

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja maateaduste Instituut
Ökofüsioloogia õppetool

Sander Lints

Õhuniiskuse mõju arukase (*Betula pendula*) kasvule

Bakalaureusetöö

Juhendaja: teadur Ingmar Tulva

Tartu 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	3
1.1. Õhuniiskus	3
1.2. Vett liikumapanev jõud	3
1.3. Keskkonnafaktorite mõju taimedele	4
1.4. Töö eesmärgid	6
2. Materjal ja meetodika.....	7
2.1. Ala ja uurimisobjekt	7
2.2. FAHM	7
2.3. Andmestik.....	8
2.4. Andmete analüüs.....	9
3. Tulemused.....	10
3.1. Pikkus ja sõlmede arv	10
3.2. Mass ja jämedus	13
4. Arutelu	16
5. Kokkuvõte	18
6. Summary	19
7. Tänuavaldused	20
8. Kasutatud kirjandus	21

1. Sissejuhatus

Maa atmosfääri omadused on pidevas muutuses. Aastaks 2100 ennustatakse balti regioonis õhutemperatuuri tõusu 2.3 kuni 4.5 kraadi Celsiust ning sademete hulga suurenemist 5-30% (Houghton *et al.*, 1996; Kont *et al.*, 2003). Selle põhjuseks peetakse kasvuhoonegaaside (eriti CO₂) kontsentratsiooni tõusu (Held & Soden, 2000). Samuti on alates aastast 1980 täheldatud atmosfääri veeauru kontsentratsiooni tõusu. Suur osakaalu mängib selles soojem õhk, mis suudab mahutada rohkem õhuniiskust (IPCC, 2007). Nagu me ise, nii ka meile eluks oluline taimestik, on mõjutatud kõiksugu muutustest. Olgu siis muutus meie jaoks hea või halb, on meile kasulikum olla kursis nende muutustega kaasnevate tagajärgedega.

1.1. Õhuniiskus

Taimed, kelle elutegevus sõltub eelkõige veest, niiskusest ja mulla mineraalidest on üsna tundlikud just õhuniiskusele. Õhuniiskus väljendab veeauru hulka õhus. Õhuniiskust võidakse kirjeldada kolmel viisil: suhteline õhuniiskus, absoluutne õhuniiskus ning eriniiskus. Absoluutseks õhuniiskuseks nimetatakse ühes kuupmeetris õhus sisalduvat veeauru massi grammides. Suhteline õhuniiskus väljendab õhus oleva veeauru rõhu ja samal temperatuuril õhku küllastava veeauru suhet protsentides. Eriniiskus on aga ühes kilogrammis niiskes õhus leiduva veeauru kogus grammides (Ahrens, 2009). Edaspidi räägime suhtelisest õhuniiskusest, kui ei ole märgitud teisiti.

1.2. Vett liikumapanev jõud

Taimedes on vett liikumapanevaks jõuks veepotentsiaalide erinevus atmosfääri ja mulla vahel. Kuna mullas on kõrge veepotentsiaal ning atmosfääris madal, liigub veevool taime kõrgemast veepotentsiaaliga osast madalama osa poole. Vee aurustumine lehtedelt aitab säilitada madalat veepotentsiaali (Taiz & Zeiger, 2002). Seega transpiratsioon ehk vee aurustumine tagab vee liikumise taimedes.

Transpiratsiooni protsessil hakkab esmalt õhulõhede avamisel levima küllastunud veeaur kõrgema potentsiaaliga lehest madalama potentsiaaliga atmosfääri (Xue *et al.*, 2004). Lehtede veepotentsiaali langemisel imatakse vett süsteemi kõrgema veepotentsiaaliga piirkondadest (Bovard *et al.*, 2005). Puu veepotentsiaal kasvab suunaga ülevalt alla. Juured omakorda imavad vett kõrge veepotentsiaaliga mullast (Kirkham, 2005).

1.3. Keskkonnafaktorite mõju taimedele

Kõrgem suhteline õhuniiskus vähendab veeauru rõhude erinevust taime sees ja väljas. Sellega kaasnev väiksem rõhkude erinevus üldiselt vähendab transpiratsiooni (Burgess & Dawson, 2004; Hölscher *et al.*, 2005; Reinhardt & Smith, 2008). Transpiratsioon on mõjutatud veel õhulõhede avatusest, temperatuurist, veevarudest, lehepinnast ja teistest teguritest. Veevahetuse tagamiseks avab taim suurenenud suhtelise õhuniiskusega keskkonnas oma õhulõhed (Whitehead, 1997). Siiski õhulõhede avatus ei suuda üldiselt kompenseerida rõhkude erinevusest tingitud transpiratsiooni vähenemist ning veevahetus aeglustub (Kupper *et al.*, 2011).

Transpiratsiooni vähenemine tähendab vähenenud vee voolu läbi taime. Selleks, et taim saaks mullast omastada aineid, eriti kasvuks vajalikku lämmastikku ja fosforit, on tarvis aga voolu, mis saadaks neid aineid mullast üles, lehestikku (Cramer *et al.*, 2009; Kupper *et al.*, 2012). Aeglustunud vee liikumisel väheneb mineraalainete transport mullast juurte kaudu lehtedesse (McDonald *et al.*, 2002). Ka Sellin jt. (2013) on leidnud, et suurendatud õhuniiskuse tingimustes kasvanud arukaskedel (*Betula pendula*) on lehtedel madalam lämmastiku- ja fosforisisaldus. Transpiratsiooni vähenemise tõttu tõuseb ka mulla niiskus (Hansen *et al.* 2012), mis mõjutab imijuurte ja ektomükoriisat moodustavate seente kasvukeskkonda.

Teisalt aga on leitud, et suhtelisel õhuniiskusel 90% kasvanud virgiinia tradeskantsial (*Tradescantia virginiana*) oli intensiivsem transpiratsioon, kui selle sama liigi taimedel, mis kasvasid suhtelises õhuniiskuses 55%. Kõrgema õhuniiskusega kaasnes parem õhulõhede juhtivus (Nejad & van Meeteren, 2005). Samuti suurendas metsa rohttaimedel kõrgem õhuniiskus biomassi produktsiooni. Kõrgema õhuniiskuse tingimustes olid taimedel

suuremad lehed, kõrgem lehtede juhtivus ning madalam õhulõhede tihedus (Leuschner, 2002).

Uurides päevalille (*Helianthus anomalous*) öist ja päevast transpiratsiooni intensiivsust vastusena vee ja toitainete hulga suurenemisele kuivas kasvukohas, leidsid Ludwig jt. (2006), et toitainete lisamisel mulda vähenes transpiratsioon. Olenemata sellest kas lisati vett või mitte, vähenes ka taime fotosüntees ning päevane ja öine õhulõhede juhtivus. Päevalille kõrgus ja biomass oli suurim siis, kui lisati mulda nii vett kui toitaineid. Toitainete lisamisel langes mulla veesisaldus, kuid suurenes taime veekasutuse efektiivsus. Tulemust kinnitab uurimus, kus leiti, et lämmastiku ja fosforiga väetatud puudel on öine transpiratsioon väiksem, kui väetamata puudel (Scholz *et al.*, 2007).

