

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
BOTAANIKA OSAKOND  
TAIMEÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Piia Kängsep

**TAIMEDE JA MULLA VAHELINE TAGASISIDE KOOSLUSTE JA  
POPULATSIOONIDE KUJUNDAJANA**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendaja: prof. Marina Semtšenko

TARTU 2024

# Infoleht

## **Taimede ja mulla vaheline tagasiside koosluste ja populatsioonide kujundajana**

Taimede ja mulla vahelist tagasiside, kus taimed mõjutavad mullatingimusi ja see avaldab tagasisidena mõju edasisele taimekasvule, on üldiselt uuritud liikide võrdlustes. Praeguse töö kirjanduslik pool annab ülevaate nii liikidevahelisest kui ka liigisisest tagasisidest. Töö praktiline pool keskendub liigisisesele taim-muld tagasisidele. Töö eesmärgiks oli uurida, kuidas mõjutab keskmise väriheina (*Briza media*) liigisisene varieeruvus mullatingimusi ning millist tagasisidet see avaldab taimekasvule karjamaade majandamise, produktiivsuse, liigirikkuse ja *B. media* populatsioonitiheduse gradiendil.

Märksõnad: taim-muld tagasiside, liigisisene tagasiside, keskmine värihein, taime kasvustrateegiad, maakasutus

CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

## **The role of plant-soil feedbacks in shaping plant communities and populations**

Plant-soil feedback (PSF), a process where plants modify soil conditions and these changed conditions influence subsequent plant growth, has been primarily investigated at the interspecific level, i.e. comparing different species. This thesis gives an overview of patterns and underlying mechanisms of plant-soil feedback at both interspecific and intraspecific levels. The research part concentrates on intraspecific level. The aim of this work was to find out how intraspecific variation within *Briza media* influences soil conditions and how these changes feed back to influence plant growth depending on population origin along the gradient of grassland land use, productivity, species richness and *B. media* population density.

Keywords: plant-soil feedback, intraspecific plant-soil feedback, *Briza media*, plant growth strategies, land use

CERCS code: B270 Plant ecology

# Sisukord

Infoleht.....	2
Sissejuhatus.....	5
1. Kirjanduse ülevaade.....	6
1.1. Taim-muld tagasiside .....	6
1.2. Mutualistlikud ja antagonistlikud suhted .....	8
1.3. Kooseksisteerimise ja invasiooni võimalikkus .....	9
1.4. Taime strateegiad .....	11
1.5. Liikidevaheline tagasiside .....	11
1.6. Liigisisene tagasiside.....	12
1.7. Uurimisküsimused.....	13
2. Metoodika .....	15
2.1. Mulla tingimuste muutused vastusena taimede elutegevusele .....	16
2.2. Mikroobse biomassi määramine.....	16
2.3. Mulla hingamise määramine .....	17
2.4. Mullast toitainete sisalduse määramine.....	17
2.4.1. Fosfaadi mõõtmine.....	17
2.4.2. Ammooniumi ja nitraadi mõõtmine.....	18
2.5. Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsiooni määramine juurtest.....	18
2.6. Mulla varise lagundamise aktiivsuse määramine.....	19
2.7. Mullatingimuste tagasiside taime kasvule.....	19
2.8. Andmete analüüs .....	20
3. Tulemused.....	21
3.1. Eri päritolu taimede mõju keskkonnatingimustele.....	22
3.2. Tagasiside sõltuvus mulla- ja päritolu tingimustest .....	25
4. Arutelu .....	28
4.1. Produktsiooni mõju .....	29

4.2. Populatsiooni tiheduse ja liigirikkuse tähtsus .....	30
4.3. Mikroobse aktiivsuse mõju tagasisidele.....	31
Kokkuvõte.....	33
Summary .....	35
Tänuõnad.....	36
Kasutatud kirjandus .....	37
Lisad.....	51
Lisa 1.....	51
Lisa 2.....	52
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....	53

## Sissejuhatus

Taimede ja mulla vaheline tagasiside seisneb taime poolt mulla abiootiliste ja/või biotiliste tingimuste muutmises, mis omakorda tagasisidena mõjutab taime edasist kasvu või kohasust (Schweitzer et al., 2018). Taimede ja mulla vahelise tagasiside määramine võimaldab täpsemalt aru saada, millised liikide kombinatsioonid saavad püsivalt koos eksisteerida ja kuidas taimekooslused kujunevad (van der Putten et al., 2013). Taimekoosluste kujunemise ning liikide kooseksisteerimise tingimuste teadasaamisel on võimalik ennustada, millised taimekooslused kujunevad keskkonnatingimuste või ka näiteks maakasutuse muutumisel.

Taimede võimet mullatingimusi muuta on uuritud nii liigisiselt kui ka liikidevaheliselt (van de Voorde et al., 2011). Taim-muld tagasisidet on uuritud rohkem liigi tasemel ja üldjuhul on liikidevaheline tagasiside tugevam kui liigisisene, siiski leitakse aina enam ka liigisisese tagasiside varieeruvust eri populatsioonide lõikes. Oma töö raames tutvustan lähemalt erinevaid taimede ja mulla vahelise tagasiside mõjutegureid ja vastuseid ning annan ülevaate taimede ja mulla vahelisest tagasisidest üldiselt.

Uurimustöö eesmärgiks oli analüüsida eri majandamisviisidega karjamaadelt pärit *Briza media* populatsioonide taim-muld tagasisidet sõltuvalt nende päritolutingimustest ja sellest, mis suunas taimed enda mullatingimusi kujundasid.

# 1. Kirjanduse ülevaade

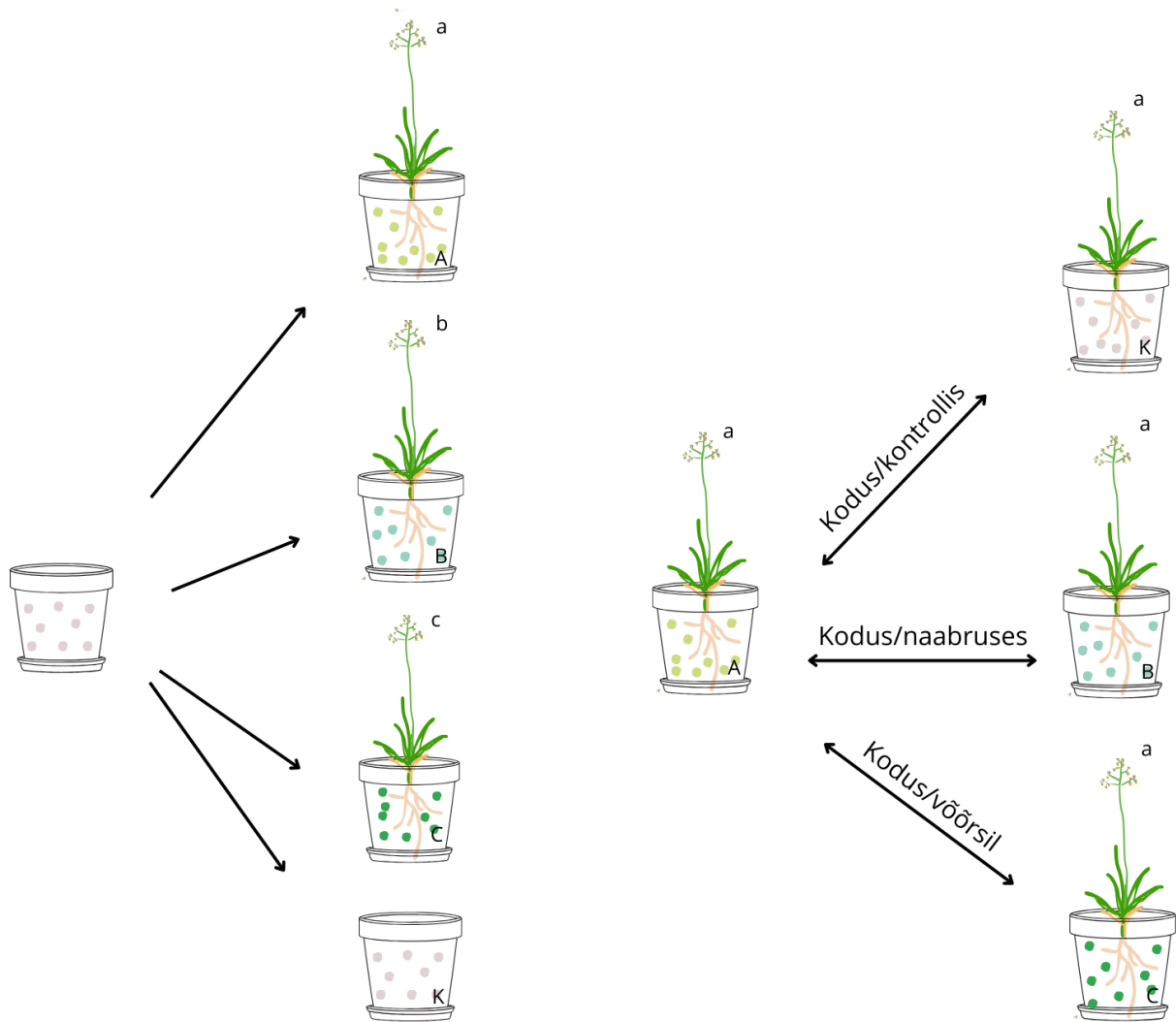
## 1.1. Taim-muld tagasiside

Taim-muld tagasiside kirjeldab protsessi, mille käigus taime elutegevus tekitab muutusi mullatingimustes ja need muutunud tingimused avaldavad omakorda mõju edasisele taimede kasvule ja paljunemisele (Bever et al., 1997). Taimed avaldavad mõju mulla vee ja toitainete ning mullaorganismide aktiivsusele, biomassile ja koosseisule (Hu et al., 2018; Singh et al., 2009). Taime kasvu mõjutavad omakorda üheaegselt nii mulla niiskus, struktuur, temperatuur kui ka mulla mikrobiom (Onwuka, 2018; Pardo et al., 2000; Van der Putten et al., 1993). Taime ja mulla vaheliste erinevate interaktsioonide tulemuseks on tagasiside mustrid, mis varieeruvad negatiivsest positiivseni (Wedin & Tilman, 1990). Tagasiside tugevus ja suund määrab selle, kas taim saab teiste taimeliikidega pikaajaliselt koos eksisteerida, muutub domineerivaks liigiks või kas eksootiline liik muutub invasiivseks (Bever et al., 1997).

Taimede ja mulla vahelist tagasisidet on võimalik vaadelda kaheetapilisena: muld muutub vastavalt taimede elutegevusele ning seejärel mõjutab muld taime(de) edasist kasvu (Bever et al., 1997). Eelnevast tulenevalt on kujunenud standardne katsesüsteem taim-muld tagasiside määramiseks (joonis 1). Kõigepealt kasvatatakse kujundamisfaasis taimi n-ö naiivsel mullal, mis on igas katsepotis sama. Seal kasvades muudavad taimed mulla omadusi (Bever et al., 1997). Järgneb tagasiside faas, kus samu taimeliike kasvatatakse uuesti liigikaaslaste ja teiste liikide mullas (näiteks taim A puhul a mullas ja b mullas) ja steriliseeritud või tühjana seisnud kontrollmullas (Bever et al., 1997). Tagasiside on määratav taime produktsiooni võrdlemisega liigikaaslaste ja teiste liikide või kontrollmulladel (joonis 1). Vastavalt saadud matemaatilisele märgile on tagasiside vastus kas negatiivne, neutraalne või positiivne. See näitab, kas taime kasv on teise liigi mullal või kontrollmullal parem kui liigikaaslaste mullal, ei sõltu mulla päritolust või on kasv parem liigikaaslaste mullal (Bever et al., 1997). Enimlevinud tagasiside vorm on negatiivne (Kulmatiski et al., 2008). Negatiivne tagasiside võimaldab liikidevahelist kooseksisteerimist, kuna allasurutud kasv enda mullal ei lase ühel taimeliigil või genotüübil domineerida (van der Putten et al., 2013). Positiivne tagasiside annab võimaluse vastupidiseks: taim saab selles kasvukohas hakata domineerima, mis viib liigirikkkuse vähenemiseni (Bever et al., 1997). Metaanalüüs seni tehtud uuringutest näitas, et keskmiselt suurendab positiivne tagasiside taime kasvu 25% ning negatiivne tagasiside vähendab taime kasvu 65% (Kulmatiski et al., 2008).

## Kujundamise faas

## Tagasiside faas



**Joonis 1. Taimede ja mulla vahelise tagasiside katseline määramine.** Kujundamisfaasis istutatakse eri populatsiooni taimed eri pottidesse, kuid samasugusesse mulda. Üks pott jääb kontrolliks (K), kus ei kasva midagi. Taimed a, b ja c muudavad mulla abiootilisi ja biotilisi tingimusi, mida on vastavalt märgitud tähistega A, B ja C. Taimed a, b ja c tähistavad antud töö uurimuslikus osas populatsioone eri kohtadest: a ja b populatsioonid on teineteise naabruses, kuid esindavad vastandlikke maakasutustüüpe (karjatatud ja mahajäetud); populatsioon c on a suhtes sama maakasutusega, aga asub kaugemal (näiteks mandri ja Saaremaa populatsioonid). Tagasiside faas – taim a istutatakse oma kodumulda (A), kontrollmulda (K), naabruses olevasse teise majandamistüübiga mulda (B) ning kaugemal asuvasse samast majandamistüübist pärit taime mulda (C). Tagasiside saamiseks võrreldakse taime kasvu: kodu ja kontrolli, kodu ja naabruse ning kodu ja võõrsil vahel. Liikidevahelise tagasiside määramiseks kasutatakse sama ülesehitust, kuid eri populatsioonide asemel kasutatakse eri liike, mis võivad kauguse asemel erineda tunnuste või fülogeneetilise suguluse poolest.

## 1.2. Mutualistlikud ja antagonistlikud suhted

Taimed interakteeruvad teiste organismidega erineval moel. Osad interaktsioonid on mutualistlikud tuues taimedele kasu, ja osad suhted on taimetele negatiivse mõjuga, olles antagonistlikud (Morris et al., 2007). Mutualistlikke suhteid taimedega võivad näiteks luua tolmeldajad, mükoriissed seened ja lämmastikku fikseerivad bakteriliigid (Morris et al., 2007). Arbuskulaarne mükoriisa (edaspidi AM) on üheks levinuimaks mutualismi vormiks, mis aitab taimel mullast paremini toitaineid kätte saada, ning seenpartner saab taimelt vastu eri süsinikuühendeid (Bolan, 1991; Gavito & Olsson, 2003). Osa enda produktsioonist ära andmiseks, peab see olema osapooltele kasulik (Elbon & Whalen, 2015). Eriti oluline on taimetele fosfori transpordi suurendamine (Bolan, 1991). Fosfor on üldiselt taimete kasvu limiteerivaks faktoriks (Malhotra et al., 2018), kuid mükoriisse seenehüüfivõrgustikuga koostöös, on taimel võimalik omastada mullast fosforit efektiivsemalt kui tehes seda ainult enda juurestikku kasutades (Elbon & Whalen, 2015). Konvalinková et al. (2017) leidsid, et kui taimedele kättesaadava fosfori hulk suureneb, väheneb koostöö arbuskulaarse mükoriisa seentega. AM parandab taimedele ka vee kättesaadavust (Augé, 2001) ning pakub kaitset patogeenide eest (Abdel-Fattah et al., 2011). Abdel-Fattah et al. (2011) leidsid, et AM seentega koloniseeritud taimed olid suurema biomassi, saagikuse ning mineraalsete toitainete sisaldusega ning vähesema haiguskahjustustega kui taimed, mis ei olnud koloniseeritud. AM seentega koostööd teinud taimede rakukestad olid paksemad ning rakkudesse oli akumulunud antimikroobseid fenoolseid ühendeid ja kaitsemehhanismidega seotud ensüüme (Abdel-Fattah et al., 2011).

