

Mullahingamise sesoonne dünaamika kuusikute aegreas

Mai Kukumägi^{1*}, Veiko Uri² ja Olevi Kull¹

Kukumägi, M., Uri, V., Kull, O. 2011. Seasonal dynamics of soil respiration in a chronosequence of the Norway spruce stands. – *Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused* 54, 5–17. ISSN 1406-9954.

Abstract. Soil respiration resulting from microbial and root respiration is a major component of the forest carbon cycle. The response of soil respiration to varying environmental factors (soil temperature and soil moisture) was studied in a Norway spruce chronosequence composed of four age classes (4, 27, 36, and 84 year old) on Gleyic Podzol. Soil respiration was measured monthly with closed dynamic chamber system, soil temperature and soil moisture were measured simultaneously. Mean soil respiration rate averaged over three years was $3.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, ranging from 0.6 to $5.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, with the maximum occurring in August and the minimum in December. Stand age had a significant effect on soil respiration: the highest respiration rate was found in 27-year-old stand. Over three years an exponential relationship between soil respiration and soil temperature accounted for 68–81% of the seasonal variation, Q_{10} (the factor by which the respiration rate differs for a temperature interval of 10 °C) for the individual stands ranged between 4.4 and 5.4. The influence of soil moisture content on soil respiration was weak and revealed in dry conditions only. The results of this study can be used to help understand and predict the effect of harvest on soil respiration and how the respiration might respond to changing climate conditions.

Key words: soil respiration, soil temperature, soil moisture, forest management, stand age, *Picea abies*, chronosequence.

Authors' address: ¹Department of Botany, Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Lai 40, 51005 Tartu, Estonia, *e-mail: mai.kukumagi@ut.ee
²Department of Silviculture, Institute of Forestry and Rural Engineering, Estonian University of Life Sciences, Kreutzwaldi 5, 51014 Tartu, Estonia

Sissejuhatus

Mullahingamine on globaalse süsinikuringe üks suuremaid vooge, 68–98 Gt C aastas (Schlesinger, 1977; Raich & Schlesinger, 1992; Raich *et al.*, 2002; Bond-Lamberty & Thomson, 2010), mis on ligikaudu 10 korda suurem kui fossiilsete kütuste põletamisel eralduv süsiniku hulk (7,2 Gt C aastas, IPCC, 2007). Globaalselt on mullas kaks kuni kolm korda rohkem süsinikku kui atmosfääris või taimestikis (Jobbagy & Jackson, 2000), seetõttu juba väikesed muutused mullahingamises võivad oluliselt mõjutada atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni tasakaalu (Luo & Zhou, 2006). Atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni suurenemise tagajärjel on 20.

sajandi jooksul Euroopas keskmine õhutemperatuur tõusnud 0,8 °C ja sademete hulk Põhja-Euroopas 10–20% (Alcamo *et al.*, 2007). Eesti kohta ennustatakse aastaks 2100 õhutemperatuuri tõusu 2,3–4,5 °C ja sademete hulga suurenemist 5–30% (Kont *et al.*, 2003). Temperatuur on kõige olulisem tegur, mõjutades mulla orgaanilise aine lagunemise kiirust (Goulden *et al.*, 1998; Eliasson *et al.*, 2005), lämmastiku mineralisatsiooni ja kättesaadavust (Rustad *et al.*, 2001), vegetatsiooniperioodi pikkust ja taimede kasvu (Myneni *et al.*, 1997), mulla niiskusesisaldust (Allison *et al.*, 2008) ja erinevas ajaskaalas nende protses-

side kaudu otseselt või kaudselt ka mullahingamist. Mullahingamine suureneb koos globaalse temperatuuri tõusuga (Raich & Schlesinger, 1992). Kuna muutused atmosfääri CO₂ kontsentratsioonis ja temperatuuris mõjutavad nii taimede produktiooni kui hingamist, on oluline mõista atmosfääri CO₂ kontsentratsiooni suurenemise tagajärjel globaalse temperatuuritõusu ja sademete hulga muutuste koosmõju süsinikuringele.

Metsaökosüsteemidel on oluline roll süsinikuringes ja süsiniku sidumisel (Dixon *et al.*, 1994; Peng *et al.*, 2008). Fotosünteesiga seotud ja hingamisega eralduva CO₂ vahelisest tasakaalust sõltub kas metsaökosüsteem on süsiniku salvestaja (*sink*) või allikas (*source*) (Malhi *et al.*, 1999). Boreaalsed metsad pindalaga ~16 miljonit km² (Gower *et al.*, 2001) on olulised süsiniku salvestajad (Liski *et al.*, 2003), kuid nende metsade süsinikuringe bilanss on tundlik temperatuurimuutustele ning nad võivad muutuda süsiniku salvestajast süsiniku allikaks (Goulden *et al.*, 1998; Lindroth *et al.*, 1998). Boreaalsete metsade süsinikuvaru moodustab 49% kogu metsaökosüsteemide süsinikuvarust (Dixon *et al.*, 1994), ka selle tõttu on kliima soojenemise suurimat mõju ennustatud just põhjapoolsetele regioonidele (Valentini *et al.*, 2000; IPCC, 2007).

Metsade intensiivne majandamine mõjutab metsa süsinikuringet, sh mullahingamist (Pumpanen *et al.*, 2004; Gough *et al.*, 2005; Concilio, 2006; Peng & Thomas, 2006). Mullahingamine võib sõltuda puistu vanusest (Klopatek, 2002; Wiseman & Seiler, 2004), mistõttu on oluline analüüsida metsamajandamise mõju mullahingamisele erineva vanusega puistutes (Liski *et al.*, 2002). Suktsessiooni jooksul muutuvad metsa struktuur ja mitmed füsioloogilised tegurid, mis mõjutavad hingamist. Raie mõju mullahingamisele on suhteliselt vähe uuritud (Kowalski *et al.*, 2003, 2004). Saadud tulemused on vastukäivad: pärast lageraie võib mullahingamine suurened (Lytle & Cronan, 1998; Londo *et al.*, 1999), väheneda (Striegl & Wickland, 1998;

Griffiths & Swanson, 2001) või jääda samale tasemele (Toland & Zak, 1994). Tulemuste lahknemise põhjuseks võib olla häiringu erinev mõju mullatemperatuurile ja -niiskusele, mis on oluline aspekt, kuna nimetatud keskkonnategurid on kaks kõige olulisemat mullahingamist mõjutavat faktorit (Laporte *et al.*, 2003).

