

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Ilona Tamm

**Regionaalsete kliimamuutuste mõju arukase (*Betula pendula* Roth) vee- ja
gaasivahetusele**

Magistritöö (30 EAP)

Juhendaja: professor Arne Sellin

Tartu 2024

Infoleht

Regionaalsete kliimamuutuste mõju arukase (*Betula pendula* Roth) vee- ja gaasivahetusele

Põhja-Euroopas muutub kliima soojemaks ja niiskemaks, kuid ekstreemsete ilmastikuolude esinemise sagedus suureneb. See hakkab mõjutama taimede veestaatust ja gaasivahetust. Töö eesmärkideks oli uurida, kuidas mõjub kõrgem õhu ja mulla niiskusetase arukase vee- ja gaasivahetusele, millised keskkonnafaktorid uuritavatele füsioloogilistele tunnustele olulisimat mõju avaldavad ning kuidas need tunnused üksteisest sõltuvad. Niisutustöötluste mõju uurimiseks viidi 2022. a suvel FAHMi katsealal läbi välitööd. Tulemustest selgus, et niisutustöötluste mõju arukase lehtede vee- ja gaasivahetusele oli nõrk. Lehtede veepotentsiaal püsis töötlustes sarnasena. Suve jooksul oli muld pidevalt niiske ja hüdraulilised piirangud puude gaasivahetust ei mõjutanud. Valguse intensiivsus oli olulisim keskkonnategur, mis kujundas vee- ja gaasivahetuse dünaamikat. FAHMi tulemustest võib järeldada, et kõrgem keskkonna niiskusetase võib hakata teatud tingimustes häirima arukaskede füsioloogilisi protsesse, kuid arukask kui plastiline liik on võimeline nende muutustega kohanema.

Märksõnad: arukask, *Betula pendula*, gaasivahetus, kliimamuutused, veestaatus, õhuniiskus

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Effects of regional climate trends on water relations and leaf gas exchange in silver birch (*Betula pendula* Roth)

Warmer and wetter climate with increasing frequency of extreme weather events will affect the water status and gas exchange of the plants in Northern Europe. The goals of this work were to investigate how higher air and soil moisture levels affect the water and gas exchange in silver birch, which environmental factors have the most effect on the physiological characteristics and how these traits depend on each other. In the summer of 2022, field work was carried out at the FAHM experimental site. The results showed that the humidity treatments had a weak effect on the water and gas exchange of the leaves of silver birch. Leaf water potential was kept similar in all treatments. In constantly moist conditions the hydraulic limitations did not affect the gas exchange of the trees. Irradiance was the most important environmental factor shaping the dynamics of water and gas exchange. From the results of FAHM, it can be concluded that a higher level of environmental humidity can disturb the physiological processes of birch under certain conditions, but silver birch as a plastic species is able to adapt to these changes.

Keywords: air humidification, *Betula pendula*, climate change, gas exchange, water status

CERCS Code: B270 Plant ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Muutused Põhja-Euroopa metsades	5
2.1 Kliimamuutused	5
2.2 Kliimamuutustega kaasnevad ohud metsale	7
2.3 Metsade liigilise koosseisu muutumine.....	8
2.4 Mõju metsade produktiivsusele.....	9
2.5 Muutused puude kohanemisvõimes	9
2.6 Puude füsioloogilised reaktsioonid	10
2.7 Töö eesmärgid	13
3. Metoodika.....	14
3.1 FAHMi katseala kirjeldus.....	14
3.2 Keskkonnaandmete mõõtmine	14
3.3 Veevahetuse mõõtmine.....	15
3.4 Lehtede gaasivahetuse mõõtmine.....	15
3.5 Andmeanalüüs	16
4. Tulemused	18
4.1 Keskkonnafaktorite varieeruvus.....	18
4.2 Töötluse mõju veevahetusele	19
4.3 Keskkonnafaktorite mõju veevahetusele.....	22
4.4 Töötluse mõju gaasivahetusele.....	23
4.5 Keskkonnafaktorite mõju gaasivahetusele	24
5. Arutelu.....	27
5.1 Suurenenud õhuniiskuse mõju	27
5.2 Suurenenud mullaniiskuse mõju	28
5.3 Muude keskkonnafaktorite mõju.....	28
5.4 Järeldused	29
6. Kokkuvõte	31
7. Summary	32
Tänuavaldused.....	33
Kasutatud allikad.....	34

1. Sissejuhatus

Põhja-Euroopas levinud boreaalsed metsad on osa ühest suurimast bioomist. See laiub kõrgetel laiuskraadidel, kus lühike kasvuperiood ja külmad talved on peamisteks taime kasvu limiteerivateks teguriteks (Burton jt 2010). Boreaalsetest metsadest lõuna pool, Rootsi lõunaosas ja Balti riikides, on levinud hemiboreaalsed metsad. Peamised puuliigid on neis sarnaselt boreaalsetele metsadele harilik mänd, harilik kuusk, aru- ja sookask, kuid lehtpuude osakaal ja mitmekesisus on hemiboraalsetes metsades suurem (Jõgiste jt 2018). Põhjamaised metsad peavad kohanema kiiresti muutuvate oludega. Kliima soojeneb ja muutub niiskemaks, ekstreemsed ilmastikuolud sagenevad ning sellega kaasneb ka teiste abiootiliste ja biootiliste häiringute sagenemine (Venäläinen jt 2020). Kuna suur osa põhjamaistest metsadest on majandatavad, näiteks Eestis 82% (Valgepea jt 2023) ja Soomes 90% (Luke 2022), on inimese mõju metsale suur ja tihti varjutab kliimamuutuste mõju. Kuna arukask on piirkonna olulisim lehtpuu ning selle levik ja osakaal muutuvate tingimustega suurenevad, on võimalik kase kliimareaktsioone tundes metsade tervisele kaasa aidata (Gauthier jt 2015, Buras ja Menzel 2019, Matisons jt 2022).

Kliimamuutuste võimalike mõjude hindamiseks arukasele koguti käesoleva töö raames 2022. aasta suvel välitööde käigus andmeid metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal. Töö kirjanduse ülevaade tutvustab kliimamuutusi ja nendega kaasnevaid häiringuid, muutuseid metsades ja puude füsioloogilisi reaktsioone keskkonnatingimustele Põhja-Euroopas.

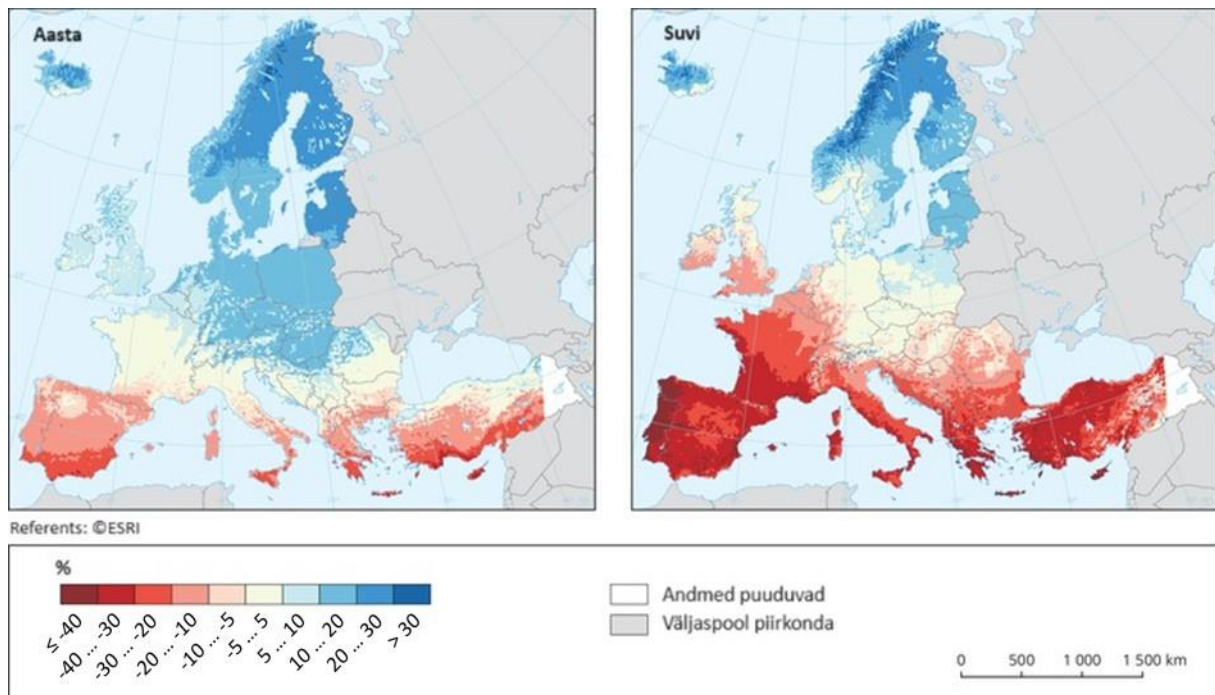
2. Muutused Põhja-Euroopa metsades

2.1 Kliimamuutused

Võrreldes 19. sajandi teise poolega on pinnalähedane õhutemperatuur Maal tõusnud keskmiselt 1,1°C võrra (IPPC 2023) ja CO₂ kontsentratsioon 51% (Cheng jt 2022). Globaalses plaanis on kuivemad piirkonnad muutunud kuivemaks, niiskemad niiskemaks ja ekstreemseid ilmastikunähtuseid esineb kõikjal maailmas rohkem. Muutused on kiirenenud alates 1970. aastatest (IPCC 2023).

Põhja-Euroopas on õhutemperatuuri tõus olnud umbes kaks korda kiirem kui globaalsel keskmisel. Ajavahemikus 1961–2010 on keskmine õhutemperatuur tõusnud Lätis 0,7°C, Eestis 1,8°C, Rootsis 1,7°C ja Soomes 2°C võrra. 21. sajandi jooksul prognoositakse regioonis temperatuuri jätkuvat kasvu. Kliimastenaarium RCP4.5 kohaselt tõuseb Põhja-Euroopas temperatuur veel 2,7–3,7°C ja RCP8.5 järgi 4,3–6°C (Luhamaa jt 2015, Aalto jt 2016, Lupkina jt 2022, Niinistö jt 2022, SMHI 2024). Temperatuuri tõus on suurem talve- ja kevadkuudel, mistõttu vegetatsiooniperiood (päevade arv, mil ööpäevane keskmine temperatuur ületab 5°C) pikeneb. Ajavahemikus 1955–2020 on Eestis vegetatsiooniperiood pikenenud 14,8 päeva (Kollo jt 2023) ja Rootsis 20,1 päeva võrra (SMHI 2024). RCP4.5 ennustab sajandi lõpuks kasvuperioodi pikenedmist Lätis 27 ja Rootsis 40 ning RCP8.5 kohaselt Lätis 49 ja Rootsis 67 päeva võrra (Lupkina jt 2022, SMHI 2024).

Sademeid iseloomustab suur geograafiline ja aastatevaheline varieerumine. Vaatamata suurele varieeruvusele on leitud, et temperatuuriga paralleelselt suureneb Põhja-Euroopas ka aasta ja suve keskmine sademete hulk (joonis 1). Kui Soomes pole riigi tasemel selget sademete trendi esile tulnud, siis Eestis, Lätis ja Rootsis on keskmine sademete hulk perioodil 1961–2010 kasvanud 5–15%. Käesoleva sajandiga suureneb sademete hulk veel 11–15% (RCP4.5) või 16–22% (RCP8.5). Põhja-Euroopas lisandub kõige rohkem sademeid Rootsis (Luhamaa jt 2015, Ruosteenoja jt 2016, Lupkina jt 2022, SMHI 2024). Sademete hulga kasv on olnud märgatavam talvel, kuid ka suvel on sademed kasvutrendis (Jaagus jt 2018). Koos sagedevate sademetega on piirkonnas ka suurem õhuniiskus (Vicente-Serrano 2018), eriti puistu sees (Fanourakis jt 2020).



Joonis 1. Aastase (vasakul) ja suvise (paremal) sademete hulga prognoositavad muutused (%) ajavahemikul 2071–2100 võrreldes baasperiodiga 1971–2000 stsenaariumi RCP8.5 kohaselt (European Environment Agency 2022).

