TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND
TAIMEÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Piia Kängsep

MAAKASUTUSE INTENSIIVISTUMISE MÕJU TAIM-MULD TAGASISIDELE

Magistritöö (30 EAP)
Bioloogia ja ökoinnovatsioon

Juhendajad: prof. Marina Semtšenko,
PhD Siim-Kaarel Sepp

TARTU 2026

Infoleht

Maakasutuse intensiivistumise mõju taim-muld tagasisidele

Maakasutuse intensiivistumise ja kliimamuutuste koosmõju taimede ja mulla vahelistele interaktsioonidele on vähe uuritud ning nende interaktsioonide evolutsiooniline taust on jäänud suuresti tähelepanuta. Selles töös uurisin väetamise ja põua mõju taimede ja mulla vahelisele tagasisidele eri majandamisintensiivsusega rohumaadelt pärit kahe kõrrelise liigi ja mullakoosluste korral. Mullakooslused avaldasid üldjuhul negatiivset mõju taimekasvule, kuid negatiivse mõju ulatus sõltus taime ja mulla päritolust ning väetamise ja põua pärandmõjust. Vill-mesihein, olles kiirema kasvustrateegiaga, reageeris majandamisrežiimile ja mikrobioomi mõjule tugevamalt kui aeglasema kasvuga harilik sugapea. Eelnev põud muutis mullatingimusi mõlema liigi kasvuks soodsamaks, eriti intensiivse majandamise tingimustes. Rohumaade väetamine ja põuaperioodid loovad sobilikke tingimusi taimede domineerimiseks, mis võivad pärssida liikide kooseksisteerimist.

Märksõnad: maakasutus, väetamine, põud, taim-muld tagasiside, vill-mesihein, harilik sugapea
CERCS kood: B270 Taimeökoloogia

Land-use intensification effect on plant-soil feedback

The combined effects of land-use intensification and climate change on plant–soil interactions are still poorly understood, and the evolutionary background of these interactions remains largely unexplored. In this thesis, I investigated the effect of drought and fertilisation on plant–soil feedbacks involving plants and soils originating from grasslands with different management intensities. Two common grass species, *Holcus lanatus* and *Cynosurus cristatus*, were used as representatives of fast and slow growth strategies. Plant-soil feedback was generally negative but varied depending on plant and soil origin, as well as fertilisation and drought soil legacies. *Holcus*, being the faster-growing species, responded more strongly to management regime and microbiome effects than the slower-growing *Cynosurus*. Drought legacy generally enhanced the growth of both species, with stronger effects detected under intensive land use. Grassland fertilisation and increasing drought frequency create conditions that promote plant dominance, thereby supressing species coexistence.

Keywords: land-use, fertilisation, drought, plant-soil feedback, *Holcus lanatus*, *Cynosurus cristatus*
CERCS code: B270 Plant ecology

Sisukord

Infoleht 2

Sissejuhatus 5

1. Kirjanduse ülevaade 6

1.1. Globaalmuutused 6

1.2. Maakasutuse intensiivistumine 6

1.3. Taim-muld tagasiside 8

1.4. Kliimamuutuste ja maakasutuse intensiivistumise mõju taim-muld tagasisidele 10

1.5. Uurimustöö eesmärgid 13

2. Metoodika 15

2.1. Kujundamisfaas 15

2.2. Pärandmõju taim-muld tagasisidele 17

2.3. Andmeanalüüs 18

3. Tulemused 19

3.1. Taime päritolu mõju taime biomassile steriilsel mullal 19

3.2. Taim-muld tagasiside steriliseerimata mullal 20

3.3. Taim-muld tagasiside inokuleeritud mullal 23

4. Arutelu 25

4.1. Taime päritolu mõju taime biomassile steriilsel mullal 26

4.2. Mikrobioomi ja abiootiliste faktorite mõju taim-muld tagasisidele 27

4.3. Põua pärandmõju taim-muld tagasisidele 28

4.4. Inokuleeritud mullas leitud seosed 29

4.5. Järeldused 29

Kokkuvõte 31

Summary 33

Tänusõnad 35

Kirjanduse ülevaade 36

Lisad.....45

Lisa 1. Vill-mesiheina biomassi dispersioonanalüüsi tulemused steriilsel mullal kasvanud taimede andmete põhjal.....45

