

Tartu Ülikool  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Botaanika osakond  
Ökofüsioloogia õppetool

Andreas Kullerkann

**Nitraat- ja ammooniumlämmastiku mõju arukase (*Betula pendula Roth.*) kasvule ja  
veevahetusele erineval õhuniiskusel**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Priit Kupper

Tartu 2018

## Nitraat- ja ammooniumlämmastiku mõju arukase kasvule ja veevahetusele erineval õhuniiskuse

Lühikokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli välja selgitada, kas erinevad lämmastikuallikad varieeruva õhuniiskuse juures avaldavad erinevat mõju arukase (*Betula pendula*) kasvule ning transpiratsioonile. Lisaks uuriti klorofüllisalduse erinevust lehtedes. Püstitatud katse lämmastikuallikateks oli nitraat- ja ammooniumlämmastik. Katse tulemused näitasid, et nitraat- ja ammooniumlämmastiku mõju arukase kasvule ei olnud erinev. Eelmainitud lämmastikuallikad avaldasid erinevat mõju vaid lehe klorofüllisaldusele ning transpiratsioonile.

Märksõnad: arukask, lämmastik, ammoonium, nitraat, transpiratsioon

CERCS kood: B310 Soontaimede füsioloogia

Effects of nitrate and ammonium nitrogen on growth and water flux on silver birch (*Betula pendula* Roth.) at different air relative humidity.

Goal of this research was to find out how different nitrogen sources effect the growth and transpiration of silver birch (*Betula pendula*) under varying air relative humidity. Leaf chlorophyll content was also looked at. The two inorganic nitrogen sources were ammonium and nitrate. Our experiment showed no difference in tree growth between different sources of nitrogen. However, difference was seen in leaf chlorophyll content and transpiration.

Key words: silver birch, nitrogen, ammonium, nitrate, transpiration

CERCS code: B310 Physiology of vascular plants

# Sisukord

<b>Infoleht</b> .....	<b>2</b>
<b>Sisukord</b> .....	<b>3</b>
<b>1. Sissejuhatus</b> .....	<b>4</b>
1.1. Ammooniumi ja nitraadi roll taimedes .....	<b>5</b>
1.2. Lämmastiku mõju puittaimede kasvule .....	<b>6</b>
1.3. Erinevate lämmastiku vormide mõju taimede veevahetusele .....	<b>8</b>
1.4. Õhuniiskuse mõju kasvule .....	<b>9</b>
1.5. Õhuniiskuse mõju taimede veevoogudele ja toitainete ülesvõtmisele.....	<b>10</b>
1.6. Töö eesmärk.....	<b>11</b>
<b>2. Katse korraldus ja metoodika</b> .....	<b>12</b>
2.1. Katse korraldus .....	<b>12</b>
2.2. Metoodika .....	<b>15</b>
2.3. Andmetöötlus .....	<b>15</b>
<b>3. Tulemused</b> .....	<b>16</b>
<b>4. Arutelu</b> .....	<b>23</b>
<b>Kokkuvõte</b> .....	<b>24</b>
<b>Summary</b> .....	<b>25</b>
<b>Tänuavaldused</b> .....	<b>26</b>
<b>Kasutatud kirjandus</b> .....	<b>27</b>
<b>Litsents</b> .....	<b>33</b>

## 1. Sissejuhatus

Lämmastik (N) on kõige levinum mineraalne element taimede kudedes. Selle omastamine toimub peamiselt juurte abil mullast. Lämmastik esineb mullas anorgaanilisena (ammoonium  $\text{NH}_4^+$  ja nitraat  $\text{NO}_3^-$ ), kui ka orgaaniliste aminohapetena (Marschner 1995) ja seda iseloomustab lisaks hooajalistele ja ööpäevastele muutustele ka väga heterogeenne levik mullas (Miller & Cramer 2004). Taimedel on võime omastada kõiki neid lämmastiku vorme (Paungfoo-Lonhienne jt. 2008), aga tihti eelistatakse seda, mis on taime kasvukeskkonnas või koosluse suksessioonis kõige enam levinud (Kronzucker jt. 2003; Weigel jt. 2005). Lisaks on oluliseks mõjutajaks ka mulla pH ja see kus lämmastiku assimilatsioon taimes aset leiab (Raven & Smith 1976). Lämmastikuvaegus on peamine faktor, mis limiteerib maapealsetes ökosüsteemides primaarproduksiooni (Vitousek & Howarth 1991). Põhjuseks on see, et ligi 5 miljardist tonnist looduses esinevast (maismaa- ja mere elustik, ookeanid, atmosfäär, mulla orgaanika ja settekivimid) lämmastikust on vaid 2% omastatav organismide poolt. Seetõttu on taimedel evolutsiooniliselt välja kujunenud väga tõhusad lämmastiku omastamise strateegiad ja organismi sisene lämmastiku taaskasutus (Rennenberg jt. 2010; Rennenberg & Smith 2010) Lämmastiku omastamise efektiivsus varieerub suurel määral erinevate puuliikide vahel (Koyoma & Tokuchi 2003; Nordin jt. 2001). Puittaimede lämmastiku omastamise mehhanismidest aru saamine aitab paremini mõista nende levikut ja elupaiku (Koyoma & Tokuchi 2003; Nordin et al. 2001). Temperatuuri tõusu tõttu, mis on tingitud globaalsest soojenemisest, võib eeldada ka nitrifikatsiooni suurenemist (Carnol jt. 2002; Finzi jt. 2001, Focht & Verstraete 1977), mis omakorda tõstab nitraadi kontsentratsiooni mullas. Oletatakse ka, et seoses ekstreemsete ilmastikunähtuste sagenemisega võib oodata ka muutusi lämmastiku konkurentsisis taimede ja/või mikroorganismide vahel (Rennenberg jt. 2009). Puittaimede võime kasutada nii  $\text{NO}_3^-$  kui ka  $\text{NH}_4^+$  võib leevendada toimetulekut lämmastiku defitsiidi tingimustes. Seetõttu on ka oluline mõista lämmastiku omastamisega seotud mehhanisme, et aru saada puittaimede levikust ja adaptatsioonidest erinevatel muldadel (Koyoma & Tokuchi 2003; Nordin jt. 2001).

## 1.1 Ammooniumi ja nitraadi roll taimedes

Lämmastik mängib tähtsat rolli paljudes ainevahetuse protsessides. Kuna lämmastik on üks peamisi makrotoitaineid, siis on ka taimede erinevad bioloogilised protsessid nagu kasvamine, vee ja toitainete omastamine, paljunemine, fotosüntees jne. sellest oluliselt sõltuvad. Taimedel on kujunenud spetsiifiline eelistus lämmastiku allikate suhtes - see on tingitud nende füsioloogilistest iseärasustest (Horsley 1988; Stewart jt. 1992; Crabtree & Bazazz 1993). Peamisteks lämmastiku allikateks taimedel on siiski anorgaaniline nitraat- ja ammooniumlämmastik. Nende kahe elemendi omastamise efektiivsus sõltub taime liigist ja vanusest ning samuti mulla pH-st.

Ammoonium ( $\text{NH}_4^+$ ) on üks põhilisemaid toitaineid taimedel ja seetõttu omab suurt tähtsust selle iooni kontsentratsioon mullas. Isegi lähedaste liikide eelistus  $\text{NH}_4^+$  osas võib suuresti varieeruda keskkonnatingimustest põhjustatud adaptatsioonide tõttu (Chaillou & Lamanze 2001). Kui selle iooni kontsentratsioon mullas tõuseb liiga kõrgeks, võib tagajärjeks olla toksiline keskkond. Toksilisuse sümptomid tulevad esile vähenenud kasvu, väikeste lehtede ja kidurate juurte näol. Mõningatel juhtudel võib esineda ka kloroos (Gerendas jt. 1997). Toksilisust soodustab ammooniumi omastamisest tingitud risosfääri hapestumine. Kuigi paljud autorid on arvamusel, et  $\text{NH}_4^+$  omastamine on põhjus, miks risosfäär hapestub, on toksilisust täheldatud ka katsetes, kus pH on olnud kontrollitud (Miller & Cramer 2004). Ammoonium on mullas vähem liikuv ioon kui nitraat ja selle omaduse tõttu kasvatavad taimed üldjuhul pikad ja peenikesed juured, kui ammoonium on domineeriv lämmastiku allikas mullas. Riisil (*Oryza sativa*) täheldati, et  $\text{NH}_4^+$  omastamise määr oli suurem juurte nooremates osades, ehk juuretippudes, samal ajal kui  $\text{NO}_3^-$  omastamise määr oli suurem juurekarvade piirkonnas. Sellest järeldatuna võib väita, et kasvav juur omastab algselt rohkem mullas vähemliikuvat  $\text{NH}_4^+$ , aga juure vananedes omastab peenjuurte abil rohkem  $\text{NO}_3^-$  (Cramer jt. 2009). Maisil (*Zea mays*) lämmastiku omastamise määras erinevates juureosades olulist varieeruvust ei esinenud (Colmer & Bloom 1998)

Nitraat seevastu on mullas palju mobiilsem võrreldes ammooniumiga - seetõttu uhtutakse seda iooni ka muldadedest palju kergemini põhja- ja pinnavette. Kuigi  $\text{NO}_3^-$  on tuntud oma omaduse tõttu kergelt mulla vette lahustuda, peavad taimed siiski lisaenergiat kulutama, et redutseerida seda sobivasse vormi. Just selle takistuse tõttu võib olla kuluefektiivsem kasutada  $\text{NH}_4^+$  lämmastikuallikana, sest seda saab koheselt aminohapete koosseisu lisada.