Kuumalaineid ($>25^{\circ}\text{C}$) esineb sagedamini ja need on kestvamad. Ekstreemselt soojade päevade arv on ajavahemikus 1951–2021 Baltikumis kahekordistunud (Jaagus jt 2024). Põhja-Euroopas on aga mullaniiskus enamasti piisavalt kõrge, et kuumalainetega tugevat põuda ei tekiks (Rutgersson jt 2022). Spinoni jt (2017) leidsid, et ajavahemikus 1950–2015 on Põhja-Euroopas meteoroloogilise põua sagedus ja intensiivsus vähenenud. Samas tuuakse ka välja, et Põhja-Euroopas nii põudade sagedus kui intensiivsus tulevikus suureneb (Spinoni jt 2018). Tugevate sademete ($>30\text{ mm}/24\text{ h}$) sagedus suureneb ja seda just suvisel ajal (Scoccimarro jt 2015, Ruosteenoja 2016, Dyrddal jt 2021, Lupkina jt 2022). Talved aga muutuvad pehmemaks. Näiteks Lätis prognoositakse, et miinuskraadidega päevade hulk aastas väheneb sajandi lõpuks keskmiselt 52 kuni 81 päeva võrra, vastavalt RCP4.5 ja RCP8.5 kohaselt (Lupkina jt 2022). Tugevat külma ($<-20^{\circ}\text{C}$) esineb aina harvem, kuni seda ei esine enam isegi Soomes. Lumikatte ja maapinna läbikülmumise kestus väheneb samuti (Luhamaa jt 2015, Ruosteenoja 2016, Lupkina jt 2022). Usaldusväärseid trende tuule kiiruse või tormide esinemise osas välja ei saa tuua (Ruosteenoja jt 2016, Rutgersson jt 2022).

2.2 Kliimamuutustega kaasnevad ohud metsale

Kliimamuutustega koos muutub nii abiootiliste kui biootiliste häiringute iseloom. Abiootilistest häiringutest on siinsetele metsadele suurima mõjuga tuule- ja lumekahjustused. Kuigi tuule kiirus varieerub tugevasti nii praegu kui tulevikus, võib tormikahjustuste hulk tulevikus suureneda ja seda eriti talveperioodil. Talvel aitab puudel suurele tuulele vastu pidada maapinna läbikülmumine. Kuna mulla külmumise sügavus ja kestus vähenevad, piisab väiksematest tuulekiirustest, et talvel tuuleheide esineks. Lisaks tuuleheitele tekitab puudel olulisi kahjustusi märg lumi: okaspuudel okste murdumist ja lehtpuudel vaalimist. Selle häiringu esinemise tõenäosus Baltikumis ning Soome ja Rootsi lõunaosas väheneb, kuna talvede soojenemisega väheneb lumikate. Põhja pool aga lumekahjustuste hulk suureneb, kuna seal muutuvad tahked sademed märjemaks (Venäläinen jt 2020). Põua ja põlengute mõju Põhja-Euroopa metsadele pole olnud eriti suureks probleemiks siinsete niiskete olude ja efektiivse põlengute ennetamise tõttu. Siiski võib tekkida lokaalselt veedefitsiiti, mis nendes asukohtades hakkavad metsa mõjutama (Feurdean jt 2017, George jt 2020, Rutgersson jt 2022).

Biootilistest häiringutest teeb suurimat kahju piirkonna metsadele kuuse-kooreürask (*Ips typographus* Linnaeus, 1758). Nad asustavad muudest häiringutest, näiteks põud ja tuulemurd, nõrgestatud puud, mille koort süües saavad puud kahjustatud, mis võib lõppeda letaalselt. Seega ühelt poolt saab kooreürask kliimamuutustega kaasnevate häiringute sagenemisest kasu. Teiselt poolt saab ta kasu ka otsesest soojenemisest, sest kui efektiivsete temperatuuride summa ületab 1500°C, jõuab kooreürask suve jooksul anda kaks põlvkonda järglasi. Kesk-Rootsis on mõlemad tingimused täidetud ja kuuse-kooreüraski kahjustused on seal väga laialdased. Kagu-Eestis on küll temperatuurid juba piisavalt kõrged, kuid levikut soodustavaid abiootilisi häiringuid on olnud vähem (Tikkanen ja Lehtonen 2023). Kooreüraski laialdasem levik Eestis algas aastal 2022 (Valgepea jt 2023). Teine kahjurputukas, harilik männikärsakas (*Hylobius abietis* Linnaeus, 1758) on suurimaks probleemiks metsauuendusel. Männikärsakas sööb okaspuude seemikute koort, mille tagajärjel puud hukuvad. Kliima soojenemisega kiireneb ka männikärsaka elutsükkel ja suureneb oht männikärsaka ründe alla sattuda (Nordlander jt 2017). Patogeenidest on suurima mõjuga juurepess (*Heterobasidion* Bref., 1888), mis põhjustab mändidel ja kuuskedel juure- ja juurekaela mädanikku. Kõrgemad temperatuurid kiirendavad mütseeli kasvu ja võimaldavad sellel puistus kiiremini levida. Olulist kahju noortele puudele teevad ka põdrad (*Alces alces* Linnaeus, 1758), kuna suurt pindala hõlmavad männinoorendikud ei jäta palju ruumi teistele põdra toidutaimedele. Põtrade mõju ulatus sõltub aga rohkem inimeste tegevustest kui kliimamuutustest. Biootiliste kahjude hulk on

kliimamuutustega suurenenud ja suureneb ka tulevikus. Soojem ja niiskem kliima on heaks eeltingimuseks ka uutele patogeenidele ja kahjuritele, kelle saabumist ja mõju on raske ennustada (Veneläinen jt 2020).

2.3 Metsade liigilise koosseisu muutumine

Boreaalsete ja hemiboreaalsete metsades liigiline koosseis sõltub oluliselt inimeste valikutest. Põhja-Euroopas praktiseeritakse monokultuursete puistute, eriti männikute ja kuusikute istutamist (Jõgiste jt 2018, Mensah jt 2023). Endistele põlumaadele rajatud kuusikutes ja männikutes on tihti häiritud puude juurestiku areng. Viljakas muld soodustab juurte horisontaalset kasvu, mis muudab puud tugevale tuulele ja põuale vastuvõtlikuks. See on omakorda soodne putukkahjurite ja patogeenide levikuks. Lisaks levivad monokultuursetes okaspuumetsades põlengud kergemini. Neid aspekte arvesse võttes parandavad segapuistute rajamine ja lehtpuude osakaalu suurendamine metsade vastupanuvõimet erinevatele häiringutele (Gauthier jt 2015, Feurdean jt 2017, Sierota jt 2019). Puude liigirikkusega kaasneb ka metsa kõrgem produktiivsus (Morin jt 2018).

Lokaalsed keskkonnatingimused määravad ära, millised puuliigid saavad antud kasvukohal kasvada. Borealse metsavööndi põhjapiiril Põhja-Norrast Siberini toetab kliima niiskemaks muutumine soostumist. See tekitab puude kasvuks ebasoodsad tingimused, mille tulemusena on metsapiir hakanud nihkuma hoopis lõuna poole (Crawford jt 2003). Kogu Euroopat vaadates hakkavad boreaalsed ja parasvöötme puuliigid üha kuivema ning kuumema kliima tõttu oma levikuala lõunaosast taanduma (Morin jt 2018, Buras ja Menzel 2019, Li jt 2024). Hetkel pole veel tuvastatud puuliikide levikuala laienemist põhja poole. Põhjuseid selleks on mitmeid. Esiteks nihkuvad kliimavöötmed põhja suunas kiiremini kui puude võime sinna migreeruda, kuna elupaigad on sageli killustatud ja levised füüsiliselt ei jõua uutesse sobivatesse kohtadesse. Puude levikut takistavad ka interaktsioonid teiste liikidega: tihe konkurents, herbivoorid, mutualistlike sümbiontide puudumine ja maakasutus inimese poolt. Teisalt on paljud liigid füsioloogiliselt plastilised, mistõttu võivad nad edasi levimise asemel panustada kohapealsete muutustega kohanemisesse (Ozolinčius jt 2014, Gauthier jt 2015). Siiski tekib kliimamuutustega puuliikidel võimalus tulevikus levida põhjapoolsetele aladele (Buras ja Menzel 2019). Näiteks ennustatakse, et 21. sajandi lõpuks saab Leedus kasvatada kuni 20 erinevat uut puuliiki, mis praegu on peamiselt levinud Kesk-Euroopas (Ozolinčius jt 2014).

2.4 Mõju metsade produktiivsusele

Puude kõrge produktiivsus ja juurdekasv on märk puude elujõulisusest ja sobivatest keskkonnatingimustest. Viimase 60 aastaga on Põhja-Euroopas metsade produktiivsus pindala kohta suurenenud. 50-aastased puud on keskmiselt vähemalt 2 m kõrgemad võrreldes samavanuste puudega 1960. aastatel ja seda nii Eestis, Soomes kui Rootsis (Nilson 1999, Mensah jt 2023, Henttonen jt 2024). Rootsis on leitud, et kui kõrguskasv on varasemast 10% suurem, siis radiaalses kasvus muutuseid ei ole. Seega on puutüved oma pikkuse kohta saledamad (Mensah jt 2023). Juurdekasvu suurenemisele on kaasa aidanud nii kliimatiliste tingimuste paranemine kui metsade intensiivsem majandamine. Boreaalsete puuliikide kasvu üheks peamiseks limiteerijaks on olnud kevadised madalad temperatuurid, mille mõju ajas pidevalt väheneb (Harvey 2020). CO₂ kontsentratsiooni tõusu atmosfääris ja sellega kaasnevat kõrgemat temperatuuri, vegetatsiooniperioodi pikenemist ja sademete hulga kasvu peetakse puude kasvu soodustavateks teguriteks (Henttonen jt 2024). Siiski on seni toimunud kliimamuutuste mõju nõrgem kui inimtegevuse mõju. Valikraietelt lageraietele üleminek, harvendamine, kuivendamine, mulla mineraliseerimine ja parimate omadustega seemnepuude järglaste valik on vaid mõned viisid, millega inimesed on puude kasvu soodustanud (Jõgiste 2018, Mensah jt 2021).

Eelnevalt kirjeldatud puude kasvu kiirenemise trendi jätkumine on raskesti ennustatav (Harvey 2020, Mensah jt 2023). Juba praegu on leitud, et kohati on trend muutunud vastupidiseks. Kui praegu on puud 60 aasta taguse ajaga võrreldes kõrgemad, siis Soomes ja Rootsis on märgatud viimase kahekümne aasta jooksul puude juurdekasvu vähenemist. Juurdekasv on vähenenud peamiselt männil (Mensah jt 2023, Henttonen jt 2024). Mäkinen jt (2022) uuringu põhjal ei saa öelda, et põuad või kõrgemad temperatuurid, laiemalt kliimamuutused oleksid otseselt antud juurdekasvu vähenemise põhjuseks. Lisaks on juurdekasvu vähenemine olnud liiga järsk, et üksnes kliimatiliste tingimustega seda seletada. Seega tuleks lähemalt uurida ka muude abiootiliste ja biootiliste häiringute ning metsamajandusvõtete mõju puude produktiivsusele (Henttonen jt 2024).

2.5 Muutused puude kohanemisvõimes

Liigi olemasolu ja elujõulisus mingis piirkonnas sõltuvad taimeliigi kohanemisvõimest. Liigid kasutavad kohanemiseks erinevaid strateegiaid ja nad panustavad seejuures erinevatele keskkonnatingimustele. Näiteks erinevad puude reaktsioonid veevahetuse regulatsiooni poolest

isohüdrilisuse skaalal. Isohüdrilised liigid on range veepotentsiaali regulatsiooniga ja anisohüdrilised taimed madalama reguleerimisvõimega (Luo jt 2017). Kiirekasvulised puud panustavad rohkem kasvu, mitte pikaealisusesse, ja neil on õhulõhede tundlikus keskkonnamuutuste suhtes madalam kui aeglasekasvulistel liikidel (Aasamaa ja Sõber 2011). Harilik mänd on kohastunud ekstreemsemate veeoludega, mis väljendub väheses põuakartlikkuses. Samal ajal on harilik kuusk ja meie kaseliigid männist põuakartlikumad (Aldea jt 2023). Liigisiselt on erineva vanuse ja suurusega puude hüdraulilised omadused erinevad (Zaehle 2005). Noored isendid on vanadest vastuvõtlikumad erinevatele häiringutele (Venäläinen jt 2020), kaskede puhul mõjutavad häiringud nii noori kui vanemaid puid sarnaselt (Matisons jt 2022).

Keskkonnatingimuste ja häiringute esinemise ruumiline varieeruvus on suur, mis viib lokaalsete kohastumuste tekkeni. Seega esinevad piirkonniti puudel ka erinevad kliima-kasvu seosed. Lokaalsed kohastumused võivad vähendada puude võimet kohaneda kiirete kliimamuutustega. Samas on plastilisus märk genotüüpide jätkusuutlikkusest muutuvates tingimustes. Näiteks on arukask külmemates piirkondades konservatiivsem ehk füsioloogilised kasvupiirangud on rangemad. See muudab arukase aga vastuvõtlikuks suurele veerežiimi varieeruvusele, mis kliimamuutustega tõenäosemaks saab (Metslaid jt 2018, Matisons jt 2022).