Metsaökosüsteemi mullahingamine koosneb autotroofsest (juured ja risosfäär) ja heterotroofsest (mikroobne) hingamisest (Hanson *et al.*, 2000; Kirschbaum, 2000; Luo & Zhou, 2006) moodustades 30–80% kogu ökosüsteemi hingamisest (Law *et al.*, 1999; Janssens *et al.*, 2001; Davidson *et al.*, 2006b; Luo & Zhou, 2006). Peamised keskkonnategurid, mis mullahingamist mõjutavad, on mullatemperatuur ja mullaniiskus (Raich & Schlesinger, 1992; Davidson *et al.*, 1998; Xu & Qi, 2001; Rey *et al.*, 2002; Janssens & Pilegaard, 2003; Reth *et al.*, 2005; Borken *et al.*, 2006), kuid olulised tegurid on ka substraadi kättesaadavus ja kvaliteet (Buchmann, 2000; Davidson *et al.*, 2006a) ning mulla mikroobikooslused (Robinson, 2002; Allison *et al.*, 2008). Mullahingamise temperatuuritundlikkuse kirjeldamiseks kasutatakse sageli Q₁₀ väärtust, mis väljendab mullahingamise kiiruse muutust, kui temperatuur tõuseb 10 kraadi. Mullaniiskus mõjutab mullahingamist otseselt läbi juurtes ja mikroorganismides toimivate füsioloogiliste protsesside (Luo & Zhou, 2006), kusjuures seos mullatemperatuuriga on sageli negatiivne (Davidson *et al.*, 1998; Janssens & Pilegaard, 2003). Väga kõrge või madal mullaniiskuse sisaldus võib limiteerida mullahingamist (Bowden *et al.*, 1998; Davidson *et al.*, 1998; Nikolova *et al.*, 2009). Kui vesi ei limiteeri, on temperatuur kõige olulisem mullahingamise mõjutaja (Raich & Schlesinger, 1992; Llyod & Taylor, 1994; Janssens *et al.*, 2001; Curiel Yuste *et al.*, 2003).

Käesolevas töös valiti uurimisobjektiks sarnasel mullal kasvavad hariliku kuuse (*Picea abies* H.Karst.) puistud lageraiejärgsest noorendikust küpse metsani. Eestis on harilik kuusk väga oluline okaspuu, kus-

juures kuusikud moodustavad ligikaudu 17% nii metsade pindalast, kui tagavarast (Aastaraamat Mets 2008). Tänu heale varjataluvusele uueneb kuusk edukalt vana metsa turbe all ja on kõige levinum puuliik teises rindes ja järelkasvuna. Hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) kõrval on kuusk majanduslikult üks olulisemaid puuliike Eestis, kogu aastasest raiemahust moodustab kuusepuut ligikaudu 30%. Samuti on harilik kuusk üks Eesti produktiivsemaid puuliike, kuusikute keskmine aastane juurdekasv on $8,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, Eesti kõigi puistute keskmine aga $5,7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (Aastaraamat Mets 2008).

Hoolimata mullahingamise globaalsest tähtsusest, pole selle protsessi ja teda mõjutavate faktorite kohta metsades piisavalt kvantitatiivset informatsiooni. Teades, kuidas muutub mullahingamine metsa aegreas, on võimalik prognoosida muutusi süsinikuringes. Töö eesmärgiks oli analüüsida mullahingamise ja seda mõjutavate olulisimate keskkonnategurite - muldtemperatuuri ja -niiskuse dünaamikat kuusikute vanuseraas mitme kasvuperioodi jooksul.

Materjal ja meetodika

Uurimisala

Uurimisaladeks valiti 2004. aastal neli ligikaudu 1 km^2 suurusel pindalal paiknevat laanemetsade tüübirühma, jänesekapsa-

kapsa-mustika kasvukohatüübi kuusepuistut Tartu maakonnas Järvseljal ($58^{\circ}22'N$, $27^{\circ}20'E$) vanusega 4–84 a. metsakorralduse andmete alusel, puistud takseeriti uuesti 2009. aastal (tabel 1).

Uurimisalad paiknevad võrdlemisi ühtlase reljeefiga tasandikul leetunud gleimullal. Juulikuu keskmine temperatuur on $17,0^{\circ}\text{C}$ ja jaanuarikuu keskmine temperatuur on $-6,7^{\circ}\text{C}$. Aastane keskmine sademete hulk on 650 mm . Vegetatsiooniperioodi pikkus on keskmiselt 175–180 päeva (Sellin & Kupper, 2005). Enamuspuuliigiks on harilik kuusk (*Picea abies*) ja kaaspuuliigiks vähesel määral arukask (*Betula pendula* Roth). Alustaimestik domineerivad järgmised liigid: harilik mustikas (*Vaccinium myrtillus* L.), metskastik (*Calamagrostis arundinacea* Roth), leseleht (*Maianthemum bifolium* F.W.Schmidt), harilik laanelill (*Trientalis europaea* L.), harilik jänesekapsas (*Oxalis acetosella* L.). Samblarinne on hästi välja kujunenud, moodustades enamvähem pideva katte, välja arvatud lageraiejärgses noorimas puistus. Põhilised samballigid on harilik palusammal (*Pleurozium schreberi* Mitt.) ja harilik laanik (*Hylocomium splendens* B., S. et G.).

Mullahingamise, muldtemperatuuri ja mullaniiskuse mõõtmine

Mullahingamist väljendab mullast maapinna pinnauhiku kohta ajaühikus eralduv CO_2 voog $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Mullahingamise

Tabel 1. Uuritud puistute takseernäitajad (\pm keskmise viga) 2009. aastal: puistu vanus (aasta), puude arv hektaril, keskmine rinnasdiameeter ($D_{1,3}$), keskmine kõrgus (H), puistu rinnaspindala (G) ja tagavara (M).

Table 1. Characteristics of the studied stands (\pm S.E.) in 2009: stand age (year), number of trees per hectare, mean diameter at breast height ($D_{1,3}$), mean height (H), basal area (G) and growing stock (M) of the stand.

Vanus, a Age, yr	Puude arv / Nr of trees (tk ha^{-1})	$D_{1,3}$ (cm)	H (m)	G ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$)	M ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$)
7	1835	$1,5 \pm 0,1$			
30	5290	$7,6 \pm 0,2$	$9,1 \pm 0,7$	23,7	119
39	1795	$16,7 \pm 0,5$	$19,2 \pm 0,6$	39,3	362
87	473	$30,2 \pm 1,2$	$30,0 \pm 0,7$	34,0	473

mõõtmised tehti perioodidel mai-oktoober 2004, august-detsember 2005 ja mainovember 2006. Iga nelja nädala tagant tehti kõikidel proovialadel 10 mõõtmist juhuslikult valitud punktides kella 09.00–14.00 vahel. Mullahingamise mõõtmiseks kasutati suletud dünaamilise kambri meetodit (PP Systems SRC-1 kamber koos gaasi-analüsaatoriga CIRAS-2 (*Differential CO₂/H₂O Infrared Gas Analyzers*)). Kambri ristlõikepindala on 78,5 cm² ja ruumala 1170 cm³. Mõõtmine peatub automaatselt, kui kambri võrreldes lähteseisuga tõuseb CO₂ kontsentratsioon üle 60 ppm või kui mõõtmise algusest on möödunud 120 sekundit (Luo & Zhou, 2006). Selleks, et mõõta ainult mullast eralduvat CO₂, lõigati vajadusel kambri alla jäävad rohelised taimeosad ära. Enamasti võimaldas kambri väike ristlõikepindala leida taimedest vaba mulda. Mullatemperatuur ja mullaniiskus mõõdeti samal ajal ja samast kohast, kust mulla CO₂ voog. Mullatemperatuur mõõdeti ca 5 cm sügavuselt CIRAS-2 juurde kuuluva mõõteriistaga STP-1, mis annab temperatuuri Celsiuse kraadides (°C). Mullaniiskus mõõdeti vahetult pärast kambri eemaldamist ca 5 cm sügavuselt mõõteriistaga HH2 *Moisture Meter Version 2*, mis annab mulla niiskusesisalduse mahuprotsentides (%).

