustes tingimustes piiravad põhja regioonides madalad temperatuurid kase kasvu ja levikut enam kui okaspuudel (Aphalo et al. 2006). Seega kliima

soojenedes saab kase/okaspuu metsade proportsioon muutuda kase kasuks eeldusel, et ka pinnase temperatuurid talvel tõusevad ja külmumine väheneb ning ainult keskmise õhutemperatuuri tõusu korral kaskede osatähtsuse suurenemist eeldada ei saa (Aphalo et al. 2006). Kliima niiskemaks muutumine peaks kasele sobima, märjemas mullatingimused võiks soodsamalt mõjuda iseäranis sookase levikule (Hemery et al. 2010).

Suurbritannias, *BangorFACE* katses selgitati suurendatud CO₂ kontsentratsiooni (580 ppm) mõju kuni 4-aastaste lehtpuude biomassiproduksioonile (Smith et al. 2013). Monokultuurides suurenes produktsioon arukaskedel +16% ja sangleppadel +29%, segakultuuris suurenes kaskede produktsioon +7% ja leppadel +10%. Segakultuuris (kus oli ka varjuliigina hrl. pöök) oli antud juhul produktsiooni suurenemine väiksem, kuna mõlema liigi kasv oli nuginii optimaalsele lähedasem, sest valgusnõudlike liikide võrad olid paremini valgustatud. Kaskede kasvu positiivne reaktsioon CO₂ suurenemisele on ootuspäraselt seda tugevam, mida parem on toitainete kättesaadavus (Zhang et al. 2006).

Arukase kloonide reaktsiooni ca 1-kraadise keskmise temperatuuri tõusule uuriti erinevate mulla veerežiimide korral: 1) 20-30%, 2) 40-50% ja 3) >60% potentsiaalsest omastatava vee varust. Veedefitsiit suurendas juurte osakaalu maapealse osa kasvu vähendamise hinnaga, seejuures sõltus reaktsioon ka genotüübist; temperatuuri tõus normaalsete niiskustingimuste korral ei mõjutanud biomassi allokatsiooni (Kasurinen et al. 2016). Sama katsedisainiga uuriti kase reaktsiooni mulla niiskustingimustele (ilma temperatuuri tõusuta) ning selgus, et defitsiidi korral oli kasv ca 50% väiksem kui normaalolude juures, ning niiskemates tingimustes paranes produktsioon ligi 30% (Possen et al. 2011). Kasvuhoonekatses Kanada kase (*Betula papyrifera*) 1-aastaste seemikutega vähendas 20-nädalane veedefitsiit (35% mulla veevaru) juurte ja maapealse osa kasvukiirust ja produktsiooni ligi 50% ning suurendas suremust 30-40% (Gao et al. 2017). 1-aastase kollase kase (*Betula alleghaniensis*) seemikud reageerisid mõõdukale veedefitsiidile (45% mulla potentsiaalsest veevarust) 4 kuu jooksul ca 40% biomassi produktsiooni vähenemisega, kõrguse ja diameetri kasv vähenes vastavalt 19% ja 16% (Rasheed & Delgrange 2016).

Kase reaktsioon ja tundlikkus kliimamuutusega kaasnevatele eeldatavalt negatiivsetele tingimustele (nt suurenev O₃ kontsentratsioon ja kevadised külmakahjustused) varieerub suuresti sõltuvalt genotüübist. Kasepopulatsioonidel on suur kliimamuutusega kohanemise võime, sest sageli leidub antud stressoriga paremini kohanenud („eel-adapteerunud“) isendeid (Oksanen et al. 2005a). Kõrge O₃ negatiivne mõju kasele on väiksem kui suureneb ka CO₂ kontsentratsioon ja sageli esineb nende kahe teguri koostoimel taandav efekt, mille tulemusel summaarselt puude kasv ei muutugi (Riikkonen et al. 2004, Oksanen et al. 2005b, Kawaguchi et al. 2012).

Ennustatakse, et tuleviku kliimas suureneb meie regioonis hariliku külmavaksiku (*Operophtera brumata*) kahjustuse esinemine kaskedel (Hagen et al. 2007).

Metsamajanduslik simulatsioon näitas, et tuleviku kliimas muutuvad meie regioonis optimaalsed harvedus- ja lõppraie ajad kasemetsades praegusega võrreldes varasemaks (Zubizarreta-Gerendiain et al. 2015).

