

ILMASTONMUUTOS JA METSÄT

Elina Vapaavuori
Erikoistutkija
Metsäntutkimuslaitos

Lyhennelmä:

Metsäpuut elinkierroltaan pitkäikäisinä ovat merkittävä hiilen nielu ja siten maapallon metsillä ja metsäekosysteemeillä on keskeinen merkitys ilmastonmuutoksen hillinnässä ja ilmastonmuutokseen sopeutumisessa. FAO:n vuoden 2005 tilastojen mukaan maapallon maapinta-alasta noin 30 % on metsää (3952 milj. ha) ja puuston kokonaistilavuus oli 434 mrd. m³. Metsäekosysteemeihin on sitoutunut valtavasti hiiltä: vuonna 2005 maapallon puuston hiilisisältö hiilidioksidipitoisuudeksi muutettuna oli 1036 mrd. tn CO₂ (IPCC 2007) eli n. 20 x maapallon vuotuinen hiilidioksidipäästö (4.9 mrd. tn CO₂). Maaperään sitoutuneen hiilen määrä, erityisesti orgaanisilla mailla, on moninkertainen verrattuna puuston hiilisisältöön. Metsien hävityksen vuoksi metsien hiilisisältö on kuitenkin pienentynyt n. 4 mrd. tn CO₂/v vuoden 1990 jälkeen. IPCC:n (2007) raportissa esitettyjen arvioiden mukaan metsien kapasiteetti sitoa hiilidioksidia jatkaa kasvuaan noin vuoteen 2030 saakka, mutta jo vuosisadan puolivälissä hiilen sidonnan kasvu hidastuu ja vuosisadan lopussa maaekosysteemit muuttuvat hiilen lähteiksi. Ennusteet metsien kapasiteetista sitoa hiiltä seuraavien vuosikymmenten aikana voivat olla ylioptimistiset, koska tietoa häiriötekijöistä ja niiden aiheuttamista riskeistä metsien kasvulle on vähän ja niitä on vaikea ennustaa.

Ilmastonmuutos ja metsät: ennusteiden epävarmuutta

Uusimpien ilmastonmuutosennusteiden mukaan ilmastonmuutoksen aiheuttama lämpeneminen on voimakkainta pohjoisilla alueilla (IPCC 2007). Ennusteiden mukaan ilmaston ääri-ilmiöiden esiintyminen lisääntyy, ominaispiirteinä rankkasateiden ja tulvien, pitkien hellejaksojen ja lämpötilan nopeiden vaihteluiden yleistyminen. Pohjoisilla alueilla talvikausien lämpötilan nousun vuoksi maaperän routaantuminen heikkenee ja lumipeite ohenee, minkä seurauksena maaperän epävakaas lisääntyy ja eroosioherkkyys kasvaa.

Metsäekosysteemit ovat monimutkaisia ravintoketjuverkostoja, joissa häiriö ravintoketjun jossakin osassa voi kohdistua yksittäisten eliölajien menestymiseen, minkä seurauksena koko ravintoketjun toiminta voi häiriintyä tai katketa. Ekosysteemitason tietoa ilmastonmuutoksen vaikutuksista eliölajeihin ja niiden keskinäisiin vuorovaikutus- ja runsaussuhteisiin on vähän. Olemassa oleva tieto on saatu yksittäisistä, pääasiassa yhden ilmastonmuutostekijän case – tutkimuksista, joiden laajentaminen ja yleistäminen ekosysteemitason ennusteiksi on ongelmallista.

Lisääntyykö metsien kasvu?