Õhulõhede avamiseks, transpiratsiooniks ja elamiseks ning kasvamiseks on taimel tarvis niisket mulda (Verstraeten *et al.* 2008). Põuaperioodi üleelamiseks kasutavad taimed erinevaid strateegiaid. Näiteks transpiratsiooni taseme vähendamine ning sügavale maapinda ulatuvad juured (Larcher, 2003). Seda kinnitab Cavener-Bares jt. (2007) koostatud uurimus, kus leiti, et põua käes kasvanud taimedel vähenes transpiratsioon ja lehtede veeauru juhtivus.

Suur osa taime füsioloogilistes protsessides on õhutemperatuuril. Temperatuuri tõusul suudab õhk mahutada rohkem vett ning seetõttu väheneb õhu veepotentsiaal, mis omakorda tähendab, et transpiratsiooni intensiivsus lehtedelt tõuseb. Veekaotuse vältimiseks suleb taim õhulõhed. Õhulõhede sulgemisel aga ei pääse enam süsihappegaas lehtedesse ning fotosünteesi intensiivsus väheneb (Hopkins & Hüner, 2009). Samuti pikendab kõrgem keskmine õhutemperatuur kasvuperioodi pikkust põhjalaiustel (Jarvis & Linder, 2000).

Õhulõhede avatus ja süsihappegaasi (CO₂) difusioon on omavahel tugevalt seotud. Mida avatumad on õhulõhed seda enam taim fotosünteesib (Hetherington & Woodward, 2003). Uurimused on näidanud, et tõstetud süsihappegaasi kontsentratsiooniga ning kõrgema õhutemperatuuriga keskkonnas kasvavad taimed suuremaks (Karnosky *et al.*, 2003).

Valgus mõjutab oluliselt lehtede arengut. Valgusele rohkem eksponeeritud lehtedel arenevad juhtkoed tugevamini, kui lehtedel, mis asuvad varjus. Arenenumad juhtkoed

tagavad parema vee kättesaadavuse. Kõige tugevam on üldiselt ksüleemivool puu võras ning madalam alumises kihis (Specht & Specht, 2010). Suurt rolli mängib siin ka taime hüdrauliline ehitus, mis mõjutab samuti vee jõudmist mullast lehestikku ning mis omakorda mõjutab taime kasvu. Seetõttu saab valguslehtedes toimuda ka intensiivsem transpiratsioon ning fotosüntees (Zwieniecki *et al.* 2004; Sellin & Kupper, 2007).

Valguslehed on üldiselt väiksemad ning paksemad. Samuti esineb neil rohkem õhulõhesid ühe pindalaühiku kohta ning õhupilu pindalaindeks on suurem, kui varjulehtedel (Sack *et al.* 2003). Varjus kasvanud lehtedel on sammaskude enamasti ühekihiline ning nende rakud on tunduvalt lühemad. Ka mesofüllli paksus on varjulehtedel väiksem kui valguslehtedel (Ashton & Berlyn, 1994; Hanba *et al.* 2002).

Õhuniiskuse mõju taimede vee- ja gaasivahetusele on käsitletud mitmed uurimused (McDonald *et al.*, 2002; Cunningham 2006; Kupper *et al.*, 2011; Sellin *et al.*, 2013). Vaatamata sellele, pole täpselt teada, millist rolli mängib suurenenud suhteline õhuniiskus taime kasvu protsessides. On prognoositud, et varasem kevade saabumine boreaalsetel aladel võib tõsta puude kasvukiirust (Jarvis & Linder, 2000), kuid temperatuuri tõusuga kaasnev õhuniiskuse tõus vähendab transpiratsiooni kiirust. See omakorda aeglustab toitainete omastamist mullast, fotosünteesi intensiivsust ning kasvukiirust (Sellin *et al.*, 2013).

1.4. Töö eesmärgid

Käesoleva töö eesmärk on leida, kuidas mõjutab suurenenud suhteline õhuniiskus keskkonnas taimede kasvu. Arukask kasvab laialdaselt üle Euroopa ning seda liiki kasutatakse FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*) eksperimendis. FAHMi kasutatakse õhuniiskuse mõjutamiseks. Pihustades vett uduna õhku võimaldab süsteem tõsta õhuniiskust umbes 10% võrra. Tööga üritan kinnitada hüpoteesi, et taimede kasv suurenenud õhuniiskuses väheneb, kuna transpiratsiooni vähenemisega ei saa taim mullast kasvuks vajalikke aineid kätte.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Ala ja uurimisobjekt

Eksperimendis on kasutatud arukaske (*Betula pendula*). Ala, kus eksperiment läbi viidi asub Rõka külas, Meeksi vallal, Tartumaal (58°14'N, 27°17'E). Aastane keskmine sademete hulk on 650mm ning keskmine temperatuur 17.0 °C juulis ja -6,7 °C jaanuaris. Kasvuperiood kestab tavaliselt 175-180 päeva, aprilli keskpaigast kuni oktoobrini. Uurimisperioodil (2008-2011) olid kaks aastat (2008. ja 2009.) suhteliselt suure sademete hulgaga ning 2010. ja 2011. aasta pigem kuiv.

2.2. FAHM

Metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise eksperimendi katseala (<http://www.lote.ut.ee/FAHM>) on rajatud põllumaale 2006.-2007. aastal. Aiaga ümbritsetud 3 hektari suurusel alal on üheksa 14x14 meetri suurust eksperimendiala ehk „katseringi“, mille sisse istutati 2006 aasta kevadel ka arukased. Katseringides manipuleeritakse õhuniiskusega. Igas katseringis kasvab 196 puud, neist pooled on arukased ning pooled hübriidhaavad (*P. tremula x P. tremuloides*). Puude tihedus katseringide sees oli 10 000 puud hektarile ning väljaspool 2 500 puud hektarile.

Katseala on rajatud söötis põllumaale. 2005. aastal tehti katsealal sügiskünd ning umbrohutõrje. Mullatüüp on kahkjass liivsavimuld (Stagnic Luvisol, WRB), mille huumushorisont on 27 cm paksune. Lämmastiksisaldus varieerub piirides 0.10-0.17%, pH 4.0-4.7 ja C/N suhe on 11.8.