Andmeanalüüs

Andmeanalüüsiks kasutati programmi-paketti *Statistica 7.1* (StatSoft, Inc., 2005). Analüüsides kasutati igal alal tehtud 10 mõõtmise keskmisi väärtusi iga mõõtmiskorra kohta. Uurimisalade vanused joonistel on antud 2006. aasta seisuga. Arvtunnuste vastavust normaalfaotusele kontrolliti Lillieforsi ja Shapiro-Wilki testidega. Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse puistutevaheliste erinevuste leidmiseks kasutati GLM moodulis dispersioonanalüüsi ja rühmakeskmiste mitmeseks võrdlemiseks Tukey testi ($\alpha = 0,05$). Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse aastatevahelisi erinevusi kontrolliti paarikaupa *t-testiga*; võrdlemiseks kasutati vaid 2004. ja 2006. aastate tule-

musi, sest 2005. aastal alustati mõõtmisi alates augustist. Mullahingamise ja -temperatuuri vahelise seose iseloomustamiseks kasutati eksponentsiaalset võrrandit

$$y = ae^{bT}, \quad (1)$$

kus:

y - mullahingamise väärtus $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$

a - mullahingamine 0 °C juures

b - temperatuurikoefitsent

T - mullatemperatuur °C

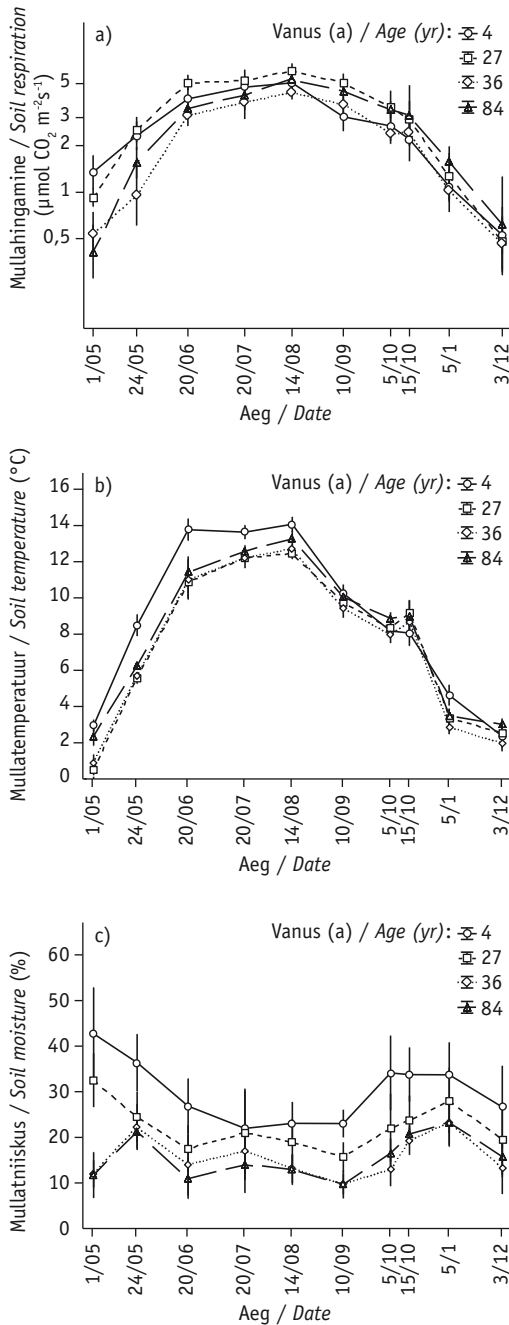
Eksponentsiaalse võrrandiga (1) seotud konstant b arvutati ümber Q_{10} väärtuseks valemiga

$$Q_{10} = e^{10b}. \quad (2)$$

Mullatemperatuuri ja -niiskuse mõju mullahingamisele hinnati regressioonanalüüsil, R^2 tähistab determinatsioonikordajat ja p olulisustõenäosust. Kõigil juhtudel oli olulisuse nivoo $\alpha = 0,05$.

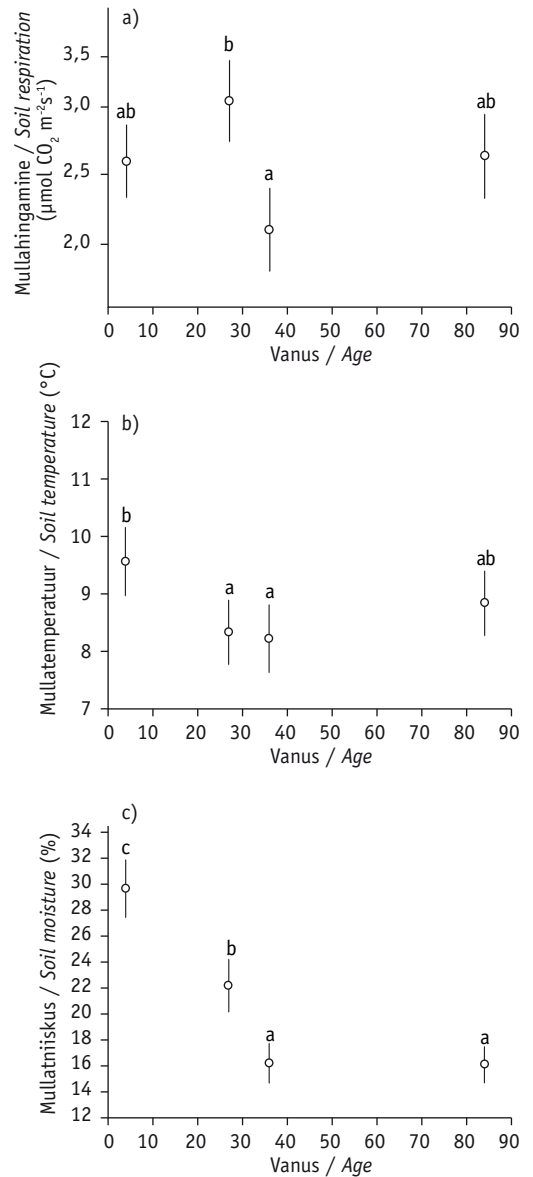
Tulemused

Kõikidel aladel avaldus selge sesoonne mullahingamise käik, mis korreleerus hästi mullatemperatuuriga (joonis 1). Mullahingamine oli kõrgem suvel (juuni-august $4,06\text{--}5,44 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja madalam kevadel, sügisel (mai, oktoober-november $1,42\text{--}3,18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (joonis 1). Samal ajal olid mullahingamine, mullatemperatuur ja mullaniiskus erineva vanusega puistutes erinevad. Kevadel oli 4- ja 27-aastases puistus mullahingamine kõrgem kui 36- ja 84-aastases puistus, samas mullatemperatuur oli kuni suve lõpuni kõrgem 4-aastases puistus (joonis 1). Sügisel olid nii mullahingamine kui mullatemperatuur erinevatel aladel väga sarnased ja selget aladevahelist erinevust ei ilmnenud. Enam langes mullahingamine suve lõpul 4-aastases puistus, mis võib olla seotud nii väiksema mulla niiskusesisaldusega, kui ka madalama temperatuuriga sügisel.