Muutuvate olude valguses ei pruugi puud reageerida keskkonnatingimustele samamoodi nagu varem. Mitmed tööd (Metslaid jt 2018, Harvey jt 2020, Mäkinen jt 2022, Henttonen jt 2024) toovad välja, et Läänemere ümbruses on puude tundlikkus keskkonnafaktoritele ja vastupidavus häiringutele vähenemas. Näiteks on leitud, et arukask on kliimafaktorite muutumise suhtes tundlik, kuigi eeldati vastupidist (Matisons jt 2022). Kliimafaktorite ja kasvureaktsioonide vaheliste seoste uurimisel Läänemere ümbruses on leitud, et Baltikumis on ajavahemikus 1943–2002 puude reaktsioon suhteliselt stabiilne olnud. Läänemerest lõuna pool on aga korrelatsioonid nõrgenenud või muutunud vastupidiseks. See näitab, et Baltikumis reageerib puude kasv ilmastikutingimustele samamoodi nagu varem. Läänemere lõunakaldal on aga puude reaktsioonides hakanud toimuma muutused (Harvey jt 2020).

2.6 Puude füsioloogilised reaktsioonid

Puude vee- ja gaasivahetuse tunnused võimaldavad hinnata puude hetke terviseseisundit ja pikaajaliste mõõtmiste põhjal kohanemisvõimet muutuvate tingimustega ning taastumist häiringutest (Asbjornsen jt 2011). Vee- ja gaasivahetuse regulatsioon toimub süsteemis muld-

taim-atmosfäär kahes punktis (Sperry jt 2002): õhulõhede (gaasilise faasi regulatsioon) ja hüdraulilises transpordisüsteemis (vedela faasi regulatsioon). Fotosünteesi jaoks on vaja hoida õhulõhed avatuna ehk tagada õhulõhede juhtivus (g_s) piisaval tasemel, et võimaldada CO₂ difusiooni lehe sisemusse. CO₂ difusiooni paneb käima kontsentratsioonide erinevus lehe intertsellulaarides (c_i) ja välises õhus (c_a). Kui õhulõhed on avatud, siis mida aktiivsemalt fotosünteesiga c_i vähendamine toimub ja mida suurem on c_a , seda paremini on leht CO₂-ga varustatud (Pugnaire ja Valladares 2007). Avatud õhulõhede kaudu toimub transpiratsioon (E), mis ühelt poolt iseloomustab veekadusid ja teisalt on vajalik lehe jahutamiseks (Grossiord jt 2020). Järsk veepotentsiaalide gradient atmosfääri ja lehe intertsellulaaride vahel, tekitab evaporatiivse tõmbe, mis käivitab vee liikumise süsteemis muld-taim-atmosfäär. Juurerakkude poolt toimub aktiivne vee imamine, mis tugineb eelkõige osmootse potentsiaali erinevusele. Vesi liigub mistahes süsteemis kõrge veepotentsiaaliga aladelt madalama veepotentsiaaliga aladele (Larcher 2003). Vee liikumist taime juhtkudedes saab iseloomustada ksüleemivoo tiheduse (F_{LA}) ja hüdraulilise juhtivusega (K_T). Piisava vaba vee olemasolu kudedes on oluline eeldus keemiliste protsesside toimumiseks ja vee liikumine taimes loob tingimused ainete ringlusele (Pugnaire ja Valladares 2007).

Õhulõhede avatus sõltub valguskiirgusest, atmosfääri CO₂ sisaldusest, mullavee kättesaadavusest, veeaururõhu defitsiidist ja teistest keskkonnatingimustest lehe veepotentsiaali (Ψ_L) kaudu. Ψ_L sõltub omakorda läbi taime juhteteid voolava vee hulgast (Landsberg ja Waring 2017). Päikeseline päev kõrge veeaururõhu defitsiidi (VPD) ja kõrgete temperatuuridega tekitavad suuri keskpäevaseid veekadusid. Seega lehe veepotentsiaal (Ψ_L) saavutab keskpäeva paiku miinimumi ning piisava vee kättesaadavuse korral ksüleemivoog (F_{LA}) ja hüdrauliline juhtivus (K_T) maksimumi. Et sellises olukorras veekadusid vähendada ja hüdraulilist süsteemi funktsioneerivana hoida, tuleb õhulõhede juhtivust vähendada, aga sellega suureneb takistus CO₂ difusioonile ning väheneb ka fotosünteesi tase (Sellin jt 2017b). Sisemine veekasutuse efektiivsus ($iWUE$) aitab antud õhulõhede juhtivuse korral hoida kõrgeimat fotosünteesi taset (Feng 1999). Normaalse ööpäevase rütmi korral õhulõhed pimeduse saabudes sulguvad ja lehe veepotentsiaal saavutab hommikuks tasakaalu mulla veepotentsiaaliga. Kui vett on mullas piisavalt, ei tarvitse õhulõhed täielikult sulguda ning toimub ka õine transpiratsioon (Kangur jt 2021).

Kuna vee- ja gaasivahetus toimuvad mõlemad läbi õhulõhede, on just õhulõhed see koht, millega reguleerida veekadusid ja fotosünteesi toimumiseks vajalikku gaasivahetust (Bertolino 2019). Selle süsteemi suurimaks ohuks on pikka aega kestev veepuudus. Taime veesisalduse

vähenedes langeb tema kudedes veepotentsiaal. Liiga madala veepotentsiaali korral kaotab taimerakk turgori ja hävineb (Mantova jt 2022). Kriitilise piiri lähedale jõudes, hakkab õhulõhede juhtivus järsult langema. See toob kaasa fotosünteesi intensiivsuse tugeva languse ja evaporatiivse jahutuse vähenemise, mis soodustab valgus- või termiliste kahjustuste teket. Kõrged hingamiskulud ja madal fotosünteesi tase tekitavad taimes süsiniku nälja (Grossiord jt 2020). Ka taime kaitsevõime väheneb, kuna napib toitained sekundaarsete metaboliitide sünteesiks ja ainete transport on piiratud. Sellises seisundis napib puul ressursse, et investeerida kasvu. Seega on oht, et ta jääb naabritele konkurentsias alla ja tema olukord halveneb veelgi. Veepotentsiaali tugeva languse korral väheneb hüdrauliline juhtivus: pidevad veesambad katkevad (kavitatsioon) ja ksüleemielementidesse tekivad õhumullid (embolism). Põua jätkumisel meristeemid hävivad ja puu sureb (Johnson jt 2022). Põuast taastumine sõltub meristeemide kahjustuste hulgast, funktsionaalsete juhteteede toimimisest, alles jäänud lehtede ja juurte seisukorrast ning vee, sahhariidide ja mineraalainete kättesaadavusest (Choat jt 2018).

Kui suurele osale Euroopast on eelnevalt kirjeldatud põuahäiring aina suurema mõjuga, siis Põhja-Euroopas on oluline uurida, mis reaktsioone tekitab puudes sademete ja õhuniiskuse suurenemine. Just seda saab teha Eestis asuval ainulaadsel metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal (Kupper jt 2011). Mõõtmised näitavad, et kõrgema õhuniiskusega tingimustes kasvavad arukased, hübriidhaavad ja harilikud kuused jäävad teistele kõrguskasvust alla (Sellin jt 2017a, Tullus jt 2017, Sellin jt 2024). Kuna kõrgema õhuniiskuse korral on evaporatiivne nõudlus madalam, on ka ksüleemivoog aeglasem, mis häirib normaalset ainete omastamist ja transporti (Niglas jt 2014). Lehe fosfori ja lämmastiku suhte muutumisega kaasneb madalam fotosünteesivõime (Sellin jt 2013). Seotud süsinikku suunatakse rohkem ksüleemi, mille tõttu assimileerivate taimeosade osakaal on väiksem (Sellin jt 2017a). Arukase üheks kohanemisreaktsiooniks niiskemale õhule on peenjuurte biomassi ja sellega imava pinna suurendamine (Sellin jt 2015). Madal VPD soodustab õhulõhede avatust. Koos õhulõhede tundlikkuse vähenemisega on sellises keskkonnas kasvanud puud vastuvõtlikumad ekstreemsetele keskkonnatingimustele ja biotilistele häiringutele (Fanourakis jt 2020). Sellele aitavad kaasa ka muutunud lehe pinnaomadused niiskes keskkonnas: epikutikulaarsete vahade madalam hüdrofoobsus ja keemilise koostise muutumine (Sellin jt 2017a).

Niikaua, kui märjas mullas on piisaval määral hapnikku, saab taim seal kasvada (Possen jt 2011). Liigniiske muld on aga hapnikuvaene ja tekitab taimedes hüpoksiat. Hüpoksia häirib paljusid füsioloogilisi protsesse, mille tõttu langeb ka taimede hüdrauliline juhtivus, lehtede

adekvaatne veevarustus on takistatud ja õhulõhede juhtivus langeb (Liu jt 2022, Wiström jt 2023). Kriitilist piiri ületades käivituvad liigniiskuse puhul sarnased reaktsioonid nagu eelnevalt kirjeldatud põuastressi korral ja taim hakkab (Liu jt 2022). Liigniiskete tingimustega peavad kohanema või seda pidevalt taluma puud uutel soostuvatel aladel näiteks boreaalsete metsade põhjapiiril (Crawford jt 2003). Sagenevad üleujutused on aga üha suuremaks ohuks mujal, kus üleujutus võib juba mõne päevaga puudele letaalselt mõjuda (Windström jt 2023).

2.7 Töö eesmärgid

Metsade majandamisel peame järjest enam arvestama kliimamuutuste suureneva mõjuga Põhja-Euroopa metsadele. CO₂ sisalduse tõus atmosfääris, kasvavad temperatuurid ja niiskus ühelt poolt toetavad puude kasvu, aga samas toovad need kaasa ka sagenevaid häiringuid. Praegused metsa kasvu prognoosimudelid ei võta arvesse ekstreemseid ilmastikuolusid, häiringute sagemist ega füsioloogiliste reaktsioonide suuruse ja suuna muutumist. Palju uuritakse põua mõju puude talitlusele, kuid keskkonna niiskusastme üldist suurenemist ei peeta praegu oluliseks mõjuriks, kuna selle toimemehhanismid on ebaselged ja vähe uuritud (Venäläinen jt 2020, Cochard jt 2021, Liu jt 2022). FAHMi välikatseala annab võimaluse uurida kõrgendatud õhu- ja mullaniiskuse tingimustes puude kasvureaktsioone, mehhanisme nende taga ning puistu tervislikku seisundit. Lehe veepotentsiaali, hüdraulilise juhtivuse, ksüleemivoo ja gaasivahetuse tunnuste monitoorimine aitab välja selgitada puude kasvu aeglustumise võimalikke põhjuseid ja teiste tunnuste muutusi. Laiemas vaates aitab see ennustada ka üldisemaid muutusi taimkattes ja veeringes (Sellin jt 2017a).

Käesoleva magistr töö eesmärk on kirjeldada arukase (*Betula pendula* Roth) peamiste veevahetuse parameetrite (lehtede veepotentsiaal, ksüleemivoolu intensiivsus ja hüdrauliline juhtivus) päevast dünaamikast ning lehtede ennelõunast gaasivahetust FAHMi eksperimendi töötlustes ning siduda saadud tulemused regionaalsete kliimatrendidega. Töö uurimisküsimusteks on: (1) kuidas mõjutavad suurenenud õhu- ja mullaniiskus arukase lehtede veestaatus ja gaasivahetust, (2) milline on muude keskkonnafaktorite mõju uuritavatele tunnustele ning (3) mil määral puude veestaatus mõjutab gaasivahetust.

3. Metoodika

3.1 FAHMi katseala kirjeldus

Töö jaoks koguti andmed 2022. aasta juulis ja augustis metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal Tartu maakonnas Kastre vallas Rõka külas (58°15'N, 27°18'E, kõrgus merepinnast 40–48 m). Katseala paikneb hemiboreaalsete metsade vööndis. See on rajatud endisele põllumaale aastal 2006, praegused katsealused puud istutati 2 aastaste istikutena 2020. aasta kevadel. Katsealal paikneb üheksa 14 m läbimõõduga katseringi, mida ümbritseb puhvertsoon (Kupper jt 2011), kus kasvavad hübriidhaavad (*Populus × wettsteinii* Hämet-Ahti). Kolmes ringis (H1, H2, H4) toimub suhtelise õhuniiskuse kunstlik suurendamine, kolmes (I1, I2, I3) mullaniiskuse suurendamine ja kolm ringi (C1, C2, C4) on kontrollringid. Kunstlik õhuniisutus töötab kuuel päeval nädalas, töötuse rakendamisel on võimalik suhtelist õhuniiskust keskmiselt 5–7% võrra suurendada. Mulla niisutamiseks lisatakse vett mulda juurde 15% eelneva nädala sademete hulgast. Iga katsering koosneb neljast sektorist. Ühes sektoris kasvab arukase (*Betula pendula* Roth) puhtpuistu, ühes hariliku kuuse (*Picea abies* (L.) H. Karst.) puhtpuistu ja pool ringist on kase-kuuse segapuistu (Sellin jt 2024). Igas kase puhtpuistu sektoris valiti välja kaks kindlat proovipuud, millel mõõdeti 2022. aasta suve jooksul nii lehe veepotentsiaali, ksüleemivoolu kui gaasivahetust.