Nykyisessä ilmastossa hiilidioksidipitoisuus ja pohjoisilla alueilla myös lämpötila ovat kasvien yhteyttä rajoittavia tekijöitä, mistä johtuen hiilidioksidipitoisuuden ja lämpötilan noustessa puiden kapasiteetti sitoa hiiltä ja lisätä kasvua ja biomassan tuotantoa lisääntyy. Borealisessa vyöhykkeessä puiden kasvua lisää tulevaisuudessa myös pidentyvä kasvukausi, koska silmujen puhkeaminen keväällä varhentuu ja lehtien tippuminen syksyllä viivästyy. Nykyiset arviot metsäpuiden kasvunlisäyksestä perustuvat pisimmilläänkin vain 10 vuoden altistuskokeisiin olosuhteissa, joissa on simuloitu ilmastoskenaarioiden mukaisia olosuhteita 50 - 100 vuoden aikaperspektiivillä. Tutkimustulosten perusteella puiden maanpäällisten osien kasvunlisäys on vaihdellut kohotetun hiilidioksidipitoisuuden vaikutuksesta suuresti (4 - 242 %) keskimääräisen kasvunlisäyksen ollessa ~ 25 % luokkaa. Borealisen vyöhykkeen metsäpuilla lämpötilan ja hiilidioksidipitoisuuden nousu yhdessä ovat yleensä lisänneet puiden kasvua enemmän kuin lämpötila ja hiilidioksidi erikseen.

Kokeellisten altistustutkimusten perusteella hiilidioksidipitoisuuden ja lämpötilan nousun todellisia pitkäaikaisvaikutuksia metsäekosysteemitason hiilen sidontaan on vaikea ennustaa. Alueelliset ja maantieteelliset erot kasvuvasteissa tulevat voimistumaan, koska puiden kasvureaktioihin vaikuttavat myös muut ilmansaasteet (erityisesti alailmakehän otsonipitoisuus) ja ympäristötekijät, kuten valon, veden ja ravinteiden saatavuus, geneettiset tekijät sekä puuston kasvutiheys, puulajisuhteet ja kehitysvaihe. Äärevöityvät ilmasto-olot ja niistä johtuvat pakkasvauriot keväällä ja syksyllä ovat pohjoisilla alueilla riskitekijöitä, jotka voivat merkittävästi muuttaa puiden hiilen sidontaa ja kasvuvasteita. Metsäekosysteemeissä ravinteista erityisesti typpi on yleisesti kasvua rajoittava tekijä, ja sen puute voi hiilidioksidipitoisuuden noustessa korostua ja näkyä odotettua pienempänä positiivisena kasvuvasteena tai jopa estää kasvunlisäyksen. Alailmakehän otsonipitoisuuden lisääntyminen on suuri uhkatekijä, joka voi täysin kumota hiilidioksidipitoisuuden lisääntymisen aiheuttaman kasvuvasteen.

Metsäpuiden geneettinen 'jousto', kyky sopeutua muuttuvaan ympäristöön, on iso ekologinen ja metsätaloudellinen haaste. Metsänkasvatuksen kannalta ongelmalliseksi voi osoittautua se, että nykyilmastossa tehdyt arviot puulajien/genotyyppien välisistä eroista kasvussa ja yksilöiden keskinäisessä kilpailukyvyssä eivät välttämättä ennusta menestymistä ja paremmuutta tulevaisuuden ilmasto-oloissa. Puulaji- ja alkuperävalinnat sekä metsänviljelymateriaalin riittävästä geneettisestä variaatiosta huolehtiminen ovat keinoja, joilla varmistetaan metsien sopeutumisen ja muuntumiskyky muuttuvassa ilmastossa. Mm. Keski- ja Etelä-Euroopan maissa, joissa kuivuus jo nyt on ongelma ja jonka ennustetaan pahenevan tulevaisuudessa, on käynnissä mittavia hankkeita tavoitteena uudet metsänviljely-, -hoito- ja -käsittelysuositukset metsien kasvun ja menestymisen turvaamiseksi tulevaisuudessa.