Õhuniiskuse kunstlik suurendamine toimub kolmes katseringis (H1, H2, H4). Kolm järgmist katseringi (C1, C2, C4) moodustavad kontrollalad, mis kasvavad vabalt ilma häirimiseta. Ülejäänud kolm katseringi olid kileseintega ümbritsetud, nn. *open-top* ringid ning neid see uurimus ei puuduta. Õhuniiskuse suurendamiseks pihustatakse vesi läbi peenete düüside survega udulaadseteks sademeteks ning kantakse ventilaatori ja tuule abil katseringi laiali.

Niisutamissüsteemis on tsentrifugaalpump (1.2 kW), mis võtab vett lähedal olevast tiigist. Viie-pealised düüsid (0.5 mm; Mist Cooling Inc., Richmond, TX, USA) piserdasid 2008. ja

2009. aastal iga üks tunnis 4 liitrit vett (rõhu all 0.8 MPa; udu piisa suurus ~50 µm). Alates 2010. aasta juunist täiendati niisutamissüsteemi lisapumpadega (HPE075; Mist Cooling Inc.) ning paremate niisutusdüüsidega (0.15 mm; Mist Cooling Inc.), mis piserdasid tunnis 3 liitrit vett (rõhu all 7 MPa ning piisa suurus ~10 µm). Vähenenud piisa suurus vähendas oluliselt lehtede märjaks saamist. 2010. aasta mais, enne niisutusdüüside vahetamist, olid lehed keskmiselt 63.6% (±7.8 SE) ajast märjad. Peale niisutussüsteemi uuendamist, 2010. aasta juunis, olid nad märjad vaid 2.7% (±1.4 SE) ajast.

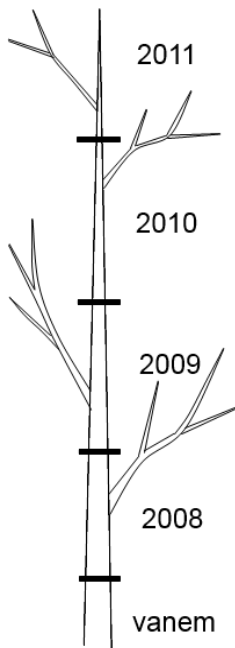
Õhuniiskusega manipuleeritavates katseringides suudeti tõsta suhtelist õhuniiskust kuni 18% kõrgemaks ümbritseva keskkonna suhtes. Selline tulemus saadi, kui suhteline õhuniiskus oli alla 75% ning keskmine tuule kiirus alla 4 meetri sekundis. Keskmiselt tõsteti suhtelist õhuniiskust siiski niisutatud (H) katseringides 7-8% ümbritseva keskkonna suhtes. Täpseks niisutamiseks kasutati programmi, mis kontrollis piserdatava vee kogust ning suunda. Analoogilist tehnoloogiat on kasutatud CO₂ kontsentratsiooni tõstmiseks FACE (*Free-air CO₂ enrichment*) eksperimentides (Ainsworth & Long, 2005). Detailsema kirjelduse FAHM ehitisest ja selle tehnoloogiast leiab Kupper jt., 2011. aasta artiklist.

2.3. Andmestik

Niisutamine algas 2008. aasta juunis. 2011. aasta lõpus võeti FAHMi katses maha igast ringist 8 puud, kokku seega käsitleti selles töös neljakümmet kaheksat arukaske. Puudel mõõdeti lisaks ka tüve kuivmass, okste kuivmass ning tüve kogupikkus. Kased jagati tüve pikkuskasvude alusel viieks osaks: varasem (2006. ja 2007. aastal kasvanud tüveosa ning selle oksad) ning 2008., 2009., 2010. ja 2011. aastal kasvanud tüveosad koos okstega (joonis 1).

2008.-2011. aasta tüveosadel mõõdeti pikkused ja diameetrid tüveosa alumises otsas ning lisaks loeti üle tüveosa küljes olevad oksad, murdunud oksad ja uinuvad pungad. Tüveosad kaaluti koos nende küljes olnud okstega. Peale seda veel kaaluti oksad eraldi. Okste küljest eemaldati hiljem ka pungad. Need loeti üle, kuivatati 60° C juures nädal aega ning kaaluti ära. 70° C juures kuivatati veel oksad ning igast katseringist ühe puu tüvi. Ülejäänud puude tüvede kuivkaalud arvutati nende märgkaalust eeldades, et nende veesisaldus oli sama, mis kuivatatud puul. Lisaks leiti tüve sõlmede arv iga aasta kohta. Selle saamiseks leiti puu tüvel olevate uinuvate pungade arvu, murdunud okste ja allesolevate okste summa. Aasta

keskmine sõlmevahe pikkus leiti aastakasvu pikkuse ja sõlme arvu jagatisega. Andmete eeltöötluste tegi peamiselt Maarja Kukk.



Joonis 1. Illustratsioon puu tüveosadest.

2.4. Andmete analüüs

Esialgset andmed sisestati programmi MS Excel 2003 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid). Ka lihtsamad arvutused tehti viimase abil. Andmeid töötlen programmidega IBM SPSS Statistics 20 (IBM Corp., 2011) ning Statistica 8 (Statsoft Inc., 2007). Statistilised analüüsid viin läbi võrreldes kontrolltöötluste andmeid niisutustöötluste andmetega. Andmete töötlemisel kasutasin peamiselt faktoriaal ANOVA testi ning T-testi.