Siiski ei pruugi ammoonium alati taimedele kättesaadav olla, sest see on oma laengu tõttu mulla osakestega tugevamini seotud ja on seetõttu vähem liikuv.

Mulla pH on tugevalt mõjutatud sellest, kumba lämmastikuallikat taimed rohkem omastavad. Näiteks ammooniumi omastamine ja aminohapetele lisamine põhjustab H<sup>+</sup> ionide vabastamist ümbritsevasse keskkonda, muutes mullad happelisemaks. Nitraadi omastamine ja aminohapetele lisamine põhjustab OH<sup>-</sup> ionide vabastamisest ümbritsevasse keskkonda, muutes mullakeskkonna aluseliseks (Raven & Smith 1976; Plassard jt. 1991).

## 1.2. Lämmastiku mõju puittaimede kasvule

Katseid selle kohta, millist anorgaanilist lämmastiku allikat erinevad puittaimed eelistavad, on tehtud palju. Uuritud on nii boreaalsed okaspuid kui ka lehtpuid. Uscola jt. (2013) näitasid oma katses süüria männi (*Pinus halepensis*) ja iilekstamme (*Quercus ilex*) peal, et väikestes kogustes (1 mM) kumbki lämmastiku allikas puid oluliselt ei mõjutanud. Muutusi võis märgata, kui lämmastiku kogus oli suurem (10 mM). Sellise koguse ammooniumi tagajärjeks oli toksilisus, mis pidurdas kasvu ja põhjustas seemikute suurt suuremust. Negatiivne mõju oli selgemini märgatav *Q. ilex*-i kui *P. halepensis*-e puhul. Suur nitraadi kontsentratsioon (10 mM) soodustas selgelt *P. halepensis* ja ei mõjutanud märkimisväärselt *Q. ilex* kasvu võrreldes madalama kontsentratsiooniga. Samuti vähenes suure koguse NH<sub>4</sub><sup>+</sup> juures peenjuurte hulk mõlemal puuliigil. Võis järeldada, et süüria mänd pioneerliigina oli plastilisem lämmastiku allika kasutamise suhtes ja näitas paremat kasvu kõrge NO<sub>3</sub><sup>-</sup> kontsentratsioonil. Iilekstamm, olles liik mis levib erinevatel muldadel (Ruiz de la Torre 2006), ei näidanud paranenud kasvu kummagi lämmastikuvormi puhul, kuigi oli negatiivselt mõjutatud kõrgest NH<sub>4</sub><sup>+</sup> kontsentratsioonist.

Min jt. (1999) näitasid, et Ameerika haab eelistas nitraati ammooniumile. Laiahaardelisemaid uuringuid ei ole siiski selle liigi peal tehtud ja seetõttu puuduvad andmed selle kohta kuidas mõjuvad erinevad ammooniumi ja nitraadi kontsentratsioonid mullas selle puuliigi kasvule.

Templer ja Dawson korraldasid 2003. aastal Catskilli mägedes, New Yorgis nelja sealse peamise puuliigi - ameerika pöök (*Fagus grandifolia*), kanada tsuga (*Tsuga canadensis*), punane tamm (*Quercus rubra*), suhkruvaher (*Acer saccharum*) peal katse, et välja selgitada nende eelistus anorgaanilise lämmastiku allika osas. Nagu eeldatud oli, omastasid peaaegu kõik puuliigid rohkem ammooniumi kui nitraati. Üllatuslikult omastas aga Ameerika pöök viis

korda rohkem lämmastikku nitraadi kui ammooniumina. Suhkruvahter omastas kuus korda rohkem  $\text{NH}_4^+$  kui  $\text{NO}_3^-$ . Punase tamme eelistuses märkimisväärselt suurt ühe lämmastiku allika eelistust ei täheldatud. Kanada tsuuga eelistas samuti ammooniumi nitraadile. Võrdlevas uuringus näitas van den Driessche (1970), et boreaalsed okaspuud kasvavad kiiremini kui nende lämmastiku allikaks on ammoonium.

Uuringud arukase lämmastiku allika eelistuse kohta on näidanud vastakaid tulemusi. Üldjuhul eelistavad neutraalsel ja aluselisel ning aeroobsel mullal kasvavad taimed  $\text{NO}_3^-$  põhilise lämmastiku allikana. Happelisel ja anaeroobsel mullal kasvavad taimed eelistavad  $\text{NH}_4^+$ , kuna seda leidub seal kõige rohkem (Gigon & Rorison 1972; de Graaf jt. 1998), aga see ei pruugi ka alati nii olla (Crabtree & Bazzaz 1993). Arukask on üldiselt levinud kasvukohtades, kus domineerivad happelised ja anaeroobsed mullad.

Suurenenud N kogus toob arukasel kaasa järgnevat: pärsitud pungade puhkemine, mõjutab klorofüllil lagunemise ja taime vananemise kiirust, pikendab sügisest lehtede langemist ja suurendab varajasi külmakahjustusi. Suurenenud lämmastikukogus koos põuastressiga põhjustab kaselehtede kuivamist ja hävimist suvisel perioodil. Lehtedes lämmastikusisalduse suurenemisega vähenes samaaegselt fosforisisaldus, kaaliumisisaldus suurenes samuti. Seevastu magneesiumi, kaltsiumi ja süsiniku ning mulla pH püsisid muutumatuna (Kula jt. 2012)

Esmeijer jt. (2008) püstitasid oma arukase primaarproduktiooni sõltuvust lämmastikuallikast uurivas katses hüpoteesi, et arukask (*Betula pendula*) eelistab nitraati ammoniumile. See hüpotees ei osutunud tõeseks. Nende katse analüüsist selgus, et puu kasvus ei ilmnenud märkimisväärselt erinevust erinevatel lämmastiku töötlustel. Katsest selgus, et *B. pendula*, mis tavaliselt kasvab happelistel ja anaeroobsetel muldadel, ei eelista ega ole rohkem kohanenud  $\text{NH}_4^+$  tarbimisele st. ei tuvastatud suurenenud primaarproduktiooni ega biomassi kasvu võrreldes nitraadi töötlusega.

Teised autorid aga väidavad, et happelistel muldadel, kus domineerivaks anorgaanilise lämmastiku allikaks on  $\text{NH}_4^+$  (Troelstra jt. 1990), ei pruugi sealseid liike negatiivselt mõjutada suurenenud  $\text{NH}_4^+$  kontsentratsioon. Kui kõrge  $\text{NH}_4^+$  kontsentratsioon takistab juurte kasvu, on täheldatud, et madala kontsentratsiooni puhul (mis on looduses rohkem levinud) on juurte kasv samaväärne või parem kui  $\text{NO}_3^-$  puhul (Bloom jt. 1993). Siiski ei täheldatud arukase kasvus märkimisväärselt positiivset muutust kui lämmastiku ainuallikaks on ainult nitraat või ainult ammoonium (Gigon & Rorison 1972; Falkengren-Grerup 1995). Samas, suurimat maapealset biomassi on taimedel täheldatud siis kui nii ammoonium- kui ka nitraatlämmastik on kättesaadavad (Marschner 1995).

### 1.3. Erinevate lämmastiku vormide mõju taimede veevahetusele

Seda, kuidas erinev lämmastikuallikas mõjutab puittaimede veevahetust, on vähe uuritud.

Mõningal määral on tehtud katseid selle põhjal, kuidas erinev õhuniiskus mõjutab puittaimede, eelkõige arukase, kasvu, allokatsiooni, transpiratsiooni, mineraaltoitainete massivoogu mullas ja seeläbi ka toitainete omastamist (Kupper jt. 2016).

Kuigi akvaporiiinidega seotud molekulaarse ja rakulise tasandi mehhanismid ei ole täielikult läbi uuritud, võib siiski seni läbiviidud uuringute põhjal väita, et erinevad toitained mõjutavad akvaporiiinide vee läbilaskevõimet ja seeläbi veevoogusid taimede juurtes. Näiteks lämmastiku, fosfori ja süsiniku puudus pärsib juba paari päeva jooksul akvaporiiinide funktsiooniga seotud veetransporti (Maurel jt. 2008). Vastupidiselt on aga suurenenud risosfääri  $\text{NO}_3^-$  kogus näidanud kiiret tõusu akvaporiiinide poolt põhjustatud juure hüdraulilises juhtivuses (Carvajal jt. 1996; Gloser jt. 2007; Gorska jt. 2008). Need autorid väidavad, et  $\text{NO}_3^-$  põhjustatud suurenemine veevoos, võib olla selleks, et hõlbustada  $\text{NO}_3^-$  massivoogu juurtesse. See võib erilist tähtsust omada kui mulla lämmastiku hulk on piiratud, kuid mitte puudulik.

Siemens & Zwiazek (2011) näitasid oma katses, et Ameerika haab (*Populus tremuloides*) suutis tolereerida kõrges kontsentratsioonis (16 mM) nitraati, aga sama kogust ammooniumi mitte. Madalamal ammooniumi kontsentratsioonil (4 ja 8 mM) juures olid seemikute kasv ja veevahetus samaväärsed nitraadiga väetamisel. Peale neljandat katsenädalat, kui ammooniumi kogust mullas vähendati, võis märgata puude kasvu taastumist, transpiratsiooni suurenemist ja vähenenud suremust.



## 1.4. Õhuniiskuse mõju kasvule

Sellin jt. (2013) uurisid arukase kasvu ja toitainete omastamist suurendatud õhuniiskuse välikatses FAHM (Free Air Humidity Manipulation). Nende katsest selgus, et kõrge õhuniiskus mõjutas negatiivselt veevoogu puudes, mis omakorda vähendas märkimisväärselt nii lehtede fosfori ja lämmastiku sisaldust kui ka nende vahelist suhet. Lisaks mõjutas kõrge õhuniiskus negatiivselt ka mõningaid fotosünteesi parameetreid - fotosünteesi võimekust, maksimaalset karboksüleerimise määra ja maksimaalset elektrontranspordi määra.