Antagonistlikke suhteid taimedega moodustavad herbivoorid ja patogeenid (Morris et al., 2007). Patogeenideks võivad olla seened, oomütseedid, bakterid ja viirused (El Hadrami et al., 2012; Mansfield et al., 2012; Scholthof et al., 2011, lk 10). Patogeenidel on mitu erinevat strateegiat taimede rünnakuks, kuid peamiselt on nad biotroofid, hemibiotroofid või nekrotroofid. Nekrotroofid toituvad taime surnud kudedest, mille on eelnevalt surmanud; biotroofid elusatest taimekudedest (Glazebrook, 2005) ning hemibiotroofid toituvad kõige pealt elusast taimekoest ning hiljem lülituvad surnud koele ümber (Harata et al., 2016).

Tihti peale on taim-muld tagasiside liigispetsiifiline ja pigem negatiivne – taime ellujäämine ja kasv on parem, kui selles mullas on eelnevalt kasvanud mõni teine liik võrreldes liigikaaslaste poolt hõivatud mullaga (Bever, 2003; Bever et al., 1997). Taimede ja mulla vahelise tagasiside üheks määravaks teguriks on patogeenide ja mutualistide tasakaal mullas (van der Putten et al., 2016). Pikalt levis arusaam, et mutualistid on generalistid, kes ei spetsialiseeru kindlatele



liikidele, ning patogeenid on spetsialistid, kes suudavad nakatada vaid kindlaid taimeliike või perekondi (Bever, 2003). Liigispetsiifilised patogeenid kuhjuvad taime pikaajalisel kasvamisel ühes kohas (Burke & Kraft, 1974). Burke & Kraft (1974) leidsid, et mitmeid aastaid samal põllul monokultuure kasvatades, oli taimede produktsioon palju väiksem teise põllukultuuri maal kasvanud taimedega, seda kindlatele põllukultuuridele spetsialiseerunud seenpatogeenide tõttu. Viimaste aastate jooksul on leitud, et ka patogeenide seas on generaliste, kes määravad taimede ja mulla vahelist tagasisidet (Semchenko et al., 2022). Ka arbuskulaarsed mükoriisaseened (edaspidi AM seened) võivad põhjustada spetsiifilist tagasisidet, positiivset ja negatiivset, mis viitab mõningale AM seente peremeesspetsiifilisusele (Öpik et al., 2010). Morris et al. (2007) leidsid, et antagonistlikel organismidel on tugevam mõju taimekasvule kui mutualistlikel, juhul kui katses testitakse nende mõjusid ühe kaupa. Kui aga looduslikud vaenlased ja mutualistid esinevad süsteemis koos ja saavad omavahel interakteeruda, siis on positiivsetel ja negatiivsetel mikroobsetel suhetel taimedele võrdväärne mõju (Morris et al., 2007).

### **1.3. Kooseksisteerimise ja invasiooni võimalikkus**

Liikide kooseksisteerimise üheks peamiseks hüpoteesiks on Janzen-Connelli hüpotees. Hüpotees väidab, et noortaimede ellujäämine on negatiivselt mõjutatud kaugusest vanemast (seemiku kaugus vilju produtseerinud taimest) ja järglaste omavahelisest kaugusest liigispetsiifiliste looduslike vanelaste mõju tõttu, mis omakorda takistab liikide domineerivaks muutumist ja tagab stabiilse liikide koos eksisteerimise (Connell, 1971; Janzen, 1970). Janzen (1970) leidis, et mida kaugemal järglased olid oma emataimest, seda suurem tõenäosus oli ellu jäämiseks. Nimelt vanemast kaugemal asetsemise puhul on väiksem tõenäosus, et piiratud levimisvõimega kahjurid (*distance-responsive predators*) jõuavad emataimelt järglasele (Janzen, 1970). Lisaks on taimedel ka tihedusest sõltuvad kahjurid (*density-responsive predators*), kes ründavad taime noorjärke siis, kui taimed kasvavad üksteise lähedal (Janzen, 1970). Enamus seemneid langeb vanemtaime lähedale, mistõttu on vanemtaime lähedal seemneid kõige tihedamalt ning kaugusega suureneb seemnete vaheline distant (Janzen, 1970). Kahjurite tihedusest ja kaugusest sõltuva rünnaku tulemusena asetsevad sama liigi isendid üksteisest optimaalsetel kaugustel, kuna kahjurid hävitavad taime noorjärke, mis asetsevad üksteise või vanemtaimede läheduses (Janzen, 1970). Connell (1971) lisas hüpoteesile argumendi, et see protsess toimib tugevamini taime idanenud noorjärgudele (*seedlings*) kui seemnetele – seda väidet toetavad ka hilisemad uuringud (Hyatt et al., 2003).

Loodusliku vaenlase poolt määratud taimede noorjärkude kooseksisteerimist nimetatakse liigisiseks negatiivseks sagedusest sõltuvuseks (*conspecific negative density dependence*) (Terborgh, 2012). Janzen-Connelli hüpoteesi on hiljem laiendatud ka taimede ja mulla vahelise tagasiside tulemustele. Bagchi et al. (2010) leidsid, et *Pteradenophora longicuspis* idanevate noortaimede suuremus oli kõige suurem seal, kus seemned olid tihedamalt ning esines taimele omane seenpatogeen. Mulla steriliseerimisel langes suuremus drastiliselt (Bagchi et al., 2010). Silva Matos et al. (1999) leidsid, et lisaks *Euterpe edulis* noorjärkude tihedusele, oli oluline ka emataime lähedus – mida lähemal olid idandid emataimele, seda suurem oli nende suuremus.

Invasioon on võimalik tänu mutualistlikele suhetele, eriti on seda täheldatud koostöös mükoriisete seentega (Moyano et al., 2020). Perekonna *Pinus* liigid on tugevalt sõltuvad mutualistlikest suhetest ektomükoriisete seentega (Koele et al., 2012). Moyano et al. (2020) leidsid, et *Pinus* liigid, mis sõltusid rohkem ektomükoriisa seentest, olid invasiivsemad. Samas olenes koostöö seentega männi seemne suurusest: mida väiksem oli seemne mass, seda suurema tõenäosusega oli taim seentega mutualistlikus suhtes (Moyano et al., 2020). Invasiivsed liigid omavad positiivset taim-muld tagasisidet tänu kodumulla mutualistlike suhete positiivsele mõjule (Klironomos, 2002). Seevastu haruldastel liikidel on levinud tugev negatiivne tagasiside, mille põhjuseks on kiire patogeenide akumulatsioon (Klironomos, 2002). Invasiooni võib soodustada ka kohalike taimede patogeenide akumulatsioon invasiivse liigi asustatud mullas, mis avaldavad negatiivsemat mõju kohalikele kui invasiivsetele liikidele (Mangla & Callaway, 2008). Mangla & Callaway (2008) leidsid, et *Chromolaena odorata* tõstab juureeritistega generalististist seene *Fusarium semitectum* spooride arvukust mullas, mis avaldab tugevat negatiivset mõju kohalikele liikidele, misjärel *C. odorata* hakkab keskkonnas domineerima. Juureeritised on taime poolt eritatud bioloogiliselt aktiivsed ained (Baetz & Martinoia, 2014). Taimed kasutavad juureeritisi toitainete kättesaadavuse parandamiseks, toksiliste ühendite inaktiivseks muutmiseks (*chelating*), kasuliku mikroobioomi ligimeelitamiseks ning patogeenide vastaseks kaitseks (Vives-Peris et al., 2020). Kiirekasvulistele taimedele, mis on ka kõrge fotosünteesilise võimekusega, on omane kõrge juureeritiste osakaal (Williams et al., 2022). Yacine et al. (2024) leidsid, et *Festuca rubra* puhul oli liigisisene taime-mulla tagasiside oluliselt seotud juureeritistes sisalduvate fenoolide kontsentratsioonidega – kõrgema fenoolide kontsentratsiooniga genotüübid muutsid mullatingimusi teistele genotüüpidele ebasoodsaks.

#### **1.4. Taimete strateegiad**

Taimedele on omane kiire ja aeglane kasvustrateegia vastavalt kasvukeskkonnale (Ryser, 1996). Kiirekasvulistele taimedele on omane madal lehtede ja juurte koetihedus, lühike kudede eluiga ning kiire ressursside omastamine (Reich, 2014; Ryser, 1996). Aeglase kasvustrateegiaga taimedel on vastupidised tunnused: tihedad juure- ja lehekoed, pikem kudede eluiga ja aeglasem ressursside omastamine (Reich, 2014; Ryser, 1996). Mõlema strateegiaga kaasnevad omad plussid ja miinused. Kiire kasvustrateegiaga taimed suudavad kiirema toitainete omastamise tõttu kasvada suuremaks, kuid kudede madalam tihedus peegeldab madalat investeringut kudede kaitsesse ning seetõttu pole sellised taimed patogeenide ja herbivooride suhtes vastupidavad (Herms & Mattson, 1992; Ryser, 1996). Aeglase kasvustrateegiaga taimed omastavad toitaineid aeglasemalt, seega ei suuda mõõtmelt nii suureks kasvada kui kiire kasvustrateegiaga taimed, kuid suurem investering kudede kaitsesse tagab parema vastupidavuse looduslike vaenlaste suhtes (Herms & Mattson, 1992; Ryser, 1996). Kiire taimede kasvustrateegiaga käivad kaasas ka kiired ökosüsteemi protsessid, nagu kiire orgaanilise aine lagundamine ja toitainete ringlus ning kõrge primaarne produktioon; aeglasele strateegiale on iseloomulikud vastavalt aeglased ökosüsteemi protsessid (Reich, 2014). Liikidevahelised võrdlused näitavad, et tagasiside on tugevalt seotud liigi kasvustrateegiaga (Xi et al., 2021), mida käsitlen järgnevas peatükis.

#### **1.5. Liikidevaheline tagasiside**

Taimed võivad üksteist mõjutada otseselt läbi mulla omaduste muutmise või kaudselt muutes liikidevahelise või –sisese konkurentsi tugevust (Casper & Castelli, 2007; Pendergast IV et al., 2013). Liikidevaheline tagasiside seisneb taime tekitatud muutunud mulla mõjus teistele taime liikidele (van de Voorde et al., 2011). Liikidevaheline tagasiside väljendub liikide vahetumises või püsimises süsteemis (Bever et al., 1997; Van der Putten et al., 1993). Taimede mõju üksteisele oleneb suuresti liikidest, millega nad koos kasvavad (van de Voorde et al., 2011).

Taimete kasv ja kaitse on omavahelises lõivsuhtes – taim saab korraga tugevalt panustada vaid ühte (Herms & Mattson, 1992). Varasema järgu suktsessiooni liikidele on omane kiire kasvustrateegia, hilisema järgu suktsessiooni liikidele aeglane (Reynolds et al., 2003). Varase suktsessiooni liikidele on omane ka tundlikkus mullas kuhjuvate patogeenide suhtes, mistõttu on taimede ja mulla vaheline tagasiside negatiivne (Reynolds et al., 2003; Van der Putten et al., 1993). Siiski van de Voorde et al. (2011) leidsid, et varajase suktsessiooni liigi *Jacobaea vulgaris* tagasiside varieerub erinevate taimeliikide mullas kasvades negatiivsest neutraalseni.

Hilisema järgu suksessiooni liigid on aga vastupidavamad generalistidest patogeenide suhtes, kuna panustavad rohkem kaitsesse (Reynolds et al., 2003). Kardol et al. (2006) leidsid hilistel suksessiooni liikidel positiivsema taimede ja mulla vahelise tagasiside. Positiivsem tagasiside on hilisema suksessiooni liikidel tänu suuremale koostööle mutualistidega, näiteks mükoriisete seentega (Kardol et al., 2006).

Ka invasiivsed võõrliigid mõjutavad teisi liike kaudselt, kuid peamiselt negatiivselt (Inderjit et al., 2011). *Ageratina adenophora* varise olemasolul keskkonnas, kus ta oli võõrliik, vähenes liigirikkus pea poole võrra, tugevalt inhibeerides kohalike taimede seemnete idanemist (Inderjit et al., 2011). *A. adenophora* puhul on huvitav, et Mehhikos, kus ta on kohalik liik, omas ta positiivset mõju kohalikule liigirikkusele (Inderjit et al., 2011). Erinevus seisneb varisest eri koguses kemikaalide eritamises – invasiivse liigina eritas *Ageratina* suuremas koguses keemilisi aineid kui pärismaises keskkonnas (Inderjit et al., 2011). Põhjuseks võib olla see, et invasiooni käigus said konkurentsieelise suuremaid koguseid eritanud taimede genotüübid (Inderjit et al., 2011).

Liikidevahelistest võrdlustest globaalsel skaalal leiti, et kiirema kasvustrateegiaga liigid kannatavad negatiivsema tagasiside all (Xi et al., 2021). Selline seos on ilmselt tingitud nõrgemast kudede kaitses kiirekasvuliste liikide puhul (Xi et al., 2021). Tõepoolest kiirekasvuliste liikide mullas esineb rohkem eri patogeenide liike ning mutualistlike mükoriisete seente ohtrus on madalam (Semchenko et al., 2018). Lisaks patogeenidele ja mutualistidele mõjutavad tagasisidet ka juureeritistes ja varises sisalduvad orgaanilised ühendid, mis võivad taime kasvu mõjutada otse või kaudselt läbi mikroobide (Veen et al., 2019; Vives-Peris et al., 2020). Samas on ka oluline silmas pidada maapealse keskkonna mõju mullas toimuvatele protsessidele. Näiteks valguse kättesaadavus ja herbivooria võivad oluliselt mõjutada taimejuurte kasvu. Poorter & Nagel (2000), leidsid, et taime maapealsete osade eemaldamisel vähenes ka juurte kasv. Brouwer (1963) leidis, et juurte kasv on mõjutatud ka valguse kättesaadavusest – varjulisemates kohtades vähenes juurte kasv rohkem kui maapealsete osade kasv. Lisaks kannatavad taimed varjulises keskkonnas negatiivsema tagasiside all võrreldes valgusrohke keskkonnaga, mis on ilmselt tingitud muutustest interaktsioonides mükoriisete seentega ja patogeenidega (Xi et al., 2023).

## **1.6. Liigisisene tagasiside**

Liigisisene tagasiside on taime tekitatud muutuste mõju iseendale, rametitele (iseseisev võsu, millel on oma juuresüsteem) või liigikaaslastele (van de Voorde et al., 2011). Liigisisene

tagasiside väljendub tänu genotüüpilisele varieeruvusele (Schweitzer et al., 2008). Liigisisese mikroobse tagasiside puhul on tagasiside negatiivne, kui taimed kasvavad paremini teistele genotüüpidele omaste mikroobi kooslustega võrreldes oma genotüübiga (Bever et al., 1997). Schweitzer et al. (2008) leidsid *Populus angustifolia* genotüüpide kasvatamisel 70% erinevuse mulla mikroobse biomassi suuruses ja koosseisus eri genotüüpide vahel, mis viitab tugevale genotüübi mõjule mikroobikooslustele ja potentsiaalile tekitada genotüübispetsiifilist tagasisidet.