3.2 Keskkonnaandmete mõõtmine

Igas katseringis mõõdeti õhutemperatuuri (T_A ; °C) ja suhtelist õhuniiskust (RH; %) HMP45A niiskuse- ja temperatuurianduritega (Vaisala, Helsingi, Soome) ning mulla veepotentsiaali 15 cm sügavusel (Ψ_s ; MPa) EQ3 ekvitiensimeetritega (Delta-T Devices, Burwell, Suurbritannia). FAHMi katseala ilmajaamas mõõdeti fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse voogu (PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) kvantsensoriga SKP215 (Campbell Scientific, Loughborough, Suurbritannia) ja sademete hulka (Rf, mm) sademetemõõtjaga ARG100 (Environmental Measurements Ltd., Sunderland, Suurbritannia). Sensorid registreerisid näite iga 1 min tagant ja need salvestati 10 min keskmistena GP2 andmesalvestajatega (Delta-T Devices). Veeaurõhu defitsiit (VPD, kPa) leiti, lähtudes Boltoni võrrandist (Bolton 1980):

$$\text{VPD} = \left(1 - \frac{\text{RH}}{100}\right) \times 0,6112 \times \exp^{\frac{17,67 \times T_A}{T_A + 243,5}}$$

Gaasivahetuse analüüsis kasutati CIRAS-3 aparaadi mõõdetud lehetemperatuure (T_L , °C), temperatuuride erinevust lehe ja mõõtekambri vahel (ΔT_C , °C) ja suhtelist õhuniiskust kambris (RH_C , %).

3.3 Veevahetuse mõõtmine

Lehe veepotentsiaali (Ψ_L ; MPa) päevase käigu mõõtmine viidi läbi kahel perioodil: juuli lõpus ja augusti teisel kümnendil, kokku 12 päeval. Päevase dünaamika seiramiseks tehti mõõtmisi iga kahe tunni tagant kella 8st 18ni (UTC +2). Igal mõõtmiskorral mõõdeti igalt kolmelt puult kolm lehte. Võra keskosast võetud lehe veepotentsiaali mõõtmiseks lõigati leht oksa küljest žiletiga ja paigutati mõõtmiseks võimalikult kiiresti rõhukambrisse. Lehe veepotentsiaali mõõdeti Scholanderi-tüüpi rõhukambriga, mille resolutsioon oli 0,01 MPa.

Ksüleemivoogu mõõdeti T4.2 ksüleemivoolu süsteemiga (EMS Brno, Brno, Tšehhi), millele ühendati 12–18 mm tüve läbimõõdu jaoks mõeldud “Baby Kucera” sensorid. Sensorid registreerisid näite iga 1 min tagant ja salvestasid need 10 min keskmistena. Ksüleemivoo tiheduse (F_{LA} ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) arvutamiseks mõõdeti regulaarselt uuritavate puude kogu lehepinda. Selleks loendati puu lehtede arv mitu korda suve jooksul ja iga kord võeti puult 15 juhuslikku lehte, mille pindala mõõdeti LI-3100C Area Meter (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, Ameerika Ühendriigid) pindalamõõtmisega. Korrutades lehtede arvu lehe keskmise pindalaga, saame kogu puu lehepinna hinnangu. Puu veetranspordi efektiivsust juure ja mulla piirpinnalt kuni lehe mesofüllirakkudeni saab määrata evaporatiivse voo meetodil (Kangur jt 2020), mis põhineb Ohmi seaduse analoogil. Puu hüdrauliline juhtivus mullast leheni (K_T ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) arvutati eeldusel, et vee mahtuvuse mõju on tühine, kuna puud on väikesed:

$$K_T = \frac{F_{LA}}{(\Psi_S - \Psi_L)},$$

kus F_{LA} on ksüleemivoo tihedus lehe pindala ühiku kohta, Ψ_S on mulla veepotentsiaal 15 cm sügavusel ja Ψ_L on lehe veepotentsiaal.

3.4 Lehtede gaasivahetuse mõõtmine

Gaasivahetust mõõdeti kolmel perioodil: juuli alguses, juuli teisel kümnendil ja augusti alguses, kokku 9 päeval vahemikus kell 9–12 (UTC+2). Gaasivahetust mõõdeti intaktsetel lehtedel

portatiivse fotosünteesisüsteemiga CIRAS-3 (PP Systems, Amesbury, MA, Ameerika Ühendriigid). Õhuniisutustöötlus lülitati mõõtmise ajaks vastavas ringis välja. Igal päeval mõõdeti gaasivahetust kuuel uuritava puul (kahel puul töötuse kohta) ja igal puul tehti kolm kuni neli mõõtmiskordust. Lehtedel mõõdeti netofotosüntees (A_n ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiratsiooni intensiivsus (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja õhulõhede juhtivus (g_s ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Lisaks arvutab CIRAS-3 seade hetkelise veekasutuse efektiivsuse (WUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) netofotosünteesi ja transpiratsiooni intensiivsuse suhtena. Sisemine veekasutuse efektiivsus ($i\text{WUE}$; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) on defineeritud kui netofotosünteesi ja õhulõhede juhtivuse suhe. Lisaks mõõdeti intertsellulaarse ja välise CO_2 kontsentratsioonide suhe (c_i/c_a). Mõõtmise ajal hoiti fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus (PAR; $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ja CO_2 kontsentratsioon ($390 \mu\text{mol mol}^{-1}$) konstantsetena. Temperatuur ja õhuniiskus seati lehekambris järgima välisõhu tingimusi. Paralleelselt gaasivahetuse mõõtmisega mõõdeti naaberlehtedel rõhukambriga lehe veepotentsiaali.

3.5 Andmeanalüüs

Andmete statistilisel analüüsimisel kasutati gaasivahetuse näitajate ja lehe veepotentsiaali keskmisi väärtusi, mis on arvutatud ühe mõõtmiskorra kolme kuni nelja korduse põhjal. Eelneva 1 tunni (R_{f1h}) ja eelneva 3 tunni (R_{f3h}) sademete koguhulga leidmiseks summeeriti vastava perioodi väärtused. Teised keskkonnaparameetrid ja ksüleemivoog on võetud mõõtmisperioodiga kattuvate näitude keskmistena. Analüüsis kasutati argumenttunnustena ka kolme eelneva tunni keskmist kiirgusvoogu (PPFD_{3h}), õhutemperatuuri (T_{A3h}), suhtelist õhuniiskust (RH_{3h}) ja veeaururõhu defitsiiti (VPD_{3h}). Gaasivahetuse analüüsis olid keskkonnafaktoriteks lehe temperatuur (T_L , °C), temperatuuride erinevus lehe ja lehekambri vahel (ΔT , °C), suhteline õhuniiskus kambris (RH_C, %), veeaururõhu defitsiit kambris (VPD_C, kPa), lehe veepotentsiaal (Ψ_L , MPa) ja netofotosünteesi puhul ka õhulõhede juhtivus (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Andmete eeltöötlemiseks ja kirjeldatud keskkonnaparameetrite arvutamiseks kasutati tabelarvutusprogrammi Excel 2013 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid). Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati programmi TIBCO Statistica™ vers. 14.0.0.15 (TIBCO Software Inc., Ameerika Ühendriigid). Uuritavatel tunnustel kontrolliti vastavust normaaljaotusele Kolomogorov-Smirnovi testiga, vajadusel tuli andmeid teisendada. Sobivad sõltumatud faktorid valiti välja korrelatsioonimaatriksi abil, jälgides et samas mudelis

kasutatavad sõltumatud faktorid ei oleks korreleeritud ($P > 0,05$). Dispersioonide homogeensust kontrolliti Levene testi abil. Arvuliste keskkonnafaktorite ja kategooriliste tunnuste (töötlus, ring ja veevahetuse parameetrite korral kellaeg) mõju tuvastamiseks uuritavatele füsioloogilistele tunnustele kasutati mitmefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA) ja kovariatsioonanalüüsi (ANCOVA). Dispersioonanalüüsis rakendati IV tüüpi ruutude summat, kuna andmestikus esines lünkasid. Keskkonnafaktorite täpsema mõju uurimiseks kasutati astmelist mitmest regressioonanalüüsi. Vee- ja gaasivahetuse tunnuste keskmiste võrdlemiseks töötluste vahel kasutati esmalt Studenti t -testi ja siis Tukey testi. Keskkonnafaktorite keskmiste erinevusi töötluste vahel kuude kaupa testiti Kruskal-Wallisega mitteparameetrilise testiga.

4. Tulemused

4.1 Keskkonnafaktorite varieeruvus

2022. aasta suvi oli uuringute piirkonnas soe, kuid pikaajalisest keskmisest sajusem. Kasvuperioodi algusest eksperimendi lõpuni (mai–august 2022) oli sademete summaarne hulk FAHMi katsealal 282 mm (113% pikaajalisest keskmisest). Mai ja juuli olid keskmisest kuivemad (68 ja 91%), kuid juuni ja august olid rohkete sademetega (147 ja 128%). Tabelis 1 on välja toodud peamiste keskkonnafaktorite keskmised väärtused töötlustes suvekuude kaupa. Päevased õhutemperatuurid olid pisut kõrgemad mullaniisutustöötluses ja madalamad õhuniisutuses. Päevane ja keskpäevane suhteline õhuniiskus olid vastavalt ootustele H töötluses kõrgem kui C ja I töötlustes ning veeaururõhu defitsiit H töötluses teistest vastavalt madalam. Mulla veepotentsiaal oli kõigis töötlustes küllastustaseme lähedal, seega oodatud erinevust, et mullaniisutuses on mulla veepotentsiaal kõige kõrgem, välja ei tulnud. Tabelist 1 on näha, et see oli kõige kõrgem hoopis õhuniisutuses.

Tabel 1. Keskkonnafaktorite keskmised (\pm SE) FAHMi katsealal 2022. aasta suvekuudel. Ülaindeksid näitavad olulisi ($P < 0,001$) erinevusi töötluste vahel kuude kaupa. Kasutatud on Kruskal-Wallise mitteparameetrilist testi. C- kontroll, H- õhuniisutustöötlus, I- mullaniisutustöötlus.

Faktor	Kuu	Töötlus		
		C	H	I
Päevane* õhutemperatuur, T_A (°C)	Juuni	21,6 \pm 0,05 ^a	20,9 \pm 0,07 ^b	21,4 \pm 0,05 ^c
	Juuli	21,9 \pm 0,04 ^a	21,4 \pm 0,06 ^b	21,9 \pm 0,05 ^a
	August	24,0 \pm 0,04 ^a	23,8 \pm 0,06 ^b	24,2 \pm 0,04 ^c
Päevane suhteline õhuniiskus, RH (%)	Juuni	65,8 \pm 0,18 ^a	70,9 \pm 0,14 ^b	66,2 \pm 0,17 ^a
	Juuli	70,0 \pm 0,15 ^a	74,2 \pm 0,13 ^b	70,2 \pm 0,14 ^a
	August	68,2 \pm 0,19 ^a	70,7 \pm 0,19 ^b	68,5 \pm 0,18 ^a
Keskpäevane** suhteline õhuniiskus, RH _{md} (%)	Juuni	61,8 \pm 0,36 ^a	66,9 \pm 0,29 ^b	61,7 \pm 0,34 ^a
	Juuli	65,6 \pm 0,27 ^a	70,9 \pm 0,26 ^b	65,6 \pm 0,26 ^a
	August	62,2 \pm 0,34 ^a	65,4 \pm 0,37 ^b	61,7 \pm 0,33 ^a
Päevane veeaururõhu defitsiit, VPD (kPa)	Juuni	0,98 \pm 0,007 ^a	0,79 \pm 0,007 ^b	0,94 \pm 0,007 ^c
	Juuli	0,85 \pm 0,006 ^a	0,74 \pm 0,007 ^b	0,85 \pm 0,006 ^a
	August	1,05 \pm 0,008 ^a	0,98 \pm 0,011 ^b	1,05 \pm 0,008 ^a
Keskpäevane veeaururõhu defitsiit, VPD _{md} (kPa)	Juuni	1,14 \pm 0,016 ^a	0,91 \pm 0,016 ^b	1,12 \pm 0,016 ^a
	Juuli	1,03 \pm 0,011 ^a	0,84 \pm 0,014 ^b	1,03 \pm 0,014 ^a
	August	1,32 \pm 0,016 ^a	1,23 \pm 0,023 ^b	1,36 \pm 0,016 ^a
Mulla veepotentsiaal 15 cm sügavusel, Ψ_{S15} (kPa)	Juuni	-1,7 \pm 0,03 ^a	-1,0 \pm 0,00 ^b	-1,2 \pm 0,01 ^b
	Juuli	-8,8 \pm 0,16 ^a	-1,3 \pm 0,02 ^b	-6,2 \pm 0,08 ^c
	August	-10,7 \pm 0,16 ^a	-3,4 \pm 0,06 ^b	-10,6 \pm 0,12 ^c