3. Tulemused

3.1. Pikkus ja sõlmede arv

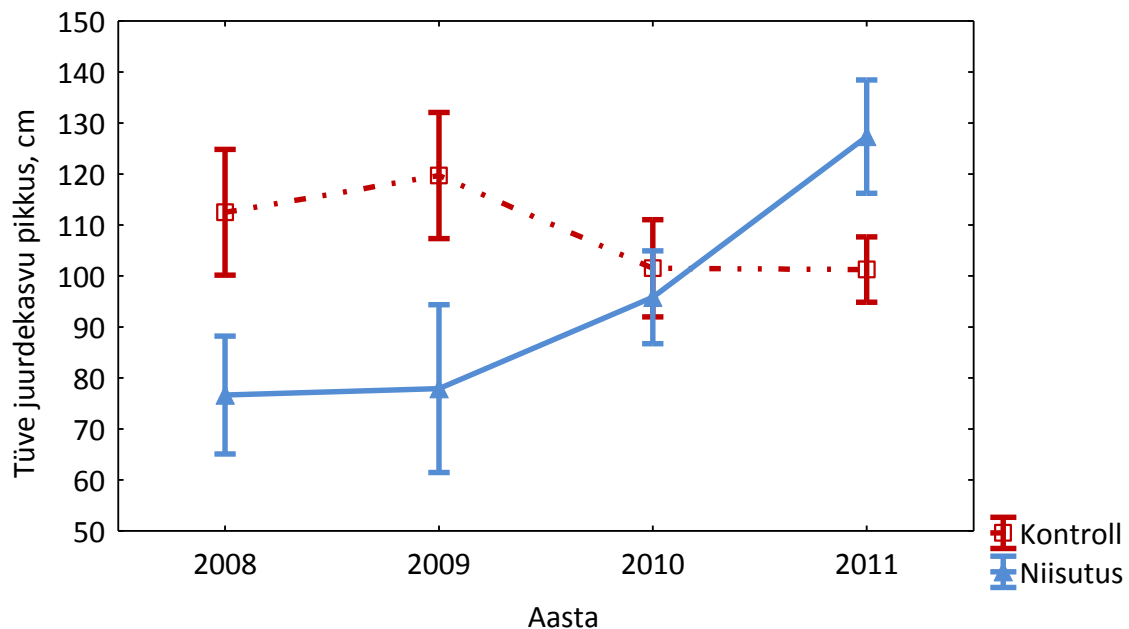
Niisutusringide puud olid keskmiselt 12% lühemad kui kontrollringide puud ($p < 0.05$, tabel 1). Tüve aastaste juurdekasvude pikkus sõltub töötlustest ($p < 0.01$) ning selle kujunemise aastast ($p < 0.01$). Samuti, arvestades aastast juurdekasvu pikkust, esineb töötluste ja aasta vahel seos ($p < 0.01$, tabel 2). 2008. ja 2009. aasta niisutustöötluste puude keskmised tüve juurdekasvu pikkused on lühemad ($p < 0.05$), vastavalt 32% ja 35%, kui kontrolltöötluste puudel. 2010. aastal ei esine niisutustöötluste ja kontrolltöötluste puude keskmiste tüve juurdekasvude vahel erinevust, kuid juba 2011. aastal see esineb. 2011. aastal on seos vastupidine – niisutustöötluste puudel on keskmine tüve juurdekasvu pikkus 25% suurem kui kontrolltöötluste puudel ($p < 0.05$, joonis 2).

Tabel 1. Kontroll- ja niisutusringide keskmised \pm standardviga puude suuruses, kaalus ja läbimõõdus: statistiliste analüüside tulemused (t-test).

Tunnus	Kontroll	Niisutus	P
Kogukaal (kuivkaal; kg)	2.68 \pm 0.35	2.15 \pm 0.35	0.127
Tüvekaal (kuivkaal; kg)	1.99 \pm 0.25	1.48 \pm 0.25	0.044
Okste kaal (kuivkaal; kg)	0.67 \pm 0.11	0.65 \pm 0.11	0.846
Tüve kogupikkus (cm)	582.6 \pm 22.1	513.4 \pm 22.1	0.003
Diameeter 30cm kõrgusel (mm)	50.2 \pm 3.29	45.8 \pm 3.29	0.179
Rinnasdiameeter (mm)	39.1 \pm 2.62	34.1 \pm 2.62	0.061
Pungade kaal (kuivkaal; g)	26.8 \pm 4.27	21.3 \pm 4.27	0.203
Sõlmevahe pikkus (cm)	6.39 \pm 0.22	5.83 \pm 0.22	0.015

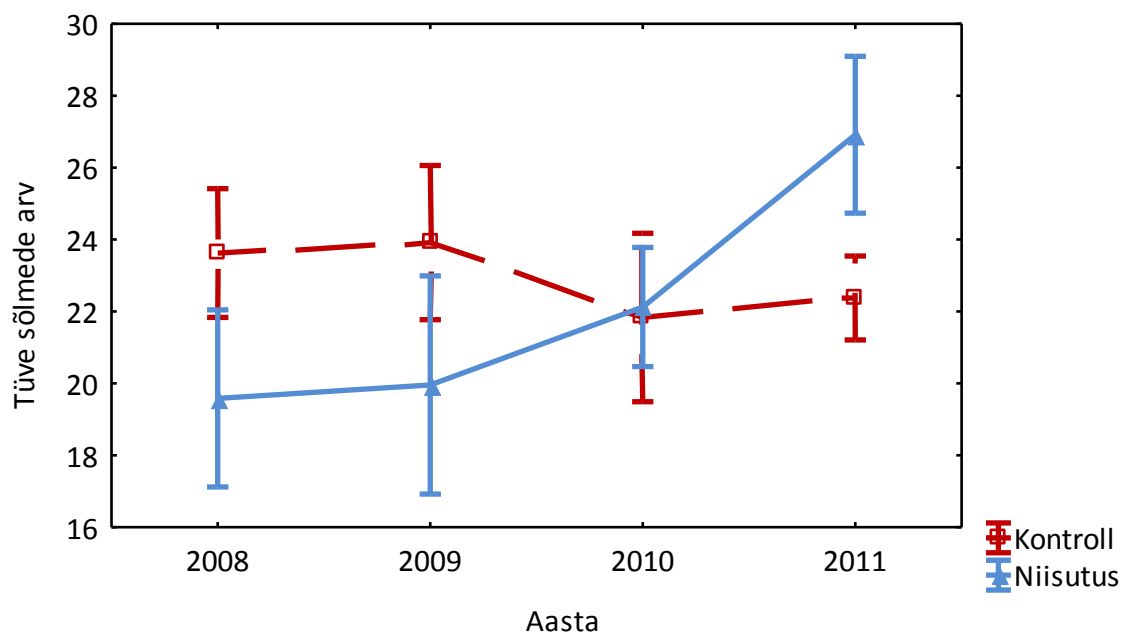
Tabel 2. Aastaste juurdekasvude mõõtmete sõltuvus tööstlusest ja aastast: dispersioonanalüüsi olulisuse tõenäosused.

Faktor	Pikkus	Diameeter	Kogukaal	Tüvekaal	Tüve sõlme arv	Tüve sõlme pikkus
Aasta	0.002	<0.001	<0.001	<0.001	0.014	0.108
Tööstlus	<0.001	0.119	<0.001	<0.001	0.286	<0.001
Aasta x tööstlus	<0.001	0.009	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001