Joonis 1. Puistute mullahingamise (a), mullatemperatuuri (b) ja mullaniiskuse (c) sesoonne dünaamika. Vertikaalsed jooned tähistavad keskmise 95% usaldusvahemikke.

Figure 1. Seasonal dynamics of soil respiration (a), soil temperature (b) and soil moisture (c) for each stand. Bars indicate 95% confidence intervals of mean.



Joonis 2. Mullahingamine (a), mullatemperatuur (b) ja mullaniiskus (c) kuusikute vanusereas. Vertikaalsed jooned tähistavad 95% usaldusvahemikke, erinevad tähed tähistavad keskmiste usaldusväärseid erinevusi (Tukey test, $p < 0,05$).

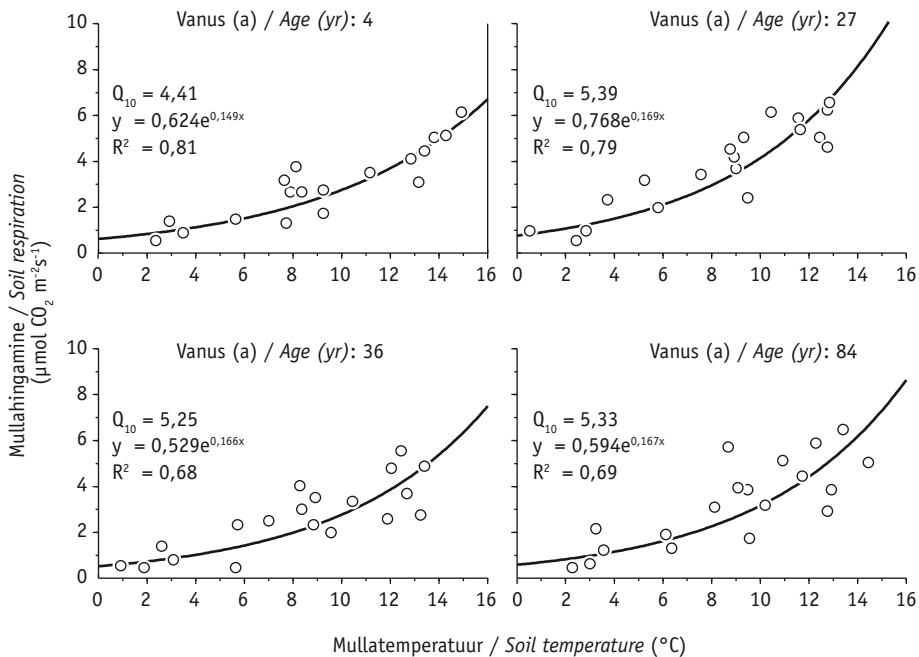
Figure 2. Soil respiration (a), soil temperature (b) and soil moisture (c) in a chronosequence of Norway spruce stands. Bars indicate 95% confidence intervals, different letters denote significant differences using Tukey's HSD ($p < 0.05$).

Kõikidele uuritud aladele oli iseloomulik, et vaatamata mullatemperatuuri kiirele langusele sügisel, vähenes mullahingamine suhteliselt aeglaselt. Mullaniiskus oli 4- ja 27-aastases puistus mõõtmiste ajal läbivalt kõrgem kui 36- ja 84-aastases puistus (joonis 1).

Võrreldes erinevate aastate (2004. a. ja 2006. a.) keskmisi mullahingamise ja temperatuuri väärtusi kõigis puistutes maist oktoobrini selgus, et mullahingamine ja mullatemperatuur oluliselt ei erinenud (mullahingamine oli 2004. a. $3,46 \pm 0,13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ja 2006. a. $4,05 \pm 0,11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ning temperatuur vastavalt $9,9 \pm 0,18 \text{ }^\circ\text{C}$ ja $10,5 \pm 0,20 \text{ }^\circ\text{C}$). Kui mullahingamise ja mullatemperatuuri sesoonne käik oli erinevatel aastatel suhteliselt sarnane, siis mullaniiskuse dünaamika erines aastati. Sademetevaene 2006. aasta suvi tõi

kaasa oluliselt madalama mullaniiskuse sisalduse kui 2004. aastal (vastavalt $14,1 \pm 0,70\%$ ja $26,8 \pm 0,85\%$) (paarikaupa *t*-test, $p < 0,02$).

Mullahingamise, mullatemperatuuri ja mullaniiskuse puhul oli oluline lisaks mõõtmise ajale ka puistu vanus ja nende koosmõju ($p < 0,0001$). Mullahingamine oli kõrgeim 27-aastases puistus ($3,93 \pm 0,17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ja erines oluliselt 36-aastase puistu hingamisest ($2,76 \pm 0,13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 4- ja 84-aastase puistu mullahingamine omavahel ei erinenud ($3,27 \pm 0,16$ ja $3,40 \pm 0,15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (joonis 2). Mullatemperatuur oli kõrgeim 4-aastases puistus ($9,6 \pm 0,3 \text{ }^\circ\text{C}$), teistes puistutes jäi mullatemperatuur vahemikku $8,2\text{--}8,8 \pm 0,3 \text{ }^\circ\text{C}$ (joonis 2). Mullaniiskus oli oluliselt kõrgem 4- ja 27-aastases puistus (vastavalt $29,7 \pm 1,13\%$ ja $22,2 \pm 1,03\%$), kui 36- ja 84-aas-



Joonis 3. Mullahingamise ja mullatemperatuuri vahelised seosed erineva vanusega puistutes; Q_{10} – mullahingamise kiiruse muutus, kui mullatemperatuur tõuseb $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ja determinatsioonikordajad (R^2) ($p < 0,0001$).

Figure 3. Relationships between soil respiration and soil temperature in each stand. Q_{10} values, regression equations ($p < 0,0001$) and coefficients of determination (R^2) are added.

tases puistus (vastavalt $16,2 \pm 0,8\%$ ja $16,1 \pm 0,7\%$) (joonis 2).

Mullahingamise ja -temperatuuri vahelist seost iseloomustas eksponentsiaalne võrrand (1), kusjuures mullatemperatuur kirjeldas ära 68–81% mullahingamise varieerumisest uurimisaladel (joonis 3). Leitud Q_{10} väärtused jäid vahemikku 4,41–5,39.