Lepad

Kliima soojenemisega kaasnev õhu- ja mullaniiskuse suurenemine (sh üleujutuste sagenemine ja üleujutatavate alade laienemine) peaks sanglepale olema soodne, samas kui põuaperioodide sagenemine võib mõjuda negatiivselt (Hemery et al. 2010). Leppade sümbionitse lämmastikusidumise võime tõttu võib eeldada, et nende reaktsioon kasvu soodustavatele muutustele (suurenev CO₂ kontsentratsioon ja temperatuur) on tugev ka piirkondades, kus N

kättesaadavus mullast on piiratud (Temperton et al. 2003). Seejuures on leitud, et lämmastiku sidumine intensiivistub suurendatud CO₂ korral iseäranis juhul kui lepad kasvavad seguste, lämmastikku mitte-siduvate puuliikidega (Tobita et al. 2016). Segapuistus võib erineva nõudlusega puuliikide vaheline konkurents kasvuressurssidele olla nõrgem, võimaldades paremaid kasvutingimusi kui (sarnase nõudlusega) liigikaaslastega konkureerides (Smith et al. 2013). Arvatavasti sel juhul saabki suurendatud CO₂ tingimustes kasvav lepp sümbioosis olevaid baktereid edukamalt fotosünteesiproduktidega varustada.

Leppasid võib tuleviku kliimatingimustes hakata enam ohustama seenhaigus, mida põhjustab *Phytophthora alni* (samast perekonnast tamme äkksurmaga), mille eosed levivad niisketes tingimustes (sh ka jõgedes, kraavides, mullavees) väga edukalt (Hemery et al. 2010).

Haavad

Haavad peaks eeldatavalt positiivselt reageerima temperatuuri (iseäranis mullatemperatuuri) suurenemisele ja niiskustingimuste paranemisele, mis mõjutab lisaks kasvule ka juurevõsude arvukust (Frey et al. 2003, Landhäusser et al. 2006). Liigniisked mullatingimused ja põud mõjutavad juurevõsude arvukust negatiivselt (Frey et al. 2003). Seejuures on leitud, et vastusena keskmise temperatuuri 1-4-kraadisele tõusule kasvuperioodil, hariliku haava seemikute kasvukiirus küll suurenes ent säilivus halvenes tunduvalt (vähenes külmakindlus), kuigi leidus ka leidus genotüüpe, mille säilivus ei muutunud (Zeps et al. 2017). Kuna haab on kloonalse levikuga (algselt seemnest kasvanud haab hakkab metsas edasi levima juurevõsude abil), siis arvatavasti põhjustab kiiresti muutuv kliima kehvemini aklimatiseeruvate kloonide järk-järgulise asendumise paremini kohanevate kloonidega. Näiteks Põhja-Ameerikas on mitmes piirkonnas sagenenud põuad ja suurem kahjustajate levik viinud vastuvõtlikumate ameerika haava kloon-puistute nõrgenemise ja lõpuks hukkumiseni (Frey et al. 2004).

Ka haavad on lühi-ajalistes katsetes reeglina näidanud kasvukiiruse tõusu suurendatud CO₂ tingimustes, nt. 1-aastaste ameerika haabade biomass suurenes vastavalt 30% ja 12% CO₂ kontsentratsioonide 540 ja 720 ppm juures (Liu et al. 2006).

Ameerika haavaga läbiviidud pikaajaline CO₂ ja O₃ suurendamise (AspenFACE) katse näitas, et puude reaktsioon antud teguritele sõltus puudevahelistest konkurentsuhetest: valitsevad puud reageerisid CO₂ suurendamisele tugevamalt ning ainult nende kasv oli mõjutatud ka peale võrade liitumist, samas kui konkurents alla jäänud puude kasv oli veel aeglasem suurendatud O₃ korral (McDonald et al. 2003). Peale võrade liitumist suutsid CO₂-suurendamisest jätkuvalt kasu saada ainult valitsevad puud ka paplitega läbiviidud katses (Calfapietra et al. 2013). Keskmiselt on haabade summaarne kasvureaktsioon samaaegselt suurendatud CO₂ ja O₃ kontsentratsioonidel olnud nii nagu kaskedelgi neutraalne (Karnosky et al. 2003).

Haabade areaali muutus (laienemine) põhja regioonides võib sõltuda ka kliimamuutuse mõjust haabadega koos kasvavatele puuliikidele ja on viiteid, et haavad laiendavad oma areaali iseäranis juhul kui nendega koos kasvavatel puudel (nt kaskedel) esineb mingil põhjusel stressireaktsioon, nt vastusena massilisele kahjurite levikule (van Bogaert et al. 2009, 2010).

Kasvusimulatsioonide põhjal peaks lühikese raieringiga majandatavad haava energiapuistud olema väga efektiivsed tuleviku suurema CO₂ sisalduse juures nii tootmise kui ka süsinikusidumise võime poolest (Lasch et al. 2010).