Se, milloin maaekosysteemien kapasiteetti sitoa hiiltä saturoituu tulevaisuudessa, on monen tekijän yhteisvaikutuksen tulos. IPCC:n (2007) malliennusteiden mukaan saturaatio tapahtuu 20 vuoden kuluttua vuoden 2030 tienoilla, minkä jälkeen vuosisadan loppua kohti kyky sitoa hiiltä heikkenee ja maaekosysteemit voivat muuttua hiilen lähteiksi. Metsien hyödyntäminen ilmastomuutoksen hillinnässä, maksimaalisen hiilinielun aikaansaamiseksi ja ylläpitämiseksi, on haasteellinen tehtävä, johon on mahdollista vaikuttaa metsänkäsittelyn ja -hoidon avulla.

Maaperä – mahtava hiilivarasto ja metsien kasvupotentiaalin ylläpitäjä

Maaekosysteemeissä jopa 80 - 90 % vuotuisesta primäärituotannosta siirtyy maahan orgaanisena aineena. Maaperäprosesseilla onkin tärkeä merkitys globaalissa hiilen kierrossa, koska ne hajotus- ja hengitysprosessien kautta säätelevät maaperän isoja hiilivarastoja ja siksi ovat potentiaalisesti erittäin herkkiä ilmastomuutoksesta aiheutuville suorille ja epäsuorille vaikutuksille. Maaperä on keskeinen hiilen lähde, minkä johdosta muutokset maaperäprosesseissa sekä maaperän käsittelyssä ja käytössä vaikuttavat ekosysteemin kokonaishiilensidontaan.

Hiilidioksidipitoisuuden nousun suorat vaikutukset näkyvät hieno- ja paksujuurten kasvun lisääntymisenä ja mykoritsallisten juurten muodostumisessa, minkä seurauksena juuriston kyky ottaa vettä ja ravinteita paranee ja kasvu kiihtyy. Lisääntynyt hiilivuo juuristosysteemiin näkyy maahengityksen lisääntymisenä. Tämä johtuu nopeutuneesta hienojuurten kasvusta ja ravinteiden otosta, vilkastuneesta hienojuurten hajoamisesta ja maamikrobitoiminnasta sekä lisääntyneestä maamikrobien määrästä.

Hiilidioksidipitoisuuden ja lämpötilan nousun seurauksena kariketuotanto ja kuolleen orgaanisen aineen määrä boreaalisen vyöhykkeen metsäekosysteemeissä kasvaa, mikä voi suotuisissa lämpötila-, kosteus- ja ravinneoloissa vilkastuttaa maaperämikrobien hajotusprosesseja.

Hajotusprosesseihin vaikuttaa myös karikkeen laatu: hiilidioksidipitoisuuden lisääntyessä karikkeen hiili-tyyppi – suhde usein nousee, minkä seurauksena karikkeen hajotus luonnossa heikkenee ja hajotuksessa vapautuvien ravinteiden kiertonopeus ja saatavuus kasvuprosessien ylläpitämiseen hidastuu. On oletettu, että ilmastonmuutoksen aiheuttamalla muutoksilla karikkeen laadussa ja ravintoarvossa voisi olla vaikutuksia myös maaperäeläinten syöntikäyttäytymiseen, kasvuun ja keskinäisiin runsaussuhteisiin. Kokeellista tietoa näiden oletusten tueksi on kuitenkin vähän, vain muutamilta mallilajeilta, ja niistä saatu tutkimustieto ristiriitaista.

Ilmastonmuutos ja metsätuhot – hurrikaanit voivat edetä hitaasti

Ilmaston lämpeneminen ja sääolojen äärevöityminen altistavat metsiä erilaisille abioottisille ja bioottisille tuhoille. Abioottisia tuhonaiheuttajia ovat mm. kuivuus, tulvat, metsäpalot ja myrskyt, jotka kaikki voivat aiheuttaa mittavia tuhoja ja siten vaikuttavat alueellisesti merkittävästi metsien kapasiteettiin toimia hiilen nieluna. Viime vuosien myrskyistä metsille merkittävimmät tuhot aiheuttanut Gudrun-myrsky Etelä-Ruotsissa kaatoi parin tunnin aikana puumäärän, joka Ruotsissa normaalisti hakataan vuoden aikana. Tuhojen korjaaminen, jälkihoito ja lisätuhojen estäminen ovat mittavia, vuosia kestäviä projekteja.