Liigisisene tagasiside on liigivahelisest tagasisidest vähem uuritud ala. Taimede ja mulla vahelist tagasiside on leitud liigi sees nõrgemana kui liikide vahel (Bolin & Lau, 2022; Bukowski et al., 2018), ja on ka töid, mis ei ole leidnud statistiliselt olulist liigisisest tagasisidet (Rallo et al., 2023). Bolin & Lau (2022) eeldavad, et varieeruvuse põhjuseks on geneetiline mitmekesisus. Autorid leidsid, et liigiline mitmekesisus ja geneetiline mitmekesisus on omavahel negatiivses suhtes – kui taimekoosluses on vähe liike, on neil liikidel kõrge geneetiline mitmekesisus ja kui kooslus on liigirikas, on nende liikide geneetiline mitmekesisus madal (Bolin & Lau, 2022). Geneetiline ja liigiline mitmekesisus võivad omakorda mõjutada taim-muld tagasiside tugevust ja suunda (Bolin & Lau, 2022). Bukowski et al. (2018) võrdlesid *Arabidopsis thaliana* nelja loodusliku leiukohaga populatsioone. Autorid leidsid, et tagasiside varieeruvuse põhjuseks on genotüüpide vaheline geneetiline suguluse kaugus üksteisest, samas kui morfoloogilised tunnused ei omanud erilist rolli negatiivse tagasiside tugevuses (Bukowski et al., 2018). Ühe genotüübi tagasiside oli tugevalt negatiivne, omades tugevamat tagasisidet kui ülejäänud genotüübid, mille tagasiside oli neutraalne kuni positiivne (Bukowski et al., 2018). Varieeruvus populatsioonide vahel võib tuleneda patogeenide resistentsuse erisustest, juureeritiste koosseisu erisustest või erinevatest ressursivajadustest (Laine, 2004; Yacine et al., 2024). Yacine et al. (2024) leidsid olulise erinevuse juureeritiste koostises eri *Festuca rubra* populatsioonide vahel, mis on olulised määramaks taime eri kaitsestrateegiaid. Üks kõige paremini kirjeldatud liigisisese tagasiside näiteid pärineb põllumajandusest, kus maisi juureeritistes sisalduvad sekundaarsed metaboliidid bensoksasinooidid (*benzoxazinoids*) vähendavad negatiivse mulla tagasiside mõju taimede kasvule (Gfeller et al., 2024).

## **1.7. Uurimisküsimused**

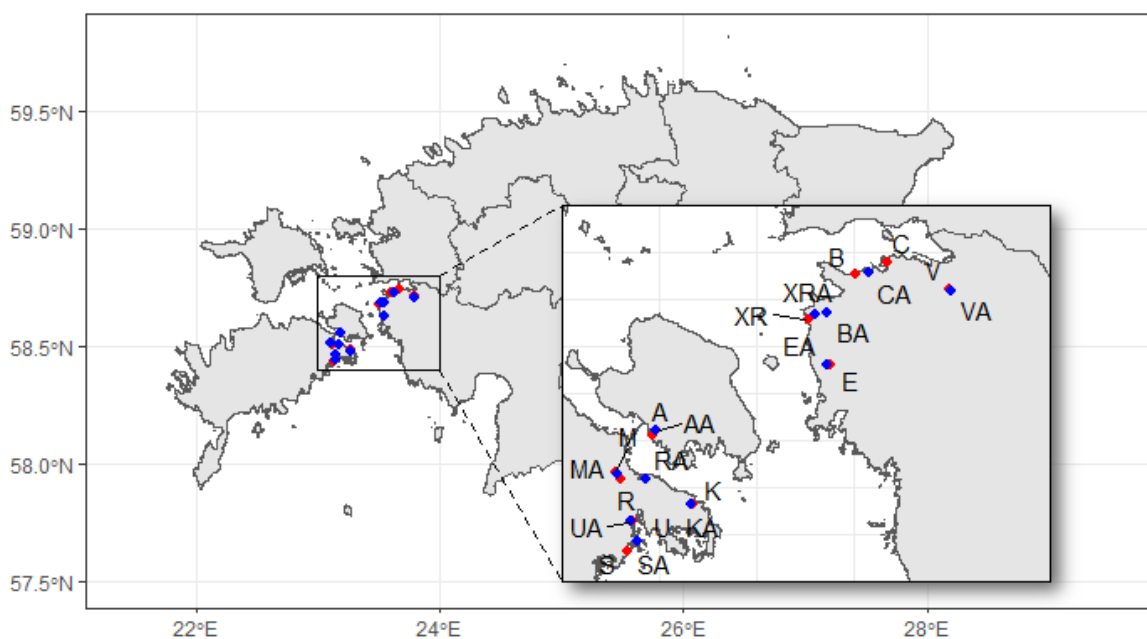
Karjatatud rohumaade mitte hooldamine ja kinnikasvamine on Euroopas aina enam esile kerkiv probleem (Schils et al., 2020). Kinnikasvanud aladel toimub rohumaadele iseloomuliku liigilise koosseisu kadu (Kull & Zobel, 1991). Oma töös uurisin liigisisest tagasiside kasutades

mudelliigina keskmist väriheina (*Briza media*). *B. media* on aeglase kasvustrateegiaga liik (Löfgren et al., 2020), kasvades madala toitainetesisaldusega muldadel (Reich, 2014), ja liigi geneetiline mitmekesisus on negatiivselt mõjutatud karjamaade vahelise sidususe kaost, mis kaasneb rohumaade kinnikasvamisega (Helm et al., 2009). Töös kasutatud katsetaimed olid pärit vanadelt, püsivalt majandatud karjamaadelt ning kinnikasvatelt endistelt karjamaadelt, mis erinesid nii üldise produktiivsuse kui valgustingimuste, liigirikkuse ja *B. media* populatsiooni tiheduse poolest. Selle töö eesmärgiks on leida, kuidas taimede ja mulla vaheline tagasiside varieerub populatsioonide vahel ja mis faktorid seletavad sellist varieeruvust. Tagasiside kujutab endast kaheetapilist protsessi - esimeses etapis muudavad taimed mullatingimusi ning teises etapis mõjutavad muutunud mullatingimused taimede edasist kasvu. Seega otsisin enda töös vastust kahele küsimusele:

- 1) Kuidas taimede liigisisene varieeruvus kujundab mullatingimusi?
- 2) Kuidas taimede ja mulla vaheline tagasiside varieerub mööda majandamise, produktiivsuse, liigirikkuse ja *B. media* populatsiooni tiheduse gradienti?

## 2. Metoodika

Töö uurimuslikus osas tegin katseid liigiga *B. media*. Taimed olid kogutud 2022. aasta septembris Saaremaalt ja mandrilt, Matsalu rahvuspargist ning selle ümbrusest, kokku kahekümnest asukohast (joonis 2). Asukohad jagunesid kümneks paariks, iga paari sees kogusime 20 *B. media* genotüüpi ühelt pikka aega pidevalt karjatatavalt ja ühelt lähedal asuvast mahajäetud rohumaalt, kus karjatamine peatati mitukümmend aastat tagasi (joonis 2). Tegemist oli erinevate genotüüpidega, kuna *B. media* on risttolmleja ning taimed olid kogutud üksteisest vähemalt kahe meetri kauguselt; seega korjatud taimed on geneetiliselt erinevad. Lisaks nimetatud katses kogutud andmetele, kasutasin andmete analüüsis alade kirjelduseks kogutud andmeid 2023. aasta suvest. Nendeks oli ala maapealne primaarne produktiivsus (hinnatud 50 x 50 cm ruudul), keskmine õitsvate *B. media* isendite arvukus (hinnatud neljal 2 x 2 m ruudul), keskmine *B. media* vegetatiivsete rametite arvukus (hinnatud neljal 25 x 25 cm ruudul), liigirikkus (hinnatud neljal 25 x 25 cm ruudul). Lisaks kogusime ka igalt alalt neljast eri kohast mulda, mille segusse istutasime taimed.



**Joonis 2. Rohumaade asukohad kaardil.** Punasega on tähistatud karjatatud rohumaad ning sinisega mahajäetud rohumaad. Mahajäetud karjamaade tähistuseks on lühendi lõpus olev A, nt V ja VA moodustavad paari.

## **2.1. Mulla tingimuste muutused vastusena taimede elutegevusele**

Kogutud taimed istutasime 2 l pottidesse (diameeter 17 cm, kõrgus 13 cm), mille põhjas oli võrk ja 350 g killustikku, sees 1880 g steriliseeritud segumulda (3/4 oli kõigilt aladelt kogutud mulla segu, 1/4 oli pestud liiv, kogused arvatati kaalu järgi), elus inokulaat, mis koosnes kõigist kohtadest korjatud mullasegust koos peenjuurtega (200 g poti kohta), peal 160 g killustikku. Inokulaat koguti 9.-10. mail 2023 ning hoiustati 4 °C juures. Enne istutamist lõikasin kõigi rametite lehed 5 cm pikkusteks. Lisaks olid kaheksa potti jäetud taimede poolt asustamata (taimede poolt kujundamata kontrollmuld). Taimed kasvasid pottides kaheksa kuud, jaanuari lõpuni. Seejärel kogusin taimede maapealse biomassi ja võtsin mullapuuriga poti keskelt juureproovi (3,8 cm diameeter, 9 cm sügavus). Mullapuuri asetasin nii, et ühegi taime juurdumiskoht ei jäänud proovi keskele. Juureproov ja ülejäänud muld tahenes ööpäeva, kuni oli poolkuiv. Poolkuivast mullast eraldasin juured ning ülejäänud mulda kasutasin niiskuse sisalduse, mikroobse biomassi, mulla respiratsiooni ja mulla toitainete sisalduse määramiseks. Mulla niiskusprotsendi arvutamiseks kuivatasin 5 g mulda 48 tundi 105 °C juures ning kaalusin uuesti. Taimede maapealsed osad ja juurepuuriga võetud pestud juureproovid kuivatasin 48 tundi 40 °C juures ja kaalusin. Kogu potis kasvanud juurte teadasaamiseks jagasin juurepuuris olnud juuremassi juurepuuri ruumalaga ning korrutasin poti ruumalaga.

## **2.2. Mikroobse biomassi määramine**

Mikroobse süsiniku (MBC) määramiseks kaalusin igast mullaproovist 5 g mulda kahte eraldi anumasse, millest üks proov läbis fumingatsiooni kloroformiga 24 h jooksul mikroobsete rakkude lõhkumiseks ja nendes sisalduva süsiniku eraldumiseks mulda. Seejärel said mõlemad proovid ekstraheeritud 25 ml 0,5 M K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> lahusega 30 minuti jooksul loksutis, millele järgnes proovide tsentrifuugimine ja filtreerimine (Whatman 42 filter, Global Life Science Solutions Operations Ltd, Suurbritannia). Eraldasime igast proovist 10 ml vedelikku, mis läksid sügavkülma -20 °C juurde, millest seejärel analüüsiti orgaanilise süsiniku sisaldust mullaproovides NPOC meetodiga (Multi N/C HS UV, Analytic Jena, Saksamaa). Mikroobse süsiniku sisalduse arvutamiseks kuivas mullas, lahutasin fumigeeritud proovi orgaanilise C sisaldusest mulla kuivkaalu kohta mittefumigeeritud proovist leitud orgaanilise C sisaldust kuivkaalu kohta ning jagasin selle 0,35, mis on rahvusvaheliselt tunnustatud konverteerimiskordaja mikroobse C leidmiseks fumigatsiooni meetodil (Voroney et al., 2008).



### **2.3. Mulla hingamise määramine**

Katse tegemiseks kasutasin MicroResp katsekomplekti, mis koosneb kolmest osast: 96-auguline 1,2 ml Deepwell plaat, kuhu paigutatakse mullaproovid; 96-auguline mikroplaat, milles on detektsiooni geel, milles olev kresoolpunane muudab värvi süsihappegaasiga kokkupuutel; kummist tihend ja klamber, mis ühendab kaks eelnevat omavahel ning kindlustab, et geel reageerib vaid mikroobse respiratsiooni tagajärel eralduva süsihappegaasiga. Katse komponendid valmistasin ette MicroRespi tehnilise juhendi järgi (MicroResp<sup>TM</sup>, James Hutton Ltd, Aberdeen, Suurbritannia). Iga mullaga täitsin kokku kuusteist auku (kuivkaalult keskmiselt 0,3 g mulda augu kohta). Mikroobse respiratsiooni mõõtmiseks kasutasin kaheksat eri keemilist substraati: oblikhape, 4-aminobutaanhape, D(+)-trehhaloos dihidraat, L-tsüsteiin hüdrokloriid, L(+)-lüsiin monohüdrokloriid, DL-õunhape, D(+)-glükoos, destilleeritud vesi. Iga mullaproov oli testitud iga substraadiga kahes korduses. Igale mullale lisasin keemilist lahust vastavalt mulla niiskusastmele ning mulla kogusele aukudes. Tegin katseid kahel eri korral, esimesel korral lisasin substraatide lahused mullale korraga ning lasin kuus tundi pimedas 22 °C juures inkubeerida. Teisel korral lisasin kõigepealt vee, oblik- ja õunhappe ning lasin tund aega reageerida, enne ülejäänud lahuste lisamist, seejärel sulgesin komplekti inkubeerimiseks. Lisasin need kolm ühendit varem, kuna mullad olid karbonaatsed ning esmaseid tulemusi vaadates, oli süsihappegaasi eraldumine orgaaniliste hapetega väga kõrge, mis ilmselt tulenes hapete reageerimisest karbonaatidega. Viimasel korral inkubeerisid proovid kuue tunni asemel viis tundi. Seejärel mõõtsin geelplaate 570 nm juures (Magellan<sup>TM</sup>, Tecan Trading AG, Šveits) ning saadud tulemuste põhjal arvasin CO<sub>2</sub> eraldumise kiiruse mulla kuivkaalu kohta.

### **2.4. Mullast toitainete sisalduse määramine**

Määrasin mullast fosfaati, ammooniumi ja nitraati. Fosfaadi mõõtmise aluseks kasutasin Jeanotte et al. (2004) modifitseeritud juhendit. Ammooniumi ja nitraadi puhul Hood-Nowotny et al. (2010) juhendit.

#### **2.4.1. Fosfaadi mõõtmine**

Fosfaadi määramiseks ekstraheerisin 4 g mulda 40 ml 0,5 M NaHCO<sub>3</sub> lahusega (pH 8,5) loksutis 30 minuti jooksul. Tsentrifuugitud ekstrakti pipeteerisin igast proovist 100 µl mikroplaadile, millele lisasin 50 µl 1,0 M H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> lahust pH neutraliseerimiseks. Seejärel lisasin igasse mikroplaadil olevasse proovi 40 µl esimest reagenti (14,2 mmol l<sup>-1</sup> ammoonium molübdaat tetrahüdraati 3,1 M H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) ning seejärel olid proovid 5 minutit plaadilugeja loksutis

(Sunrise™, Tecan Trading AG, Šveits). Peale seda lisasin 40 µl teist reagenti (3,5 g l<sup>-1</sup> polüvinüülalkoholi vesilahuse reagent koos 0,35 g l<sup>-1</sup> malahhiit roheline karbinool hüdrokloriidiga), millele järgnes inkubeerimine 10 minutit plaadilugeja loksutis. Mõõtsin neeldumist 600 nm juures, kasutades mikroplaadi lugeja programmi (Magellan™, Tecan Trading AG, Šveits). Standardlahuste kalibratsiooni arvutamiseks kasutasin taimedele kättesaadava fosfaadi sisaldust mulla kuivkaalu kohta.

#### **2.4.2. Ammooniumi ja nitraadi mõõtmine**

Ammooniumi ja nitraadi määramiseks ekstraheerisin 4 g mulda 15 ml 0,5 M K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> lahusega 60 minuti jooksul loksutis. Seejärel pipeteerisin 100 µl igat tsentrifuugitud ekstrakti kolmes korduses mikroplaadile. Ammooniumi määramiseks lisasin 50 µl värvi reagenti (1,06 mol/l naatriumsaltsülaad ja 4,29 mmol/l naatrium nitroprussiid + 0,3 mol/l NaOH lahus + destilleeritud vesi) ja 20 µl oksüdatsiooni reagenti (3,9 mmol/l jaoks 10 mg dikloroisotsüaanuurhappe naatriumi soola dihidraati 10 ml destilleeritud vees). Segud jäid 30 minutiks toatemperatuurile ning seejärel mõõtsin neelduvust 660 nm juures. Nitraadi määramiseks lisasin proovidele 100 µl VCL<sub>3</sub> lahust (80 mg VCL<sub>3</sub> lahustada 10 ml 1 mol/l HCl ning filtreerida läbi tuhata Whatmani filterpaberi), 50 µl Griessi esimest reagenti (20 mg N-naptüületüleendiamiin dihidrokloriidi 100 ml destilleeritud vees) ning 50 µl Griessi teist reagenti (1,0 g sulfaniilamiidi 100 ml 3 mol/l HCl-s). Seejärel hoidsin proove 60 minutit 37 °C juures ning mõõtsin neelduvust 540 nm juures. Standardlahuste kalibratsiooni arvutamiseks kasutasin taimedele kättesaadava ammooniumi ja nitraadi sisaldust mulla kuivkaalu kohta.