Regressioonanalüüsi tulemusest üle kõigi alade ja aastate selgus, et mullahingamist mõjutab oluliselt ainult mullatemperatuur ($p < 0,0001$, $R^2 = 0,57$). Mullaniiskuse mõju ilmnes kui analüüsiti 2004. ja 2006. aastaid eraldi. Mullatemperatuur ja mullaniiskus mõjutasid usaldusväärselt mullahingamist nii 2004. kui 2006. aastal (võrrandid 3 ja 4).

$$2004 \text{ a.: } y = -0,457 + 0,176T - 0,007\text{SWC}, \\ R^2 = 0,43, p < 0,0001 \quad (3)$$

$$2006 \text{ a.: } y = -0,351 + 0,138T + 0,009\text{SWC}, \\ R^2 = 0,55, p < 0,0001, \quad (4)$$

kus:

SWC – mullaniiskus %.

Ülejäänud tähistused on toodud võrrandi (1) juures. Ilmnes, et mullaniiskuse mõju mullahingamisele oli erinevatel aastatel vastupidine, 2004. aastal negatiivne ja põuasel 2006. aastal positiivne.

Arutelu

Käesolevas töös leitud keskmised mullahingamise väärtused (kõik alad, maist detsembrini) $0,6\text{--}5,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ korreleeruvad hästi kirjanduses avaldatud väärtustega boreaalsete ja parasvöötme metsade kohta $0,4\text{--}6,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Davidson *et al.*, 1998; Buchmann, 2000; Pumpanen *et al.*, 2003; Khomik *et al.*, 2006; Fleming *et al.*, 2006; Bronson *et al.*, 2008; Knohl *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2009; Köster *et al.*, 2010). Samuti oli üle kõigi aastate leitud keskmine mullahingamine $3,33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ võrreldav teiste autorite tulemustega $2,0\text{--}3,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Khomik *et al.*, 2006; Knohl *et al.*, 2008).

Mullahingamise sesoonset varieerumist on uuritud paljudes ökosüsteemides (Luo & Zhou, 2006). Mullahingamine on enamasti kõrge suvel ja madal talvel. Kevadel tõuseb raiesmikel mullatemperatuur kiiremini kui küpses metsas (Griffiths & Swanson, 2001; Pypker & Fredeen, 2003), ka uuritud raiesmikul oli mullatemperatuur kevadel ja suvel keskmiselt $1\text{--}2 \text{ }^\circ\text{C}$ kõrgem kui kesk-ealistes ja küpses metsas (augustis raiesmikul $14 \text{ }^\circ\text{C}$ ja vanemates puistutes $12\text{--}13 \text{ }^\circ\text{C}$). Seda võib seletada puuduva või liitumata võrastikuga, mis ei takista päikesekiirguse ja sademete jõudmist mullale. Kevadel hakkab koos mullatemperatuuriga tõusma ka mullahingamine. Mullahingamise osakaal kogu ökosüsteemi hingamisest aasta jooksul varieerub, olles varakevadel 30–40%, suvel 60–70% ja sügisel/talvel 90–100% (Davidson *et al.* 2006b; Davidson & Holbrook, 2009). Taimede fenoloogial on oluline mõju mullahingamisele (Curiel Yuste *et al.*, 2004), süsiniku allokatsiooni sesoonne varieerumine võib mõjutada juurehingamist, juurte, mükoriisa ja risosfääri mikroorganismide kasvu (Davidson & Holbrook, 2009). Jahedama kliimaga regioonides on temperatuur sageli juurte elutegevust limiteeriv faktor, kirjeldades suure osa juurehingamise sesoonses varieerumisest (Moyano *et al.* 2009). Juurehingamine moodustab ligikaudu poole kogu mullahingamisest, kuid varieerub erinevates tingimustes väga suurtes piirides (10–90%) (Hanson *et al.*, 2000; Högberg *et al.*, 2005; Saiz *et al.*, 2007), seega võib mullatemperatuuri tõustes mullahingamine suurened ka juurehingamise suurenemise tõttu (Davidson *et al.*, 2006b). Suvine põud võib olla üks seletus, miks suve lõpus, erinevalt kevadest, raiesmiku mullahingamine võrreldes vanemate metsadega järsemalt langeb. Suvine põud kahandab madala mullaniiskuse sisalduse tõttu mullahingamist metsakõdus (Davidson *et al.*, 1998; Xu & Qi, 2001; Borken *et al.*, 2002; Curiel Yuste *et al.*, 2003), pärssides seal elavate heterotroofide elutegevust (Borken *et al.*, 2003). Allison ja Treseder (2008) leidsid, et kõrgem tempe-

ratuur ja sellega seotud madalam mullaniiskus langetab mullahingamist vegetatsiooniperioodi lõpus, mida autorid seletavad samuti mikroorganismide vähenenud aktiivsusega. Kuigi vanemates puistutes on mullaniiskuse sisaldus kogu vegetatsiooniperioodi kestel madalam kui raiesmikul, kahaneb hingamine sujuvamalt, mis võib olla seotud sellega, et juured ei ole veestressile nii tundlikud kui mikroobid ning vanemad puistud saavad veedefitsiiti kompenseerida ulatuslikuma ja sügavamale ulatuva juurestiku kaudu (Irvin & Law, 2002; Moyano *et al.*, 2009). Uuritud puistutes kuuskedel ankurjuured puuduvad perioodiliselt kõrge põhjaveetaseme tõttu, mistõttu juurestik saab areneda ja laieneda piiratud mullakihis.

Kuigi on tuvastatud, et metsa vanus mõjutab mullahingamist (Klopatek, 2002; Wiseman & Seiler, 2004; Concilio, 2006), pole ühtset seisukohta mullahingamise muutuste seaduspärasuste kohta majandatud puistute aegreas. Käesoleva töö tulemuste põhjal võib üldiselt öelda, et mullahingamine suurenes koos puistu vanusega kuni võrastiku liitumiseni ja sealt edasi kahanes. Pärast lageraiet mahajäävate raiejääkide lagunemine võtab aega. Law *et al.* (2001) väidab, et 10–20 aastat peale häiringut muutub mets süsiniku allikast süsiniku salvestajaks. Wiseman ja Seiler (2004) uurisid kuni 25 aasta vanuseni ulatuvat tõrvikumänni (*Pinus taeda* L.) puistu aegrida ja leidsid, et mullahingamine suurenes koos puistu vanusega ja põhjendas seda juurte biomassi suurenemisega. Käesolevas töös oli mullahingamine oluliselt kõrgem 27-aastases puistus, mis võib olla seotud suurema juurehingamisega osakaaluga koguhingamisest. Nooremates puistutes on juurehingamise osakaal suurem kui vanemates (Saiz *et al.*, 2006), mille üheks põhjuseks võib olla peenjuurte biomassi kasv, mis suureneb puistu vanusega (Wiseman & Seiler, 2004). Claus ja George (2005) on välja pakkunud kolm arengufaasi: kiire peenjuurte biomassi tõus peale lageraiet kuni maksimumi saabumiseni (võras-

tiku liitumine), seejärel vähenemine ning tasakaaluseisundi saavutamine küpses puistus. Viimase kahe faasi osas on siiski palju ebaselgust. Nii näiteks ei muutunud peenjuurte biomass jänesekapsakuusikus 40 kuni 60 aasta jooksul usaldusväärset (Ostonen *et al.*, 2005).