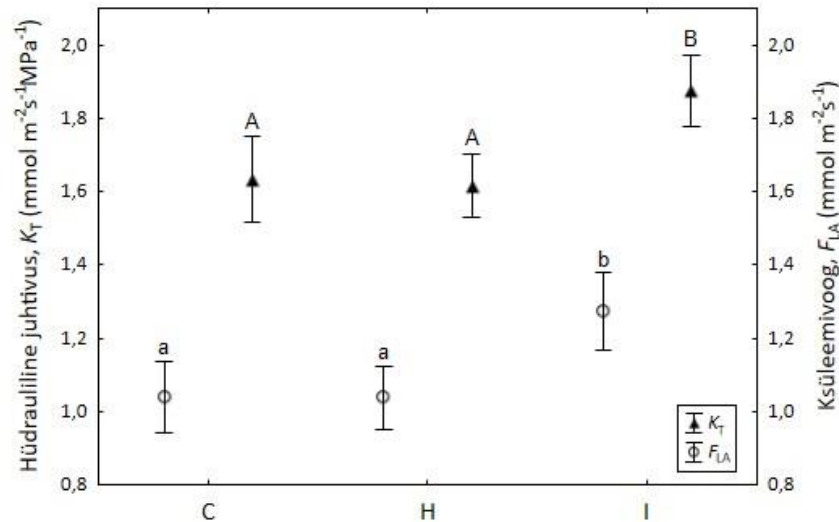
*8:00–17:00

**12:00–14:00

4.2 Töötluse mõju veevahetusele

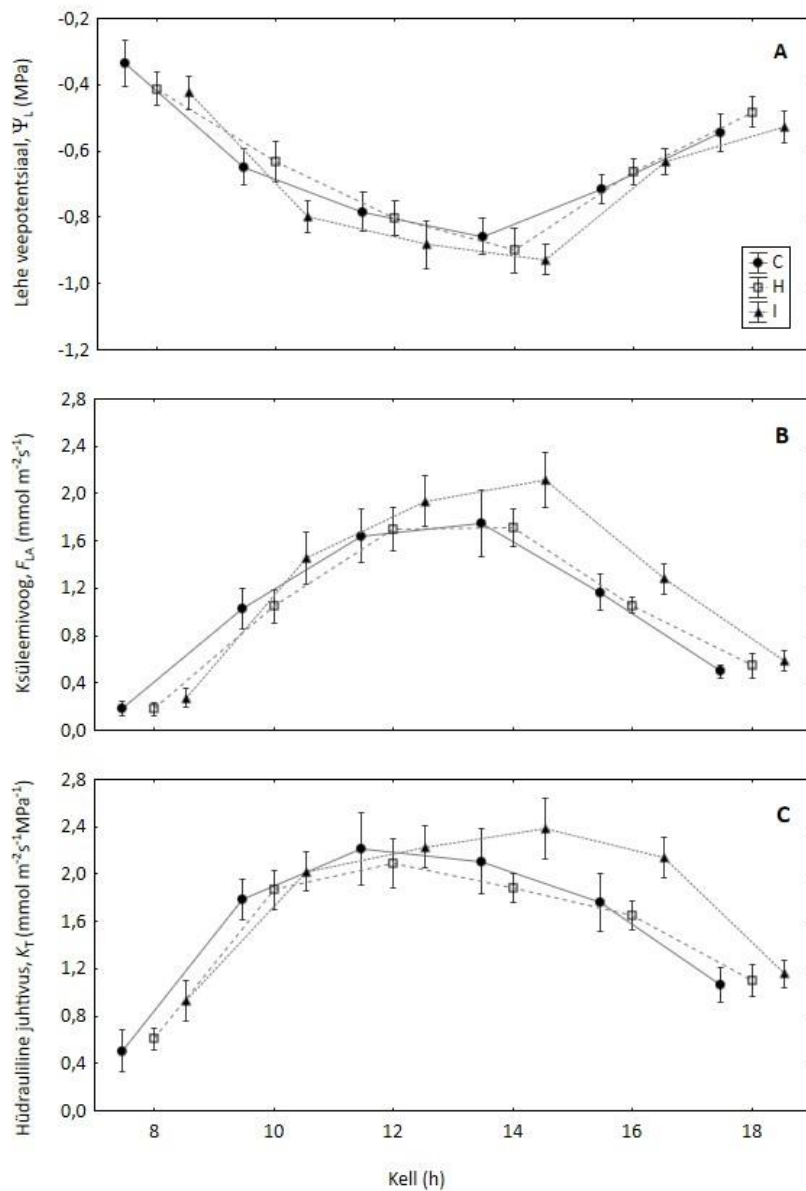
Dispersioonanalüüs ei tuvastanud töötluse olulist mõju lehe veepotentsiaalile, ksüleemivoo tihedusele ega hüdraulilisele juhtivusele. Küll aga ilmnisid töötluste keskmiste vahel

erinevused Tukey testiga (joonis 2). Keskmise Ψ_L oli I töötluses (-0,71 MPa) C ja H töötlustest küll madalam (mõlema keskmine -0,66 MPa), kuid mitte olulisel määral. Keskmise K_T oli I töötluses C ja H keskmisest kõrgem ($P=0,024$ ja $P=0,032$). Samamoodi oli kõrgem ka F_{LA} I keskmise võrreldes C ja H keskmistega ($P=0,023$ ja $P=0,022$).



Joonis 2. Hüdraulilise juhtivuse ja ksüleemivoog tiheduse keskmised (\pm SE) kontrollis (C), õhuniisutustöötluses (H) ja mullaniisutustöötluses (I). Ülaindeksid näitavad olulisi ($P < 0,05$) erinevusi töötluste vahel.

Lehe veepotentsiaal, ksüleemivoog ja hüdrauliline juhtivus on tugeva päevase rütmiga (joonis 3). Ψ_L päevane käik oli erinevates töötlustes põhijoontes sarnane. Oluline erinevus tuli välja kella 10 ajal, kui mullaniisutuses oli Ψ_L madalam kui õhuniisutuses ($P=0,045$). See oli aeg, mil lehe veepotentsiaali langus oli kõige kiirem ja mullaniisutuses oli see eriti järsk. K_T ja F_{LA} olid ennelõunal erinevates töötlustes sarnased, kuid päeva teises pooles ei langenud need mullaniisutuses nii kiiresti kui kontrollis ja õhuniisutuses. Ajavahemikus 14–16 oli mullaniisutuses hüdrauliline juhtivus kõrgem kui õhuniisutuses ($P=0,016$). Pool-osakorrelatsiooni (*semipartial correlation*) järgi oli lehe veepotentsiaali dünaamika rohkem määratud ksüleemivoolu kui hüdraulilise juhtivuse poolt (osakorrelatsioonid vastavalt -0,854 ja 0,563).



Joonis 3. Lehe veepotentsiaali (A), ksüleemivoog tiheduse (B) ja hüdraulilise juhtivuse (C) keskmised (\pm SE) kontrollis (C), õhuniisutustöötluses (H) ja mullaniisutustöötluses (I) vahemikus kell 8–18.

4.3 Keskkonnafaktorite mõju veevahetusele

Puude veevahetuse päevane rütm oli suurel määral determineeritud valguskiirguse muutumisega päeva jooksul. Tabel 2 kinnitab, et fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse voog oli uuritud füsioloogilistele tunnustele kõige tugevama mõjuga või ainuke oluline keskkonnafaktor (dispersioonanalüüsi järgi). Mida kõrgem oli $PPFD_{3h}$, seda suurem oli K_T ($R^2=0,415$; $P<0,001$):

$$K_T = 1,73 \times 10^{-3} \times PPFD_{3h} + 0,430.$$

Ψ_L sõltus $PPFD$ -st ja kolme eelneva tunni keskmisest õhuniiskusest ($R^2=0,639$; $P<0,001$):

$$\Psi_L = -0,38 \times 10^{-3} \times PPFD + 0,009 \times RH_{3h} - 1,055.$$

Mida kõrgem oli kolme eelneva tunni keskmine veeaururõhu defitsiit, seda kõrgem F_{LA} ($R^2=0,673$; $P<0,001$):

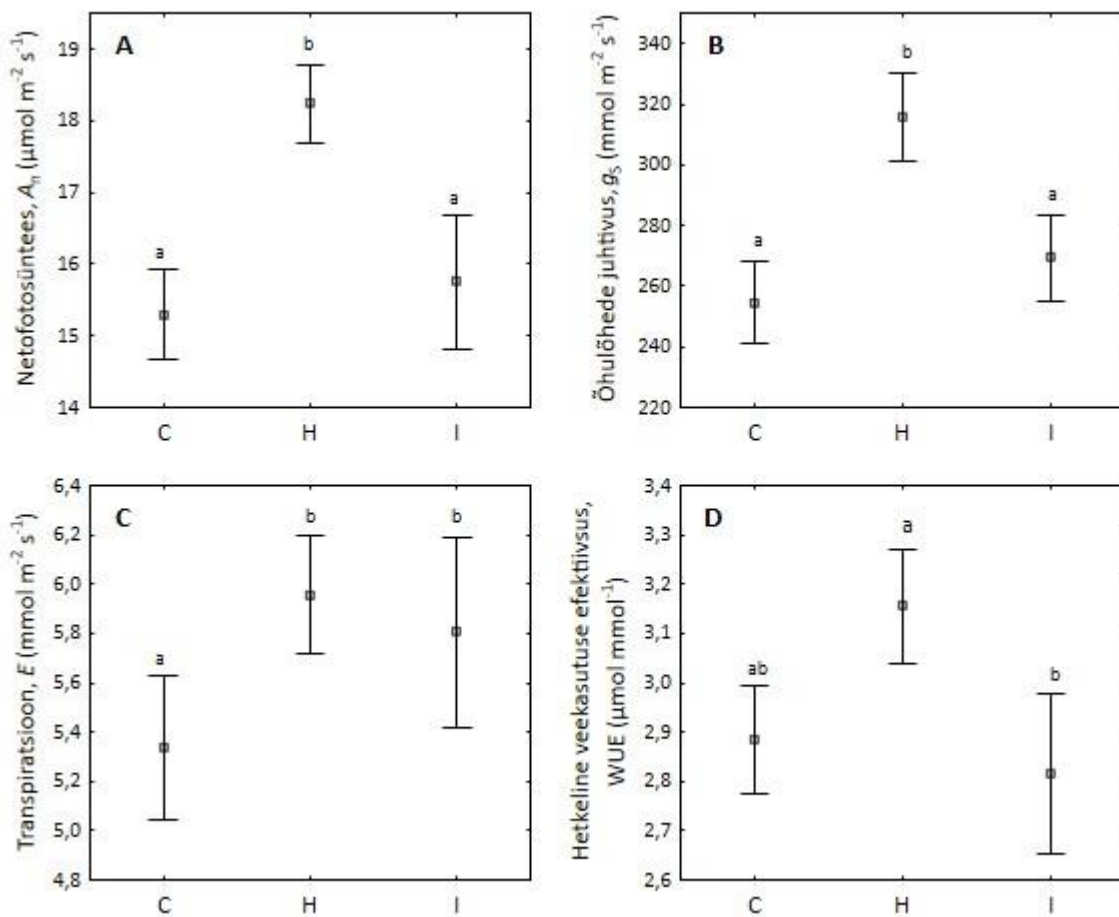
$$F_{LA} = 1,35 \times 10^{-3} \times PPFD + 0,735 \times VPD_{3h} - 0,421.$$

Tabel 2. Uuritud veevahetuse tunnuste dispersioonanalüüsi tulemused. $PPFD$ – hetkeline fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse voog; $PPFD_{3h}$ – kolme eelneva tunni keskmine fotosünteesiliselt aktiivse kiirguse voog; RH_{3h} – kolme eelneva tunni keskmine suhteline õhuniiskus; VPD_{3h} – kolme eelneva tunni keskmine veeaururõhu defitsiit; ns – statistiliselt mitte oluline.

Uuritav tunnus	Faktor	Olulisuse tõenäosus, P	Osaline η^2	Mudeli R^2
Lehe veepotentsiaal, Ψ_L	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,696
	Ring (Töötlus)	<0,001	0,137	
	PPFD	<0,001	0,537	
	RH_{3h}	<0,001	0,480	
Ksüleemivoog, F_{LA}	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,747
	Ring (Töötlus)	<0,001	0,179	
	PPFD	<0,001	0,636	
	VPD_{3h}	<0,001	0,525	
Hüdrauliline juhtivus, K_T	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,608
	Ring (Töötlus)	<0,001	0,276	
	$PPFD_{3h}$	<0,001	0,562	

4.4 Töötluste mõju gaasivahetusele

Tukey testiga ilmses mitmete gaasivahetuse tunnuste keskmiste oluline erinevus töötluste vahel (joonis 4). Nii A_n , g_s kui WUE väärtused olid H töötlustes kõrgemad kui I töötlustes ja kontrollis. Nende tunnuste keskmised C ja I ringide vahel ei erinenud. Keskmise transpiratsiooni intensiivsus oli aga H ja I töötlustes kõrgem võrreldes kontrolliga. $iWUE$ ja c_i/c_a keskmised töötluste vahel ei erinenud.