Hyönteisten aiheuttamien metsätuhojen riski voi kasvaa muuttuvassa ympäristössä eri syistä, joiden vaikutukset metsätaloudelle voivat olla merkittävät. Joidenkin lajien aiheuttamien tuhojen riski liittyy suoraan ilmaston muutokseen. Myös luontaiselle lajistolle vieraitten tuholaislajien uhka on kasvamassa maailmanlaajuisen liikkumisen ja kaupan vapautumisen ja lisääntymisen myötä. Tuhoriskejä voivat kasvattaa myös muuttuvat metsänhoidon käytännöt ja luonnon monimuotoisuuden lisäämiseen tähtäävät toimenpiteet (esim. lahoppuun määrän lisääminen).

Viimeaikaisista hyönteisten aiheuttamista tuhoista mittavin on Kanadan länsiosissa British Columbiassa käynnissä oleva mäntykuoriaisten aiheuttama tuho. Tuho käynnistyi muutamia vuosia sitten ja on edennyt niin, että n. 10 miljoonaa hehtaaria mäntymetsää (noin puolet Suomen metsäpinta-alasta) on kuollut tai kuolemassa pystyyn. Tuhovaikutus on sama kuin hurrikaanilla, mutta etenemisvauhti ja tuhojen ilmaantuminen tapahtuvat hitaammin. Riisinjyvän kokoinen mäntykuoriainen on näiden alueiden luontainen tuhohyönteinen, jonka aiheuttamat tuhot ovat aiemmin olleet rajalliset. Laaja esiintyminen ja tuhojen mittavuus ovat monen tekijän summa: asiantuntijoiden mukaan tuhon syntymiseen ovat vaikuttaneet ilmaston lämpeneminen (lauhat talvet), äärevät sääolot (pitkät hellejaksot ja kuivuus kesällä) ja tasaikäinen, vanha puusto, joka heikentyneenä ei ole kyennyt kemiallisesti puolustautumaan tuhohyönteistä vastaan.

Pohjois-Euroopan metsäpuilla elävistä hyönteislajeista vain suhteellisen pieni osa on merkittäviä tuholaisia. Tietyn lajin esiintymiseen tuholaisena

vaikuttavat mm. lajin ominaisuudet sekä paikalliset abioottiset ja bioottiset ympäristötekijät. Puilla elävien tuhohyönteisten populaatiodynamiikkaan voivat vaikuttaa abioottisten tekijöiden lisäksi sekä ravinnon laadun vaihtelu että hyönteisten monet luontaiset viholliset. Näiden suhteellinen merkitys vaihtelee systeemistä toiseen ja myös alueellisesti.

Ilmaston muutosten vaikutuksia metsien hyönteistuhoriskiin voidaan arvioida ja estää, mikäli ymmärretään puiden, tuhohyönteisten ja niiden luontaisten vihollisten väliset vuorovaikutukset sekä ympäristötekijöiden vaikutukset näihin. Tällaista tietämystä on vielä vähän. Luotettavien riskinarvioiden ja ennusteiden tekeminen edellyttää tuholaiskantojen jatkuvaa seurantaa ja populaatiodynaamisia malleja, jotka kuvaavat realistisesti lajien välisiä vuorovaikutussuhteita ja ympäristötekijöiden vaikutuksia näihin.