Raie mõju kohta mullahingamisele on saadud vastukäivaid tulemusi. Käesolevas töös 4-aastase puistu mullahingamine ei erinenud oluliselt 84-aastase puistu mullahingamisest. Põhjuseks võib olla kõrge mullatemperatuuri ja -niiskusesisaldus 4-aastases puistus, mis soodustavad ka suure hulga raiejääkide lagunemist ning selle tõttu ei ole mullahingamine oluliselt kahanenud või on jõudnud kiiresti taastuda (Pypker & Fredeen, 2003; Fleming *et al.*, 2006). Samuti on sellel alal suur rohuringe biomass, mis laguneb kiiresti (Luo & Zhou, 2006). Vanemates metsades on mulla orgaanilise materjali ja varisekihi hulk suurem, mistõttu ka mullahingamine võib soodsate lagunemistingimuste korral suurened (Covington, 1981; Yanai *et al.*, 2003).

Mullatemperatuur on peamine tegur, mis kirjeldab ära ligikaudu 2/3 mullahingamise sesoonselt varieerumisest (Andersen *et al.*, 2005; Khomik *et al.*, 2006). Mullahingamise ja mullatemperatuuri vahel on valdavalt eksponentsiaalne seos, mida näitab nii käesolev kui mitmed teised uurimustööd (Lloyd & Taylor, 1994; Buchmann, 2000; Widén & Majdi, 2001; Fang & Moncrieff, 2001; Fahey *et al.*, 2005). Antud töös kirjeldas mullatemperatuur sõltuvalt puistu vanusest 68–81% mullahingamise varieerumisest, mis on kooskõlas Borken *et al.* (2002) ja Davidson *et al.* (1998) poolt saadud tulemustega (vastavalt 73–86% ja 80%). Leitud Q_{10} väärtus 4,4–5,4 jääb teiste Euroopa ja Põhja-Ameerika metsaökosüsteemides leitud Q_{10} väärtuste vahemikku, mis on 2,0–6,3 (Davidson *et al.*, 1998; Borken *et al.*, 2002; Janssens & Pilegaard, 2003; Saiz *et al.*, 2006). Käesolevas töös oli mullahingamine kõige temperatuuritundlikum 27-aastases puistus ($Q_{10} = 5,4$), mis

võib olla seotud juurehingamise suurema osakaaluga mullahingamises (Davidson *et al.*, 1998). Boone *et al.* (1998) arvutas Q_{10} väärtused juurte + risosfääri hingamise (4,6) ja juurevaba mulla hingamise (3,5) kohta ja leidis, et juured on temperatuurimuutustele väga tundlikud ning temperatuuri tõustes suureneb juurehingamine, seega ka kogu mullahingamine.

Siiski ei saa mullaniiskuse mõju täielikult välistada. Käesoleva töö tulemus näitas, et mullaniiskuse mõju mullahingamisele oli küll nõrk, kuid aastati erinev. Martin ja Bolstad (2005) põhjendasid seda erineva sademete hulgaga, mis on tõenäoline põhjus ka antud töös leitud aastatevahelisele erinevusele. Kuna mullatemperatuur ja mullaniiskus kovarieeruvad, on niiskuse mõju temperatuuri omast raske eraldada (Davidson *et al.*, 1998). Mullaniiskuse nõrk positiivne mõju ilmnes põuasel aastal. Mitmed autorid on leidnud, et mullahingamine kahaneb, kui mullaniiskus on madal (15–23%) (Davidson *et al.*, 1998; Rey *et al.*, 2002; Curiel Yuste *et al.*, 2003; Knohl *et al.*, 2008).

Kokkuvõte

Boreaalsetel metsadel on oluline roll globaalses süsinikuringes. Majandamisest põhjustatud muutusi metsade muldade süsinikuvarudes ja -voogudes on raske hinnata, kuna paljud tegurid mõjutavad mullas toimuvaid protsesse komplekselt. Sesooni jooksul muutusid mullahingamine ja mullatemperatuur, olles kõrgemad suvel ja madalamad kevadel ja sügisel. Mullatemperatuur oli kõige olulisem faktor, mis kirjeldas mullahingamise varieerumise vegetatsiooniperioodi jooksul (68–81%), sõltudes puistu vanusest ja suurenedes kuni võrastiku liitumiseni. Leitud Q_{10} väärtused varieerusid sõltuvalt puistu vanusest vahemikus 4,4–5,4. Mullaniiskuse mõju mullahingamisele oli nõrk ja avaldus väga kuivades tingimustes, selget sesoonset mullaniiskuse trendi ei esinenud.

Metsades on süsiniku sidumise ja sal-

vestamise seisukohast oluline leida optimaalne majandamisviis globaalsete ja regionaalsete kliimamuutuste tingimustes. Leitud tulemused aitavad paremini mõista ja prognoosida, kuidas muutub mullahingamine ja teda põhiliselt mõjutavad keskkonnategurid majandatud metsa vanuse- reas.

Tänuavaldused. Käesolev töö valmis ETF grandil nr. 5466, sihtfinantseeritava teema SF0182732s06 ning Alus- ja Rakendusökoloogia Tippkeskuse toetusel.

Kasutatud kirjandus

- Aastaraamat Mets 2008. (Yearbook Forest 2008). 2009. Centre of Forest Protection and Silviculture / Metsakaitse- ja metsauenduskeskus. Tartu, 213 pp. (In Estonian and in English).
- Alcamo, J., Moreno, J.M., Nováky, B., Bindi, M., Corobov, R., Devoy, R.J.N., Giannakopoulos, C., Martin, E., Olesen, J.E., Shvidenko, A. 2007. Europe. – Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E. (eds.). Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, Cambridge University Press, 541–580.
- Allison, S.D., Treseder, K.K. 2008. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. – *Global Change Biology*, 14, 2898–2909.
- Andersen, C., Nikolov, I., Nikolova, P., Matyssek, R., Häberle, K.H. 2005. Estimating “autotrophic” belowground respiration in spruce and beech forests: decreases following girdling. – *European Journal of Forest Research*, 124, 155–163.
- Bond-Lamberty, B., Thomson, A. 2010. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. – *Nature*, 464, 579–U132.
- Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Canary, J.D., Kaye, J.P. 1998. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. – *Nature*, 396, 570–572.
- Borken, W., Davidson, E.A., Savage, K., Gaudinski, J., Trumbore, S.E. 2003. Drying and wetting effects on carbon dioxide release from organic horizons. – *Soil Science Society of America*, 67, 1888–1896.
- Borken, W., Savage, K., Davidson, E.A., Trumbore, S.E. 2006. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. – *Global Change Biology*, 12, 177–193.