Lisaks on samas FAHM katses näidanud, et suurenenud õhuniiskus omab negatiivset mõju puude kasvule (Sellin jt. 2013; Tullus jt. 2012). Täheldatud on nii puude kõrguse kui ka lehtede arvu vähenemist nii arukasel kui ka hübriidhaaval (Tullus jt. 2012). Siiski erines suurenenud õhuniiskuse mõju nende liikide lehepinnale erinevalt. Kui arukasel vähenes kogu lehestiku pindala (Sellin jt. 2013), siis hübriidhaaval vähenes küll üksiku lehe pindala, aga lehtede arvu kasvu tõttu olulist muutust kogu lehestiku pindalas ei registreeritud (Tullus jt. 2012).

Tullus jt. (2012) leidsid oma katse käigus, et suurenenud õhuniiskus vähendas N:P ja N:K suhet hübriidhaava lehestikus. See võis olla põhjustatud õhuniiskuse kasvust põhjustatud transpiratsiooni vähenemisest. Nende tulemused näitasid et kliimamuutustest põhjustatud suurenenud õhuniiskus koosmõjus mulla niiskuse suurenemisega vähendas lehtede varustatust toitainetega, tõi endaga kaasa languse fotosünteesis ja kahandas kasvukiirust arukasel. Seega andis katse kinnitust Tulluse jt. (2012) püstitatud esimesele hüpoteesile, et vähenenud veevoog võib vähendada toitainete jõudmist lehtedesse. Sarnaselt märkasid Inagaki jt. (2011), et suurenenud sademete hulk ja õhuniiskus vähendasid lämmastiku kättesaadavust hinoki küpressil (*Chamaecyparis obtusa*).

Vähenenud lämmastiku omastamist ja kasvu märgati ka hübriidhaaval FAHM katse käigus (Tullus jt. 2012). Selgus, et isegi väike varieeruvus lämmastiku kättesaadavuse muutuses võib tuua esile märkimisväärse kasvu aeglustumise kiirekasvulistel puittaimedel.

## 1.5. Õhuniiskuse mõju taimede veevoogudele ja toitainete ülesvõtmisele

Tulluse jt. (2012) õhuniiskuse katsetest hübriidhaaval selgus, et suurenenud õhuniiskuse põhjustas märkimisväärse transpiratsioonivoo vähenemise. See on peamiselt põhjustatud sellest, et suurenenud õhuniiskusega kaasneb veeauru rõhu väiksem erinevus taime sisemuse ja atmosfääri vahel. Seega võib suurenenud õhuniiskusega kaasneda väiksem veevoog taimedes ja väiksem toitainete kontsentratsioon taime maapealsetes osades.

Smith jt. (2003) ja Plassar & Dell (2010) väidavad, et suurenenud õhuniiskuse võib mõjutada ka mükoriisa funktsiooni. Fosfaadid, üsnagi väheliikuvate toitainetena, omastatakse suuresti mükoriisa kaasabil.

Tullus jt. (2012) ja Sellin jt. (2013) pakkusid välja, et väiksem toitainete kontsentratsioon kõrgel õhuniiskusel kasvavatel puudel võib olla põhjustatud vähenenud veevoost, sest transpiratsioonivoog on juhtivaks jõuks nii juur-leht toitainete transpordil, kui ka muld-juur mineraaltoitainete massivoo puhul (Cramer jt. 2009). Tullus (2012) leidis aga ka, et kahanenud transpiratsioon ei olnud tõenäoliselt ainuke põhjus, miks toitainete omastamine FAHM-i katsealal vähenes. Sademeterohketel suvedel võib mulla veesisaldus tõusta, mis omakorda toob kaasa ka suuremate mullapooride täitumise veega (Hansen jt. 2013). Kõikide mullapooride täitumine veega võib luua mullas hapnikuvaeguse (Kramer & Boyer 1995). See võib mõjutada membraantransporti juurte rakkudes ja ka nitraadi transporterite transkriptsiooni (Marschner 1995; Kreuzwiser jt. 2009). Mulla hapnikuvaegus võib ka märkimisväärselt häirida lämmastiku juur-leht transporti. Kõrgest õhuniiskusest tekkinud anaeroobne mullakeskkond mõjub negatiivselt N mineralisatsioonile ja ka ektomükoriisesele sümbiondile (Parts jt. 2013). Sellin jt. (2016) leidsid, et välikatses FAHM oli arukasel dominantseks lämmastikuallikaks nitraat, aga niisutusosaladel oli 50% lämmastikust taimedele kättesaadav ka ammooniumina. Seetõttu võis ka puude eelistus N allika osas varieeruda töötluste vahel. Seda väidet kinnitab ka fakt, et puuliigid, mis on kohanenud üleujutusosaladel kasvamiseks, eelistavad ammooniumi nitraadile (Brinson jt. 1984; Islam & Macdonald 2009). Selle põhjus võib olla energeetiline, sest ammooniumi assimilatsioonile kulub tunduvalt vähem energiat kui nitraadi assimilatsioonile (Marschner 2015). Põhjuseks võib olla ka see, et ammooniumioone on märgades muldades rohkem (Liu jt. 2015). Liu (2015) demonstreeris, et mineraalsetest lämmastikuallikatest transporditakse nitraat peamiselt lehtedesse ja ammoonium peamiselt puitu ja koorde. FAHM-i katses täheldati samuti kõrge õhuniiskuse all kasvavatel puudel märgatavalt suuremat lämmastikusisaldust puidus (Tullus jt. 2014).

## 1.6. Töö eesmärk

Käesolev töö uurib ammoonium- ja nitraatlämmastiku seost taime veevahetuse ja kasvuga arukase näitel. Varasemad uuringud on andnud vastakaid tulemusi eelmainitud lämmastikuallikate mõjust arukase kasvule ja veevahetusele. Eksperimendi käigus mõõdeti arukase (*Betula pendula* Roth.) klorofüllis sisalduse hinnangut lehtedes, kasvu ja veevahetust ning analüüsiti selle sõltuvust nitraat- ja ammooniumlämmastikust erineval õhuniiskusel.

## 2. Katsekorraldus ja metoodika

### 2.1. Katsekorraldus

Katse viidi läbi Tartus 2018 aasta jaanuarist kuni märtsi lõpuni. Katses kasutatud puud oli 2. aastased arukase (*Betula pendula* Roth.) seemikud, mis pärinesid Plantexi puukoolist. Katsealused puud istutati üheaastaste taimedena 2017 aasta kevadel Rõka katsealale, kust nad oktoobris välja kaevati ja turbasse talvituma pandi. 3. jaanuaril toodi 40 kõige elujõulisemat puud Tartus asuvasse õppehoonesse, kus asusid ka kasvukambrid. Nendest neljakümnest puust valiti omakorda välja 30 kõige suuremat ja need jaotati kasvukambrite vahel nii, et igas kambris oleks sarnane puude kõrguse variatsioon. Puud istutati kümne liitristesse plastikanumatesse ja asetati kolme erinevasse kasvukambrisse. Peale selle lisati kasvuturbasse 500 g peenefraktsioonilist graniitkillustikku. Kasvustraadid pH jäi vahemikku 6.2-6.4 ühikut.

Katses vaadeldi kahte erinevat lämmastikutöötlust. Iga töötluse puudele lisatud väetised sisaldasid:

- Amooniumi töötlus :
  - 0.6 g ammooniumnitraati ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ )
  - 4.7 g ammooniumsulfaati ( $\text{NH}_4\text{SO}_4$ )
  - 7.5 g okaspuuväetist
  - 0.9 g magneesiumsulfaati ( $\text{MgSO}_4$ )
  - 130 g lubjakivijahu
- Nitraadi töötlus:
  - 7.8 g kaltsiumnitraati ( $\text{CaNO}_3$ )
  - 130 g lubjakivijahu
  - 7.5 g okaspuuväetist
  - 0.9 g magneesiumsulfaati ( $\text{MgSO}_4$ )

Okaspuuväetis sisaldas:

- Fosforpentoksiid ( $P_2O_5$ ) 0,33g/potis
- Kaaliumoksiid ( $K_2O$ ) 1,24g/potis
- Kaltsiumoksiid ( $CaO$ ) 0,27g/potis
- Magneesiumoksiid ( $MgO$ ) 0,18g/potis
- Vääveltrioksiid ( $SO_3$ ) 0,45g/potis

Iga puu sai lisaks 2 ml Agrimix-mikro profi vedelväetist, mis sisaldas:

- Boori (B) 0,04g
- Vaske (Cu) 0,02g
- Rauda (Fe) 0,03g
- Mangaani (Mn) 0,0108g
- Molübdeeni (Mo) 0,06g
- Tsinki (Zn) 0,02g

Igapäevaselt kell 8:30 kaaluti taimedega pottide mass ning kasteti 60 protsendini mulla välivee mahutavusest. Õhtuti kell 16:30 kaaluti mass uuesti. Puude suurenedes toimu regulaarselt ka õhtune kastmine, et kompenseerida transpiratsioonist tingitud suurenenud veekadu. Iga kastmise ajal märgiti üles potiga puu mass enne kastmist ja peale seda. Nende andmete põhjal arvutati esimese nädala jooksul, kui lehepind puudus, mullapinnalt auruva vee hulk iga õhuniiskuse töötluise kohta. See vee kogus võeti ka fikseeritud väärtuseks terve katseperioodi vältel.