#### **2.5. Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsiooni määramine juurtest**

Selleks katseks lõikasin kuivanud juurtest osa pisikestesse kassetidesse juurte töötlemiseks ning värvimiseks. Juhendi alusena kasutasin Vierheilig et al. (1998) koostatut. Kõigepealt leotasin kassette 24 h 10% KOH lahuses, seejärel asetasin kassetid koos KOH lahusega umbes 90 °C temperatuuriga veevanni 15 minutiks. Seejärel loputasin kassette kolm korda veega ja asetasin kassetid värvilahusesse 10 minutiks (5% värvi, 5% äädikat). Loputatud kassetid jäid 24 tunniks vee ja äädika lahusesse. Enne slaidide tegemist panin juured minutiks ClearSee lahusesse juurte läbipaisitvuse parandamiseks (ksülitooli pulber [10% (w/v)], naatrium deoksükolaat (15% w/v), karbamiid (25% (w/v)) vees). Slaidide tegemiseks eemaldas juured lahusest ja paigutasin slaidile peente juurte lõigud, millelt registreerisin arbuskulaarsete mükoriisaseente vesiikulite, arbuskulite või hüüfide esinemist sajas vaatepunktis.

## 2.6. Mulla varise lagundamise aktiivsuse määramine

Mulla lagundajate aktiivsuse määramiseks kaalusin igasse potti 500 ml mulda (kuivkaal 350 g) igast potist, kus eelnevalt kasvasid *B. media* populatsioonid igalt katsealalt või mis olid jäetud kontrolliks ilma taimedeta (vaata peatükki 2.1). Mulda asetasin umbes 2 cm sügavusele mulla pinnast kahe nailonist võrgu vahele paigutatud juurte varise (keskmine kuivkaal 0,162 g). Juurte varis koosnes steriliseeritud *B. media* juurtest, mis oli kogutud Ölandilt pärit taimedelt, mis olid kasvatatud pottides ühe kasvuperioodi samades tingimustes nagu katses kasutatud taimed. Niisutasin mullad 100% veehoiuvõimeni (WHC, *water holding capacity*). Edaspidi hoidsin muldasid 60% WHC juures, kaaludes ja kastes potte vastavalt vajadusele kaks-kolm korda nädalas. Katse kestis kokku 8 nädalat.

## 2.7. Mullatingimuste tagasiside taime kasvule

Selle katse eesmärgiks oli välja selgitada, kuidas taimede põhjustatud muutused mullatingimustes mõjutavad järgmise põlvkonna taimede kasvu. Istutasin neli juhuslikult valitud ühe asukoha *B. media* genotüüpi nelja erineva mullaga 0,5 l potti: kodumulda; kõrval asuva rohumaa mulda (karjatatud ala korral kõrvalasuva karjatamata ala omasse või vastupidi); kaugemal asuva aga sama maakasutusega rohumaa mulda (karjatatud puhul karjatatud ala mulda ning karjatamata kodumulla puhul karjatamata mulda; mandrilt pärit taimed Saaremaa taimede mulda ja vastupidi); ning kontrollmulda (mulda, mis jäi esimeses faasis taimede poolt asustamata). Seega igat genotüüpi oli neljas korduses ning iga asukoha genotüübid kasvasid neljas erinevas mullas. Erinevatesse pottidesse istutatud taimed valisin võimalikult sarnased. Enne istutamist lõikasin lehed ja juured lühemaks ning loputasin vees, olemas oleva mulla eemaldamiseks. Igasse mulda istutades vahetasin tööriistu, et ei toimuks mulla mikroobioomide segunemist. Potipõhjad paigutasin veekindlatesse kilekottidesse muldade segunemise vältimiseks ning niiskuse hoidmiseks. Peale istutamist katsin potid killustikuga aurustumise ja muldade segunemise vähendamiseks. Taimed kasvasid viis nädalat kasvukambris 23 °C, 60% veehoiuvõime niiskusastmel ning valgusrežiimil, kus oli 16 tundi valgust ja 8 tundi pimedust. Seejärel viisin taimed kolmeks nädalaks kasvuhoonesse. Kastsin taimi vastavalt kui kiiresti kuivasid, alguses tihedamini, lõpu poole harvemini. Katset maha võttes, eraldasid maapealse biomassi nii, et ainult juured jäid mulda. Mulda jäänud juured eraldasime ning kuivatasime 48 h 40 °C juures.

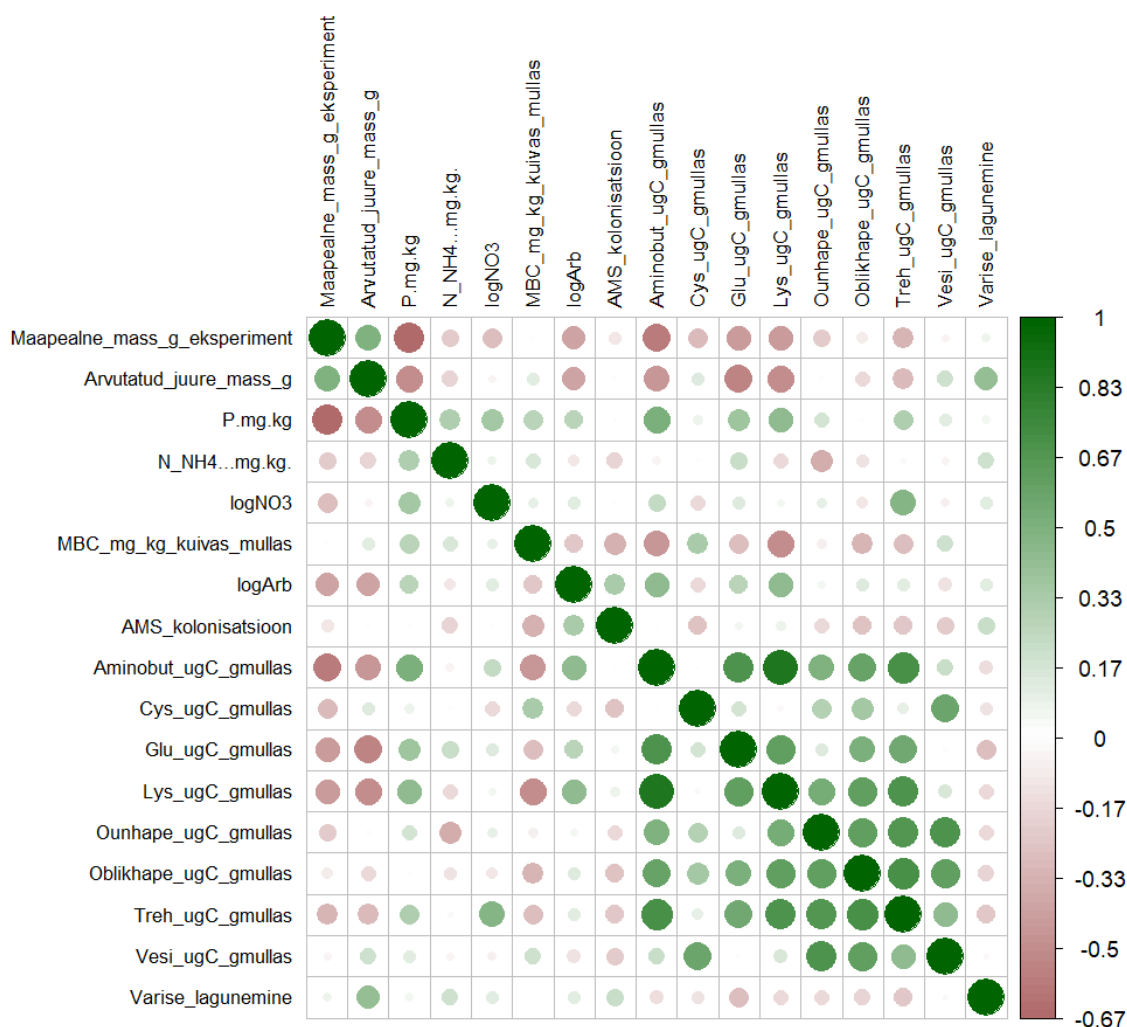
## 2.8. Andmete analüüs

Iga populatsiooni jaoks arvutasin kolm eri taim-muld tagasisidet: naturaallogaritmitud suhe taimede kuivmassist, mis kasvasid kodumullal ja a) kontrollmullal, kus taimed puudusid (kodu/kontroll tagasiside), b) mullal, mida kujundamisfaasis asustasid naabrusest, kuid eri majandamistüübiga rohumaalt pärit taimed (kodus/naabruses tagasiside) ja c) mullal, mida kujundamisfaasis asustasid kaugemalt, kuid sama majandamistüübiga rohumaadelt pärit taimed (kodus/võõrsil tagasiside). Andmete analüüs toimus peamiselt kahes etapis. Kõigepealt võrdlesin katse esimese, mulla kujundamise faasi andmeid (taimede biomass, lämmastiku ja fosfori kättesaadavus, mikroobne biomass ja hingamine, juurte kolonisatsiooni AM seente poolt ning varise lagundamise kiirus) karjamaadelt kogutud andmetega (produktiivsus, liigirikkus, võra avatus, vegetatiivsete ja õitivate *B. media* tihedus). Nende andmete vahel tegin korrelatsiooni analüüsi arvutades Pearsoni korrelatsioonikordajat ja nende statistilist olulisust. Nitraadi, arbuskulite ohruse, *B. media* vegetatiivsete ja õitivate rametite tiheduse andmed olid naturaallogaritmitud normaaljaotuse saavutamiseks. Korrelatsiooni tabelite koostamiseks kasutasin tarkvara RStudio-is funktsiooni *corrplot* (Wei & Simko, 2021).

Teise katse faasi andmete puhul kasutasin samuti korrelatsioonianalüüsi selgitamiseks seoseid mullatingimuste ja eri tagasiside väärtuste vahel. Lisaks tegin korrelatsioonianalüüsi selles katses kogutud andmete (mullatingimused ja tagasiside väärtused) ja katsealadelt korjatud andmete (produktiivsus, liigirikkus, võra avatus, vegetatiivsete ja õitivate *B. media* tihedus) vahel. Statistiliselt olulistest seostest lõin regressiooni joonised kasutades *ggplot2* paketti (Wickham, 2016). Antud andmete analüüse tegin tarkvaras RStudio versioon 2023.12.1+402 (Posit team, 2024).

### 3. Tulemused

Esimese faasi andmetest (lisa 1) korreleerusid omavahel mullahingamise andmed, mis olid mõõdetud eri substraatidega. Mullahingamine varieerus eri substraatitega, kuid korrelatsioonid olid peamiselt positiivsed ning esines nii tugevaid kui nõrki korrelatsioone eri ainete mikroobse tarbimise vahel (joonis 3). Kõige tugevam ja positiivsem korrelatsioon esines aminobutaani ja lüsiini poolt esile kutsutud mikroobse hingamise vahel. Lisaks oli aminobutaani poolt esile kutsutud hingamine positiivselt seotud glükoosi ja trehhaloosi omaga. Trehhaloosi esile kutsutud hingamine oli veel positiivselt seotud lüsiini, õunhappe ja oblikhappe omaga. Õunhappe hingamine korreleerus ka destilleeritud vee, lüsiini ja oblikhappe hingamisega. Teistest mõõdetud andmetest oli taimede biomass esimese katsefaasi lõpus negatiivses korrelatsioonis fosfori kättesaadavusega ja aminobutanaadi poolt esile kutsutud hingamisega. Juurte mass oli negatiivses seoses glükoosi ja lüsiini hingamisega.



Joonis 3. Korrelatsioonimaatriks esimese, mulla kujundamise katsefaasi andmete vahel. Mida suuremad ringid, seda tugevam korrelatsioon. Mida rohelisem, seda positiivsem seos;

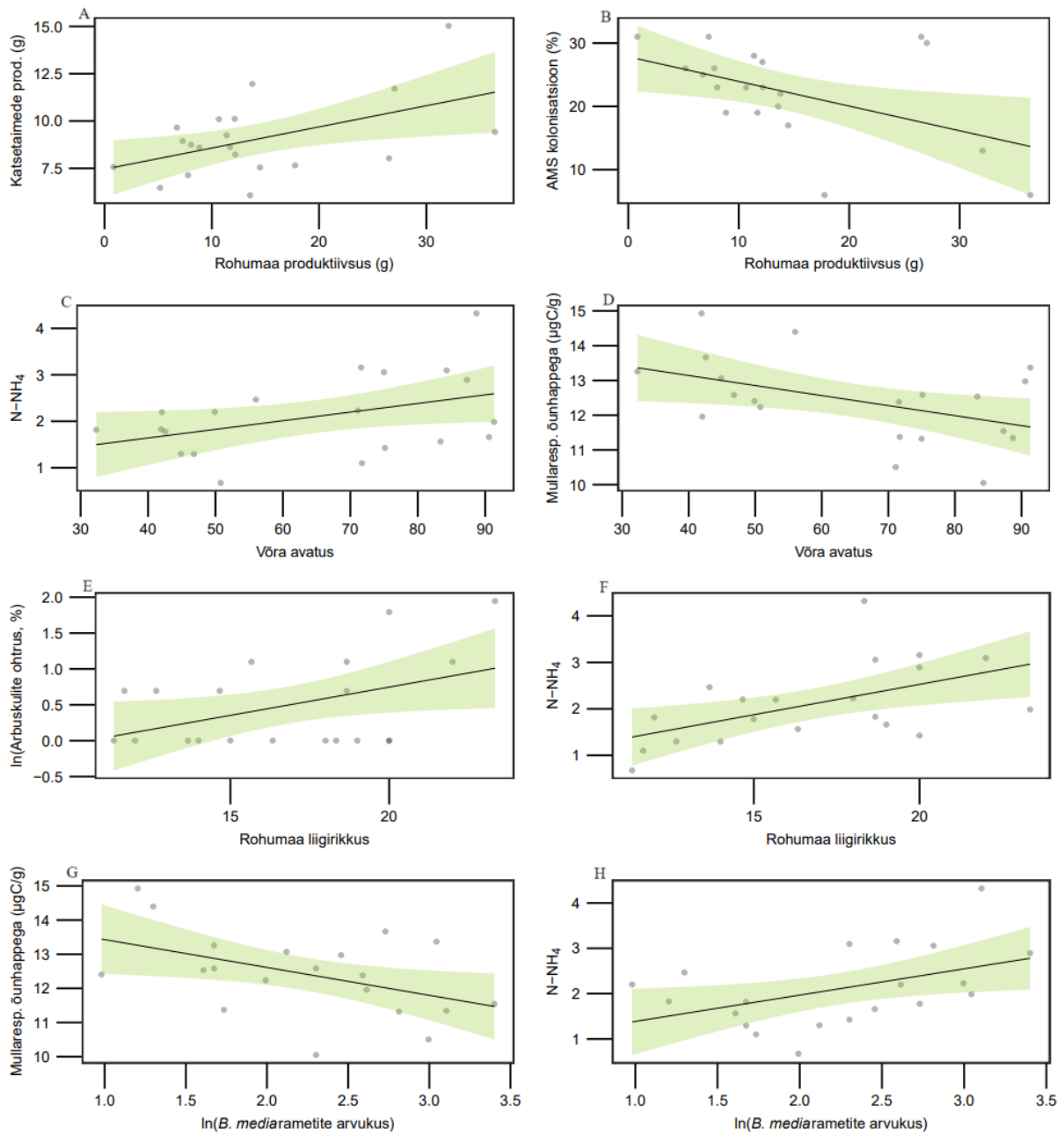
mida roosam, seda negatiivsem seos. P – fosfor; N-NH<sub>4</sub> – lämmastiku kättesaadavus ammooniumi kujul mulla kuivkaalu kohta; N-NO<sub>3</sub> – lämmastiku kättesaadavus nitraadi kujul mulla kuivkaalu kohta, naturaallogaritmited; MBC – mikroobne süsinik mulla kuivkaalu kohta; logArb – arbuskulite protsent, naturaallogaritmited; AMS kolonisatsioon – AM seente kolonisatsioon. Mullahingamine (µgC/kg kuivas mullas): Aminobut – aminobutanaadi /aminobutaanhappega; Cys – tsüsteiiniga; Glu – glutamaadiga; Lys – lüsiiniga; Ounhape – õunhappega; Treh – trehhaloosiga; vesi – destilleeritud veega.