Nykytietämys metsän mikrosienipopulaatioiden reaktioista ilmaston nopeille muutoksille on vähäinen. Monien tautiepidemioiden puhkeaminen metsissä viime vuosikymmenien aikana on pystytty selittämään poikkeavilla sääoloilla. Yleisesti oletetaan tautien lisääntyvän lämpötilan ja sadannan lisääntyessä, mutta kokeellista näyttöä metsien osalta ei ole. Ilmaston lämpeneminen muuttaa puilla elävien sienten elinmahdollisuuksia ja valintapaineita, jotka johtavat populaatorakenteiden muuttumiseen. Muutaman lämpöasteen ero voi taudin etenemisen kannalta olla ratkaiseva ja tästä muutamia esimerkkejä. Pohjoismaissa juurilaho on taloudellisesti merkittävin havupuiden sienitauti, jonka oletetaan lisääntyvän ilmaston lämmetessä. Männyntaimien alttius surmakalle riippuu jo muutaman asteen lämpötilamuutoksesta. Oregonissa Douglas-kuusella esiintyvän *Phaeocryptopus* -neulaskaristeen on arvioitu lisääntyvän kaksivuotisissa neulasissa 6 %:lla keskimääräisen päivittäisen talvilämpötilan noustessa 1°C:lla. Kanadan länsirannikolla alueen alkuperäislajistoon kuuluva neulaspatogeeni *Dothistroma septosporum* on muuttunut heikosta patogeenistä aggressiiviseksi tuholaiseksi kontortamännillä lisääntyneiden kesäsateiden myötä.

Metsien toimimista hiilinieluinä voidaan edistää viisaalla metsien hoidolla

Metsät ovat nyt ja myös tulevaisuudessa tehokas keino hillitä ilmastonmuutosta, mikäli metsiä halutaan ja osataan hoitaa ja käyttää viisaasti. Euroopan metsät, erityisesti Pohjoismaissa, ovat esimerkki siitä, miten metsien tuottavuutta on voitu merkittävästi parantaa pitkäjänteisellä metsien tilan seurannalla ja suunnitelmallisella hoidolla. Jokaisella metsäekosysteemillä on omat erityispiirteensä, joiden tuntemus - mahdollisten häiriötekijöiden ennakoiminen ja hoito - on avainasemassa, jotta metsien elinvoimaisuutta voidaan ylläpitää ja edistää. Tehtävä on haasteellinen, sillä metsien käyttötarpeet tulevaisuudessa voivat olla ristiriitaisia. Tarvitaan monipuolista vuoropuhelua metsien hoidosta ja käytöstä sekä kansallisia ja kansainvälisiä toimia, joiden avulla ylläpidetään ja edistetään elinvoimaisten metsien siirtyminen tuleville sukupolville.

Kirjallisuutta

- 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.
- Bardgett, Bezemer, T.M. & Jones, T.H. (1998) Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative analyses and guild effects. *Oikos* 82, 212-222.
- Boland, G. J., Melzer, M.S., Hopkin, A., Higgins, V. & Nassuth, A. (2004) Climate change and plant diseases in Ontario. *Canadian Journal of Plant Pathology* 26, 335-350.
- Brockerhoff, E.G., Liebhold, A.M., & Jactel, H. (2006) The ecology of forest insect invasions and advances in their management. *Can. J. For. Res.* 36: 263-268.
- Cotrufo, M.F. & Ineson, P. (1996) Elevated CO₂ reduces field decomposition rates of *Betula pendula* (Roth) leaf litter. *Oecologia* 106, 525-530.
- Cotrufo, M.F., Briones, M.J.I. & Ineson, P. (1998) Elevated CO₂ affects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter: importance of changes in substrate quality. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 1565-1571.
- Cotrufo, M.F., DeAngelis, P. & Polle, A. (2005) Leaf litter production and decomposition in a poplar short-rotation coppice exposed to free air CO₂ enrichment (POPFACE). *Global Change Biol.* 11, 1-12.
- Day, K.R. & Leather, S.R. (1997) Threats to forestry by insect pests in Europe. In: Watt, A.D., Stork, N.E. & Hunter, M.D. (eds) *Forests and Insects*. Chapman & Hall, London. Pp. 177-205.
- Hättenschwiler, S., Bühler, S. & Körner, C. (1999). Effects of elevated CO₂ on quality, decomposition and isopod consumption of tree litter. *Oikos* 85, 271-281.
- Hättenschwiler, S. & Bretscher, D. (2001) Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. *Global Change Biology* 7, 565-579.
- IPCC 2007. <http://www.ipcc.ch/>
- Karnosky, D.F. & Pregitzer, K.S. (2006) Impacts of elevated atmospheric [CO₂] and [O₃] on northern temperate forest ecosystems: Results from the Aspen FACE experiment. *Kirjassa Managed Ecosystems and CO₂. Case Studies, Processes, and Perspectives* (Nösberger, J., Long, S.P., Norby, R.J., Stitt, M., Hendrey, G.R. & Blum, H., toim.), pp.213-229. *Ecological Studies* 187. Springer-Verlag, Berlin.
- Kasurinen, A., Riikonen, J., Oksanen, E., Vapaavuori, E. & Holopainen, T. (2006) Chemical composition and decomposition of silver birch leaf litter produced under elevated CO₂ and O₃. *Plant and Soil* 282, 261-280.