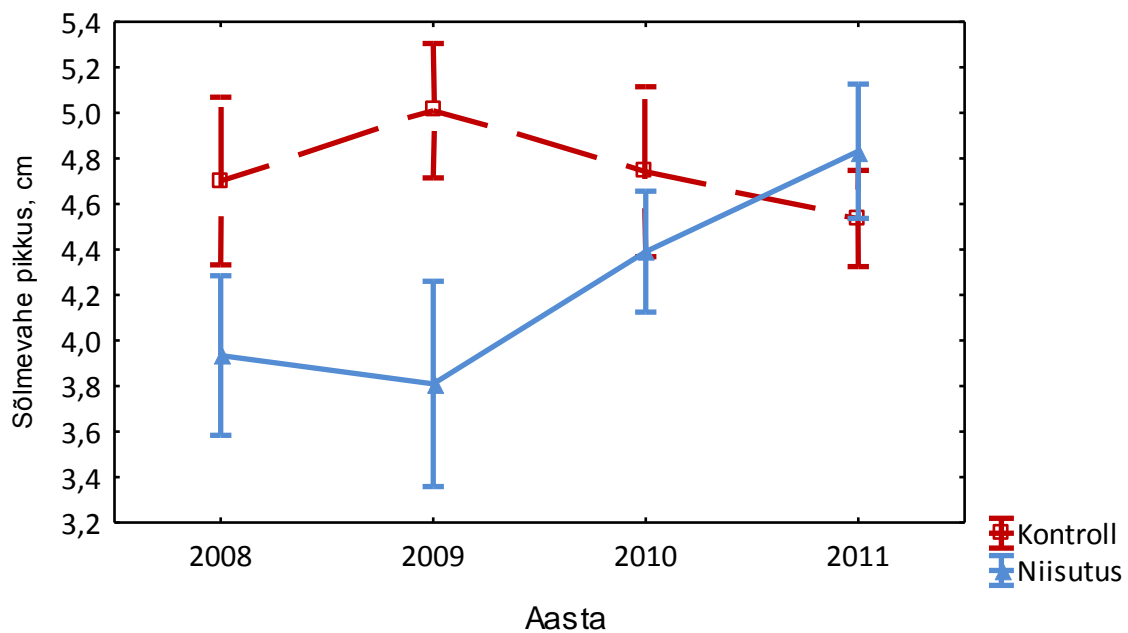
Joonis 2. Tüve aastaste juurdekasvude keskmised pikkused. ± 0.95 usalduspiirid on esitatud vertikaalse joonega.

2008. ja 2009. aastal moodustus niisutusringides olevatele tüvedele keskmiselt 4 sõlme vähem kui kontrollringides ($p < 0.05$, joonis 3). Eelnevale tendentsile sarnaselt ei esinenud 2010. aastal erinevusi ning juba 2011. aastal moodustus niisutustööstuses olevatel tüvedel 4 sõlme rohkem kui kontrolltööstuses ($p < 0.01$). Ka tüvel olevate sõlme arv mõjutab aasta ja tööstluse koosmõju ($p < 0.01$, tabel 2).



Joonis 3. Aastas moodustunud keskmine tüve sõlmede arv. Joonisel on esitatud ± 0.95 usalduspiirid vertikaalse joonega.

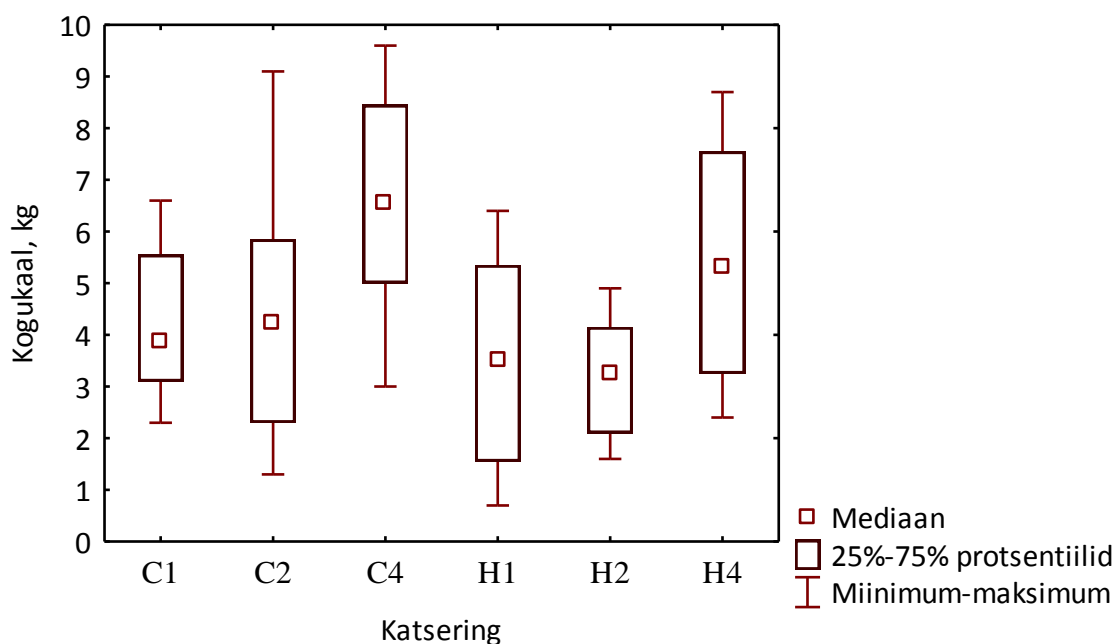
2011. aasta juurdekasvudel oli kontrolltöötuse puudel 9% pikemad sõlmevahed kui niisutustöötuse puudel ($p < 0.05$, tabel 1). 2008. aastal on kontrollringi puudel sõlmevahe 17% pikem ($p < 0.01$). Aastal 2009 on näha töötuste vahel veelgi suuremat, 24 protsendilist erinevust ($p < 0.01$). Peale seda aga vahe niisutusringide ja kontrollringide sõlmevahe pikkuste vahel väheneb ning aastaks 2011 on jällegi niisutusringide puude tüvede sõlmevahed pikemad. Viimase kahe aasta puhul statistiline olulisus puudub (joonis 4), kuid töötuse ja aasta vahel esineb siingi interaktsioon ($p < 0.01$, tabel 2).



Joonis 4. Tüvele kasvanud sõlmede vahelised keskmised aastased pikkused. Joonisel on esitatud ± 0.95 usalduspiirid vertikaalse joonega.