### **3.1. Eri päritolu taimede mõju keskkonnatingimustele**

Eri populatsioonidest pärit taimed põhjustasid laia varieeruvuse mullatingimustes ja taime biomassis katse esimese faasi lõpuks (lisa 1). Taimed, mis olid pärit produktiivsematelt aladelt, saavutasid ka kasvuhoones kasvatades suurema biomassi (tabel 1;  $r = 0,50$ ;  $P = 0,024$ ; joonis 4A). Produktiivsematelt aladelt pärit taimed olid madalama AM seene kolonisatsiooniga (tabel 1;  $r = -0,49$ ;  $P = 0,029$ ; joonis 4B). Vähem kinnikasvanud, avatuma puuvõraga karjamaadelt pärit taimedele oli iseloomulik mulla kõrgem ammooniumi sisaldus (tabel 1;  $r = 0,42$ ;  $P = 0,065$ ; joonis 4C). Avatumatelt karjamaadelt pärit taimede poolt asustatud muldades oli mikroobne hingamine madalam õunhappe lisamisel (tabel 1;  $r = -0,47$ ;  $P = 0,038$ ; joonis 4D). Marginaalselt mitteoluline seos oli tuvastatud ka liigirikkuse ja logaritmitud arbuskulite ohtruse vahel – mida liigirikkamalt alalt taimed pärit olid, seda rohkem arbuskuleid esines (tabel 1;  $r = 0,44$ ;  $P = 0,053$ ; joonis 4E). Taimed, mis olid pärit kõrgema liigirikkuse ja populatsioonitihedusega aladelt, tõstsid oluliselt ammooniumi sisaldust mullas (tabel 1; joonis 4F ja H). Lisaks taimed, mis olid pärit tihedamatest *B. media* populatsioonidest, surusid alla mullahingamist õunhappe lisamisel (tabel 1;  $r = -0,47$ ;  $P = 0,038$ ; joonis 4G).

**Tabel 1. Korrelatsioonid eksperimendi esimeses faasis mõõdetud tunnuste ja populatsiooni päritolu omaduste vahel.** Paksus kirjas on märgitud statistiliselt olulised ( $P < 0,05$ ) ning kaldkirjas marginaalselt mitteolulised seosed ( $0,1 > P > 0,05$ ). Aminobut – aminobutanaat/aminobutaanhape, Cys – tsüsteiin, Glu – glutamaat, Lys – lüsiin, Treh – trehhaloos, näidatud CO<sub>2</sub> eraldumine tunnis mulla kuivkaalu kohta. P – fosfaadi kättesaadavus mullas. MBC – mikroobne süsinik (C) mulla kuivkaalu kohta.

	Produktiivsus rohumaal (g)	Võra avatus	Rohumaa liigirikkus	<i>B. media</i> vegetatiivne tihedus	<i>B. media</i> õitsvate isendite tihedus
Maapealne biomass (g) katses	<b>0,50</b>	-0,07	-0,19	0,05	-0,23
Juurte mass (g)	0,27	0,08	-0,30	-0,27	-0,15
P (mg/kg)	-0,38	-0,05	0,14	-0,10	-0,05
N-NH <sub>4</sub> (mg/kg)	-0,30	<i>0,42</i>	<b>0,54</b>	<b>0,46</b>	0,18
N-NO <sub>3</sub> (mg/kg)	-0,30	0,05	0,04	-0,15	-0,06
AM seente kolonisatsioon (%)	<b>-0,49</b>	0,27	0,09	-0,14	0,16
Arbuskulite ohtrus (%)	-0,14	0,12	<i>0,44</i>	0,02	0,37
Aminobut (ugC/g)	-0,18	-0,22	-0,10	-0,27	<0,10
Cys (ugC/g)	-0,19	0,20	0,18	0,03	0,38
Glu (ugC/g)	-0,18	0,15	0,19	0,15	0,30
Lys (ugC/g)	-0,09	-0,29	-0,05	<i>-0,41</i>	-0,10
Õunhape (ugC/g)	-0,03	<b>-0,47</b>	-0,21	<b>-0,47</b>	<i>-0,38</i>
Oblikhape (ugC/g)	0,04	-0,28	-0,11	-0,27	-0,12
Treh (ugC/g)	-0,15	-0,36	-0,09	-0,34	-0,24
Vesi (ugC/g)	-0,16	-0,25	-0,05	-0,31	-0,12
MBC (mg/kg)	0,17	0,12	0,10	0,19	-0,05
Varise lagunemine (%)	0,02	0,37	0,10	-0,24	-0,10



**Joonis 4. Rohumaade karakteristikud seoses esimeses katsefaasis mõõdetud tunnustega.** Jooned näitavad regressioonimudeli ennustust ja roheline varjutatud ala regressioonijoone 95% usaldusvahemikku. Arbuskulite ohtus ja *B. media* vegetatiivsete osade arvukus on naturaallogaritmited (ln).



### 3.2. Tagasiside sõltuvus mulla- ja päritolu tingimustest

Taimed, mis kasvatasid suure juurte massi katse esimeses faasis, olid negatiivsema tagasisidega kui võrreldi taime kasvu oma kodumullal ja naabermullal (tabel 2;  $r = -0,52$ ;  $P = 0,018$ ; joonis 5A). Taimed, mille mullas oli suurem mikroobne süsinik, olid samas mulla võrdluses samuti negatiivsema tagasisidega (tabel 2;  $r = -0,54$ ;  $P = 0,015$ ; joonis 4B). Suurema mulla respiratsiooniga mullad omasid positiivsemat tagasisidet kodu- ja naabermulla võrdluses kui mikroobseks substraadiks oli aminobutaanhape ( $r = 0,62$ ;  $P = 0,004$ ; joonis 5C), glükoos ( $r = 0,51$ ;  $P = 0,021$ ), lüsiin ( $r = 0,59$ ;  $P = 0,006$ ) või trehhaloos ( $r = 0,47$ ;  $P = 0,036$ ; tabel 2). Suurema arbuskulite ohtrusega taimed olid samuti positiivsema tagasisidega (tabel 2;  $r = 0,62$ ;  $P = 0,003$ ; joonis 5D).

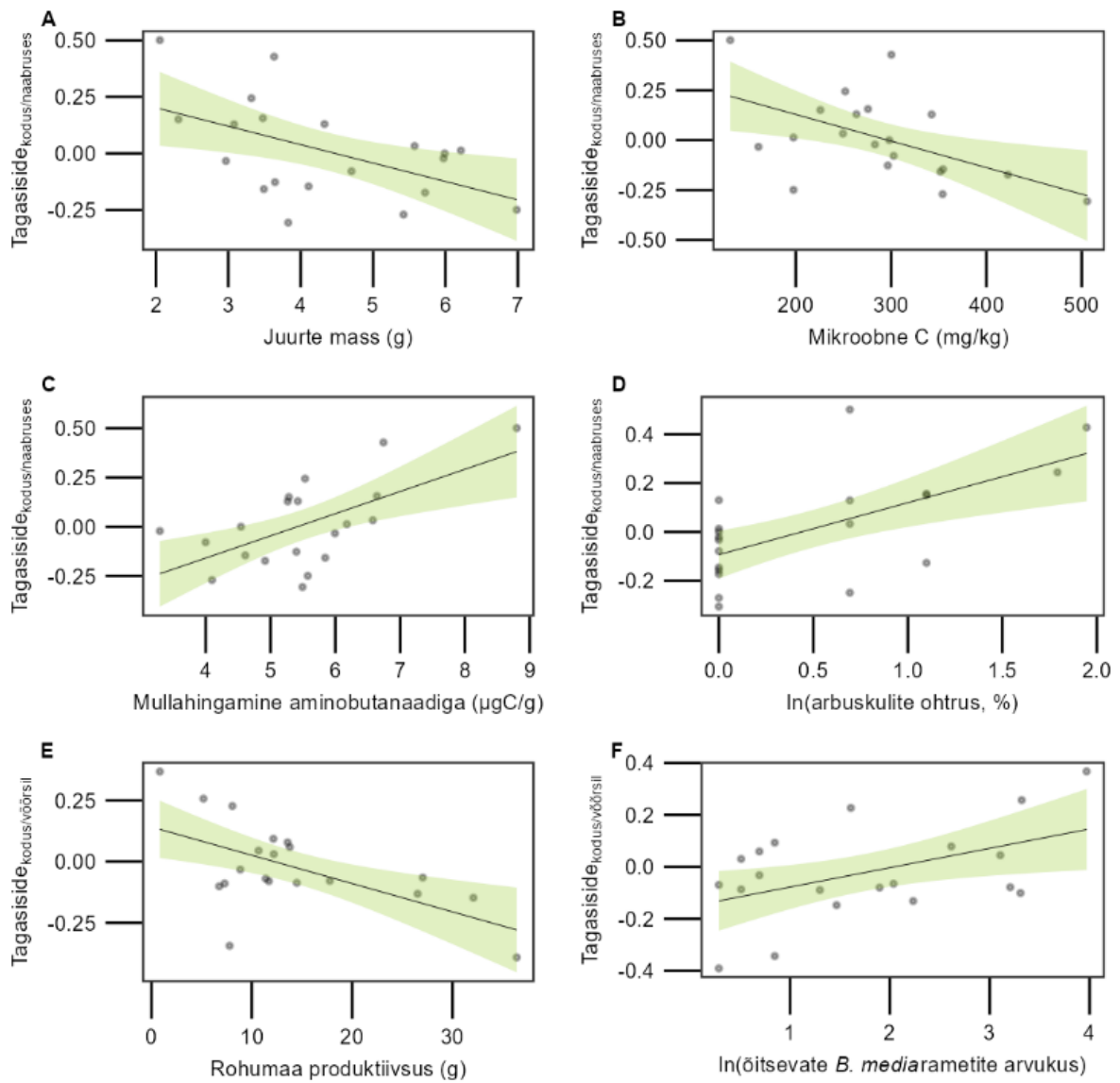
Taimed, mis olid pärit produktiivsematelt aladelt, olid negatiivsema tagasisidega kui võrreldi taime kasvu enda mullal ja mullal, mida asustasid sama maakasutusega kuid kaugemal asuvalt alalt pärit taimed (tagasiside kodu/võõras;  $r = -0,59$ ;  $P = 0,006$ ; joonis 5E). Taimed, mis olid pärit aladelt, kus oli rohkem õitsvaid *B. media* rameteid, olid positiivsema tagasisidega ( $r = 0,49$ ;  $P = 0,03$ ; joonis 5F; tabel 2).

Eelpool nimetatud seosed olid tuvastatud kasutades eksperimendis mõõdetud maapealset biomassi, kuid sellised seosed puudusid kui võrdlesin eraldi tagasisidet kasutades arvutustes maa-alust biomassi (lisa 2). Juure biomassi põhised tagasisided olid nõrgemad, kuid korreleerusid positiivselt maapealse biomassi tagasisidega.

Tagasiside, mis võrdles taimede kasvu kodu- ja kontrollmullal, ei korreleerunud oluliselt teiste mõõdetud parameetritega (tabel 2). Kontrollmullaga võrreldud tagasiside olid marginaalselt mitteoluliselt seotud liigirikusega, *B. media* õitsvate rametite tihedusega ning arbuskulite arvuga (tabel 2). Positiivne tagasiside oli suurema liigirikuse ( $r = 0,40$ ;  $P = 0,079$ ), õitsvate *B. media* rametite tiheduse ( $r = 0,42$ ;  $P = 0,065$ ) ja arbuskulite rohkuse korral ( $r = 0,42$ ;  $P = 0,066$ ; tabel 2).

**Tabel 2. Korrelatsioonid rohumaaade omaduste, katse esimeses faasis mõõdetud tunnuste ja teises etapis mõõdetud kolme tüüpi muld-taim tagasiside vahel.** Tagasiside arvutati taime kuivmassi võrdlemisel a) kodu ja kontrollmullal kasvades (tagasiside kodu/kontroll); b) kodumullal ja mullal, mida kujundasid naabrusest, kuid teise majandamistüübiga rohumaaalt pärit taimed (tagasiside kodus/naabruses); c) kodumullal ja mullal, mida kujundasid kaugel olevalt kuid samamoodi majandatud rohumaaalt pärit taimed (tagasiside kodus/võõrsil). Aminobut – aminobutanaat/aminobutaanhape, Cys – tsüsteiin, Glu – glutamaat, Lys – lüsiin, Treh – trehhaloos, näidatud CO<sub>2</sub> eraldumine tunnis mulla kuivkaalu kohta. P – fosfaadi kättesaadavus mullas. MBC – mikroobne süsinik (C) mulla kuivkaalu kohta. Paksus kirjas on märgitud olulised ( $P < 0,05$ ) ning kaldkirjas marginaalselt mitteolulised seosed ( $0,1 > P > 0,05$ ).