**Tabel 1.** Kambrite töötluste kirjeldused. Esimese kambris, edaspidi niiske/kuiv, oli öine õhuniiskus 82% ja päevane õhuniiskus 62%. Teises kambris, edaspidi niiske/niiske oli nii öine kui ka päevane õhuniiskus 82%. Kolmandas kambris, edaspidi kuiv/kuiv oli nii öine kui päevane õhuniiskus 62%.

	Töötlusted		
	Temperatuur	Õhuniiskus öö	Õhuniiskus päev
Kamber 1	22	82%	62%
Kamber 2	22	82%	82%
Kamber 3	22	62%	62%

Üle nädala (esmaspäeviti) viidi läbi katsepuude kasvuparameetrite mõõtmised. Kokku toimusid mõõtmised kuuel korral, mille käigus registreeriti puude kõrgus, diameeter, pungade ja lehtede arv, SPAD väärtus, lehtede pindala.

Kolme kasvukambrisse (Percival AR-95 HIL) jaotati ära 30 puud. Igas kambris oli viis puud ammooniumitöötlusel ja kuus puud nitraaditöötlusel. Kambrites kontrolliti temperatuuri, õhuniiskust ja valgusrežiimi (Tabel 1).

## 2.2. Metoodika

Kõrguse ja diameetri mõõtmine puudel toimus mõõdulindi ja mehaanilise nihiku abil. Kõrgus mõõdeti alati mullapinnast kuni kõige kõrgemal paikneva võrse tipuni. Diameeter mõõdeti fikseeritud kohast kahes erinevas positsioonis. Seejärel arvutati kahe mõõtmise keskmine.

Kogu lehtede arv leiti visuaalsel loendamisel. Kõikidel mõõtmiskordadel võeti ka igalt puult 10% lehtedest ära, et mõõta nende pindala kasutades portatiivset pindalamõõtjat (Li-3100C; Li-Cor Inc.). Seejärel lehed kuivatati ja kuivmassid kaaluti. Individuaalse lehe pindala ja mass arvutati nende proovilehtede põhjal. Puult ära võetud proovilehtede keskmistest tulemustest arvutati kogu puu lehtede pindala ja mass. Proovilehtedelt mõõdeti ka enne kuivatamist nende klorofüllisisalduse hinnang, kasutades selleks mõõteseadet SPAD-502plus (Konica Minolta, Jaapan). Igalt lehelt võeti kolm SPAD väärtust ja arvutati keskmine väärtus.

Veekao arvutamisel kasutati igapäevaseid kaalumisandmeid. Kahe mõõtmisvahemiku veekao tulemused liideti kokku ja leiti keskmine jagades see tulemus päevade arvuga. Transpiratsiooni arvutamisel oli tähtis arvestada veekadu, mis toimus ainult läbi puu. Selle leidmiseks lahutati kogu taimega poti veekaost mullapinnalt aurunud veekadu, mis oli leitud esimesel katsenädalal. Saadud tulemusest leiti ööpäevane keskmine veekadu läbi taime ning see jagati omakorda kogu lehepinnaga.

## 2.3. Andmetöötlus

Esialgne andmete korrastamine toimus programmiga Google spreadsheet (Google LLC., USA). Statistilised analüüsid ja graafikute koostamine viidi läbi kasutades programmi Statistica 7 (Statistica., USA). Puude kõrguse, diameetri, lehtede koguarvu, massi, pindala, SPAD-i ja transpiratsiooni võrdlemiseks erinevate töötluste vahel kasutati keskmisi väärtusi võrdlevat t-testi. Kui t testi eeldused ei olnud täidetud, siis kasutati töötluste keksväärtuste võrdlemisel mitteparameetrilist Mann-Whitney-U testi (kogu lehtede arv niiske/kuiv töötlustes 10. katsenädalal).

### 3. Tulemused

Tabelis 2. on esitatud kuuenda ja kümnenda nädala keskmised tulemused puu kõrguse, diameetri, kogu lehtede arvu, -massi, - pindala, SPAD väärtuse, lehe eripinna ja transpiratsiooni kohta. T-testi tulemused, mis võrdlevad iga kambri nitraadi ja ammooniumi töötluste keskmisi väärtusi, on samuti tabelis esitatud.

Lühend NIT sümboliseerib nitraadi ( $\text{NO}_3^-$ ) töötlust ja AM sümboliseerib ammooniumi ( $\text{NH}_4^+$ ) töötlust. P-väärtus kujutab endas t-testi teel saadud tulemust, mis võrdleb nitraadi ja ammooniumi töötluste tulemuste keskmist ja analüüsib kas see on statistiliselt oluline ( $p < 0,05$ ) või mitte.

Puude kõrgus jäi vahemikku 77-102 cm ja keskmine puude pikkus katse alguses oli 81 cm (Joonis 1). Katse lõpuks oli keskmine puu kõrgus 133 cm. Tulemused ei viita, et arukase kasv oleks tugevas sõltuvuses lämmastiku allikast. 10. nädalal, ehk katse lõpus oli nitraadi puude keskmine kõrgus kõigis kambrites 132,7 cm, samal ajal kui ammooniumil kasvanud puude keskmine oli 132,6 cm.

Katse esimesel nädalal varieerus puude diameeter 6 mm kuni 8.4 mm, olles keskmiselt 7,0 mm (Joonis 2). Katse kestel ei täheldatud märkimisväärset diameetri erinevust erinevate töötluste vahel. Katse lõpuks oli puude keskmine kõrgus üle kõigi töötluste 9,97 mm, olles nitraadi töötluses 10,06 mm ja ammooniumi töötluses 9,89 mm.

Lehtede arvu loendamine algas kuuendast katsenädalast, sest sellel perioodil arenesid pungad lehtedeks. Märkimist väärrib ära, et kui katse alguses oli keskmine lehtede arv erinevates töötlustes suhteliselt sarnane, siis katse lõpus võis täheldada trendi, et kõrgel õhuniiskusel oli lehtede arv väiksem. Samuti oli katse lõpus lehtede arvu varieeruvus väga suur, jäädes vahemikku 174 kuni 421 lehte puu kohta. Keskmine lehtede arv 4. nädalal oli 66,8 ja 10. nädalal oli 225,9 (Joonis 3).



Kogu lehemass varieerus 4. katsenädalal 1,69 g kuni 4,47 g jäädes keskmiselt vahemikku 3,19 g (Joonis 4). Kui katse alguses oli kogu lehestiku mass erinevate töötluste vahel suhteliselt sarnane, siis 10. katsenädalal registreeriti juba suurem varieeruvus. Sellel mõõtmisnädalal varieerus kogu lehemass 11,9 g kuni 24,7 g, olles keskmiselt 17,8 g (tabel 1 põhjal statistiliselt olulist erinevust ei esinenud).

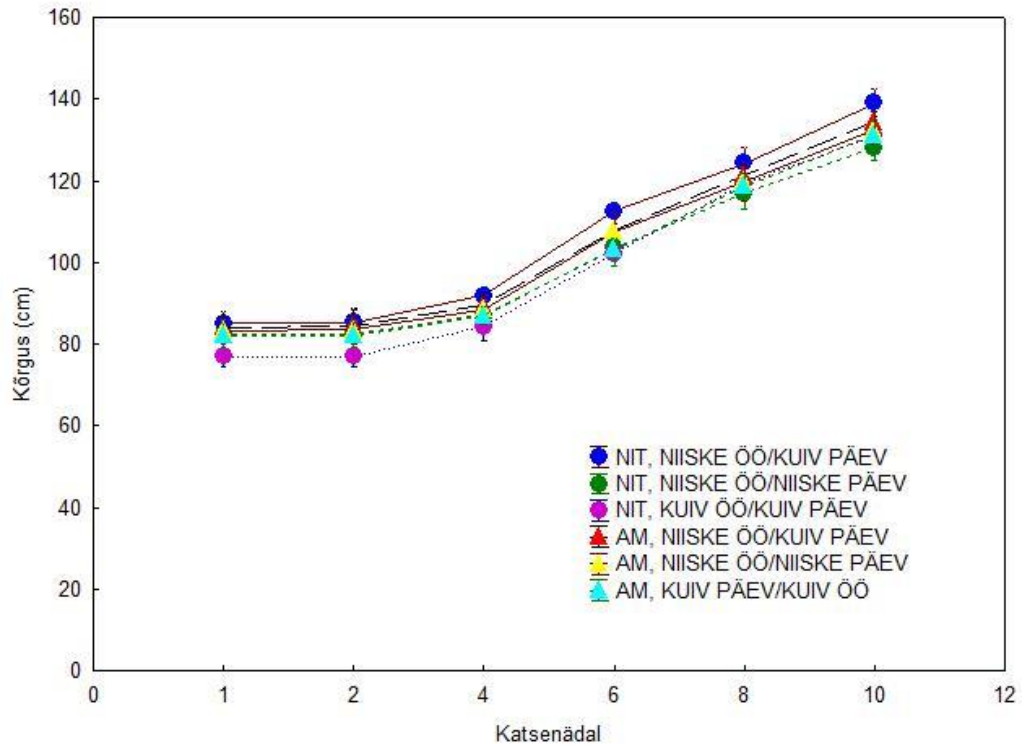
Kogu lehepind, nii nagu ka kogu lehtede arv ja kogu lehemass olid katse algetapis töötluste vahel sarnased, olles keskmiselt 796,4 cm<sup>2</sup> (Joonis 5). 10. nädalaks näib AM niiske/niiske töötluste keskmine lehepind keskmiselt suurem kui teistel (5783,77 cm<sup>2</sup>), aga keskmisi väärtusi võrdleva t-testi tulemused näitasid, et see tulemus ei olnud statistiliselt oluline. Viimaste mõõtmiste tulemused näitasid, et kogu lehepind jäi vahemikku 2993,7 cm<sup>2</sup> kuni 6734 cm<sup>2</sup>, jäädes keskmiselt vahemikku 4901,6 cm<sup>2</sup>.