Joonis 4. Netofotosünteesi, õhulõhede juhtivuse, transpiratsiooni ja hetkelise veekasutuse efektiivsuse keskmised (\pm SE) kontrollis (C), õhuniisutustöötlustes (H) ja mullaniisutustöötlustes (I). Ülaindeksid näitavad olulisi ($P < 0,05$) erinevusi töötluste vahel.

4.5 Keskkonnafaktorite mõju gaasivahetusele

Hüdraulilise juhtivuse ja gaasivahetuse näitajate vahel statistiline seos puudus. Küll aga olid lehe veepotentsiaal ja ksüleemivoo tihedus korreleeritud netofotosünteesi, transpiratsiooni ja CO₂ kontsentratsioonide suhtega (tabel 3). Kui A_n ja E olid Ψ_L -iga negatiivses ning c_i/c_a -ga positiivses seoses, siis F_{LA} -ga olid vastavad seosed vastupidise suunaga. Seega lisaks eelpool välja toodud keskkonnafaktorite mõjudele, sõltusid taime gaasivahetuse parameetrid ka lehe veepotentsiaalst ja ksüleemivoo tihedusest.

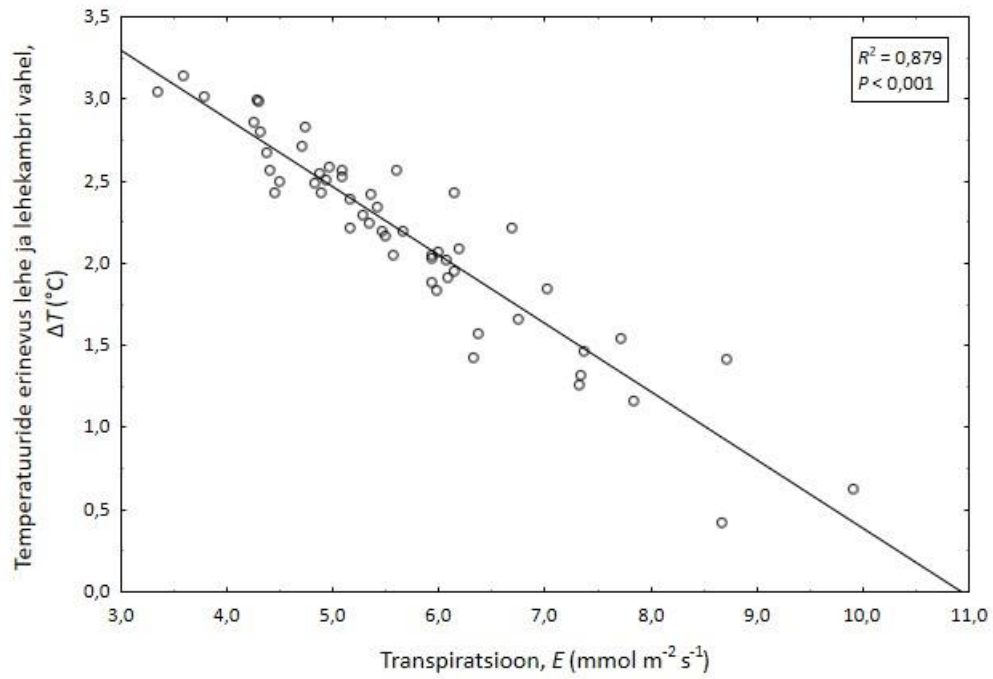
Tabel 3. Korrelatsioonid vee- ja gaasivahetuse tunnuste vahel.

	Netofotosüntees, A_n	Transpiratsioon, E	Intertsellulaarse ja välise CO ₂ kontsentratsioonide suhe, c_i/c_a
Lehe veepotentsiaal, Ψ_L	$r=-0,365$; $P=0,011$	$r=-0,415$; $P=0,003$	$r=0,417$; $P=0,003$
Ksüleemivoog, F_{LA}	$r=0,348$; $P=0,015$	$r=0,369$; $P=0,010$	$r=-0,399$; $P=0,005$

Tabelis 4 on välja toodud ANOVA analüüsimudelid, mis kirjeldasid kõige paremini gaasivahetuse tunnuste varieeruvust. Siin töös kirjeldas netofotosünteesi kõige paremini mudel, milles argumenttunnusteks olid õhulõhede juhtivus ja lehe veepotentsiaal. Transpiratsiooni intensiivsus sõltus enim lehe temperatuuri ja mõõtmiskambri õhutemperatuuri vahest. Lehetemperatuur oli mõõtmiskambri õhutemperatuurist pidevalt kõrgem ($P<0,001$), kuid mida kõrgem oli lehe transpiratsioon, seda väiksem oli temperatuuride vahe (joonis 5). Õhulõhede juhtivus sõltus lisaks temperatuuride vahele ka suhtelisest õhuniiskusest lehekambri. Hetkeline veekasutuse efektiivsus sõltus enim veeaururõhu defitsiidist, s.t. atmosfääri evaporatiivsest nõudlusest. Sisemist veekasutuse efektiivsust ja CO₂ kontsentratsioonide suhet kirjeldasid lehe veepotentsiaal ja suhteline õhuniiskus.

Tabel 4. Uuritud gaasivahetuse tunnuste dispersioonanalüüsi tulemused. *ns* – statistiliselt mitte oluline.

Uuritav tunnus	Faktor	Olulisuse tõenäosus, <i>P</i>	Osaline η^2	Mudeli R^2
Netofotosüntees, A_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,785
	Ring (Töötlus)	0,004	0,384	
	g_s	<0,001	0,530	
	Ψ_L	0,009	0,172	
Transpiratsioon, E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,893
	Ring (Töötlus)	<i>ns</i>	-	
	ΔT	<0,001	0,873	
Õhulõhede juhtivus, g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,707
	Ring (Töötlus)	<i>ns</i>	-	
	RH_C	<0,001	0,359	
	ΔT	<0,001	0,538	
Hetkeline veekasutuse efektiivsus, WUE ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,681
	Ring (Töötlus)	<i>ns</i>	-	
	VPD_C	<0,001	0,554	
Sisemine veekasutuse efektiivsus, iWUE ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,432
	Ring (Töötlus)	<i>ns</i>	-	
	Ψ_L	0,042	0,107	
	RH_C	0,002	0,227	
Intertsellulaarse ja välise CO_2 kontsentratsioonide suhe, c_i/c_a	Töötlus	<i>ns</i>	-	0,564
	Ring (Töötlus)	0,016	0,329	
	Ψ_L	0,002	0,238	
	RH_C	<0,001	0,260	



Joonis 5. Temperatuuride erinevuse lehe ja lehekambri vahel sõltuvus transpiratsioonist, $\Delta T = -0,416 \times E + 4,541$ ($R^2=0,879$; $P < 0,001$).

5. Arutelu

5.1 Suurenenud õhuniiskuse mõju

Arukask on range veepotentsiaali regulatsiooniga isohüdriline liik (Luo jt 2017). See ilmneb ka käesoleva töö tulemustest: lehe veepotentsiaalid ja sisemine veekasutuse efektiivsus töötluste vahel ei erinenud. Suurendatud õhuniiskuse korral olid puu ksüleemivoog ja hüdrauliline juhtivus kontrolliga sarnased, kuid õhulõhede juhtivus ja transpiratsioon lehepinna kohta olid kõrgemad. Sarnased tulemused on FAHMi eksperimendis saadud ka varem (Sellin jt 2014). Lehe netofotosünteesi tase ja hetkeline veekasutuse efektiivsus olid kõrgema õhuniiskuse juures kasvanud arukaskedel samuti kõrgemad kui kontrolltingimustes. Kõrgem õhulõhede juhtivus ja netofotosünteesi tase aga ei andnud kasvueelist. Pärast kolmandat istutusjärgset kasvuperioodi aastal 2022 oli FAHMi katses arukaskede keskmine kõrgus õhuniisutustöötluses 11% madalam kui kontrollis (Tullus jt 2023). Ka varasemalt on õhuniisutustöötluses kaskede kasv pidevalt kontrollist madalam olnud (Rosensvald jt 2014). Kõrguse absoluutne ega suhteline juurdekasv aga 2022. aastal kontrollist ei erinenud (Tullus jt 2023). Seega kasvu mahajäämus 2022. a vegetatsiooniperioodil ei süvenenud ega paranenud. Seda saab seletada varasemalt FAHMi eksperimendi käigus leitud tõdemusega, et suurendatud õhuniiskuse tingimustes on arukase puistus lehepinna indeks (LAI, *leaf area index*) kontrolltingimustest väiksem ja ressursse suunatakse rohkem tüve juhtkudedesse kui lehestikku (Sellin jt 2017a). Lisaks algas arukasel intensiivne lehtede langemine 2022. aasta sügisel õhuniisutustöötluses kaks nädalat hiljem, mis selle võrra pikendas puude kasvuperioodi (Tullus jt 2023).

Käesolevat tööd eelnevate FAHMi eksperimendi tulemustega võrreldes ilmnevad erinevused veevahetuse näitajates. Varasemates töödes on ksüleemivoog ja hüdrauliline juhtivus arukasel olnud kõrgema õhuniiskuse juures madalam kui kontrollis (Kupper jt 2011, Kupper jt 2020). Madalam ksüleemivoog ja juhtivus võivad hakata limiteerima lehe veevarustust mulla veedefitsiidi korral (Niglas jt 2014), kuid sellist olukorda 2022. aasta suvel ei tekkinud ning need näitajad õhuniisutustöötluses kontrollist ei erinenud. Küll aga tuli sarnaselt eelnevate töödega välja õhulõhede kõrgem juhtivus (Possen jt 2011, Kupper jt 2022). See võib muuta taimed vastuvõtlikuks erinevatele biotilistele ja abiotilistele häiringutele (Fanourakis jt 2020).

5.2 Suurenenud mullaniiskuse mõju

2022. aasta suvel FAHMi eksperimendi kastmistöötlus oluliselt mulla veepotentsiaali võrreldes kontrolliga ei suurendanud, kuna sellel suvel esines pikaajalisest keskmisest rohkem sademeid ja muld oli pidevalt küllastustaseme lähedal. Nagu eelnevalt välja toodud, lehe veepotentsiaalides töötluste vahel olulisi erinevusi ei ilmnenud. Küll aga ksüleemivoo tihedus, hüdrauliline juhtivus ja transpiratsioon lehe pinnaühiku kohta olid kastmistöötlustes kontrollist kõrgemad. Seega läbis kastmistöötlustes puudest rohkem vett läbi kui kontrollis. Teised gaasivahetuse näitajad kontrollist ei erinenud. Puude kõrgus oli kontrollpuudega sarnane, kuid aastane kõrguse juurdekasv oli suurem (Tullus jt 2023). Seega 2022. aastal kastmistöötlus pigem soodustas arukase maapealse osa juurdekasvu. Kastmistöötlus ei mõjutanud oluliselt ka hariliku kuuse kasvu ega okaste morfoloogilisi tunnuseid (Sellin jt 2024).

Kastmistöötlus on hiljutine lisandus FAHMi eksperimendi (Sellin jt 2024), seega varasemaid töid kastmistöötluste mõjudest arukaskedele FAHMil ei ole. Possen jt (2011) uurisid potikatses erineva mullaniiskuse mõju arukasele ja harilikule haavale. Niiskel mullal olid puude kasv, biomass, lehe eripind (SLA) ja gaasivahetuse tase kõrgemad võrreldes mõõduka mullaniiskusega. Kuna lehtede suurus ja lehestiku kogupind olid mõlema mulla niiskusesisalduse korral samad, võib eeldada, et töötlus ei tekitanud mullas anaeroobseid tingimusi ja sellega ei tekitanud lisastressi. Wiström jt (2023) uurisid aga liigniiskuse mõju lõhnavale kirsipuule (*Prunus mahaleb* L.), magusale kirsipuule (*Prunus avium* (L.) L.) ja harilikule toomingale (*Prunus padus* L.). Sellistes tingimustes tekkis nädala jooksul puudes järsk veepotentsiaali langus, millele järgnes õhulõhede juhtivuse vähenemine, hüdraulilise süsteemi düsfunktsioon ja kudede närbumine. Liigniiskus mõjus tavaliselt niiskeid kasvukohti eelistavale toomingale samamoodi nagu ülejäänud kahele liigile (Wiström jt 2023). Seega saab öelda, et FAHMi katseala kastmistöötlustes ei tekkinud liigniiskeid tingimusi, mis oleksid hakanud puude hüdraulilist toimimist ja kasvu häirima.