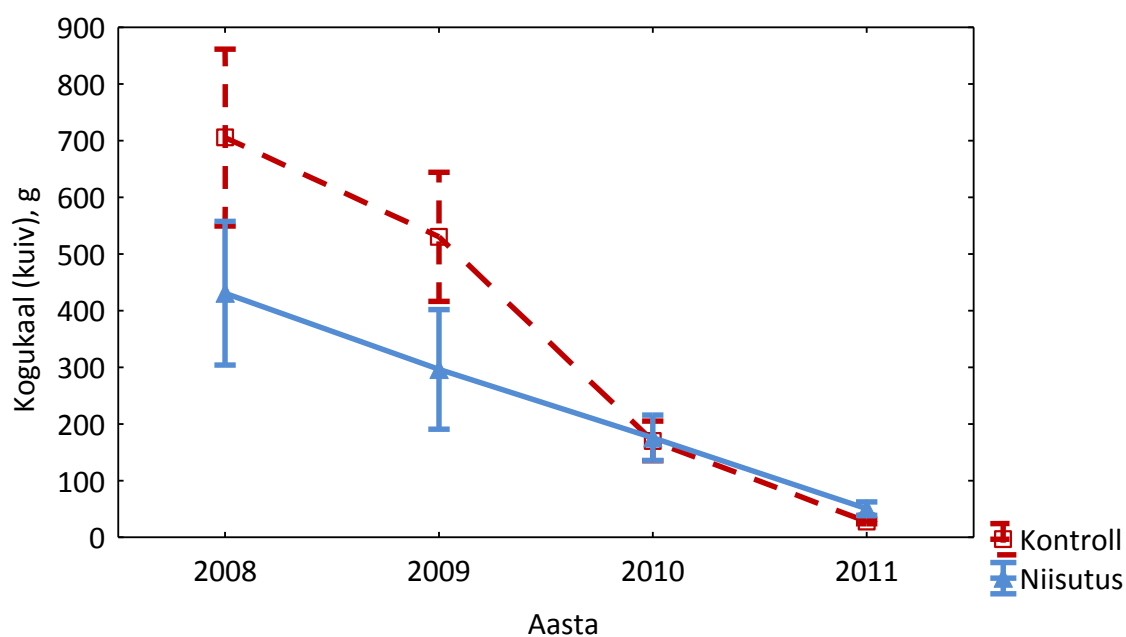
3.2. Mass ja jämedus

Keskmine kontrollringides kasvavate puude tüvekaal on 26% suurem kui niisutusringides kasvavate puude tüvekaal ($p < 0.05$, tabel 1). Niisutusringides on puude keskmine kogumass 20% väiksem kui kontrollringide puudel, kuid erinevus ei ole statistiliselt oluline (tabel 1). Vaadeldes üksikringide andmeid on näha, et kõige suuremaks kasvasid puud katseringides C4 ja H4. Võrreldes sama töötamise ringidega, olid nendes ringides kasvavatel puudel umbes kolmandiku võrra rohkem massi ($p < 0.05$, joonis 5). Kahe erineva töötlusviisiga puude okste kaalude vahel üldiselt erinevus puudus (tabel 1).



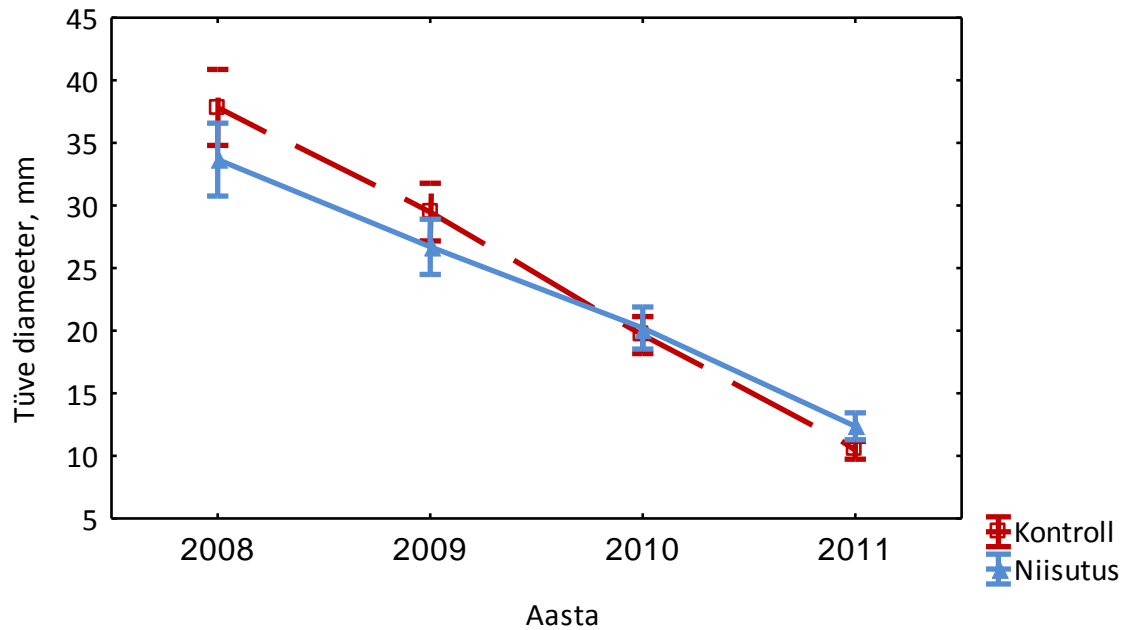
Joonis 5. Üksikringide maapealsete kogukaalude võrdlus (kuivkaal). 2011 aastal mahavõetud puude kogukaalude mediaan, kvartiilid ning miinimum ja maksimumväärtus.

Keskmine kogukaal aastal 2008 on niisutustöötuse puhul 41% väiksem ning 2009. aastal 45% väiksem kui kontrolltöötuse puhul ($p < 0.01$). 2010. aastal erinevusi ei esinenud ning 2011. aastal kasvanud niisutustöötuse puude osa kaalus 45% rohkem kui kontrolltöötuse puude osa ($p < 0.01$, joonis 6). Aasta ning töötus mõjutasid keskmist kogukaalu ($p < 0.01$, tabel 2).



Joonis 6. Kogukaalude keskmised. ± 0.95 usalduspiirid on esitatud vertikaalse joonega.

2008. aastal esineb tüve keskmiste diameetrite vahel 11% erinevus. Kontrolltöötuse puud on jämedamad kui niisutustöötuse puud ($p < 0.05$). Erinevus väheneb iga aastaga ning 2011. aastaks on niisutustöötuse puud 15% suurema läbimõõduga kui kontrolltöötuse puud ($p < 0.01$, joonis 7). Ka diameetri puhul esineb töötuse ja aasta vahel koosmõju ($p < 0.01$, tabel 2).



Joonis 7. Tüve aastakasvude keskmised diameetrid. ± 0.95 usalduspiirid on esitatud vertikaalse joonega.

4. Arutelu

Käesolevas töös võrdlen arukaskede kasvu ning sellega seostuvaid näitajaid kahes erineva õhuniiskusega keskkonnas. Tullus jt. (2012) on sama eksperimendi raames leidnud, et õhuniiskuse tõstmine vähendab hübriidhaava kasvu, transpiratsiooni ning toitainete omastamist. Samad tulemused on saadud uurides arukaskesid (Sellin, *et al.*, 2013). Kuna teema on väga aktuaalne ja üsna värske ning väheuuritud, siis arvan, et õhuniiskuse mõju taimede kasvule tasub veel uurida.