Lisa 2. Hariliku sugapea biomassi dispersioonanalüüsi tulemused steriilsel mullal kasvanud taimede andmete põhjal.....46

Lisa 3. Vill-mesiheina taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused steriliseerimata mullal kasvanud taimede andemete põhjal.....47

Lisa 4. Hariliku sugapea taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused steriliseerimata mullal kasvanud taimede andmete põhjal.....48

Lisa 5. Vill-mesiheina taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused inokulaadiga mullal kasvanud taimede andemete põhjal.....49

Lisa 6. Hariliku sugapea taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused inokulaadiga mullal kasvanud taimede andmete põhjal. 50

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.....51

Sissejuhatus

Maakasutuse intensiivistumine on viimase saja aasta jooksul oluliselt muutnud rohumaade majandamist, suurendades väetiste kasutust ja karjatamise ning niitmise sagedust ja intensiivsust. Intensiivsema majandamise tõttu on langenud rohumaade liigirikkus ja mitmekesisus (Gossner et al., 2016). Lisaks maakasutuse muutustele on sagenenud ka põuaperioodid, mis mõjutavad taimede ja mulla vahelisi interaktsioone (Veresoglou et al., 2022). Majandamise intensiivsus ja põuad võivad avaldada koosmõju taime elutegevusele, mis omakorda mõjutab mulla abiootilisi ja biootilisi tingimusi ning muudab seeläbi mulla tagasisidestatud interaktsiooni taimedega (Kulmatiski et al., 2008).

Maakasutuse intensiivistumise mõju taimedele ja mullakooslustele on põhjalikult uuritud, kuid seni on vähe käsitletud selle mõju rohumaade talitlusele sagenevate põudade tingimustes. Lisaks pole uuritud intensiivse majandamise evolutsioonilist mõju taimepopulatsioonidele. Mõju esinemine on aga tõenäoline, arvestades et intensiivset majandamist on praktiseeritud juba aastakümnete jooksul. Erineva majandamisintensiivsuse ja põua mõju taimede ja mulla vahelistele interaktsioonidele võimaldab välja selgitada, mis rolli mängib mulla mikrobioom liigirikaste koosluste püsimises traditsioonilise majandamise puhul ning milliseks kujunevad tulevased kooslused jätkuva intensiivse majandamise ja kliimamuutuste koosmõjul.

Käesoleva uurimustöö eesmärgiks oli selgitada, kuidas väetamine ja põud kujundavad taim-muld tagasisidet erineva majandamise intensiivsusega kohastunud taimede ja mullakoosluste puhul.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1. Globaalmuutused

Mittetaastuva energia kasutamise, maakasutuse muutuste, eluviisi, tarbimiskultuuri ning tootmise tõttu on õhku paisatud kasvuhoonegaaside kogus kasvanud ning endiselt tõusuteel (*AR6 Synthesis Report*, 2023). Kasvuhoonegaaside koguste suurenemine atmosfääris on üks kliimamuutuste põhjuseid, mis toob endaga kaasa kuumalaineid ning ekstreemsete ilmastikusündmuste sagenemist (Rawat et al., 2023). Sajaviiekümne viimase aastaga on Maa soojenenud 1,1 °C võrra (*AR6 Synthesis Report*, 2023) ning mudelid ennustavad, et temperatuuri tõus ja kuumalained mõjutavad aina suuremaid alu ning kestavad üha kauem (Bouabdelli et al., 2022). Põud on üks sagenevatest ilmastikuekstreemsustest, mis avaldab järjest suuremat survet nii taimede kui mullamikroobide kooslustele (Xu et al., 2019). Põua mõju sõltub nii ökosüsteemide klimaatilisest päritolust kui ka lokaalsest maakasutuse intensiivsusest (de Vries et al., 2012). Intensiivne rohumaade majandamine häirib toitainete voogusid taimede ja mullaorganismide vahel (Chomel et al., 2022). Rohumaade intensiivne majandamine soodustab põua korral vähemstabiilseid bakterite poolt domineeritud kooslusi stabiilsematele seente poolt domineeritud kooslustele (Lavallee et al., 2024).