Rakenduslikud järeldused

- Lehtpuud suudavad reeglina kliimamuutusega edukalt kohaneda ja võib eeldada nende areaalide laienemist põhja suunas.
- Kased omavad üldiselt head aklimatiseerumisvõimet ja enamasti leidub populatsioonides genotüpe, mis reageerivad soodsatele muutustele (suurenev temperatuur, õhu CO₂ sisaldus ja niiskus) eriti hästi või ei ole negatiivsetest arengutest (suurenev O₃, sagedased põuaperioodid) nii tugevalt mõjutatud (on „eel-adapteerunud“).
- Vegetatiivsete juba eksisteerivate haavapuistute (-kloonide) kohanemine tuleviku kliimaga võib olla sõltuvalt nende adapteerumisvõimest ebahütlane. Seemnelise leviku korral peaks nii kased kui haavad varasuktsessiooniliste liikidena hästi kohanema.
- Leppade võime sümbiontselt lämmastikku siduda võib tuleviku kliimas osutada iseäranis kasulikuks teiste puuliikidega segapuistus kasvatamisel, võimaldades nii leppadel (väiksem konkurentsivõime) kui ka teistel liikidel (täiendav mulla lämmastik leppadelt) paranemiseks keskkonnatingimusi efektiivsemalt kasutada.
- Põhja- Euroopas praktiliselt puuduvad pikaajalised (noorest east vanemate) lehtpuude/puistutega tehtud kliimamuutuse mõjude eksperimendid, vaja oleks ka majanduslikult vähemtähtsate kuid mitmekesisuse seisukohast oluliste puuliikide uuringuid, ja mitme muutuva keskkonnateguri koosmõjude analüüse.

Kasutatud kirjandus

Ainsworth EA, Rogers A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30, 258–270.

Aphalo, P.J., Lahti, M., Lehto, T., Repo, T., Rummukainen, A., Mannerkoski, H. & Finér, L. (2006). Responses of silver birch saplings to low soil temperature. *Silva Fennica* 40(3): 429–442.

Calfapietra C, Gielen B, Sabatti M, De Angelis P, Miglietta F, Scarascia-Mugnozza G, Ceulemans R (2003). Do above-ground growth dynamics of poplar change with time under CO₂ enrichment? *New Phytologist*, 160, 305–318.

Frey, B. R., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M., Comeau, P. G. & Greenway, K. J. (2003). An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1169–1179.

Frey BR, Lieffers VJ, Hogg EH, Landhäusser (2004). Predicting landscape patterns of aspen dieback: mechanisms and knowledge gaps. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 1379–1390.

Gao, R., Shi, X., & Wang, J. R. (2017). Comparative studies of the response of larch and birch seedlings from two origins to water deficit. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 47(1) doi:10.1186/s40490-017-0095-1

- Hagen SB, Jepsen JU, Ims RA, Yoccoz NG. (2007). Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-arctic birch forest: a response to recent climate warming? *Ecography* 30: 299-307.
- Hemery GE, Clark JR, Aldinger E, Claessens H, Malvolti ME, O'Connor E, Raftoyannis Y, Savill PS, Brus R. (2010). Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities. *Forestry*, 83, 65-81.
- Karnosky, D.F., Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Awmack, C.S.,, Isebrands, J.G. (2003). Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology* 17, 289-304.
- Kasurinen, A., Koikkalainen, K., Anttonen, M. J., Possen, B., Oksanen, E., Rousi, M., . . . Holopainen, T. (2016). Root morphology, mycorrhizal roots and extramatrical mycelium growth in silver birch (*Betula pendula* Roth) genotypes exposed to experimental warming and soil moisture manipulations. *Plant and Soil*, 407(1-2), 341-353. doi:10.1007/s11104-016-2891-4
- Kawaguchi K, Hoshika Y, Watanabe M, Koike T (2012). Ecophysiological responses of northern birch forests to the changing atmospheric CO₂ and O₃ concentration. *J Atmospheric Environ*, 6, 192–205.
- La Porta N, Capretti P, Thomsen IM, Kasanen R, Hietala AM, Von Weissenberg K (2008) Forest pathogens with higher damage potential due to climate change in Europe. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 30, 177-195.
- Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J. and Mulak, T. (2006) Effects of soil temperature and season of decapitation on sucker initiation of intact aspen *Populus tremuloides* root systems. *Scandinavian Journal of Forest Research.*, 21, 299–305
- Lasch P, Kollas C, Rock J, Suckow F (2010). Potentials and impacts of short-rotation coppice plantation with aspen in Eastern Germany under conditions of climate change. *Regional Environmental Change*, 10, 83–94.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, et al. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259: 698–709.
- Lindner M, Fitzgerald JB, Zimmermann NE *et al.* (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management? *Journal of Environmental Management*, 146, 69–83.
- Liu X, Kozovits AR, Grams TEE, Blaschke H, Rennenberg H, Matyssek R (2004). Competition modifies effects of enhanced ozone/carbon dioxide concentrations on carbohydrate and biomass accumulation in juvenile Norway spruce and European beech. *Tree Physiology*, 24, 1045–1055.
- McDonald EP, Kruger EL, Riemenschneider DE, Isebrands JG (2002). Competitive status influences tree-growth responses to elevated CO₂ and O₃ in aggrading aspen stands. *Functional Ecology*, 16, 792–801.