- Borken, W., Xu, Y.J., Davidson, E.A., Beese, F. 2002. Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. - *Global Change Biology*, 8, 1205–1216.
- Bowden, R.D., Newkirk, K.M., Rullo, G.M. 1998. Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. - *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 1591–1597.
- Bronson, D.R., Gower, S.T., Tanner, M., Linder, S., Van Herk, I. 2008. Response of soil surface CO₂ flux in a boreal forest to ecosystem warming. - *Global Change Biology*, 14, 856–867.
- Buchmann, N. 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. - *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1625–1635.
- Claus, A., George, E. 2005. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. - *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1617–1625.
- Concilio, A., Ma, S., Ryu, S.R., North, M., Chen, J. 2006. Soil respiration response to experimental disturbances over 3 years. - *Forest Ecology and Management*, 228, 82–90.
- Covington, W.W. 1981. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. - *Ecology*, 62, 41–48.
- Curiel Yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Ceulemans, R. 2004. Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. - *Global Change Biology*, 10, 161–169.
- Curiel Yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Meiresonne, L., Ceulemans, R. 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. - *Tree Physiology*, 23, 1263–1270.
- Davidson, E.A., Belk, E., Boone, R.D. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. - *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Davidson, E.A., Holbrook, N.M. 2009. Is temporal variation of soil respiration linked to the phenology of photosynthesis? - Noormets, A. (eds.). *Phenology of Ecosystem Processes*. New York, Springer Science+Business Media, 187–199.
- Davidson, E.A., Janssens, I.A., Luo, Y. 2006a. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀. - *Global Change Biology*, 12, 154–164.
- Davidson, E.A., Richardson, A.D., Savage, K., Hollinger, D.Y. 2006b. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. - *Global Change Biology*, 12, 230–239.
- Dixon, R.K., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. - *Science*, 263, 185–190.
- Eliasson, P.E., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., Ström-gren, M., Linder, S., Ågren, G.I. 2005. The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. - *Global Change Biology*, 11, 167–181.
- Fahey, T.J. 2005. Soil respiration and soil carbon balance in a northern hardwood forest ecosystem. - *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 244–253.
- Fang, C., Moncrieff, J.B. 2001. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. - *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 155–165.
- Fleming, R.L., Laporte, M.F., Hogan, G.D., Hazlett, P.W. 2006. Effects of harvesting and soil disturbance on soil CO₂ efflux from a jack pine forest. - *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 589–600.
- Gough, C.M., Seiler, J.R., Wiseman, P.E., Maier, C.A. 2005. Soil CO₂ efflux in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations on the Virginia Piedmont and South Carolina Coastal Plain over a rotation-length chronosequence. - *Biogeochemistry*, 73, 127–147.
- Goulden, M.L., Wofsy, S.C., Harden, J.W., Trumbore, S.E., Crill, P.M., Gower, S.T., Fries, T., Daube, B.C., Fan, S.-M., Sutton, D.J., Bazzaz, A., Munger, J.W. 1998. Sensitivity of Boreal Forest Carbon Balance to Soil Thaw. - *Science*, 279, 214–217.
- Gower, S.T., Krankina, O., Olson, R.J., Apps, M., Linder, S., Wang, C. 2001. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. - *Ecological Applications*, 11, 1395–1411.
- Griffiths, R.P., Swanson, A.K. 2001. Forest soil characteristics in a chronosequence of harvested Douglas-fir forests. - *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1871–1879.
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T., Andrews, J.A. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. - *Biogeochemistry*, 48, 115–146.
- Högberg, P., Nordgren, A., Högberg, M.N., Ottosson-Löfvenius, M., Bhupinderpal-Singh, Olsson, P., Linder, S., 2005. Fractional contributions by autotrophic and heterotrophic respiration to soil-surface CO₂ efflux in Boreal forest. - Griffiths H., Jarvis P.G. (eds.). *The Carbon Balance of Forest Biomes*. Trowbridge, Cromwell Press, 251–267
- IPCC 2007: Summary for Policymakers. - Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (eds.). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York, Cambridge University Press, 18 pp.
- Irvine, J., Law, B.E. 2002. Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests. - *Global Change Biology*, 8, 1183–1194.

- Janssens, I.A., Lankreijer, H., Matteucci, G., Kowalski, A.S., Buchmann, N., Epron, D., Pilegaard, K., Kutsch, W., Longdoz, B., Grünwald, T., Montagnani, L., Dore, S., Rebmann, C., Moors, E.J., Grelle, A., Rannik, Ü., Morgenstern, K., Oltchev, S., Clement, R., Gudmundsson, J., Minerbi, S., Berbigier, P., Ibrom, A., Moncrieff, J., Aubinet, M., Bernhofer, C., Jensen, O., Vesala, T., Granier, A., Schulze, E.-D., Lindroth, A., Dolman, A.J., Jarvis, P.G., Ceulemans, R., Valentini, R. 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. – *Global Change Biology*, 7, 269–278.
- Janssens, I.A., Pilegaard, K. 2003. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. – *Global Change Biology*, 9, 911–918.
- Jobbagy, E.G., Jackson, R.B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. – *Ecological Applications*, 10, 423–436.
- Khomik, M., Arain, M.A., McCaughey, J.H. 2006. Temporal and spatial variability of soil respiration in a boreal mixedwood forest. – *Agricultural and Forest Meteorology*, 140, 244–256.
- Kirschbaum, M.U.F. 2000. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? – *Biogeochemistry*, 48, 21–51.
- Klopatek, J.M. 2002. Belowground carbon pools and processes in different age stands of Douglas-fir. – *Tree Physiology*, 22, 197–204.
- Knohl, A., Sørensen, A.R.B., Kutsch, W.L., Göckede, M., Buchmann, N. 2008. Representative estimates of soil and ecosystem respiration in an old beech forest. – *Plant & Soil*, 302, 189–202.
- 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.
- Kowalski, A.S., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., Kolari, P., Berninger, F., Rannik, Ü., Hari, P., Rayment, M., Mencuccini, M., Moncrieff, J., Grace, J. 2004. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. – *Global Change Biology*, 10, 1707–1723.
- Kowalski, S., Sartore, M., Burette, R., Berbigier, P., Loustau, D. 2003. The annual carbon budget of a French pine forest (*Pinus pinaster*) following harvest. – *Global Change Biology*, 9, 1051–1065.
- Köster, K., Püttsepp, Ü., Pumpapan, J. 2010. Comparison of soil CO₂ flux between uncleared and cleared windthrow areas in Estonia and Latvia. – *Forest Ecology and Management*, 262(2), 65–70.
- Laporte, M.F., Duchesne, L.C., Morrison, I.K. 2003. Effect of clearcutting, selection cutting, shelterwood cutting and microsites on soil surface CO₂ efflux in a tolerant hardwood ecosystem of northern Ontario. – *Forest Ecology and Management*, 174, 565–575.
- Law, B.E., Ryan, M.G., Anthoni, P.M. 1999. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. – *Global Change Biology*, 5, 169–182.
- Law, B.E., Thornton, P.E., Irvine, J., Anthoni, P.M., Van Tuyl, S. 2001. Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. – *Global Change Biology*, 7, 755–777.
- Lindroth, A., Grelle, A., Morén, A.-S. 1998. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. – *Global Change Biology*, 4, 443–450.
- Liski, J., Korotkov, A.V., Prins, C.F.L., Karjalainen, T., Victor, D.G., Kauppi, P.E. 2003. Increased carbon sink in temperate and boreal forests. – *Climatic Change*, 61, 89–99.
- Liski, J., Perruchoud, D., Karjalainen, T. 2002. Increasing carbon stocks in the forest soils of western Europe. – *Forest Ecology and Management*, 169, 159–175.
- Lloyd, J., Taylor, J.A. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. – *Functional Ecology*, 8, 315–323.
- Londo, A.J., Messina, M.G., Schoenholtz, S.H. 1999. Forest harvesting effects on soil temperature, moisture, and respiration in a bottomland hardwood forest. – *Soil Science Society of America Journal*, 63, 637–644.
- Luo, Y., Zhou, X. 2006. Soil respiration and the environment. Elsevier Academic Press, UK. 307 pp.
- Lytle, D.E., Cronan, C.S. 1998. Comparative soil CO₂ evolution, litter decay, and root dynamics in clear-cut and uncut spruce-fir forest. – *Forest Ecology and Management*, 103, 121–128.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D., Jarvis, P.G. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. – *Plant, Cell and Environment*, 22, 715–740.
- Martin, J.G., Bolstad, P.V. 2005. Annual soil respiration in broadleaf forests of northern Wisconsin: influence of moisture and site biological, chemical, and physical characteristics. – *Biogeochemistry*, 73, 149–182.
- Moyano, F.E., Atkin, O.K., Bahn, M., Bruhn, D., Burton, A.J., Heinemeyer, A., Kutsch, W.L., Wieser, G. 2009. Respiration from roots and the mycorrhizosphere. – Kutsch, W.L., Bahn, M., Heinemeyer, A. (eds.). *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*. Cambridge, Cambridge University Press, 127–156.
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., Nemani, R.R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. – *Nature*, 386, 698–702.
- Nikolova, P.S., Raspe, S., Andersen, C.P., Mainiero, R., Blaschke, H., Matyssek, R., Häberle, K.H. 2009. Effects of the extreme drought in 2003 on soil respiration in a mixed forest. – *European Journal of Forest Research*, 128, 87–98.