5.3 Muude keskkonnafaktorite mõju

Arukase veevahetuse tunnused on tugeva päevase käiguga. Päikesevalguse olemasolu ja intensiivsus mõjutavad taime hüdraulikalt nii otseselt läbi akvaporiinide aktivatsiooni (Singh jt 2020) kui kaudselt läbi temperatuuri ja õhuniiskuse muutumise. Temperatuuri mõju taime hüdraulilistele omadustele tuleneb $\sim\frac{1}{3}$ osas vee viskoossuse muutusest ja $\sim\frac{2}{3}$ osas protoplasti läbilaskvuse muutusest (Sellin ja Kupper 2007). Lisaks määravad temperatuur ja õhuniiskus

atmosfääri evaporatiivse nõudlusega õhulõhede avanemise ja transpiratsiooni ning nendega ka veekaod taimest (Daly jt 2004, Sellin ja Kupper 2007). Seega oli oodatav, et kõikide uuritavate tunnuste osas osutus fotosünteetiliselt aktiivse kiirguse voog oluliseks faktoriks. Mida kõrgem oli PPF, seda kõrgemad olid hüdrauliline juhtivus ja ksüleemivoog ning seda madalam lehe veepotentsiaal. See kehtib ka erinevate valgustingimuste juures kasvanud võraosade võrdlemisel. Näiteks valguslehtedel on kõrgem hüdrauliline juhtivus kui varjulehtedel (Sellin jt 2010, Õunapuu ja Sellin 2013). Kõrgem hüdrauliline juhtivus omakorda toetab kõrgemat transpiratsiooni intensiivsust (joonised 3B ja 3C; Sack ja Holbrook 2006). Lehe veepotentsiaali ja ksüleemivoo puhul osutusid oluliseks ka faktorid, mis väljendavad atmosfääri evaporatiivset nõudlust.

Gaasivahetuse tunnustest olid lehe veepotentsiaali ja ksüleemivooga seotud netofotosüntees, transpiratsioon ning intertsellulaarse ja välise CO₂ kontsentratsioonide suhe. See viitab arukase isohüdrilisele käitumisele (Luo jt 2017) – arukask hoidis erinevates töötlustes lehe veepotentsiaali sarnastes piirides. Hüdrauliline juhtivus aga gaasivahetust ei mõjutanud, kuna mullavee kättesaadavus ei limiteerinud ja puudel veedefitsiiti 2022. aasta suvel ei kujunenud. Netofotosüntees sõltus oluliselt õhulõhede juhtivusest ja lehe veepotentsiaalidest. See kinnitab tõsiasja, et fotosünteesi tase sõltub õhulõhede avatusest ja läbi selle CO₂ juurdepääsetavusest sõltuvalt lehe veevarustusest (Landsberg ja Waring 2017). Transpiratsiooni mõjutas kõige enam temperatuur. Samas vähendas kõrgem transpiratsioon erinevust lehe temperatuuri ja mõõtmiskambri õhutemperatuuri vahel, mis näitab transpiratsiooni jahutavat efekti (joonis 5; Grossiord jt 2020). Õhulõhede juhtivus, veekasutuse efektiivsus ning intertsellulaarse ja välise CO₂ kontsentratsioonide suhe sõltusid peamiselt atmosfääri evaporatiivsest nõudlusest, vältimaks liigseid veekadusid (Pugnaire ja Valladares 2007).

5.4 Järeldused

(1) Arukask on isohüdriline liik, mis reguleerib oma veevahetust nii, et lehtede veestaatus püsib kindlates piirides sõltumata rakendatud niisutustöötlustest. Kliimamuutuste vaates tähendab see seda, et see liik on potentsiaalselt vähe ohustatud niiskusrežiimi muutustest, sh sagenevatest põudadest.

(2) Kuigi fotosünteesi tase lehepinna kohta oli suurendatud õhuniiskuse tingimustes kasvanud puudel kõrgem, ei soodustanud see puude maapealse osa juurdekasvu, pigem vastupidi.

Järelikult on niiskes õhus puude kasvu aeglustumise taga muud füsioloogilised mehhanismid, mitte muutused nende fotosünteesivõimes.

(3) Gaasivahetuse tunnused olid seotud ksüleemivoo tiheduse ja lehe veepotentsiaaliga, s.t. sõltusid otseselt lehtede veevarustusest ja -staatusest. Kogu puu hüdrauliline juhtivus noorte puude gaasivahetust piisava mullavee kättesaadavuse korral ei mõjuta. Puude kasvamisel võib see pilt aga muutuda seoses nende mõõtmete suurenemise ja vee transporditeekonna pikenemise tõttu.

(4) Niisutustöötlustel oli nõrk mõju arukaskede vee- ja gaasivahetuse parameetritele. Sellest järeldub, et arukask kui suhteliselt plastiline liik suudab kohaneda suurenevate sademete ja kasvava õhuniiskusega, mida prognoositakse Põhja-Euroopale. Kuna kliimamuutustega muutub ka biotiliste häiringute iseloom ja sagedus, on täpsemate hinnangute andmiseks vaja uurida nii biotiliste kui abiootiliste faktorite mõju puude füsioloogiale.

6. Kokkuvõte

Regionaalsete kliimamuutuste mõju arukase (*Betula pendula* Roth) vee- ja gaasivahetusele

Käesoleva töö eesmärkideks oli uurida, kas ja kuidas kliimamuutustega ennustatav kõrgem keskkonna niiskusetase arukase vee- ja gaasivahetusele mõjub, millised keskkonnafaktorid uuritavatele füsioloogilistele tunnustele olulisimat mõju avaldavad ning kuidas need tunnused üksteist mõjutavad. Õhu- ja mullaniisutuse mõju uurimiseks viidi 2022. aasta suvel FAHMi katsealal läbi välitööd.

Tulemustest selgus, et niisutustöötlustel on arukase vee- ja gaasivahetusele nõrk mõju. Lehe veepotentsiaalid töötluste vahel ei erinenud, mis viitab arukase isohüdrilisele veekasutuse strateegiale. Mullaniisutustöötlustes oli taimedest läbi voolava vee hulk suurem, kuid see ei mõjutanud lehtede gaasivahetust. Ka kõrgema õhuniiskuse korral oli transpiratsioon kontrollist kõrgem, samuti ka lehe netofotosüntees ja fotosünteesi veekasutuse efektiivsus. Kuigi seal oli puude 2022. aasta juurdekasv sarnane kontrollile, olid õhuniisutustöötlustes puud jätkuvalt teiste töötlustega võrreldes madalamad. Seega FAHMi katse tulemuste põhjal ei saa öelda, et kõrgendatud niiskusetase oleks põhjustanud arukaskede vee- ja gaasivahetuse häiringuid.

Puude veestaatust mõjutas kõige tugevamini fotosünteesiliselt aktiivne kiirgus. Kogu puu hüdrauliline juhtivus sõltus lisaks ka atmosfääri veeaururõhu defitsiidist, kuid see ei olnud seotud gaasivahetuse tunnustega. Gaasivahetuse näitajad sõltusid lehe veepotentsiaalidest ja ksüleemivoo tihedusest, mis olid määratud atmosfääri nõudlusega. Lisaks oli transpiratsiooni intensiivsus seotud temperatuuriga. Lehe veepotentsiaali mõjutas ksüleemivoog hüdraulilisest juhtivusest rohkem.

Tuginedes antud katse tulemustele ja eelnevale kirjandusele võib öelda, et niiskemaks muutuv keskkond võib tulevikus hakata mõjutama arukase füsioloogilisi protsesse ja kasvu ning seda just negatiivselt. Siiski on arukask plastiline liik, millel on kõrge kohanemispotentsiaal muutuvate keskkonnatingimuste suhtes.

7. Summary

Effects of regional climate trends on water relations and leaf gas exchange in silver birch (*Betula pendula* Roth)

The aims of this master thesis were to investigate whether and how the increasing environmental humidity level predicted by climate change affects the water and gas exchange in silver birch, which environmental factors have the most significant effect on the focal physiological characteristics and how these characteristics influence each other. In the summer of 2022, field work was carried out at the FAHM experimental facility to investigate the effects of air humidification and soil irrigation.

The results showed that the humidification treatments have a weak effect on the water and gas exchange of silver birch. Leaf water potentials did not differ between the treatments, suggesting an isohydric water-use strategy. In the soil irrigation treatment, the amount of water passing through the trees was higher, but this did not affect leaf gas exchange. Even at elevated air humidity, transpiration rate was higher than the control, as well as leaf net photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. Although tree growth rate in 2022 was similar to that in the control, trees in the air humidification treatment remained shorter compared to the other treatments. Therefore, based on the results of the FAHM experiment, one cannot state that the increased humidity level caused disturbance in the water and gas exchange of silver birches.

The water status of trees was most strongly influenced by photosynthetic photon flux density. Whole-tree hydraulic conductance was additionally dependent on atmospheric water vapour pressure deficit but was unrelated to gas exchange traits. Gas exchange depended on leaf water potential and xylem sap flux density, which were determined by evaporative demand. In addition, transpiration rate was related to temperature. Leaf water potential was more influenced by xylem sap flow than trees' hydraulic conductance.

Based on the results of this experiment and the previous literature, one can conclude that the environment becoming increasingly humid may in the future negatively affect the physiological processes and growth of silver birch. However, silver birch is a plastic species with a high potential for adaptation to changing environmental conditions. This study contributes to the understanding of trees' ecophysiology and may improve our understanding of tree responses to climate change.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajat, professor Arne Sellinit töö valmimisele kaasaaitamise eest ning Eele Õunapuu-Pikast gaasivahetuse ja Priit Kupperit ksüleemivoo mõõtmisandmete eest. FAHMi katseala töös hoidmise ja keskkonnaandmete kogumise eest täna Riho Meierit ja Raivo Metsvahti.

Kasutatud allikad

- Aalto, J., Pirinen, P., & Jylhä, K. (2016). New gridded daily climatology of Finland: Permutation-based uncertainty estimates and temporal trends in climate. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 121: 3807–3823.
- Aasamaa, K., & Söber, A. (2011). Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany*, 71: 72–78.
- Aldea, J., Dahlgren, J., Holmström, E., & Löf, M. (2024). Current and future drought vulnerability for three dominant boreal tree species. *Global Change Biology*, 30: e17079.
- Asbjornsen, H., Goldsmith, G. R., Alvarado-Barrientos, M. S. *et al.* (2011). Ecohydrological advances and applications in plant–water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology*, 4: 3–22.
- Bertolino, L. T., Caine, R. S., & Gray, J. E. (2019). Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 10: 427588.
- Bolton, D. (1980). The computation of equivalent potential temperature. *Monthly Weather Review*, 108: 1046–1053.
- Buras, A., & Menzel, A. (2019). Projecting tree species composition changes of European forests for 2061–2090 under RCP 4.5 and RCP 8.5 scenarios. *Frontiers in Plant Science*, 9: 435160.
- Burton, P. J., Bergeron, Y., Bogdanski, B. *et al.* (2010). Sustainability of Boreal Forests and Forestry in a Changing Environment. *IUFRO World Series*, 25: 249–282.
- Cheng, W., Dan, L., Deng, X. *et al.* (2022). Global monthly gridded atmospheric carbon dioxide concentrations under the historical and future scenarios. *Scientific Data*, 9: 83.
- Choat, B., Brodribb, T. J., Brodersen, C. R., Duursma, R. A., López, R., & Medlyn, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558: 531–539.
- Cochard, H., Pimont, F., Ruffault, J., & Martin-StPaul, N. (2021). SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science*, 78: 55.

- Crawford, R. M., Jeffree C. E., & Rees W. G. (2003). Paludification and forest retreat in northern oceanic environments. *Annals of Botany*, 91: 213–26.
- Daly, E., Porporato, A., & Rodriguez-Iturbe, I. (2004). Coupled dynamics of photosynthesis, transpiration, and soil water balance. Part I: Upscaling from hourly to daily level. *Journal of Hydrometeorology*, 5: 546–558.
- Dyrddal, A. V., Olsson, J., Médus, E. *et al.* (2021). Observed changes in heavy daily precipitation over the Nordic-Baltic region. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 38: 100965.
- Fanourakis, D., Aliniaefard, S., Sellin, A. *et al.* (2020). Stomatal behavior following mid-or long-term exposure to high relative air humidity: A review. *Plant Physiology and Biochemistry*, 153, 92–105.
- Feng, X. (1999). Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100–200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63: 1891–1903.
- Feurdean, A., Veski, S., Florescu, G. *et al.* (2017). Broadleaf deciduous forest counterbalanced the direct effect of climate on Holocene fire regime in hemiboreal/boreal region (NE Europe). *Quaternary Science Reviews*, 169: 378–390.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349: 819–822.
- George, J. P., Lang, M., Hordo, M., Metslaid, S., Post, P., & Tamm, T. (2020). Potential of ecological modelling and smart-drainage development for mitigating adverse effects of future global change-type droughts for the Estonian forest sector. *Forestry Studies*, 73: 98–106.
- Grossiord, C., Buckley, T. N., Cernusak, L. A. *et al.* (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*: 226: 1550–1566.
- Harvey, J. E., Smiljanić, M., Scharnweber, T. *et al.* (2020). Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 26: 2505–2518.
- Henttonen, H. M., Nöjd, P., & Mäkinen, H. (2024). Environment-induced growth changes in forests of Finland revisited- a follow-up using an extended data set from the 1960s to the 2020s. *Forest Ecology and Management*, 551: 121515.