Lehe klorofüllisisalduse hinnangu, ehk SPAD mõõtmistulemused näitasid, et nii katse alguses, kui ka lõpus oli nitraadi niiske/niiske tulemused võrreldes ammooniumi niiske/niiske tulemustega kõrgemad (Joonis 6). Seda kinnitas ka t-testi tulemus, kus p 6. nädalal oli 0,0316 ja 10. nädalal 0,0172. Ülejäänud töötluste variantide vahel statistiliselt olulist erinevust ei esinenud.

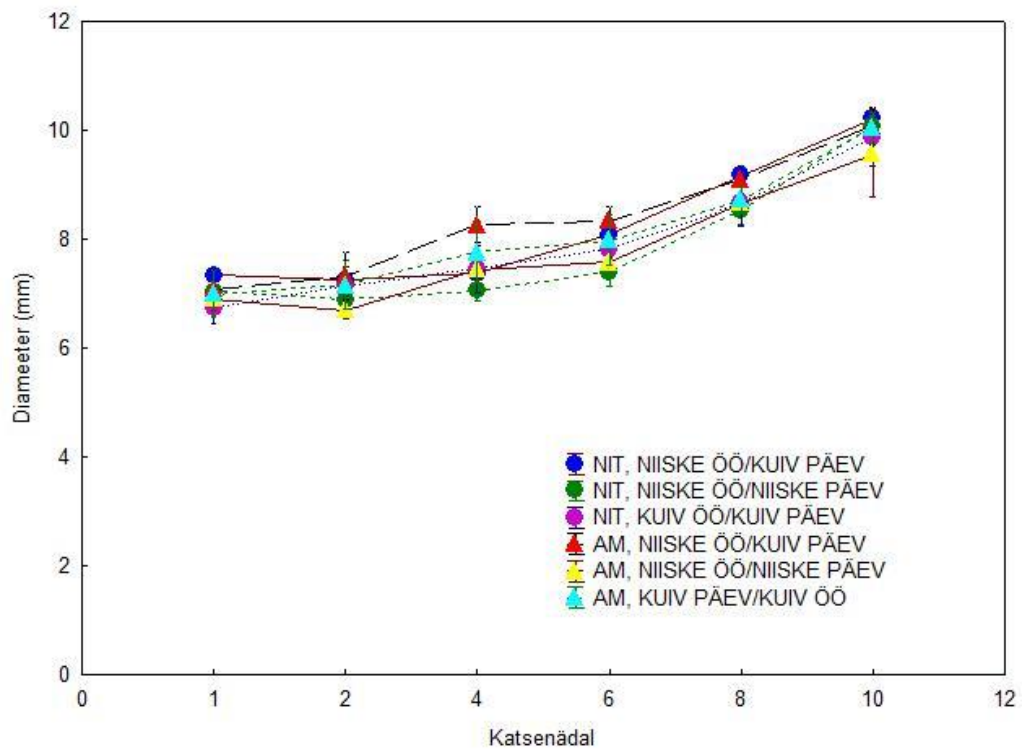
Katse alguse jäi transpiratsioon kõigis töötlustes vahemikku 7,58 g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> kuni 23,32 g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, olles keskmiselt 16,7 g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> (Joonis 8). Katse lõpus oli varieeruvus töötluste vahel suurem jäädes vahemikku 15,9 kuni 36,2 g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, olles keskmiselt 26,7 g m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Märkimisväärne on, et katse lõpuks olid nii mõlemad niiske/niiske töötluste puudel oli transpiratsioon madalam. Niiske/niiske töötluste 6. nädala t-testi tulemusel oli p= 0,0056 ja niiske/kuiv 10. katsenädala t-testi tulemusel oli p=0,0062 (Tabel 2).

**Tabel 2.** Puu kasvu, SPAD väärtuse ja transpiratsiooni t-testi tulemused kuuendal ja kümnnendal katsenädalal.

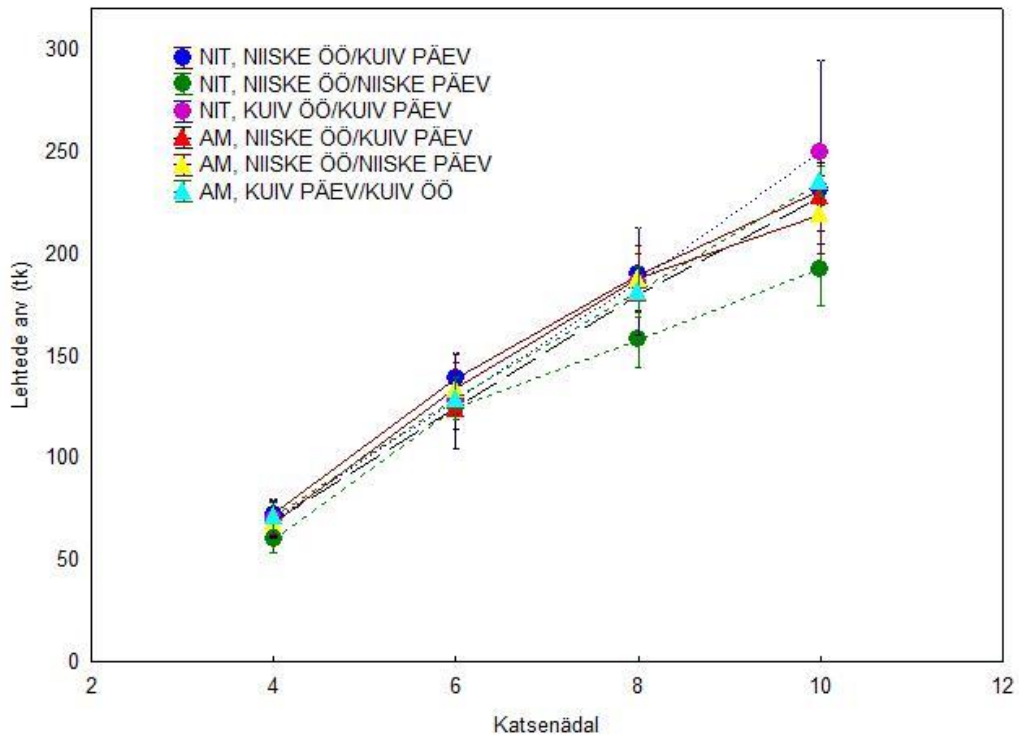
Tunnus	Töötlus RH	NIT 6.nädal keskmine	AM 6.nädal keskmine	P väärtus 6.nädal	NIT 10.nädal keskmine	AM 10.nädal keskmine	P väärtus 10.nädal
Kõrgus (cm)	niiske/kuiv	112,5	107,8	0,115	139,0	134,4	0,305
	niiske/niiske	103,6	107,6	0,552	128,2	132,4	0,472
	kuiv/kuiv	102,2	103,2	0,746	131,0	131,2	0,961
Diameeter (mm)	niiske/kuiv	8,09	8,34	0,438	10,22	10,08	0,706
	niiske/niiske	7,39	7,58	0,510	10,09	9,56	0,535
	kuiv/kuiv	7,82	7,98	0,798	9,87	10,05	0,768
Kogu lehtede arv (tk)	niiske/kuiv	138,6	124,2	0,375	231,0	227,8	0,866
	niiske/niiske	124,6	133,8	0,592	192,4	219,2	0,341
	kuiv/kuiv	128,0	129,0	0,969	249,8	235,2	0,757
Kogu lehtede mass (g)	niiske/kuiv	8,723	8,277	0,526	17,074	16,609	0,799
	niiske/niiske	8,956	9,454	0,549	17,582	20,266	0,181
	kuiv/kuiv	7,615	7,055	0,525	18,325	17,436	0,731
Kogu lehepind (cm <sup>2</sup> )	niiske/kuiv	2191,30	2058,26	0,520	4426,47	4614,24	0,736
	niiske/niiske	2603,66	2965,01	0,378	4783,26	5783,77	0,098
	kuiv/kuiv	2246,85	2031,43	0,511	4860,45	4941,96	0,896
SPAD	niiske/kuiv	43,091	39,297	0,031	42,160	38,800	0,017
	niiske/niiske	37,079	37,050	0,976	36,460	36,700	0,875
	kuiv/kuiv	37,690	39,437	0,194	40,260	40,460	0,861
Lehe eripind (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	niiske/kuiv	253,195	247,878	0,765	259,738	275,874	0,079
	niiske/niiske	289,883	311,028	0,329	272,163	286,815	0,463
	kuiv/kuiv	294,808	286,549	0,685	270,732	282,781	0,530
Transpirat sioon (g m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )	niiske/kuiv	28,878	28,694	0,931	34,152	27,276	0,006
	niiske/niiske	19,203	13,265	0,005	22,491	19,299	0,257
	kuiv/kuiv	26,684	26,119	0,818	30,226	26,799	0,152