- Ostonen, I., Löhmus, K., Pajuste, K. 2005. Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: Comparison of soil core and ingrowth core methods. – *Forest Ecology and Management*, 212, 264–277.
- Peng, Y., Thomas, S.C. 2006. Soil CO₂ efflux in uneven-aged managed forests: temporal patterns following harvest and effects of edaphic heterogeneity. – *Plant & Soil*, 289, 253–264.
- Peng, Y., Thomas, S.C., Dalung, T. 2008. Forest management and soil respiration: Implications for carbon sequestration. – *Environmental Reviews*, 16, 93–111.
- Pumpanen, J., Ilvesniemi, H., Peramaki, M., Hari, P. 2003. Seasonal patterns of soil CO₂ efflux and soil air CO₂ concentration in a Scots pine forest: comparison of two chamber techniques. – *Global Change Biology*, 9, 371–382.
- Pumpanen, J., Westman, C.J., Ilvesniemi, H. 2004. Soil CO₂ efflux from a podzolic forest soil before and after forest clear-cutting and site preparation. – *Boreal Environment Research*, 9, 199–212.
- Pypker, T.G., Fredeen, A.L. 2003. Below ground CO₂ efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. – *Forest Ecology and Management*, 172, 249–259.
- Raich, J.W., Schlesinger, W.H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. – *Tellus, Series B*, 44 B, 81–99.
- Raich, J.W., Potter, C.S., Bhagawati, D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. – *Global Change Biology*, 8, 800–812.
- Reth, S., Reichstein, M., Falge, E. 2005. The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO₂ efflux - A modified model. – *Plant & Soil*, 268, 21–33.
- Rey, A., Pegoraro, E., Tedeschi, V., De Parri, I., Jarvis, P.G., Valentini, R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. – *Global Change Biology*, 8, 851–866.
- Robinson, C.H. 2002. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. – *Plant & Soil*, 242, 65–81.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J., GCTE-NEWS. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. – *Oecologia*, 126, 543–562.
- Saiz, G., Black, K., Reidy, B., Lopez, S., Farrell, E.P. 2007. Assessment of soil CO₂ efflux and its components using a process-based model in a young temperate forest site. – *Geoderma*, 139, 79–89.
- Saiz, G., Byrne, K.A., Butterbach-Bahl, K., Kiese, R., Blujdea, V., Farrell, E.P. 2006. Stand age-related effects on soil respiration in a first rotation Sitka spruce chronosequence in central Ireland. – *Global Change Biology*, 12, 1007–1020.
- Schlesinger, W.H. 1977. Carbon Balance in Terrestrial Detritus. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 51–81.
- Sellin, A., Kupper, P. 2005. Variation in leaf conductance of silver birch: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and position within a crown. – *Forest Ecology and Management*, 206, 153–166.
- StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.
- Striegl, R.G., Wickland, K.P. 1998. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine - lichen woodland. – *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 534–539.
- Toland, D.E., Zak, D.R. 1994. Seasonal patterns of soil respiration in intact and clear-cut northern hardwood forests. – *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 1711–1716.
- Zhu, J.J., Yan, Q.L., Fan, A.N., Yang, K., Hu, Z.B. 2009. The role of environmental, root, and microbial biomass characteristics in soil respiration in temperate secondary forests of Northeast China. – *Trees-Structure and Function*, 23, 189–196.
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grunwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Mundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S., Jarvis, P.G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. – *Nature*, 404, 861–865.
- Widen, B., Majdi, H. 2001. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. – *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 786–796.
- Wiseman, P.E., Seiler, J.R. 2004. Soil CO₂ efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont. – *Forest Ecology and Management*, 192, 297–311.
- Xu, M., Qi, Y. 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. – *Global Change Biology*, 7, 667–677.
- Yanai, R.D., Currie, W.S., Goodale, C.L. 2003. Soil carbon dynamics after forest harvest: An ecosystem paradigm reconsidered. – *Ecosystems*, 6, 197–212.

Seasonal dynamics of soil respiration in a chronosequence of the Norway spruce stands

Mai Kukumägi, Veiko Uri and Olevi Kull

Summary

Boreal coniferous forest soils play a significant role in the global carbon budget. Changes in the soil carbon fluxes caused by forest management are difficult to estimate because of the multiple factors influencing soil processes. The aim of this research was to analyze seasonal dynamics of soil respiration and its dependence on main environmental factors - soil temperature and soil moisture in a chronosequence of the Norway spruce stands. Soil respiration and soil temperature varied remarkably with season. Maximum respiration and temperature were in summer and minimum in spring and in autumn. Soil respiration

varied with stand age increasing with age until the canopy closure. Soil temperature was the most important factor controlling soil respiration and its temporal variation. Q_{10} ranged from 4.41 to 5.39 depending on stand age (4, 27, 36 and 84 years). Soil moisture limited respiration when the moisture content was very low. To maintain and improve the capacity of forests to sequester soil carbon in changing climate conditions requires optimisation of forest management. The results of this study can be used to help understand how forest management affects soil respiration.

Received December 21, 2010, revised February 02, 2011, accepted February 28, 2011