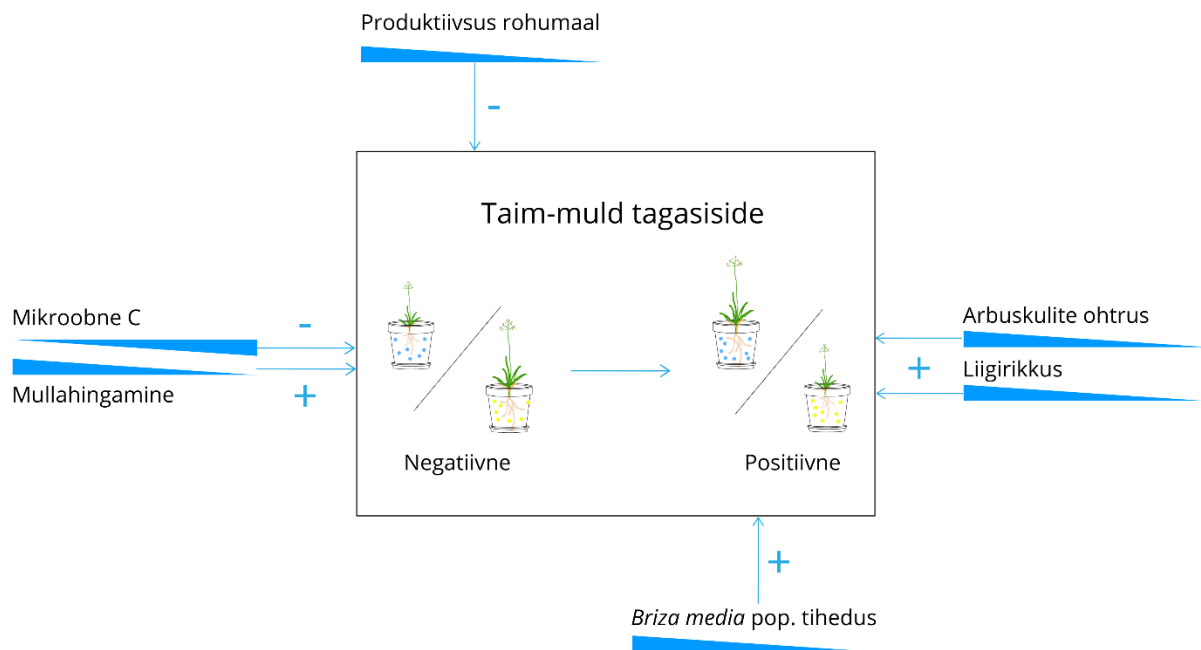
	Tagasiside kodu/kontroll	Tagasiside kodus/naabruses	Tagasiside kodus/võõrsil
Produktiivsus rohumaaal (g)	-0,26	-0,31	<b>-0,59</b>
Võra avatus	0,24	0,15	0,31
Liigirikkus	0,40	0,42	0,41
<i>B. media</i> vegetatiivne tihedus	-0,13	0,03	0,06
<i>B. media</i> õitsvate isendite tihedus	0,42	0,31	<b>0,49</b>
Maapealne biomass (g) katses	-0,09	-0,43	-0,20
Juurte mass (g)	0,07	<b>-0,52</b>	-0,31
P (mg/kg)	-0,33	0,17	0,04
N-NH <sub>4</sub> (mg/kg)	-0,22	-0,02	-0,31
N-NO <sub>3</sub> (mg/kg)	0,13	0,31	0,44
AM seente kolonisatsioon (%)	0,25	0,21	0,39
Arbuskulite ohtrus (%)	0,42	<b>0,62</b>	0,44
Aminobut (ugC/g)	0,11	<b>0,62</b>	0,24
Cys (ugC/g)	0,21	-0,17	-0,01
Glu (ugC/g)	0,04	<b>0,51</b>	0,31
Lys (ugC/g)	0,14	<b>0,59</b>	0,19
Õunhape (ugC/g)	0,14	0,20	-0,12
Oblikhape (ugC/g)	0,24	0,21	0,12
Treh (ugC/g)	0,19	<b>0,47</b>	0,24
Vesi (ugC/g)	0,19	-0,12	-0,10
MBC (mg/kg)	-0,31	<b>-0,54</b>	-0,42
Varise lagunemine (%)	-0,12	-0,14	<0,10



**Joonis 5. Tagasiside sõltuvus eri mullatingimustest ja taimede päritolukoosluste omadustest.** Tagasiside kodus/naabruses - taimed kasvasid enda ja teistsuguse maakasutustüübiga, kuid lähedal asuvalt karjamaalt pärit taimede mullal. Tagasiside kodus/võõrsil - taimed kasvasid enda ning kaugemal asuval, kuid sama maakasutusega karjamaalt pärit taimede mullas. Mikroobne C ja mullahingamine on mõõdetud mulla kuivkaalu kohta.

## 4. Arutelu

Taimede ja mulla vahelist tagasisidet on peamiselt uuritud taimeliike omavahel võrreldes (Bever et al., 1997). Erineva majandamisega rohumaid on uuritud võrreldes omavahel asukohtade liigirikkusi ning taime tunnuseid (Dupré & Diekmann, 2001), kuid ei ole uuritud, kas populatsioonide vahel esineb ka pärilikke erinevusi tunnustes, mis säilivad ka siis kui eri karjamaadelt kogutud taimed kasvavad samades tingimustes. Oma tööga uurisin, kas liigisisel varieeruvusel on mõju mullatingimustele ning kas eri looduslikest keskkonnatingimustest pärit taimed kajastavad kasvuhooones kasvades oma päritolu. Eeldasin, et taimed, mis olid pärit liigirikamatelt aladelt, olles suurema geneetilise varieeruvusega, on patogeenide suhtes resistentsemad ja näitavad positiivsemat tagasisidet (Schmid, 1994). Positiivne tagasiside, kus taimed kasvavad oma mullal paremini, võiks olla seotud ka suuremate populatsioonidega ja populatsioonidega, mis moodustavad tugevamaid mutualistlikke sidemeid mükoriisete seentega (Bennett & Klironomos, 2019). Samas peaksid suurema produktiooniga aladelt pärit taimed olema patogeenide suhtes tundlikumad, kuna panustavad kasvu rohkem kui kaitsesse (Herms & Mattson, 1992). Negatiivne tagasiside võiks esineda ka varjulisemates kohtades, minu katse puhul mahajäetud karjamaadel, kuna suurem valguskonkurentsi surve peaks tingima ka suuremat panust kasvu kui kaitsesse (McCarthy-Neumann & Ibáñez, 2013; Xi et al., 2023). Oma tulemustest leidsin, et taimede ja mulla vahelist tagasisidet mõjutas rohumaade produktiivsus, liigirikkus, populatsioonide tihedus ning mikroobne biomass (joonised 6 ja 7). Tagasiside ja päritolu tingimuste vahelisi seoseid vahendasid erinevused mullahingamises, mulla fosfori kättesaadavuses ning AM seente ohtruses.



**Joonis 6. Taim-muld tagasiside sõltuvus mullatingimustest ja rohumaa omadustest, kust taimepopulatsioonid pärinesid.** Taimede ja mulla vahelise tagasiside saamiseks võrreldakse taimede kasvu oma ja võõral mullal. Negatiivne tagasiside on siis kui taim kasvab paremini võõras mullas, positiivne on siis kui taim kasvab paremini oma mullas. Negatiivsemat tagasisidet tuvastati kui taimed pärinesid suurema produktiivsusega rohumaaalt. Ka suuremal mikroobsel biomassil oli negatiivsem mõju tagasisidele. Samuti oli suurema mikroobse biomassi korral madalam mullahingamine; seega kõrge mullahingamine mõjutas tagasisidet positiivselt. Positiivne tagasiside oli samuti iseloomulik populatsioonidele, mille juurtes oli kõrgem arbuskulite ohtrus ja mis pärinesid liigirikamatelt rohumaaadelt. Lisaks oli ka suurema *Briza media* populatsiooni tiheduse korral positiivsem tagasiside.

#### 4.1. Produktsiooni mõju

Oma töös leidsin, et rohumaaadel olev suurem produktiivsus säilus ka kasvuhoones kasvanud taimedel – isegi identsetes tingimustes kasvanuna olid produktiivsematelt rohumaaadelt pärit *B. media* taimed saavutanud suurema biomassi. Lisaks leidsin, et mida kõrgema produktsiooniga rohumaaalt taimed pärit olid, seda negatiivsem oli tagasiside – kodumullal jäid taimed väiksemaks kui kasvades mullal, mida asustasid kaugel oleva rohumaa taimed. Lisaks leidsin, et mida kõrgem oli *B. media* juure mass, seda negatiivsem oli tagasiside kodumullal ja naabruses olnud rohumaaalt pärit taimede mulla vahel. Kõrgema produktsiooniga rohumaaadel domineerivad kiire kasvustrategiaga liigid (Neyret et al., 2024). Kiirekasvulised liigid on patogeenide poolt haavatavamad kuna panustavad kasvu rohkem kui kaitsesse ja seega on neil iseloomulik negatiivsem tagasiside – taime kasv on liigikaaslaste mullal alla surutud (Cortois et al., 2016). Negatiivne tagasiside kiirekasvulistel liikidel on seotud mullas akumulunud mitmekesisema patogeenide koosluse tõttu (Semchenko et al., 2018). Minu tulemuste põhjal

võib järeldada, et sarnased protsessid võivad reguleerida tagasisidet ka liigisiselt – kiirema taimekasvuga populatsioonid kogevad negatiivsemat mulla tagasisidet.

## 4.2. Populatsiooni tiheduse ja liigirikkuse tähtsus

Oma töös leidsin, et *B. media* genotüübid, mis olid pärit liigirikkamatelt ja kõrgema populatsiooni tihedusega rohumaadelt, kujundasid mullatingimusi nii, et mullas leidis kõrgem ammooniumi sisaldus. Ka Zhang et al. (2010) leidsid kõrgema sootaimede liigirikkuse korral substraadist rohkem mikroobset süsinikku ja lämmastikku. Ammoonium ja nitraat on taimedele hästi omastatavad mullalämmastiku vormid (Novoa & Loomis, 1981). Nitraat on mullas vähe püsiv aine ja seda uhutakse sademetega mullast lihtsasti välja (Russell et al., 1920). Ammoonium on tänu positiivsele laengule mullas püsivam, seega on taimedele kauem kättesaadav (Novoa & Loomis, 1981). Taimed omastavad nitraati ja ammooniumi erineval määral (Löfgren et al., 2020). Löfgren et al. (2020) leidis, et *B. media* kasvule mõjus ammoonium positiivsemalt kui nitraat. Kõrge ammooniumi sisaldus on omane vanadele, liigirikastele rohumaadele ning kõrge nitraadi sisaldus noortele, häiringust taastuvatele rohumaadele (Löfgren et al., 2020). Enda töös leidsin, et mida avatumalt rohumaalt taimed pärit olid, seda kõrgem oli nende taimede kujundatud mulla ammooniumi sisaldus. Võra avatus oli otseselt seotud rohumaajandamisviisiga – avatumad rohumaad olid karjatatud ning varjulisemad olid mahajäetud karjamaad. Ammooniumi ladestumine vanadel rohumaadel peegeldab mikroobseid kooslusi – vanadele rohumaadele on omane ammonifitseerijate rohkus – ammonifikatsioon toimib hästi, kuid nitrifitseerimisfaas on alla surutud mulla vaesumise tõttu (Stienstra et al., 1994). Sun et al. (2016) leidsid, et ka juureeritised võivad mõjutada mulla ammooniumi sisaldust – mõned taimeliigid on võimelised oma juureeritistega inhibeerida nitrifitseerijaid. Nitrifitseerijad muudavad mullas oleva ammooniumi nitraadiks ehk mullas vähem püsivamaks aineks (Banning et al., 2015). Minu tulemused näitavad, et mustrid, mis kehtivad koosluste tasemel võivad kehtida ka populatsioonide tasemel. Nimelt liigirikkamatelt aladelt pärit taimed kujundavad mullatingimusi nii, et ammooniumi kättesaadavus mullas on kõrgem.

Lisaks liigirikkusele mõjutas tagasisidet ka *B. media* populatsioonitihedus - mida tihedama õitsvate rametitega rohumaadelt taimed pärit olid, seda positiivsem oli kodus ja võõrsil (sama maakasutusega) tagasiside. Mitchell et al. (2002) leidsid suurema liigirikkusega aladelt väiksema patogeeni surve – liigirikas süsteemis toimus patogeeni hajutamine ühe taimeliigi kohta. Resistentsust patogeeni suhtes on leitud ka liigisiselt – suurem geneetiline

varieeruvus vähendas patogeenide rünnakut (de Vallavieille-Pope, 2004). Semchenko et al. (2017) leidsid, et lisaks patogeenide surve vähendamisele, on geneetiline varieeruvus oluline ka toitainete ringluses – geneetiliselt mitmekesisem populatsioon on soodsam taimede kasvule. Geneetiliselt mitmekesisematel populatsioonidel oli mullas kõrgem lämmastikuisaldus, mis mõjutas positiivselt järgneva generatsiooni kasvu (Semchenko et al., 2017). Kuna suurem õitsvate isendite tihedus võiks mõjutada positiivselt geneetilist mitmekesisust, võis minu katses leitud positiivset tagasisidet tihedamates populatsioonides põhjustada ka geneetiliselt mitmekesisemate populatsioonide suurem patogeenide resistentsus. Kuid see võib olla põhjustatud ka toitainete ringluse manipuleerimisest, kuna tihedamatest populatsioonidest pärit taimed tõstsid ammooniumi sisaldust mullas ja surusid mõnede mikroobirühmade aktiivsuse alla, eelnevale viitab mikroobse hingamise vähenemine õunhappega aga mitte teiste substraatidega. Lisaks leidsin seose ala liigirikkuse ja juurtest leitud arbuskulite ohtruse vahel – mida liigirikkamalt rohumaalt taimed pärit olid, seda kõrgem oli arbuskulite ohtrus. Leidsin, et tagasiside oli eri majandamistüüpide vahel (kodus/naabruses) positiivsem kõrgema arbuskulite arvu korral. Arbuskulid näitavad taime ja seente vahelist koostööd, kus toimub aktiivne toitainete vahetus (Wang et al., 2017). Positiivset mõju koostöös arbuskulaarse mükoriisaga on leitud ka invasiivsel võõrliigil, mille edukus oli suuresti põhjendatud mutualistlikust koostööst AM seentega (Dong et al., 2021). Minu tulemused näitavad, et AM mõjutab tagasisidet ka populatsiooni tasemel, kus aktiivsema ressurside vahetusega taimed kogevad positiivsemat tagasisidet. Üldiselt leidsin oma töös vähe arbuskuleid, seega vajab tulemus kontrollimist pikaajalisema katsega, kus on taimedel rohkem võimalusi AM moodustamiseks.

### **4.3. Mikroobse aktiivsuse mõju tagasisidele**

Oma uurimistööst leidsin, et kõrgema mullahingamisega mullad olid positiivsema tagasisidega taimekasvule eri majandamisega rohumaid omavahel võrreldes (kodus/naabruses). Mulla respiratsioon näitab, kui aktiivsed on mikroobid – mida kõrgem on mullahingamine konkreetse substraadi lisamisel, seda kiiremini substraat lagundatakse ja seda kiirem on mikroobne elutegevus ning toitaineringlus (Creamer et al., 2016). Ka mikroobidel esineb kiire ja aeglane kasvustrateegia (Neyret et al., 2024). Kiirekasvulistes mikroobikooslustes domineerivad üldjuhul bakterid, mis tõstavad toitaineringluse kiirust, ning aeglasematele mikroobikooslustele on omased seente domineerimine ja aeglasem toitainete ringlus (Xun et al., 2018). Xun et al. (2018) leidsid karjatatud aladelt aeglasema strateegiaga kooslused ning karjatamata rohumaadelt kiiremad. Oma tulemustest leidsin, et mida avatumalt rohumaalt

taimed pärit olid, seda madalam oli mullahingamine kui substraadiks kasutati õunhapet. Seega leidsin sarnaselt Xun et al. (2018), et karjatatud aladele on omane aeglasema kasvustrateegiaga mikrobiom. Siiski mulla hingamine õunhappega ei mõjutanud otseselt tagasisidet, mis oli seotud teiste substraatide lisamisega esile kutsutud mikroobse aktiivsusega (näiteks aminobutaanhappega).

Teiseks oluliseks faktoriks, mis mõjutas tagasisidet, oli rohumaa produktiivsus. Selle mõjud avaldusid kaudselt läbi muutuste AM sümbioosis. Leidsin väiksema produktiooniga aladelt pärit taimedel kõrgemat arbuskulite ohtrust. See on kooskõlas teiste liikidevaheliste võrdlustega, mis leidsid positiivsema tagasiside mullas akumulunud mutualistide tõttu (Van Der Heijden et al., 2008).

Oma tulemustes leidsin, et taimed, mis olid pärit suurema produktiooniga rohumaadelt, olid mullas oleva fosfori (P) ammendanud, millega kaasnes mikroobse hingamise langus mõne substraadiga. Fosfori kättesaadavus otsest mõju tagasisidele ei avaldanud, aga selle mõju avaldus kaudselt läbi mikroobse koosluse aktiivsuse, kuna kõrgem mullahingamine seostus positiivsema tagasisidega.

Lisaks leidsin, et mida kõrgem oli mikroobse biomassi suurus, seda negatiivsem tagasiside oli eri majandamistüüpide vahel. Kõrgem mikroobne biomass oli seotud madala mullahingamisega. Seega mulla mikrobiomi aeglane ja kiire kasvustrateegia avaldus ka mikroobses biomassis. Võimalik, et kõrge aktiivsusega mikroobikooslustele on omane kiirem toitainete ringlus, mida iseloomustab kõrge mullahingamine ja väike seisev biomass, kuna mikroobide eluiga on väike (Donnison et al., 2000).

Kokkuvõtteks võib järeldada, et taimedele tagab positiivsema tagasiside aktiivne mikroobikooslus ja AM seente ohtrus, mida omakorda võivad mõjutada taimede kasvustrateegiad. Kui eelnevad uuringud näitasid seoseid liikidevahelistes võrdlustes, siis see uuring näitab, et sarnaseid seoseid on võimalik tuvastada ka sama liigi eri populatsioone võrreldes.