Kahel esimesel aastal, mil niisutustöötusega kaasnes lehtede märgumine, esines selge erinevus niisutusringide ja kontrollringide puude kasvudes. Eriti hästi illustreerivad seda tüve kuivkaal, tüve kogupikkus ning sõlmevahe pikkus. Lisanduvat stressi niisutustöötuse puudele võis põhjustada veel 2008. ja 2009. aasta suure sademete hulgaga kasvuperiood. Märjad lehed pärsivad õhulõhede funktsioneerimist (Fordham *et al.*, 2001). Samuti väga kõrge õhuniiskusega keskkonnas arenevad ebanormaalsed õhulõhed, mis pole võimelised reageerima pimedusele (Sallanon *et al.*, 1993) ning lehtede fotosünteesi võime väheneb (Ishibashi & Terashima, 2006). Suurem õhuniiskus ning eriti märjad lehed põhjustavad kogu puu jahtumist, mis omakorda vähendab transpiratsiooni ning mullast toitainete omastamist (McDonald *et al.*, 2002; Cramer *et al.*, 2009). Veelgi enam väheneb transpiratsioon puhtalt taime sisese ja välise rõhu erinevuse vähenemise pärast (Reinhardt & Smith, 2008).

2011. aasta niisutamisingides asuvate puude head kasvu võiks põhjendada uuendatud niisutustehnoloogiaga ning kuiva kasvuperioodiga. Enam ei teinud niisutussüsteem lehti märjaks ning niisutas õhku efektiivsemalt. Taimedel on soodumus peale kahjustust kompenseerida kasvu, mis oleks võinud olla. Näiteks leidsid Karlsson ja Weih (2003), et pärast osa lehtede eemaldamist kasvatasid sookased (*Betula pubescens*) intensiivselt pikkvõrdeid. Võimalik, et pärast kahte aastat lehtede märgamist ning taime kasvu häirimist kompenseerisid niisutusringide puud 2011. aastal oma eelnevalt ära jäänud kasvu. Kuival kasvuperioodil hoidis niisutussüsteem õhku niiskemana. Niiskemas õhus väheneb rõhk taime sisemuse ja välimuse vahel, mis omakorda vähendab transpiratsiooni (Reinhardt & Smith, 2008). Tänu sellele said tõenäoliselt niisutusringides olevad puud õhulõhed avatumana

hoida. Avatud õhulõhedega pääseb lehtedesse rohkem süsihappegaasi ning toimub intensiivsem fotosüntees (Hetherington & Woodward, 2003). See omakorda soodustab kasvu. Samal ajal kontrollringide puud pidid hoidma õhulõhed suletuna, et vältida veekaotust.

Kõik andmed viitavad sellele, nagu peale 2009. aastat oleks toimunud mingi muutus. Nagu teada, siis vahetati 2010. aastal välja niisutamissüsteem peenemat udu tekitava süsteemi vastu. Kuna vahetus toimus kasvuperioodi sees, siis võib olla, et kasvuvahed, mis tekkisid niisutusringide ja kontrollringide puude vahel kasvuperioodi alguses, ühtlustusid peale niisutussüsteemi uuendust. Kõigi tunnuste puhul polnud 2010. aastal erinevust niisutusringide ja kontrollringide puude kasvude vahel.

Lühiajalisest eksperimendist on raske järeldusi teha, kuna töötuse puhul oli näha, et mõju tunnustele ei olnud aastati ühesugune. Näiteks ei näidanud dispersioonanalüüsis aastas juurde kasvanud tüve sõlmede arv, ega tüve diameeter olulist sõltuvust töötusest. Samas oli kõigi tunnuste puhul aasta ning töötuse vahel interaktsioon, mis tähendab, et aasta ja töötus mõjutasid seda, milline on puu kasv.

Vaatamata kõigele muule saab kogu puu tunnuste keskmiste põhjal öelda, et niiskemas suhtelises õhuniiskuses võivad puud kasvada kehvemini. See toetab ka hüpoteesi, et suurema õhuniiskusega keskkonnas kasvavad puud halvemini, kuna transpiratsioon väheneb ning taimed ei saa enam mullast toitaineid hästi kätte (Cramer *et al.*, 2009; Kupper *et al.*, 2012). Ka madala õhuniiskusega keskkonnas kasvavad puud kehvasti, kuna nad peavad veekaotuse vältimiseks õhulõhed sulgema (Hopkins & Hüner, 2009). Kui kliimamuutusega kaasnev pikem kasvuperiood (Jarvis & Linder 2000) ning suurem süsihappegaasi assimilatsiooni määr (Way and Oren, 2010; Mäenpää *et al.*, 2011) põhjalaiustel suurendab taimede kasvu, siis temperatuuri tõusuga kaasnev õhuniiskuse tõus võib selle efekti ära kaotada. Arvan, et tegemaks kindlamaid järeldusi õhuniiskuse mõjust taimedele, tuleks FAHMi eksperimenti edasi arendada ning koguda rohkem andmeid.

5. Kokkuvõte

Kliimamuutus on tänapäeval aktuaalne teema. Üheks põhiliseks nähtuseks, mis sellega põhjalaiustel kaasneb, on suhtelise õhuniiskuse tõus. Uurimaks õhuniiskuse mõju taimedele, on rajatud 2006.-2007. aastal kagu-Eestisse FAHMi (*Free Air Humidity Manipulation*) katseala. 2006. aastal istutati kolme õhuniiskusega manipuleeritavatesse katseringidesse ning kolme kontrollringidesse kokku 48 arukaske (*Betula pendula*). Aastal 2011 võeti kasvanud puud maha ning mõõdeti üle nende tunnused. Kontrolltöötlaste puud olid keskmiselt suurema tüve kuivkaaluga, pikema tüvega ning tüvel olevate sõlmede vahed olid pikemad. Niisutustöötlaste puude kehvast kasvu võib seletada transpiratsiooni intensiivsuse muutusega, mis väheneb, kui suurenenud õhuniiskuse vähendab rõhkude erinevust taime sees ja väljas. See omakorda vähendab taime ksüleemivoolu ning mullast toitainete omastamist. Tulemuste erinevused aastate vahel ei võimalda lühiajalise eksperimendi põhjal julgeid üldistusi teha.

6. Summary

Effects of humidity on silver birch (*Betula pendula*) growth

Climate change is a significant topic in modern society. In northern climate, rise in atmospheric humidity is known to be followed by it. In 2006-2007 an FAHM (*Free Air Humidity Manipulation*) experiment was constructed in south-east of Estonia to research atmospheric humidity influence to plants. In 2006 total of 48 birch trees (*Betula pendula*) were planted to three humidification areas and three control areas. In 2011 grown trees were chopped and measured. Trees growing in control areas on average were with heavier and longer trunk and with longer internodes. Transpiration intensity change may be the reason for smaller growth in humidification area trees. Higher humidity decreases pressure difference between plant interior and exterior. This itself decreases plant xylem flow and nutrient supply. Differences between growth years do not allow us to draw conclusions from short term experiments.

7. Tänuavaldused

Täna oma juhendajat teadur Ingmar Tulvat igakülgse abi eest. Samuti tahan tänada kõiki, kes panustasid FAHMi toimimisse.

8. Kasutatud kirjandus

Ahrens, C. D. 2009. Atmospheric Humidity. – In: Jackson, P. L., Jackson, C. E. (ed.), *Meteorology today: an introduction to weather, climate, and the environment*. Minneapolis, West, pp. 99-124.