- Kasurinen, A., Peltonen, P. A., Julkunen-Tiitto, R., Vapaavuori, E., Nuutinen, V., Holopainen, T. & Holopainen, J. K. 2007. Effects of elevated CO₂ and O₃ on leaf litter phenolics and subsequent performance of litter-feeding soil macrofauna. *Plant Soil* DOI 10.1007/s11104-007-9199-3
- Kilpeläinen A., Peltola H., Ryyppö A. & Kellomäki S. (2005) Scots pine responses to elevated temperature and carbon dioxide concentration: growth and wood properties. *Tree Physiology* 25, 7583.
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E. & Keinänen, M. (1998) Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* 83, 212-226.
- Kubiske, M.E., Quinn, V. S., Heilman, W. E., McDonald, E. P., Marquardt, P. E., Teclaw, R. M., Friend, A. L. & Karnosky, D.F. (2006) Interannual climatic variation mediates elevated CO₂ and O₃ effects on forest growth. *Global Change Biology* 12, 1–15,
- Kubiske, M. E., Quinn, V. S., Marquardt, P. E. & Karnosky, D. F. Effects of elevated atmospheric CO₂ and/or O₃ on intra- and interspecific competitive ability of aspen. *Plant Biology*, submitted.
- Körner, C. (2000) Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10, 1590-1619.
- Lavelle, P. & Spain, A.V. (2001) *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. 654p.
- Leimu, R. & Koricheva, J. (2006) A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112, 1-9.
- Liebholt, A.M., Macdonald, W.L., Bergdahl, D. & Mastro, V.C. 1995. Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science Monographs* 30. 49 p.
- Manter, D. K., P. W. Reeser, et al., (2005). A climate-based model for predicting geographic variation in Swiss Needle Cast severity in the Oregon Coast Range. *Phytopathology* 95: 1256-1265.
- Medlyn B.E., Badeck F. -W., De Pury D.G.G., Barton C.V.M., Broadmeadow M., Ceulemans R., De Angelis P., Forstreuter M., Jach M.E., Kellomäki S., Laitat E., Marek M., Philippot S., Rey A., Strassmeyer J., Laitinen K., Liozon R., Portier B., Roberntz P., Wang K. & Jarvis P.G. (1999) Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant Cell and Environment* 22, 1475-1495.
- Morris, W.F., Traw, M.B. & Bergelson, J. (2006) On testing for a tradeoff between constitutive and induced resistance, *Oikos* 112, 102-110.
- Neuvonen, S., Niemelä, P. & Virtanen, T. (1999) Climatic change and insect outbreaks in boreal forests: the role of winter temperatures. *Ecological Bulletins* 47, 63-67.
- Niemelä, P., Chapin, F.S.III, Danell, K. & Bryant, J.P. (2001) Herbivory-mediated responses of selected boreal forests to climatic change. *Climatic Change* 48: 427-440.
- Niemelä, P. & Mattson, W.J. (1996) Invasion of North American Forests by European Phytophagous Insects. Legacy of the European crucible? *BioScience* 46:741-753.