## Kokkuvõte

Taimede ja mulla vaheline tagasiside sõltub nii abiootilistest kui ka biootilistest tingimustest. Rohumaadel esinevat taim-muld tagasisidet võivad mõjutada nii puuvõra avatus, asukohale omane produktiivsus kui ka mulla mikroobide koosseis, biomass ja aktiivsus. Taimede ja mulla vahelist tagasisidet on peamiselt uuritud eri taimeliikide võrdlustes, kuid selles töös leidsin erinevusi tagasisides ka sama liigi eri populatsioonide võrreldes. Oma uurimistöös võrdlesin pikalt karjatatud ja mahajäetud karjamaadelt pärit keskmise väriheina (*Briza media*) populatsioone. Uuris taimede ja mulla vahelist tagasisidet kasutades kolme võrdlust taime kasvus: a) kodu- ja kontrollmulla vahel, b) lähedal asuvate eri majandamisviisidega rohumaadelt pärit taimede vahel (kodus/naabruses) ning c) sama majandamisviisiga, kuid üksteisest kaugel asetsevatelt rohumaadelt pärit taimede vahel (kodus/võõrsil). Taimede ja mulla vaheline tagasiside varieerus positiivsest negatiivseni ning seosed esinesid tugevamini maapealset biomassi võrreldes. Leidsin, et eri populatsioonidele on omane erinev tagasiside mullatingimuste ja taimekasvu vahel. Tagasiside suund sõltus mullatingimustest ja rohumaade produktiivsusest, liigirikkusest ning populatsioonitihedusest, kust taimed pärinesid.

Järgnevalt toon välja peamised tulemused taimede maapealset biomassi vaadeldes:

- 1) Kodu- ja kontrollmulla võrdlustest hinnatud tagasiside näitas nõrgemaid seoseid mullatingimustega või rohumaade omadustega, kuid üldjoontes olid seosed sarnased nendega, mida tuvastati kodus ja naabruses või kodus ja võõrsil võrdluste põhjal hinnatud tagasiside puhul. Üldiselt positiivne taim-muld tagasiside oli iseloomulik populatsioonidele, mis pärinesid kõrge liigirikkusega ja suure *B. media* populatsioonitihedusega rohumaadelt, millele oli iseloomulik ka kõrge arbuskulite ohtrus juurtes.
- 2) Kodumulla ja naabrusest, kuid eri majandamisviisiga rohumaadelt pärit taimede poolt kujundatud mulla võrdluses esines kõige rohkem olulisi seoseid teiste populatsioonide omadustega. Taimede ja mulla vaheline tagasiside oli seda negatiivsem, mida kõrgem oli juuremass ning mullas olev mikroobne biomass. Positiivne tagasiside esines kõrge juurtes tuvastatud arbuskulite ohtruse juures ning kõrge mullahingamise korral erinevate substraatidega.
- 3) Taimede ja mulla vahelise tagasisidega kodus ja võõrsil võrdluses esines vähem olulisi seoseid teiste taimeomadustega, kuid tuvastati nii positiivset kui ka negatiivset tagasisidet. Negatiivsem tagasiside esines suurema produktiivsusega rohumaadelt pärit

taimedel. Positiivsem tagasiside oli iseloomulik taimedele, mis pärinesid kõrgema *B. media* populatsioonitihedusega aladelt.

## Summary

Plant-soil feedback (PSF) can be affected by many abiotic and biotic factors. In grassland ecosystems, plant-soil feedback can be influenced by tree canopy openness, primary productivity, and microbial community composition, biomass and activity. While plant-soil feedbacks have been mainly investigated in comparisons between species, intraspecific feedbacks have also been detected and were the main focus of this project. In particular, I described plant-soil feedbacks across twenty *Briza media* populations originating from a range of grazed and abandoned grasslands in Estonia. Plant-soil feedback was quantified based on three comparisons of plant growth: a) in home soil *versus* control, unplanted soil, b) home soil *versus* soil conditioned by a nearby population experiencing land use, c) home soil *versus* soil conditioned by plants that originated from a distant grassland with same management. Intraspecific plant-soil feedback varied from positive to negative and was stronger when comparing aboveground biomass. This study showed that populations differed in their effects on soil conditions and feedback to subsequent plant growth. The direction of feedback depended on soil conditions and the productivity, species richness and population densities of sites from where plants originated from.

The study revealed the following patterns in above ground plant-soil feedback:

- 1) Home *versus* control soil comparisons showed weak linkages between plant-soil feedback and soil conditions or site characteristics, but relationships were overall similar to those found when comparing plant growth in home soils and soils conditioned by other plant populations. Positive PSF was characteristic of populations that accumulated higher abundance of mycorrhizal structures in their roots and that originated from sites with higher species richness and denser populations of *B. media*.
- 2) Comparison of plant growth in home soil and soil conditioned by a nearby populations with opposing land use revealed the greatest number of significant relationships with other population properties. PSF was more negative when plants produced higher root mass and supported higher microbial respiration assessed with a range of substrates.
- 3) PSF based on comparison between home and distant populations showed fewer significant relationships, but the feedback still varied from positive to negative. Negative PSF was found for plants originating from grasslands with higher productivity. PSF was positive when the plants were from grasslands with higher population densities of *B. media*.

## **Tänuõnad**

Soovin tänada oma juhendajat Marina Semchenkot, kes oli alati valmis aitama nii nõu kui abistava käega, ka peale pikki välitööpäevi.

Lisaks soovin tänada oma töörühma kaaslast, kellelt sain abi katsete ettevalmistamisel ja läbiviimisel. Lisaks soovin tänada Kadrit abi eest eestikeelsete terminite paika panemisel ning Siim-Kaarlit ja Laurit abi eest järjekordsete tarkvara R errorite ja probleemide lahendamisel.

Samuti soovin tänada oma kursusekaaslast ja sõpru motivatsiooni ja tuju üles hoidmise eest.

## Kasutatud kirjandus

- Abdel-Fattah, G. M., El-Haddad, S. A., Hafez, E. E., & Rashad, Y. M. (2011). Induction of defense responses in common bean plants by arbuscular mycorrhizal fungi. *Microbiological Research*, *166*(4), 268–281. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2010.04.004>
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, *11*(1), 3–42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>
- Baetz, U., & Martinoia, E. (2014). Root exudates: The hidden part of plant defense. *Trends in Plant Science*, *19*(2), 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.11.006>
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L., & Freckleton, R. P. (2010). Testing the Janzen-Connell mechanism: Pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, *13*(10), 1262–1269. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01520.x>
- Banning, N. C., Maccarone, L. D., Fisk, L. M., & Murphy, D. V. (2015). Ammonia-oxidising bacteria not archaea dominate nitrification activity in semi-arid agricultural soil. *Scientific Reports*, *5*(1), 11146. <https://doi.org/10.1038/srep11146>
- Bennett, J. A., & Klironomos, J. (2019). Mechanisms of plant–soil feedback: Interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist*, *222*(1), 91–96. <https://doi.org/10.1111/nph.15603>
- Bever, J. D. (2003). Soil community feedback and the coexistence of competitors: Conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, *157*(3), 465–473. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00714.x>

- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach. *Journal of Ecology*, *85*(5), 561–573. <https://doi.org/10.2307/2960528>
- Boer, P. J. den, & Gradwell, G. R. (Toim). (1971). *Dynamics of populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970*. Pudoc.
- Bolan, N. S. (1991). A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, *134*(2), 189–207.
- Bolin, L. G., & Lau, J. A. (2022). Linking genetic diversity and species diversity through plant–soil feedback. *Ecology*, *103*(7), e3692. <https://doi.org/10.1002/ecy.3692>
- Brouwer, R. (1963). Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen, 1963*, 31–39.
- Bukowski, A. R., Schittko, C., & Petermann, J. S. (2018). The strength of negative plant–soil feedback increases from the intraspecific to the interspecific and the functional group level. *Ecology and Evolution*, *8*(4), 2280–2289. <https://doi.org/10.1002/ece3.3755>
- Burke, D. W., & Kraft, J. M. (1974). Responses of beans and peas to root pathogens accumulated during monoculture of each crop species. *Phytopathology*, *64*(4). [https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1974Articles/Phyto64n04\\_546.PDF](https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1974Articles/Phyto64n04_546.PDF)
- Casper, B. B., & Castelli, J. P. (2007). Evaluating plant–soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters*, *10*(5), 394–400. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01030.x>

- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298(312). <https://edepot.wur.nl/469421#page=296>
- Cortois, R., Schröder-Georgi, T., Weigelt, A., van der Putten, W. H., & De Deyn, G. B. (2016). Plant–soil feedbacks: Role of plant functional group and plant traits. *Journal of Ecology*, 104(6), 1608–1617. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12643>
- Creamer, R. E., Stone, D., Berry, P., & Kuiper, I. (2016). Measuring respiration profiles of soil microbial communities across Europe using MicroResp™ method. *Applied Soil Ecology*, 97, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.004>
- de Vallavieille-Pope, C. (2004). Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields: Controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies*, 327(7), 611–620. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2003.11.014>
- Dong, L.-J., Ma, L.-N., & He, W.-M. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi help explain invasion success of *Solidago canadensis*. *Applied Soil Ecology*, 157, 103763. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103763>
- Donnison, L. M., Griffith, G. S., Hedger, J., Hobbs, P. J., & Bardgett, R. D. (2000). Management influences on soil microbial communities and their function in botanically diverse haymeadows of northern England and Wales. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(2), 253–263. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00159-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00159-5)
- Dupré, C., & Diekmann, M. (2001). Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, 24(3), 275–286. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00200.x>
- El Hadrami, A., El-Bebany, A. F., Yao, Z., Adam, L. R., El Hadrami, I., & Daayf, F. (2012). Plants versus Fungi and Oomycetes: Pathogenesis, Defense and Counter-Defense in the

- Proteomics Era. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(6), Article 6.  
<https://doi.org/10.3390/ijms13067237>
- Elbon, A., & Whalen, J. K. (2015). Phosphorus supply to vegetable crops from arbuscular mycorrhizal fungi: A review. *Biological Agriculture & Horticulture*, 31(2), 73–90.  
<https://doi.org/10.1080/01448765.2014.966147>
- Gavito, M. E., & Olsson, P. A. (2003). Allocation of plant carbon to foraging and storage in arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 45(2), 181–187.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00150-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00150-8)
- Gfeller, V., Thoenen, L., & Erb, M. (2024). Root-exuded benzoxazinoids can alleviate negative plant–soil feedbacks. *New Phytologist*, 241(6), 2575–2588.  
<https://doi.org/10.1111/nph.19401>
- Glazebrook, J. (2005). Contrasting Mechanisms of Defense Against Biotrophic and Necrotrophic Pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43(Volume 43, 2005), 205–227. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135923>
- Harata, K., Nishiuchi, T., & Kubo, Y. (2016). Colletotrichum orbiculare WHI2, a Yeast Stress-Response Regulator Homolog, Controls the Biotrophic Stage of Hemibiotrophic Infection Through TOR Signaling. *Molecular Plant-Microbe Interactions®*, 29(6), 468–483. <https://doi.org/10.1094/MPMI-02-16-0030-R>
- Helm, A., Oja, T., Saar, L., Takkis, K., Talve, T., & Pärtel, M. (2009). Human influence lowers plant genetic diversity in communities with extinction debt. *Journal of Ecology*, 97(6), 1329–1336. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01572.x>
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335.



- Hood-Nowotny, R., Umana, N. H.-N., Inselbacher, E., Oswald- Lachouani, P., & Wanek, W. (2010). Alternative Methods for Measuring Inorganic, Organic, and Total Dissolved Nitrogen in Soil. *Soil Science Society of America Journal*, 74(3), 1018–1027. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0389>
- Hu, L., Robert, C. A. M., Cadot, S., Zhang, X., Ye, M., Li, B., Manzo, D., Chervet, N., Steinger, T., van der Heijden, M. G. A., Schlaeppi, K., & Erb, M. (2018). Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 9(1), 2738. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05122-7>
- Hyatt, L. A., Rosenberg, M. S., Howard, T. G., Bole, G., Fang, W., Anastasia, J., Brown, K., Grella, R., Hinman, K., Kurdziel, J. P., & Gurevitch, J. (2003). The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis. *Oikos*, 103(3), 590–602. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12235.x>
- Inderjit, Evans, H., Crocoll, C., Bajpai, D., Kaur, R., Feng, Y.-L., Silva, C., Carreón, J. T., Valiente-Banuet, A., Gershenzon, J., & Callaway, R. M. (2011). Volatile chemicals from leaf litter are associated with invasiveness of a Neotropical weed in Asia. *Ecology*, 92(2), 316–324. <https://doi.org/10.1890/10-0400.1>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528.
- Jeannotte, R., Sommerville, D. W., Hamel, C., & Whalen, J. K. (2004). A microplate assay to measure soil microbial biomass phosphorus. *Biology and Fertility of Soils*, 40(3), 201–205. <https://doi.org/10.1007/s00374-004-0760-4>

- Kardol, P., Martijn Bezemer, T., & van der Putten, W. H. (2006). Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, *9*(9), 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>
- Klironomos, J. N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, *417*(6884), 67–70. <https://doi.org/10.1038/417067a>
- Koele, N., Dickie, I. A., Oleksyn, J., Richardson, S. J., & Reich, P. B. (2012). No globally consistent effect of ectomycorrhizal status on foliar traits. *New Phytologist*, *196*(3), 845–852. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04297.x>
- Konvalinková, T., Püschel, D., Řezáčová, V., Gryndlerová, H., & Jansa, J. (2017). Carbon flow from plant to arbuscular mycorrhizal fungi is reduced under phosphorus fertilization. *Plant and Soil*, *419*(1), 319–333. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3350-6>
- Kull, K., & Zobel, M. (1991). High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, *2*(5), 715–718. <https://doi.org/10.2307/3236182>
- Kulmatiski, A., Beard, K. H., Stevens, J. R., & Cobbold, S. M. (2008). Plant–soil feedbacks: A meta-analytical review. *Ecology Letters*, *11*(9), 980–992. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01209.x>
- Laine, A.-L. (2004). Resistance variation within and among host populations in a plant–pathogen metapopulation: Implications for regional pathogen dynamics. *Journal of Ecology*, *92*(6), 990–1000. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00925.x>
- Löfgren, O., Hall, K., Schmid, B. C., & Prentice, H. C. (2020). Grasslands ancient and modern: Soil nutrients, habitat age and their relation to Ellenberg N. *Journal of Vegetation Science*, *31*(3), 367–379. <https://doi.org/10.1111/jvs.12856>

- Malhotra, H., Vandana, Sharma, S., & Pandey, R. (2018). Phosphorus Nutrition: Plant Growth in Response to Deficiency and Excess. *Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance* (1k 171–190). [https://doi.org/10.1007/978-981-10-9044-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-981-10-9044-8_7)
- Mangla, S., & Callaway, R. M. (2008). Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, *96*(1), 58–67. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01312.x>
- Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P., Dow, M., Verdier, V., Beer, S. V., Machado, M. A., Toth, I., Salmond, G., & Foster, G. D. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, *13*(6), 614–629. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00804.x>
- McCarthy-Neumann, S., & Ibáñez, I. (2013). Plant–soil feedback links negative distance dependence and light gradient partitioning during seedling establishment. *Ecology*, *94*(4), 780–786. <https://doi.org/10.1890/12-1338.1>
- Mitchell, C. E., Tilman, D., & Groth, J. V. (2002). Effects of Grassland Plant Species Diversity, Abundance, and Composition on Foliar Fungal Disease. *Ecology*, *83*(6), 1713–1726. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1713:EOGPSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1713:EOGPSD]2.0.CO;2)
- Morris, W. F., Hufbauer, R. A., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Borowicz, V. A., Gilbert, G. S., Maron, J. L., Mitchell, C. E., Parker, I. M., Power, A. G., Torchin, M. E., & Vázquez, D. P. (2007). Direct and Interactive Effects of Enemies and Mutualists on Plant Performance: A Meta-Analysis. *Ecology*, *88*(4), 1021–1029. <https://doi.org/10.1890/06-0442>
- Moyano, J., Rodriguez-Cabal, M. A., & Nuñez, M. A. (2020). Highly invasive tree species are more dependent on mutualisms. *Ecology*, *101*(5), e02997. <https://doi.org/10.1002/ecy.2997>