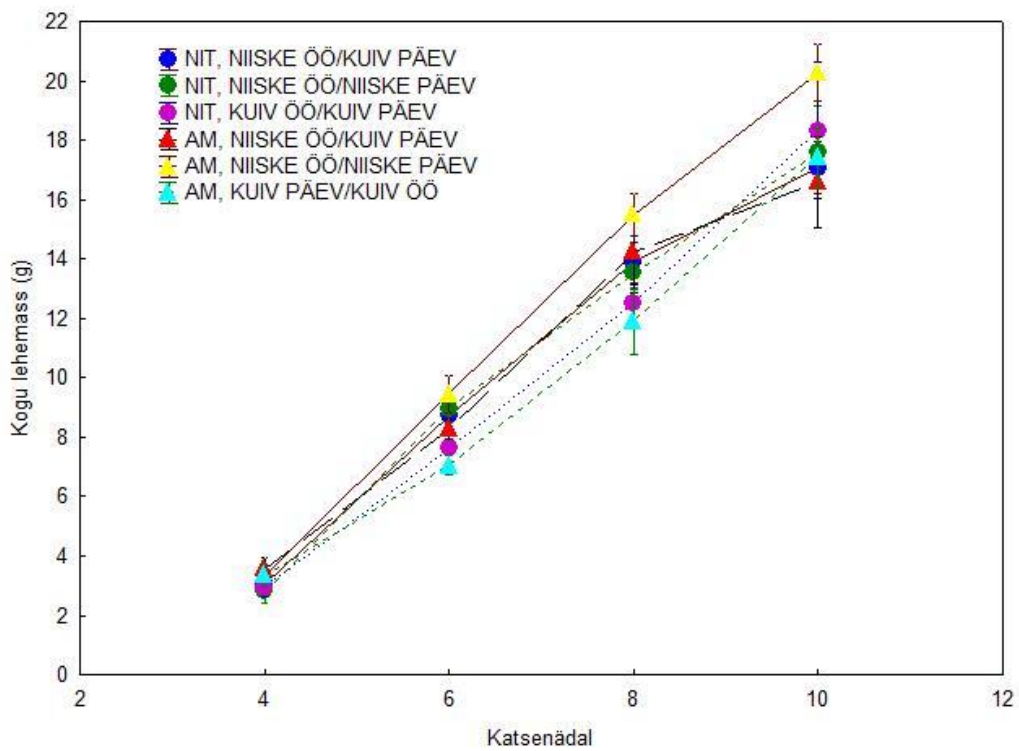
**Joonis 1.** Puude kõrguse keskmine ( $\pm$  standardvea hinnang) kasv erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



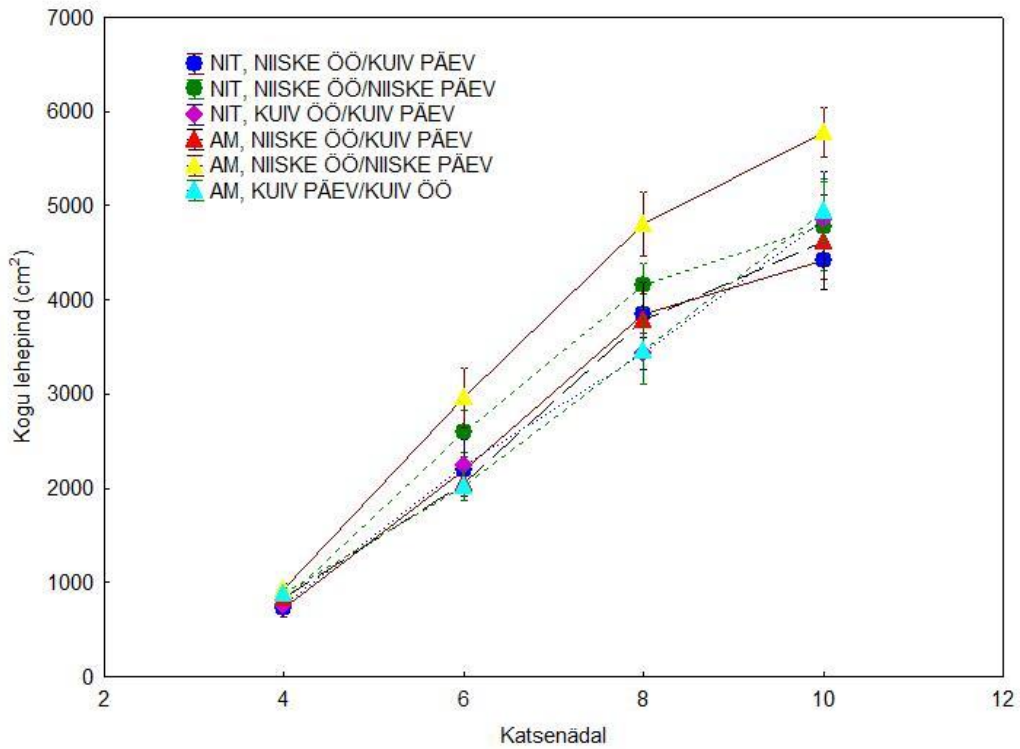
**Joonis 2.** Puude diameetri suurenemine ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



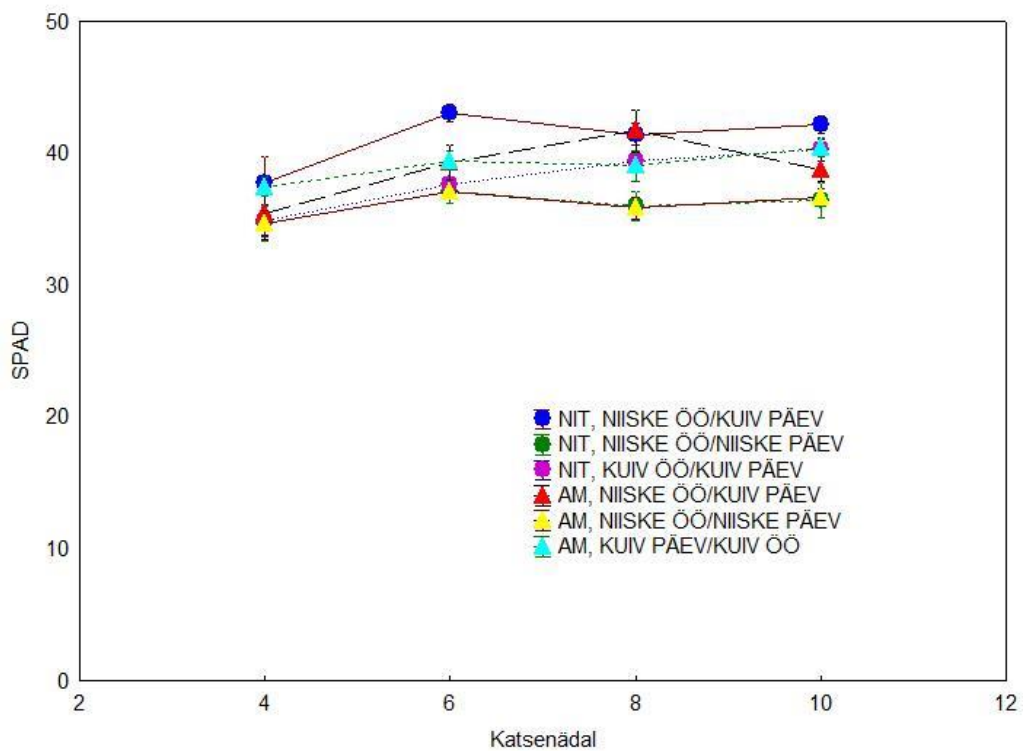
**Joonis 3.** Kogu lehtede arvu kasv ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



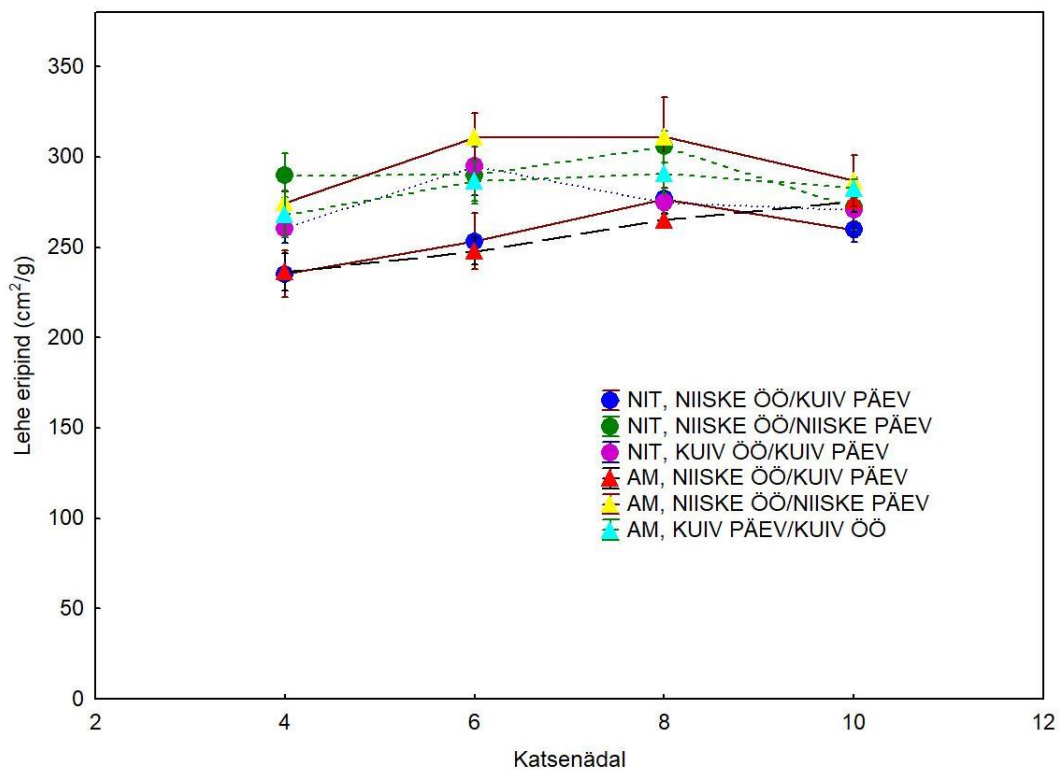
**Joonis 4.** Kogu lehemassi suurenemine ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