- Nowak, R.S., Ellsworth, D.S. & Smith, S.D. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162, 253-280.
- Norby, R.J., Wullschleger, S.D., Gunderson, C.A., Johnson, D.W. & Ceulemans, R. (1999). Tree response to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forests. *Plant, Cell and Environment* 22, 683-714.
- Oksanen, E. 2005. Ilmastonmuutoksen biologiset vaikutusmekanismit metsäpuilla. Kirjassa 'Ilmasto muuttuu – mukautuvatko metsät (Riikonen, J. & Vapaavuori, E., toim.), 41-51. Metsäntutkimuslaitoksen Tiedonantoja 944.
- Parsons, W.F.J., Lindroth, R.L. & Bockheim, J.G. (2004) Decomposition of *Betula papyrifera* leaf litter under the independent and interactive effects of elevated CO₂ and O₃. *Global Change Biol.* 10, 1666-1677.
- Peltola H., Kilpeläinen A. & Kellomäki S. (2002) Diameter growth of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration under boreal conditions. *Tree Physiology* 22, 963-972.
- Peltonen, P.A., Vapaavuori, E. & Julkunen-Tiitto, R. (2006) Accumulation of phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon dioxide and ozone *Global Change Biology* (2005) 11, 1305–1324.
- Peltonen, P.A., Vapaavuori, E., Heinonen, J., Julkunen-Tiitto, R. & Holopainen, J.K. Food quality mediated interactive effects of CO₂ and O₃ on folivorous insects in birch Käsikirjoitus arvioitavana *Global Change Biology* –lehdessä.
- Pendall, E., Bridgman, S., Hanson, P.J., Hungate, B., Kicklighter, D.W., Johnson, D.W., Law, B.E., Luo, Y., Megeenah, J.P., Olsrud, M., Ryan, M.G. & Wan, S. (2004) Below-ground process responses to elevated CO₂ and temperature: a discussion of observations, measurement methods, and models. *New Phytologist* 162, 311–322
- Petäistö, R. L. and A. Laine (1999). Effects of Winter storage temperature and age of *Pinus sylvestris* seedlings on the occurrence of disease induced by *Gremmeniella abietina*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14, 227-233.
- Riikonen, J., Lindsberg, M.-M., Holopainen, T., Oksanen, E., Lappi, J., Peltonen, P. & Vapaavuori Elina. 2004. Silver birch and climate change: variable growth and carbon allocation responses to elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiology* 24, 1227-1237.
- Riikonen, J., Holopainen, T., Oksanen, E. & Vapaavuori, E. (2005) Leaf photosynthetic characteristics of silver birch during three years of exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃ in the field. *Tree Physiology* 25, 621-632.
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM et al. (2001) A metaanalysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126, 543–562.

Räisänen & Ruokolainen 2006

- Virtanen, T., Neuvonen, S., Nikula, A., Varama M. & Niemelä, P. (1996) Climate change and the risks of *Neodiprion sertifer* outbreaks on Scots pine. *Silva Fennica* 30, 169-177.
- Virtanen, T., Neuvonen, S. & Nikula, A. (1998) Modelling topoclimatic patterns of egg mortality of *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae) with Geographical Information System: predictions in current climate and in scenarios with warmer climate. *Journal of Applied Ecology* 35, 311-322.
- Vogt, K.A., Grier, C.C. & Vogt, D.J. (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 15, 303-377.
- Woods, A., Coates, K.D. and Hamann, A. (2005). Is an unprecedented *Dothistrom* needle blight epidemic related to climate change? *BioScience* 55, 761-769.