- IPCC (2023). Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Lee, H., & Romero, J. (eds.)]. Geneva: IPCC.
- Jaagus, J., Briede, A., Rimkus, E., & Sepp, M. (2018). Changes in precipitation regime in the Baltic countries in 1966–2015. *Theoretical and Applied Climatology*, 131: 433–443.
- Jaagus, J., Rimkus, E., Briede, A., Sagris, V., Aasa, A., Kapilovaite, J., & Sepp, M. (2024). Long-term changes in heat wave parameters in the eastern Baltic region. *Theoretical and Applied Climatology*: 10.1007/s00704-024-04925-7.
- Johnson, D. M., Katul, G., & Domec, J. C. (2022). Catastrophic hydraulic failure and tipping points in plants. *Plant, Cell & Environment*, 45: 2231–2266.
- Jõgiste, K., Frelich, L. E., Laarmann, D. *et al.* (2018). Imprints of management history on hemiboreal forest ecosystems in the Baltic States. *Ecosphere*, 9: e02503.
- Kangur, O., Steppe, K., Schreel, J. D. M., von der Crone, J. S., & Sellin, A. (2021). Variation in nocturnal stomatal conductance and development of predawn disequilibrium between soil and leaf water potentials in nine temperate deciduous tree species. *Functional Plant Biology*, 48: 483–492.
- Kangur, O., Tullus, A., & Sellin, A. (2020). Night-time transpiration, predawn hydraulic conductance and water potential disequilibrium in hybrid aspen coppice. *Trees - Structure and Function*, 34: 133–141.
- Kollo, J., Metslaid, S., Padari, A., Hordo, M., Kangur, A., & Noe, S. M. (2023). Trends in thermal growing season length from years 1955–2020- A case study in hemiboreal forest in Estonia. *Boreal Environment Research*, 28: 169–180.
- Kupper, P., Rohula-Okunev, G., Sell, M., Kangur, O., & Sellin, A. (2020). Effects of air humidity and soil nitrogen source on diurnal water flux in hybrid aspen and silver birch. *Acta Horticulturae*, 1300: 153–160.
- Kupper, P., Rohula-Okunev, G., Tullus, A., Tulva, I., Merilo, E., & Sellin, A. (2022). Long-term effect of elevated air humidity on seasonal variability in diurnal leaf conductance and gas exchange in silver birch. *Canadian Journal of Forest Research*, 52: 696–703.

- Kupper, P., Söber, 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.
- Landsberg, J., & Waring, R. (2017). Water relations in tree physiology: where to from here? *Tree Physiology*, 37: 18–32.
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Berlin: Springer.
- Li, J., Jin, Y., Zhao, Y., Au, T. F., Wang, Y., & Chen, Z. (2024). The intra-annual rhythm of *Pinus sylvestris* growth-climate responses under a warming climate at its southern distribution limits. *Agricultural and Forest Meteorology*, 346: 109871.
- Liu, C., Wang, Q., Mäkelä, A., Hökkä, H., Peltoniemi, M., & Hölttä, T. (2022). A model bridging waterlogging, stomatal behavior and water use in trees in drained peatland. *Tree Physiology*, 42: 1736–1749.
- Luhamaa, A., Kallis, A., Mändla, K., Männik, A., Pedusaar, T., & Rosin, K. (2015). *Eesti tuleviku kliimastsenaariumid aastani 2100*. Tallinn: Keskkonnaagentuur.
- Luo, D., Wang, C., & Jin, Y. (2017). Plant water-regulation strategies: Isohydic versus anisohydic behavior. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41: 1020–1032.
- Lupkina, L., Štelce, V., Treija, S. *et al.* (2022). Latvia's eight national communication and fifth biennial report under the United Nations framework convention on climate change. Riga: Ministry of the Environmental Protection and Regional Development.
- Mantova, M., Herbette, S., Cochard, H., & Torres-Ruiz, J. M. (2022). Hydraulic failure and tree mortality: from correlation to causation. *Trends in Plant Science*, 27: 335–345.
- Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Schneck, V., Kowalczyk, J., Wojda, T., & Jansons, Ā. (2022). Silver birch shows nonlinear responses to moisture availability and temperature in the eastern Baltic Sea region. *Dendrochronologia*, 76: 126003.
- Mensah, A. A., Holmström, E., Petersson, H., Nyström, K., Mason, E. G., & Nilsson, U. (2021). The millennium shift: Investigating the relationship between environment and growth trends of Norway spruce and Scots pine in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 481: 118727.

- Mensah, A. A., Petersson, H., Dahlgren, J., & Elfving, B. (2023). Taller and slenderer trees in Swedish forests according to data from the National Forest Inventory. *Forest Ecology and Management*, 527: 120605.
- Metslaid, S., Hordo, M., Korjus, H., Kiviste, A., & Kangur, A. (2018). Spatio-temporal variability in Scots pine radial growth responses to annual climate fluctuations in hemiboreal forests of Estonia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 252: 283–295.
- Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R., & Bugmann, H. (2018). Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8: 5627.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., & Helama, S. (2022). Recent unexpected decline of forest growth in North Finland: examining tree-ring, climatic and reproduction data. *Silva Fennica*, 56: 10769.
- Niglas, A., Kupper, P., Tullus, A., Sellin, A. (2014). Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB Plants*, 6: plu021.
- Niinistö, S., Ahonen, P.-P., Ahonen, S. *et al.* (2022). Finland's eighth national communication under the United Nations framework convention on climate change. Helsinki: Ministry of the Environment and Statistics Finland.
- Nilson, A., Kiviste, A., Korjus, H., Mihkelson, S., Etverk, I., & Oja, T. (1999). Impact of recent and future climate change on Estonian forestry and adaptation tools. *Climate Research*, 12: 205–214.
- Nordlander, G., Mason, E. G., Hjelm, K., Nordenhem, H., & Hellqvist, C. (2017). Influence of climate and forest management on damage risk by the pine weevil *Hylobius abietis* in northern Sweden. *Silva Fennica*, 51: 7751.
- Ozolinčius, R., Lekevičius, E., Stakėnas, V., Galvonaitė, A., Samas, A., & Valiukas, D. (2014). Lithuanian forests and climate change: possible effects on tree species composition. *European Journal of Forest Research*, 133: 51–60.
- Possen, B. J., 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.

- Pugnaire, F. & Valladares, F. (2007). *Functional Plant Ecology*. Second Edition. Boca Raton: CRC Press.
- 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.
- Ruosteenoja, K., Jylhä, K., & Kämäräinen, M. (2016). Climate projections for Finland under the RCP forcing scenarios. *Geophysica*, 51: 17–50.
- Rutgersson, A., Kjellström, E., Haapala, J. *et al.* (2022). Natural hazards and extreme events in the Baltic Sea region. *Earth System Dynamics*, 13: 251–301.
- Sack, L., & Holbrook, N. M. (2006). Leaf hydraulics. *The Annual Review of Plant Biology*, 57: 361–381.
- Scoccimarro, E., Villarini, G., Vichi, M., Zampieri, M., Fogli, P. G., Bellucci, A., & Gualdi, S. (2015). Projected changes in intense precipitation over Europe at the daily and subdaily time scales. *Journal of Climate*, 28: 6193–6203.
- Sellin, A., Alber, M., Keinänen, M. *et al.* (2017a). Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: Possible mechanisms behind the growth retardation. *Regional Environmental Change*, 17: 2135–2148.
- Sellin, A., Alber, M., & Kupper, P. (2017b). Increasing air humidity influences hydraulic efficiency but not functional vulnerability of xylem in hybrid aspen. *Journal of Plant Physiology*, 219: 28–36.
- Sellin, A., Heinsoo, K., Kupper, P. *et al.* (2024). Growth responses to elevated environmental humidity vary between phenological forms of *Picea abies*. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7: 1370934.
- Sellin, A., & Kupper, P. (2007). Temperature, light and leaf hydraulic conductance of little-leaf linden (*Tilia cordata*) in a mixed forest canopy. *Tree Physiology*, 27: 679–688.
- Sellin, A., Niglas, A., Õunapuu, E., & Karusion, A. (2013). Impact of phloem girdling on leaf gas exchange and hydraulic conductance in hybrid aspen. *Biologia Plantarum* 57: 531–539.

- Sellin, A., Niglas, A., Õunapuu-Pikas, E., & Kupper, P. (2014). Rapid and long-term effects of water deficit on gas exchange and hydraulic conductance of silver birch trees grown under varying atmospheric humidity. *BMC Plant Biology*, 14: 72.
- Sellin, A., Rosenthal, 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*). *Frontiers in Plant Science*, 6: 860.
- Sellin, A., Õunapuu, E., & Karusion, A. (2010). Experimental evidence supporting the concept of light-mediated modulation of stem hydraulic conductance. *Tree Physiology*, 30: 1528–1535.
- Sierota Z, Grodzki W, & Szczepkowski A. (2019). Abiotic and Biotic Disturbances Affecting Forest Health in Poland over the Past 30 Years: Impacts of Climate and Forest Management. *Forests*, 10: 75.
- Singh, R. K., Deshmukh, R., Muthamilarasan, M., Rani, R., & Prasad, M. (2020). Versatile roles of aquaporin in physiological processes and stress tolerance in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149: 178–189.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., Oren, R., & Comstock, J. P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25: 251–263.
- Spinoni, J., Vogt, J. V., Naumann, G., Barbosa, P., & Dosio, A. (2018). Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, 38: 1718–1736.
- Spinoni, J., Naumann, G., & Vogt, J. V. (2017). Pan-European seasonal trends and recent changes of drought frequency and severity. *Global and Planetary Change*, 148, 113–130.
- Zaehle, S. (2005). Effect of height on tree hydraulic conductance incompletely compensated by xylem tapering. *Functional Ecology*, 19: 359–364.
- Tikkanen, O. P., & Lehtonen, I. (2023). Changing climatic drivers of European spruce bark beetle outbreaks: a comparison of locations around the Northern Baltic Sea. *Silva Fennica*: 57: 23003.
- Tullus, A., Kupper, P., Kaasik, A. *et al.* (2017). The competitive status of trees determines their responsiveness to increasing atmospheric humidity – a climate trend predicted for Northern latitudes. *Global Change Biology*, 23: 1961–1974.

Tullus, A., Kupper, P., Reinthal, T., & Brodski, M. (2023). Keskkonnaministeeriumi sihtfinantseeritav projekt nr 4-1/22/40: Sademete suurenemise mõju kuuse ja kase puht- ning segapuistute kasvule ja metsapatogeenidele. Lõpparuanne. Tartu: Tartu Ülikool.

Valgepea, M., Sirkas, F., Timmusk, T. *et al.* (2023). Aastaraamat mets 2021. Tallinn: Keskkonnaagentuur.

Vicente-Serrano, S. M., Nieto, R., Gimeno, L. *et al.* (2018). Recent changes of relative humidity: regional connections with land and ocean processes. *Earth System Dynamics*, 9: 915–937.

Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M. *et al.* (2020). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change Biology*, 26: 4178–4196.

Wiström, B., Emilsson, T., Sjöman, H., & Levinsson, A. (2023). Experimental evaluation of waterlogging and drought tolerance of essential *Prunus* species in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 537: 120904.

Õunapuu, E., & Sellin, A. (2013). Daily dynamics of leaf and soil-to-branch hydraulic conductance in silver birch (*Betula pendula*) measured in situ. *Plant Physiology and Biochemistry*, 68: 104–110.

Kasutatud internetisaidid

European Environment Agency (2022). Projected change in annual (left) and summer (right) precipitation, 2071–2100. Vaadatud 08.05.2022 <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/projected-changes-in-annual-and-6>

Luke (2022). Forest protection 1.1.2022. Vaadatud 23.03.2024 <https://www.luke.fi/en/statistics/forest-protection/forest-protection-112022>

SMHI (2024). Climate. Vaadatud 23.03.2024 <https://www.smhi.se/en/climate>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Ilona Tamm,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose "Regionaalsete kliimamuutuste mõju arukase (Betula pendula Roth) vee- ja gaasivahetusele," mille juhendaja on professor Arne Sellin, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Ilona Tamm

22.05.2024