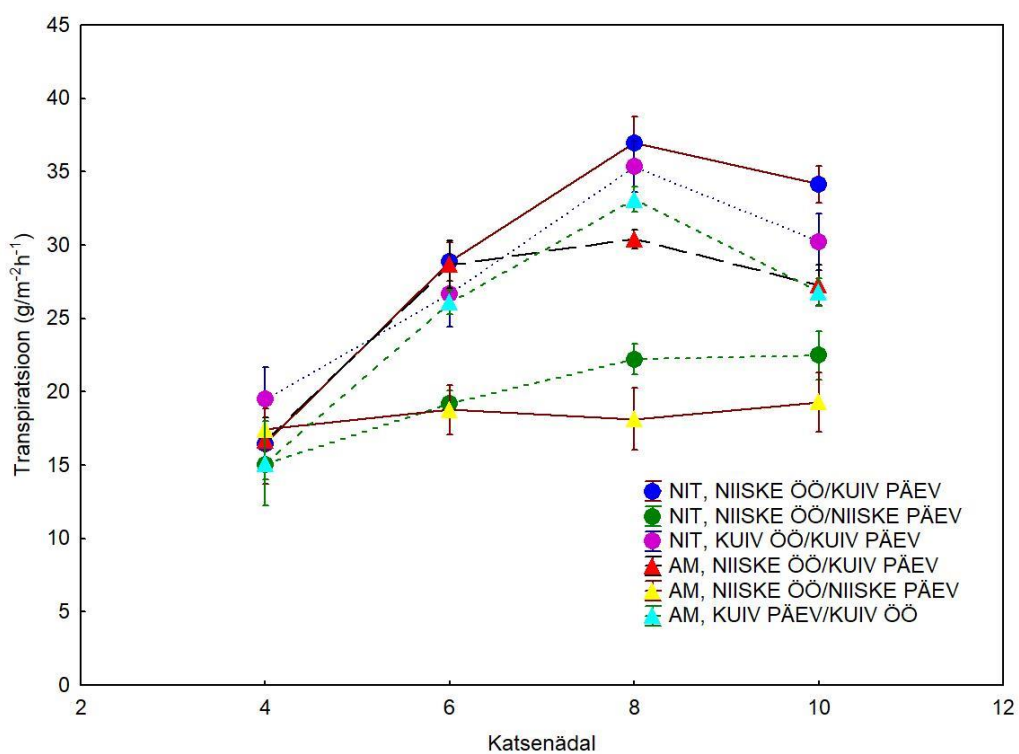
**Joonis 5.** Kogu lehepinna suurenemine ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



**Joonis 6.** SPAD väärtuse muutumine ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



**Joonis 7.** Lehe eripinna muutumine ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel.



**Joonis 8.** Transpiratsiooni kasv ( $\pm$  standardvea hinnang) erinevates töötlustes katseperioodi vältel

## Arutelu

Katseperioodi vältel ei täheldatud kõrguse, diameetri, lehtede arvu, lehtede massi ja lehtede kogupinna vahel statistilisi erinevusi lämmastiku allikate vahel sõltumata õhu niiskuse manipulatsioonist. Seega ei saa väita, et üks lämmastiku allikas mõjuks positiivsemalt nendele näitajatele kui teine. Õhuniiskuse manipulatsioonist lähtuvalt ei ole võimalik antud tulemusi varasemate uuringutega võrrelda, sest need puuduvad. Uuritud on küll seda, kuidas suurenenud õhuniiskus mõjutab *Betula pendula* kasvu ja muid füsioloogilisi ja kasvuga seostuvaid parameetreid (Sellin jt. 2012; Sellin jt. 2014; Kupper jt. 2016), aga nitraadi ja ammooniumi mõju eraldi pole analüüsitud.

Küll aga selgus käesoleva töö andmeanalüüsi käigu, et lämmastikuallikad avaldavad erinevat mõju SPAD'i väärtustele ehk lehe klorofüllis sisalduse hinnangule. NIT-lämmastikuga väetatud arukase puhul tuli välja selgelt kõrgem klorofüllis sisaldus lehtedes, kui AM-lämmastikuga väetatud arukasel (tabel 2, joonis 6). Nii kuuenda kui ka 10. nädalal analüüsid näitasid esimeses katsekambris, kus õine õhuniiskus oli 82% ja päevane 60% nitraadi töötluste puud suuremat klorofüllis sisaldust. Kuna lehe eripinna analüüs näitab, et samade töötluste vahel erinevust ei esine, siis võib väita, et klorofüllis sisalduse erinevus ei ole tingitud lehe suuremast paksusest, vaid sellest, et nitraadi töötluste puudel oligi rohkem klorofüllis lehtedes (Tabel 2, Joonis 7).

Märkimisväärne erinevus töötluste vahel tuli ka ilmsiks transpiratsiooni puhul (tabel 2, joonis 8). 6. mõõtmisnädala mõõtmistulemuste analüüsist ilmnes, et niiske/niiske kambris oli nitraadi töötluste puudel keskmiselt suurem transpiratsioon kui ammooniumil ( $p=0,005624$ ). 10. katsenädalaks oli see erinevus aga kahanenud ja statistiliselt olulist erinevust enam ei esinenud ehkki samasuunaline trend püsis.

Teine märkimisväärne erinevus transpiratsioonis ilmnes 10. katsenädala andmete analüüsist, mil niiske/kuiv kambris oli nitraadi puude keskmine transpiratsioon suurem ammooniumi omast ( $p=0,006247$ ). Antud tulemusi kinnitavad varasemad uuringud, mis väidavad, et suurenenud risosfääri NO<sub>3</sub>- kogus on näidanud kiiret tõusu akvaporinide poolt põhjustatud juure hüdraulilises juhtivuses (Carvajal jt. 1996; Gloser jt. 2007; Gorska jt. 2008), seega katsest saadud tulemused olid ootuspärased.

## Kokkuvõte

Kasvukambri katse käigus vaadeldi ammoonium- ja nitraatlämmastiku mõju arukase (*Betule pendula*) veevahetusele, lehtede klorofüllis sisaldusele ja kasvule. Andmete analüüsist selgus, et taime maapealne kõrgus, diameeter, kogu lehtede arv, mass ning lehepind ei olnud statistiliselt olulist erinevatel lämmastiku allikatel sõltumata sellest, milline oli õhuniiskuse töötlus. Olulist erinevust täheldati aga lehtede klorofüllis sisalduses, mis oli selgelt suurem niiske/kuiv nitraadi puudel. Antud tulemus oli sarnane läbi terve katse. Teine oluline tulemus oli see, et transpiratsioon oli nitraadi puude puhul kõrgem. See seos aga ei olnud järjepidev, sest kõrge õhuniiskuse nitraadi puudel esines antud tulemus ainult katse alguses. Katse lõpus esines suurem transpiratsioon nitraadi puudel niiske/kuiv töötluses. Uurimistöid selle kohta, kuidas suurenenud õhuniiskus mõjutab boreaalsete metsade arengut, on mitmeid. Antud töö, mis aga uurib lisaks õhuniiskusele ka lämmastikuallika mõju puudele, on esmakordne. Antud töö aitab paremini mõista seda, kuidas kliimamuutusest põhjustatud suurenenud vee hulk atmosfääris võib mõjutada arukase kasvu ning toitainete omastamist.



## Summary

Effects of nitrate and ammonium nitrogen on growth and water flux on Silver birch (*Betula pendula Roth.*) at different air relative humidity.

A rise in atmospheric humidity and precipitation is predicted as a consequence of global climate change at northern latitudes. This, in turn may also effect the acquisition of nitrogen and thus the growth and water flux of many plants. The goal of this research was to determine what kind of effects do different mineral sources of nitrogen have on the growth and water flux in silver birch.

The research was carried out during a three month period at the beginning of 2018. 30 two-year-old silver birch trees were placed in three growth chambers with controlled temperature, irradiance and air relative humidity (RH). Temperature and irradiance were set the same in all chambers but RH varied. The first chamber had the RH set to 82% at night and 62% in the day, the second chamber was set to 82/82% and third to 62/62% (at night and in the day, respectively). Each chamber contained 10 trees half of which were fertilized with ammonium nitrogen and the other half with nitrate nitrogen. During the three-month period tree height, basal diameter, the total number of leaves, total leaf mass and area, leaf chlorophyll content and transpiration were measured. The results were analysed with t-test where sixth and tenth growth week were taken into account.

The results revealed that no significant difference was observed between ammonium and nitrate nitrogen in growth and leaf parameters. Statistically significant ( $p < 0,05$ ) difference was observed in leaf chlorophyll content (SPAD) where nitrate in 82/62% RH treatment showed higher values both in the beginning and at the end of the test period. The second significant result was observed in transpiration, where trees grown in nitrate treatment showed higher ( $p = 0.006$ ) values in high RH chamber in the sixth week of the study. By the tenth week, the difference between nitrate and ammonium treatment had become insignificant. The second significant result was observed at the tenth week in 82/62% RH chamber where once again trees grown in nitrate treatment performed better ( $p = 0,006$ ). This topic is still not very well understood and thus need further research to completely understand the effects different nitrogen sources on tree's performing.

## **Tänuavaldused**

Soovin tänada oma juhendajat Priit Kupperit kannatlikkuse ja väga suure abi eest. Lisaks soovin tänada ka Ott Kangurit, Linda Rusaleppa ja Gristin Rohula-Okunevi katse läbiviimise ja mõõtmistulemuste kogumisel abiks olemise eest!