Ainsworth, E. A., Long, S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. – *New Phytologist* 165: 351-372

Bovard, B.D., Curtis, P.S., Vogel, C.S., Su, H-B., Schmid, H.P. 2005. Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. - *Tree Physiology* 25: 31–38.

Burgess, SSO., Dawson, T.E. 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D.Don): foliar uptake and prevention of dehydration. - *Plant Cell Environ* 27:1023–1034

Cavender-Bares, J., Sack, L., Savage, J. 2007. Atmospheric and soil drought reduce nocturnal conductance in live oaks. - *Tree Physiology* 27, 611-620.

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

Cunningham, S.C. 2006. Effects of vapour pressure deficit on growth of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. - *Acta Oecologica* 30: 399–406.

Fordham, M.C., Harrison-Murray, R.S., Knight, L., Evered, C.E. 2001. Effects of leaf wetting and high humidity on stomatal function in leafy cuttings and intact plants of *Corylus maxima*. *Physiol Plant* 113: 233-240

Hanba, Y. T., Kogami, H., Terashima, J. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. - *Plant, Cell and Environment* 25, 1021-1030.

- Hansen, R., Mander, Ü., Soosaar, K., Maddison, M., Lõhmus, K., Kupper, P., Kanal, A., Söber, J. 2012. Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. - *Landscape Ecol.* DOI 10.1007/s10980-012-9775-7
- Held, I.M., Soden, B.J. 2000. Water vapor feedback and global warming. - *Annual Review of Energy and the Environment* 25: 441–475.
- Hetherington, A. M., Woodward, F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. - *Nature* 424:901–908
- Hopkins, W. G., Hüner, N. P.A. 2009. Introduction to Plant Physiology, 4th ed. – Hoboken (N.J.), Wiley.
- Houghton, J.T., Meira Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A., Maskell, K. 1996. Climate change 1995: the science of climate change. - Cambridge University Press, Cambridge
- Hölscher, D., Koch, O., Korn, S., Leuschner, C. 2005. Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. - *Trees* 19:628–637
- IPCC 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. – Cambridge, Cambridge University Press.
- Ishibashi, M., Terashima, I. 2006. Effects of continuous leaf wetness on photosynthesis: adverse aspects of rainfall. - *Plant, Cell & Environment* 18, 431-438.
- Jarvis, P., Linder, S. 2000. Constraints to growth of boreal forests. - *Nature* 405: 904-905
- Karlsson, P. S., Weih, M. 2003. Long-term patterns of leaf, shoot and wood production after insect herbivory in the Mountain Birch. – *Functional Ecology* 17, 841-850.
- Karnosky, D. F., Zak, D. R., Pregitzer, K. S., Awmack, C. S., Bockheim, J. G., et al. 2003. Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. - *Functional Ecology* 17: 289–304.
- Kirkham, M. B. 2005. Principles of soil and plant water relations. - *Boston: Elsevier Academic Press.*

- Kont, A., Jaagus, J., Aunap, R. 2003. Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. - *Global and Planetary Change* 36: 1–15.
- Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Lõhmus, K., Tullus, A., Räim, O., Lubenets, K., Tulva, I., Uri, V., Zobel, M., Kull, O., Söber, A. 2011. An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. - *Environ Exp Bot* 72:432–438
- Kupper, P., Rohula, G., Saksing, L., Sellin, A., Lõhmus, K., Ostonen, I., Helmisaari, H. S., Söber, A. 2012. Does soil nutrient availability influence night-time water flux of aspen saplings? - *Environ Exp Bot* 82:37–42
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. - Springer, Berlin; 513 lk.
- Leuschner, C. 2002. Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. - *Flora* 197, 262-274.
- Ludwig, F., Jewitt, R.A., Donovan, L.A. 2006. Nutrient and water addition effects on day- and night-time conductance and transpiration in a C3 desert annual. - *Oecologia* 148, 219-225.
- McDonald, E.P., Erickson, J.E., Kruger, E.L. 2002. Can decreased transpiration limit plant nitrogen acquisition in elevated CO₂? - *Functional Plant Biology* 29: 1115–1120.
- Mäenpää, M., Riikonen, J., Kontunen-Soppela, S., Rousi, M., Oksanen, E. 2011. Vertical profiles reveal impact of ozone and temperature on carbon assimilation of *Betula pendula* and *Populus tremula*. - *Tree Physiol* 31:808–818
- Nejad, A. R., van Meeteren, U. 2005. Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. - *Physiologia Plantarum*, 125: 324–332.
- Reinhardt, K., Smith, W. K. 2008. Impacts of cloud immersion on microclimate, photosynthesis and water relations of *Abies fraseri* (Pursh.) Poiret in a temperate mountain cloud forest. - *Oecologia* 158:229–238

- Sack, L., Cowan, P. D., Jaikumar, N., Holbrook, N. M. 2003. The `hydrology` of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. - *Plant, Cell and Environment* 26, 1343-1356.
- Sallanon, H., Tort, M., Coudret, A. 1993. The ultrastructure of micropropagated and greenhouse rose plant stomata. - *Plant Cell Tissue Organ Cult* 32: 227–233
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F. 2007. Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. - *Tree Physiology* 27, 551-559.
- 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., Tullus, A., Niglas, A., Õunapuu, E., Karusion, A., Lõhmus, A. 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.
- Specht, R. L., Specht, A. 2010. The ratio of foliar nitrogen to foliar phosphorus: a determinant of leaf attributes and height in lifeforms of subtropical and tropical plant communities. - *Aust J Bot* 58:527–538
- Zwieniecki, M. A., Boyce, C. K., Holbrook, N. M. 2004. Hydraulic limitations imposed by crown placement determine final size and shape of *Quercus rubra* L. leaves. - *Plant, Cell and Environment* 27, 357-365.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*, Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Tullus, A., Kupper, P., Sellin, A., Parts, L., Sõber, J., et al. 2012. Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration, N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen. - *PLoS ONE* 7(8)
- Verstraeten, W.W., Veroustraete, F., Feyen, J. 2008. Assessment of evapotranspiration and soil moisture content across different scales of observation. - *Sensors* 8, 70-117.

Way, D.A., Oren, R. 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. - *Tree Physiology* 30:669–688

Whitehead, D. 1997. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. – *Tree Physiology* 18, 633-644.

Xue, Q., Weiss, A., Arkebauer, T.J., Baenziger, P.S. 2004. Influence of soil water status and atmospheric vapor pressure deficit on leaf gas exchange in field-grown winter wheat. - *Environmental and Experimental Botany* 51: 167–179.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Sander Lints,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Õhuniiskuse mõju arukase (Betula pendula) kasvule,

mille juhendaja on Ingmar Tulva,

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, **27.05.2014**