- Neyret, M., Le Provost, G., Boesing, A. L., Schneider, F. D., Baulechner, D., Bergmann, J., de Vries, F. T., Fiore-Donno, A. M., Geisen, S., Goldmann, K., Merges, A., Saifutdinov, R. A., Simons, N. K., Tobias, J. A., Zaitsev, A. S., Gossner, M. M., Jung, K., Kandeler, E., Krauss, J., ... Manning, P. (2024). A slow-fast trait continuum at the whole community level in relation to land-use intensification. *Nature Communications*, *15*(1), 1251. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-45113-5>
- Novoa, R., & Loomis, R. S. (1981). Nitrogen and Plant Production. *Plant and Soil*, *58*(1/3), 177–204.
- Onwuka, B. (2018). Effects of Soil Temperature on Some Soil Properties and Plant Growth. *Advances in Plants & Agriculture Research*, *8*(1). <https://doi.org/10.15406/apar.2018.08.00288>
- Pardo, A., Amato, M., & Chiarandà, F. Q. (2000). Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Plant growth and water distribution. *European Journal of Agronomy*, *13*(1), 39–45. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00056-3)
- Pendergast IV, T. H., Burke, D. J., & Carson, W. P. (2013). Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: A test of the soil community feedback model. *New Phytologist*, *197*(4), 1300–1310. <https://doi.org/10.1111/nph.12105>
- Poorter, H., & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: A quantitative review. *Functional Plant Biology*, *27*(12), 1191–1191. [https://doi.org/10.1071/pp99173\\_co](https://doi.org/10.1071/pp99173_co)
- Posit team. (2024). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. Posit Software, PBC. <http://www.posit.co/>

- Rallo, P., Hannula, S. E., ten Hooven, F. C., Verhoeven, K. J. F., Kammenga, J., & van der Putten, W. H. (2023). Inter- and intraspecific plant-soil feedbacks of grass species. *Plant and Soil*, *486*(1), 575–586. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-05893-z>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reynolds, H. L., Packer, A., Bever, J. D., & Clay, K. (2003). Grassroots Ecology: Plant–Microbe–Soil Interactions as Drivers of Plant Community Structure and Dynamics. *Ecology*, *84*(9), 2281–2291. <https://doi.org/10.1890/02-0298>
- Russell, E. J., Richards, E. H., & Miller, N. H. J. (1920). The washing out of nitrates by drainage water from uncropped and unmanured land. *The Journal of Agricultural Science*, *10*(1), 22–43. <https://doi.org/10.1017/S0021859600005815>
- Ryser, P. (1996). The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology*, *10*(6), 717–723. <https://doi.org/10.2307/2390506>
- Schils, R. L. M., Newell Price, P., Klaus, V., Tonn, B., Hejduk, S., Stypinski, P., Hiron, M., Fernández, P., Ravetto Enri, S., Lellei-Kovács, E., Annett, N., Markovic, B., Lively, F., Ten Berge, H., Smith, K., Forster-Brown, C., Jones, M., Buchmann, N., Janicka, M., ... Korevaar, H. (2020). European permanent grasslands mainly threatened by abandonment, heat and drought, and conversion to temporary grassland. *Proceedings of the 28th General Meeting of the European Grassland Federation*, *25*, 553–555. <https://doi.org/10.3929/ethz-b-000448642>
- Schmid, B. (1994). Effects of Genetic Diversity in Experimental Stands of *Solidago Altissima*—Evidence for the Potential Role of Pathogens as Selective Agents in Plant Populations. *Journal of Ecology*, *82*(1), 165–175. <https://doi.org/10.2307/2261395>

- Scholthof, K.-B. G., Adkins, S., Czosnek, H., Palukaitis, P., Jacquot, E., Hohn, T., Hohn, B., Saunders, K., Candresse, T., Ahlquist, P., Hemenway, C., & Foster, G. D. (2011). Top 10 plant viruses in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, *12*(9), 938–954. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00752.x>
- Schweitzer, J. A., Bailey, J. K., Fischer, D. G., LeRoy, C. J., Lonsdorf, E. V., Whitham, T. G., & Hart, S. C. (2008). Plant–Soil–Microorganism Interactions: Heritable Relationship Between Plant Genotype and Associated Soil Microorganisms. *Ecology*, *89*(3), 773–781. <https://doi.org/10.1890/07-0337.1>
- Schweitzer, J. A., Van Nuland, M., & Bailey, J. K. (2018). Intraspecific Plant–Soil Feedbacks Link Ecosystem Ecology and Evolutionary Biology. T. Ohgushi, S. Wurst, & S. N. Johnson (Toim), *Aboveground–Belowground Community Ecology* (1k 69–84). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_4)
- Semchenko, M., Barry, K. E., de Vries, F. T., Mommer, L., Moora, M., & Maciá-Vicente, J. G. (2022). Deciphering the role of specialist and generalist plant–microbial interactions as drivers of plant–soil feedback. *New Phytologist*, *234*(6), 1929–1944. <https://doi.org/10.1111/nph.18118>
- Semchenko, M., Leff, J. W., Lozano, Y. M., Saar, S., Davison, J., Wilkinson, A., Jackson, B. G., Pritchard, W. J., De Long, J. R., Oakley, S., Mason, K. E., Ostle, N. J., Baggs, E. M., Johnson, D., Fierer, N., & Bardgett, R. D. (2018). Fungal diversity regulates plant–soil feedbacks in temperate grassland. *Science Advances*, *4*(11), eaau4578. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau4578>
- Semchenko, M., Saar, S., & Lepik, A. (2017). Intraspecific genetic diversity modulates plant–soil feedback and nutrient cycling. *New Phytologist*, *216*(1), 90–98. <https://doi.org/10.1111/nph.14653>

- Silva Matos, D. M., Freckleton, R. P., & Watkinson, A. R. (1999). The Role of Density Dependence in the Population Dynamics of a Tropical Palm. *Ecology*, *80*(8), 2635–2650. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2635:TRODDI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2635:TRODDI]2.0.CO;2)
- Singh, B. K., Dawson, L. A., Macdonald, C. A., & Buckland, S. M. (2009). Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: A field study. *Applied Soil Ecology*, *41*(3), 239–248. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.10.003>
- Stienstra, A. W., Klein Gunnewiek, P., & Laanbroek, H. J. (1994). Repression of nitrification in soils under a climax grassland vegetation. *FEMS Microbiology Ecology*, *14*(1), 45–52. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1994.tb00089.x>
- Sun, L., Lu, Y., Yu, F., Kronzucker, H. J., & Shi, W. (2016). Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. *New Phytologist*, *212*(3), 646–656. <https://doi.org/10.1111/nph.14057>
- Zhang, C.-B., Wang, J., Liu, W.-L., Zhu, S.-X., Ge, H.-L., Chang, S. X., Chang, J., & Ge, Y. (2010). Effects of plant diversity on microbial biomass and community metabolic profiles in a full-scale constructed wetland. *Ecological Engineering*, *36*(1), 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.09.010>
- Terborgh, J. (2012). Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *The American Naturalist*, *179*(3), 303–314. <https://doi.org/10.1086/664183>
- van de Voorde, T. F. J., van der Putten, W. H., & Martijn Bezemer, T. (2011). Intra- and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *Journal of Ecology*, *99*(4), 945–953. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01815.x>
- Van Der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial

- ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, *101*(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- van der Putten, W. H., Bradford, M. A., Pernilla Brinkman, E., van de Voorde, T. F. J., & Veen, G. F. (2016). Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology*, *30*(7), 1109–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12657>
- Van der Putten, W. H., Van Dijk, C., & Peters, B. a. M. (1993). Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature*, *362*(6415), 53–56. <https://doi.org/10.1038/362053a0>
- Veen, G. F. (Ciska), Fry, E. L., ten Hooven, F. C., Kardol, P., Morriën, E., & De Long, J. R. (2019). The Role of Plant Litter in Driving Plant-Soil Feedbacks. *Frontiers in Environmental Science*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00168>
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U., & Piché, Y. (1998). Ink and Vinegar, a Simple Staining Technique for Arbuscular-Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, *64*(12), 5004–5007. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.12.5004-5007.1998>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, *39*(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>



- Voroney, R. P., Brookes, P. C., & Beyaert, R. P. (2008). Soil microbial biomass C, N, P, and S. *Soil sampling and methods of analysis*, 2, 637–652.
- Wang, W., Shi, J., Xie, Q., Jiang, Y., Yu, N., & Wang, E. (2017). Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Molecular Plant*, 10(9), 1147–1158. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>
- Wedin, D. A., & Tilman, D. (1990). Species Effects on Nitrogen Cycling: A Test with Perennial Grasses. *Oecologia*, 84(4), 433–441.
- Wei, T., & Simko, V. (2021). R package „corrplot“: Visualization of a Correlation Matrix. <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Williams, A., Langridge, H., Straathof, A. L., Muhamadali, H., Hollywood, K. A., Goodacre, R., & de Vries, F. T. (2022). Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology*, 110(1), 21–33. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13630>
- Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, Ü., & Zobel, M. (2010). The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*, 188(1), 223–241. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03334.x>
- Xi, N., Adler, P. B., Chen, D., Wu, H., Catford, J. A., van Bodegom, P. M., Bahn, M., Crawford, K. M., & Chu, C. (2021). Relationships between plant–soil feedbacks and functional traits. *Journal of Ecology*, 109(9), 3411–3423. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13731>

- Xi, N., McCarthy-Neumann, S., Feng, J., Wu, H., Wang, W., & Semchenko, M. (2023). Light availability and plant shade tolerance modify plant–microbial interactions and feedbacks in subtropical trees. *New Phytologist*, 238(1), 393–404. <https://doi.org/10.1111/nph.18737>
- Xun, W., Yan, R., Ren, Y., Jin, D., Xiong, W., Zhang, G., Cui, Z., Xin, X., & Zhang, R. (2018). Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe. *Microbiome*, 6(1), 170. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0544-y>
- Yacine, Y., Kuřáková, E., in 't Zandt, D., Hadincová, V., Semerád, J., Cajthaml, T., & Münzbergová, Z. (2024). Between- versus within-species variation in plant–soil feedback relates to different functional traits, but exudate variability is involved at both scales. *Functional Ecology*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14548>

## Lisad

**Lisa 1. Eksperimendile eelnenud tunnuste ning eksperimendi jooksul mõõdetud tunnuste varieeruvus.** Karjamaalt mõõdetud tunnused: produktiivsus rohumaal (g) – primaarne produktiivsus, mida hinnati 50 x 50 cm ruudul; *B. media* õitsvate isendite tihedus – keskmine õitsvate *B. media* rametite arv 2 x 2 m ruudul (igal alal neli ruutu); *B. media* vegetatiivne tihedus – keskmine *B. media* rametite tihedus 25 x 25 cm ruudul (igal alal neli ruutu); liigirikkus – liigirikkus 25 x 25 cm ruudul (igal alal neli ruutu); võra avatus. Ülejäänud tunnused on mõõdetud antud eksperimendi käigus.

Tunnus	Keskmine	Maksimum	Miinumum
Produktiivsus rohumaalt (g)	14,2	36,4	0,83
<i>B. media</i> vegetatiivne tihedus	11,5	30,0	2,67
<i>B. media</i> õitsvate isendite tihedus	11,0	53,0	1,33
Liigirikkus	16,8	23,3	11,3
Võra avatus	64,9	91,3	1,55
Maapealne biomass katses (g)	9,04	15,0	6,07
Juurte mass (g)	4,34	6,98	2,05
Arbuskulite ohtrus (%)	1,05	6,0	0,0
AM seente kolonisatsioon (%)	22,3	31,0	6,0
MBC (mg/kg)	288,3	505,7	131,3
Varise lagunemine (%)	18,0	29,0	7,8
P (mg/kg)	2,38	2,87	1,84
N-NH <sub>4</sub> (mg/kg)	2,10	4,32	0,67
N-NO <sub>3</sub> (mg/kg)	0,097	0,50	0,0
Aminobutanaat (µgC/g mullas)	5,51	8,80	3,29
Tsüsteiin (µgC/g mullas)	7,03	9,21	5,65
Glükoos (µgC/g mullas)	2,83	3,48	2,34
Lüsiin (µgC/g mullas)	5,45	7,18	4,04
Õunhape (µgC/g mullas)	12,4	14,9	10,1
Oblikhape (µgC/g mullas)	9,98	13,5	8,30
Trehhaloos (µgC/g mullas)	2,54	2,85	2,20
Destilleeritud vesi (µgC/g mullas)	1,91	2,29	2,20

**Lisa 2. Juure biomasside vaheline tagasiside eri mõõdetud tunnuste puhul.** Juure tagasiside arvutati taime kuivmassi võrdlemisel a) kodu ja kontrollmullal kasvades (tagasiside kodu/kontroll); b) kodumullal ja mullal, mida kujundasid naabrusest, kuid teise majandamistüübiga rohumaalt pärit taimed (tagasiside kodus/naabruses); c) kodumullal ja mullal, mida kujundasid kaugel olevalt kuid samamoodi majandatud rohumaalt pärit taimed (tagasiside kodus/võõrsil). Aminobut – aminobutanaat/aminobutaanhape, Cys – tsüsteiin, Glu – glutamaat, Lys – lüsiin, Treh – trehhaloos, näidatud CO<sub>2</sub> eraldumine tunnis mulla kuivkaalu kohta. P – fosfaadi kättesaadavus mullas. MBC – mikroobne süsinik (C) mulla kuivkaalu kohta. Paksus kirjas on märgitud olulised ( $P < 0,05$ ) ning kaldkirjas marginaalselt mitteolulised seosed ( $0,1 > P > 0,05$ ).

	Juure tagasiside kodu/kontroll	Juure tagasiside kodus/naabruses	Juure tagasiside kodus/võõrsil
Produktiivsus rohumaal (g)	0,20	0,20	0,07
Võra avatus	0,26	0,33	0,10
Liigirikkus	0,17	0,20	0,01
<i>B. media</i> rametite arvukus	0,13	0,22	-0,38
<i>B. media</i> 2m	0,07	0,42	-0,14
Maapealne biomass (g) katses	0,28	0,16	<b>0,47</b>
Juurte mass (g)	0,23	0,03	0,43
P (mg/kg)	-0,25	-0,32	-0,21
N-NH <sub>4</sub> (mg/kg)	0,13	0,02	-0,07
N-NO <sub>3</sub> (mg/kg)	-0,03	-0,04	0,08
AM seente kolonisatsioon (%)	-0,22	-0,24	0,08
Arbuskulite ohtrus (%)	-0,25	-0,19	-0,23
Aminobut (µgC/g)	-0,18	-0,22	-0,32
Cys (µgC/g)	0,27	0,27	-0,02
Glu (µgC/g)	0,09	0,05	-0,32
Lys (µgC/g)	-0,17	-0,16	-0,19
Õunhape (µgC/g)	-0,08	-0,40	-0,19
Oblikhape (µgC/g)	0,21	-0,03	-0,05
Treh (µgC/g)	0,08	-0,13	-0,15
Vesi (µgC/g)	0,23	-0,19	0,07
MBC (mg/kg)	0,32	0,14	0,14
Varise lagunemine (%)	-0,26	-0,37	0,16

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

Mina, Piia Kängsep,

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

„Taimede ja mulla vaheline tagasiside koosluste ja populatsioonide kujundajana“, mille juhendaja on Marina Semtšenko,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Piia Kängsep*

**22.05.2024**