## **Kasutatud kirjandus**

H. Marschner (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press **3**: 3-5, 135, 299-311, 389-408

A.J. Miller & M.D. Cramer (2004) Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant and Soil* **274**: 1-36

C. Paungfoo-Lonhienne, T.G. Lonhienne, D. Rentsch, N. Robinson, M. Christie, R.I. Webb, H.K. Gamage, B.J. Carroll, P.M. Schenk, S. Schmidt (2008) Plants can use Mprotein as a nitrogen source without assistance from other organisms. *PNAS* **105**:4524-44529

H. J. Kronzucker M. Y. Siddiqi A. D. M. Glass D. T. Britto (2003) Root ammonium transport efficiency as a determinant in forest colonization patterns: an hypothesis. *Physiologia Plantarum* **117**:164-170

A. Weigel, J.H. Meyer, S. Moodley (2005) Nitrogen responses and nitrogen use efficiency of four sugarcane varieties in Mpumalanga. *Plant Production Science* **20**:412-422

J.A. Raven, F.A. Smith (1976) Nitrogen Assimilation and Transport in Vascular Land Plants in Relation to Intracellular pH Regulation. *New Phytologist* **76**:415-431

P.M. Vitousek & R.W. Howarth (1991) Nitrogen Limitation on Land and in the Sea: How Can It Occur? *Biogeochemistry* **13**:87-115

H. Rennenberg, H. Wildhagen, B. Ehling (2010) Nitrogen nutrition of poplar trees. *Plant Biology* **12**:275-91

H. Rennenberg & S. Schmidt (2010) Perennial lifestyle--an adaptation to nutrient limitation? *Tree Physiology* **30**:1047-1049

L. Koyama & N. Tokuchi (2003) Effects of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> availability on NO<sub>3</sub><sup>-</sup> use in seedlings of three woody shrub species. *Tree Physiology* **23**: 281-288

A. Nordin, P. Högberg, T. Näsholm (2001) Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient. *Oecologia* **129**:125-132

M. Carnol, L. Hogenboom, M.E. Jach, J. Remacle, R. Ceulemans (2002) Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in open top chambers increases net nitrification and potential denitrification. *Global Change Biology* **8**:590-598

A.C. Finzi, A.S. Allen, E.H. DeLucia D.S. Ellsworth, W.H. Schlesinger (2001) Forest litter production, chemistry, and decomposition following two years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Ecology* **82**:470-484

W. Verstraete & D.D. Focht (1977) Biochemical Ecology of Nitrification and Denitrification. *Advances in Microbial Ecology* **1**:135-214

H. Rennenberg, M. Dannenmann , A. Gessler, J. Kreuzwieser, J. Simon, H. Papen (2009) Nitrogen balance in forest soils: nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology* **11**:4-23

S.B. Horsley (1988) Nitrogen species preference of *Prunus-serotina* Ehrh. and *Betula alleghaniensis* Britt. Seedlings. *Allelopathy in Ecological Agriculture and Forestry*:60-82

G.R. Stewart, C.A. Joly, N. Smirnov (1992) Partitioning of inorganic nitrogen assimilation between the roots and shoots of cerrado and forest trees of contrasting plant communities of South East Brasil. *Oecologia* **91**:511-517

R.C. Crabtree & F.A. Bazzaz (1993) Tree seedling response of four birch species to simulated nitrogen deposition: Ammonium vs nitrate. *Ecological Applications* **3**:315-321

S. Chaillou, T. Lamaze (2001) Ammonium nutrition in plants. In: Morot-Gaudry JF, ed. *Nitrogen assimilation by plants. Root Physiology* :20-26

J. Gerendás, Z. Zhu, R. Bendixen, R.G Ratcliffe, B Sattelmacher (1997) Physiological and Biochemical Processes Related to Ammonium Toxicity in Higher Plants. *Plant Nutrition and Soil Science* **160**:239-251

T.D Colmer & A.J. Bloom (1998) A comparison of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  net fluxes along roots of rice and maize. *Plant, cell & Environment* **21**:240-246

M.D. Cramer , H. Hawkins, G.A. Verboom (2009) The importance of nutritional regulation of plant water flux). *Oecologia* **161**:15-24

C. Plassard, P. Scheromm, D. Mousain, L. Salsac (1991) Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis. *Experientia* **47**:340-349

M. Uscola, J A. Oliet, P. Villar-Salvador, E Díaz-Pinés, D. F. Jacobs (2013) Nitrogen form and concentration interact to affect the performance of two ecologically distinct Mediterranean forest trees. *European Journal of Forest Research* **133**:235-246

R. Van Den Driessche (1970) Response of conifer seedlings to nitrate and ammonium sources of nitrogen. *Plant and Soil* **34**:421-439

E. Kula, A. Pešlová, P. Martinek (2012) Effects of nitrogen on growth properties and phenology of silver birch (*Betula pendula* Roth). *Fores Science* **58**:391-399

A. Gigon & I. H. Rorison (1972) The Response of Some Ecologically Distinct Plant Species to Nitrate- and to Ammonium-Nitrogen. *Ecology* **60**: 93-96

M.C.C. de Graaf, R. Bobbink, J.G.M. Roelofs, P.J.M. Verbeek (1998) Maaik C. C. de GraafRoland BobbinkJan G. M. RoelofsPeter J. M. Verbeek

A.J. Esmeijer-Liu, R. Aerts, W.M. Kürschner, R. Bobbink, A.F.Lotter, J.T.A. Verhoeven (2008) Nitrogen enrichment lowers *Betula pendula* green and yellow leaf stoichiometry irrespective of effects of elevated carbon dioxide. *Plant and Soil* **316**:311-322

S.R. Troelstra, R. Wagenaar, W. De Boer (1990) Nitrification in Dutch heatland soil. *Plant and Soil* **127**:179-192

A.J. Bloom , L.E. Jackson, D.R. Smart (1993) Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone. *Plant, Cell & Environment* **16**:199-206

U. Falkengren-Grerup (1995) Long-Term Changes in Flora and Vegetation in Deciduous Forests of Southern Sweden. *Ecological Bulletins* **44**:215-226

P. Kupper, G. Rohula, L. Inno, I. Ostonen, A. Sellin, A. Söber (2016) Impact of high daytime air humidity on nutrient uptake and night-time water flux in silver birch, a boreal forest tree species. *Regional Environmental Change* **17**:2149-2157

C. Maurel, L. Verdoucq, D-T. Luu, V. Santoni (2008) Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual review of plant biology* **59**:595-624

M. Carvajal, D.T. Cooke, D.T. Clarkson (199) Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water channel function. *Planta* **199**:372-381

V. Gloser, M.A. Zwieniecki, C. Orians, N.M. Holbrook (2007) Dynamic changes in root hydraulic properties in response to nitrate availability. *Plant Physiol* **148**:1159-1167

A. Gorska, Q. Ye, N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki (2008) Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response. *Plant Physiology* **148**:1159-1167

J.A. Siemens, J.J. Zwaizek (2011) *Hebeloma crustuliniforme* modifies root hydraulic responses of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings to changes in external pH

A. Sellin, A. Tullus, A. Niglas, E. Õunapuu, A. Karusion, K. Lõhmus (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

A. Tullus , P. Kupper, A. Sellin, L. Parts, J. Söber, T. Tullus, K. Lõhmus, A. Söber, H. Tullus (2012) Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration, N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen. *PloS One* **7**:e42648

Y. Inagaki, A. Nakanishi, H. Fukata (2011) Soil properties and nitrogen utilization of hinoki cypress as affected by strong thinning under different climatic conditions in the Shikoku and Kinki districts in Japan. *Journal of Forest Research* **16**:405-413

S.E. Smith, F.A. Smith, I. Jakobsen (2003) Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* **133**:16-20

C. Plassard & B. Dell (2010) Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology* **30**:1129-1139

R. Hansen, Ü. Mander, K. Soosaar, M. Maddison, K. Lõhmus, P. Kupper, A. Kanal, J. Sõber (2013) Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecology* **28**:637-649

P.J. Kramer & J.S. Boyer (1995) Water relations of plants and soil. *Water Relations of Plants and Soils* **1**:315-326

J. Kreuzwieser, J. Hauberg, K.A. Howell, A. Carroll, H. Rennenberg, A.H. Millar, J. Whelan (2009) Differential response of gray poplar leaves and roots underpins stress adaptation during hypoxia. *Plant Physiology* **149**:461-473

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

A. Sellin, M. Alber, M. Keinänen, P. Kupper, J. Lihavainen, K. Lõhmus, E. Oksanen, A. Sõber (2016) Growth of northern deciduous trees under increasing atmospheric humidity: possible mechanisms behind the growth retardation. *Regional Environmental Change* **17**:2135-2148

M.M. Brinson, H.D. Bradshaw, E.S Kane (1984) Nutrient assimilative capacity of an alluvial floodplain swamp. *Applied Ecology* **21**:1041-1057

M.A. Islam & S.E. Macdonald (2009) Current uptake of <sup>15</sup>N–labeled ammonium and nitrate in flooded and non-flooded black spruce and tamarack seedlings. *Annals of forest Science* **66**:102-112

B. Liu, H. Rennenberg, J. Kreuzwieser (2015) Hypoxia affects nitrogen uptake and distribution in young poplar (*Populus × canescens*) trees. *PloS One* **26**:e0136579

A. Tullus, A. Sellin, P. Kupper, R. Lutter, L. Pärn, A.K. Jasinska, M. Alber, M. Kukk, T. Tullus, H. Tullus, K. Lõhmus, A. Sõber (2014) Increasing air humidity – a climate trend predicted for northern latitudes – alters the chemical composition of stemwood in silver birch and hybrid aspen. *Silvia Fennica* **48**:article id 1107



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

Mina, Andreas Kullerkann,  
(*autori nimi*)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose **Nitraat- ja ammooniumlämmastiku mõju arukase (*Betula pendula Roth.*) kasvule ja veevahetusele erineval õhuniiskusel**,

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on Priit Kupper,  
(*juhendaja nimi*)

1.1 reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2 üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **23.05.2018**