- Meier ES, Lischke H, Schmatz DR, Zimmermann NE. (2012). Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 164–178.
- Oksanen, E., Freiwald, V., Prozherina, N., Rousi, M., (2005a). Photosynthesis of birch (*Betula pendula*) is sensitive to springtime frost and ozone. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 703–712.
- Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, Holopainen T, Vapaavuori E. (2005b). Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biology*, 11, 732–748.
- Possen BJHM, Oksanen E, Rousi M *et al.* (2011) Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to different soil moisture conditions. *Forest Ecology and Management*, 262, 1387–1399.
- Rasheed, F., & Delagrange, S. (2016). Acclimation of betula alleghaniensis britton to moderate soil water deficit: Small morphological changes make for important consequences in crown display. *Tree Physiology*, 36(11), 1320-1329.
- Riikonen J, Lindsberg M-M, Holopainen T *et al.* (2004). Silver birch and climate change: variable growth and carbon allocation responses to elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiology*, 24, 1227–1237.
- Rousi, M., Possen, B.J.H.M., Hagqvist, R. & Thomas, B.R. (2012). From the Arctic Circle to the Canadian prairies – a case study of silver birch acclimation capacity. *Silva Fennica* 46(3): 355–364.
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen O, Ryan MG, Vourlitis G. (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149, 369-399.
- Smith, B., Aasa, A., Ahas, R., Blenckner, T., Callaghan, T.V., de Chazal, J., Humborg, C., Jönsson, A.M., Kellomäki, S., Kull, A., Lehtikoinen, E., Mander, Ü., Nöges, P., Nöges, T., Rounsevell, M., Sofiev, M., Tryjanowski, P., Wolf, A. (2008). Climate-related Change in Terrestrial and Freshwater Ecosystems. In: (H.-J. Bolle, M. Menenti, I. Rasool. Eds.). *Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin*. Springer, pp. 221-308.
- Smith AR, Lukac M, Hood R, Healey JR, Miglietta F, Godbold DL (2013). Elevated CO₂ enrichment induces a differential biomass response in a mixed species temperate forest plantation. *New Phytologist*, 198, 156–168.
- Temperton VM, Grayston SJ, Jackson G *et al.* (2003). Effects of elevated carbon dioxide concentration on growth and nitrogen fixation in *Alnus glutinosa* in a long-term field experiment. *Tree Physiology*, 23:1051–1059.
- Tobita H, Yazaki K, Harayama H, Kitao M. (2016). Responses of symbiotic N₂ fixation in *Alnus* species to the projected elevated CO₂ environment. *Trees*, 30, 523–537.
- Van Bogaert, R., Jonasson, C, De Dapper, M., and Callaghan, T. V. (2009). Competitive interaction between aspen and birch moderated by invertebrate and vertebrate herbivores and climate warming. *Plant Ecology & Diversity*, 2: 221- 232.

Van Bogaert, R., Jonasson, C., De Dapper, M., Callaghan, T.V. (2010). Range expansion of thermophilic aspen (*Populus tremula* L.) in the Swedish subarctic. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 42, 362–375.

Wittig, V.E., Ainsworth, E.A., Naidu, S.L., Karnosky, D.F., Long, S.P. (2009). Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis. *Global Change Biology* 15, 396-424.

Zeps M, Jansons A, Matisons R, Stnvall N, Pulkkinen P. (2017). Growth and cold hardening of European aspen seedlings in response to an altered temperature and soil moisture regime. *Agricultural and Forest Meteorology*, 242:47-54.

Zhang S, Dang Q-L, Yu X. (2006). Nutrient and [CO₂] elevation had synergistic effects on biomass production but not on biomass allocation of white birch seedlings. *Forest Ecology and Management*, 234, 238–244.

Zubizarreta-Gerendiain A, Pukkala T, Kellomäki S, Garcia-Gonzalo J, Ikonen V-P, Peltola H. (2015). Effects of climate change on optimised stand management in the boreal forests of central Finland. *European Journal of Forest Research*, 134:273–280.