1.2. Maakasutuse intensiivistumine

Viimase saja aasta jooksul on toimunud palju muutusi maakasutuses, kaasa arvatud intensiivistumine. Muutused maakasutuse tüübis on viimastel aastatel aeglustunud (välja arvatud troopikas), kuid maakasutuse intensiivistumine on järjest jõudsam (Kastner et al., 2022). Inimmõju maakasutusele väljendub üha suuremates saakides, kuid ka elurikkuse kadumises (Allan et al., 2015; Kastner et al., 2022). Nii kõrgemate väetamisnormide, herbitsiidide ja pestitsiidide kasutamise kui ka saagikoristuse tihenemisega langeb liigiline mitmekesisus (Allan et al., 2015; Gossner et al., 2016). Liigilise mitmekesisuse vaesustumist on leitud nii maapealsetes kui ka maa-alustes süsteemides, nii taimede, loomade, seente, bakterite kui ka selgrootute seas (Gossner et al., 2016).

Nii orgaaniline kui ka anorgaaniline väetis suurendab taimede biomassi (Shi et al., 2024). Lämmastik, fosfor ja kaalium kui väetiste põhikomponendid on taimede põhitoitained (Adekiya et al., 2020). Väetamine soodustab taimede kasvu ning võib seda teha pea poole võrra (Shi et al., 2024). Anorgaanilisel ja orgaanilisel väetamisel on taimedele ja kooslustele erinevad mõjud. Orgaaniline väetamine suurendab peamiselt orgaanilise materjali osakaalu, lämmastiku

(N), fosfori (P), kaaliumi (K), kaltsiumi ja magneesiumi sisaldust mullas ja muude keemiliste elementide osakaalu ning on varieeruva koostisosade sisaldusega (Shi et al., 2024). Seevastu anorgaanilised, peamiselt NPK väetised, on puhtad ning kontrollitud lämmastiku, fosfori ja kaaliumi osakaaluga (Shi et al., 2024). Lisaks taimede biomassi suurendamisele on väetamisel mõju ka teistele biootilistele faktoritele. Rohumaadel mõjutab väetamine nii taimede liigirikkust kui ka kooseksisteerivate liikide koosseisu (Muehleisen et al., 2023; Pan et al., 2014; Pierik et al., 2011; Shi et al., 2024). Rohkete ressursside tõttu hakkab toimuma tugevam valguskonkurents: edukamad, kõrgemakasvulised taimeliigid domineerivad, mattes aeglasemad, madalamakasvulised taimeliigid (Hautier et al., 2009). Pierik et al. (2011) leidsid pikaajalise väetamiskatsega, et esimese 25 aastaga rohumaa liigirikkus langes, kuid hakkas teatud perioodi järel jälle taastuma, asendudes kõrgema toitainesisaldusega kohastunud taimedega. Muehleisen et al. (2023) leidsid, et algse liigirikkuse kao ja sellele järgneva taastumise taga oli kõrge kolonisatsiooni ja väljasuremise määr.

Väetamisel ei ole mõju ainult taimede liigirikkusele ja mitmekesisusele. Kõrge lämmastikusisaldusega väetiste korral kuhjuvad mullas patogeenid ning kasulike mutualistlike mikroobide osakaal kahaneb (Wei et al., 2018). Pan et al. (2014) leidsid, et pikaaegse anorgaanilise väetamise mõjul muutus bakterite koosseis: toitainetevaesele keskkonnale kohastunud bakterirühmad asendusid toitainerikastele keskkondadele omastega. Kaitse ja kasvu vahelise lõivsuhte tõttu väheneb väetamise positiivne mõju taimekasvule, kuna see võib samaaegselt vähendada investeeringut kudede kaitsesse looduslike vaenlaste eest (He et al., 2022). Seega väetamine võib lühikesel ajaskaalal soodustada kiirekasvulisi liike ja fenotüüpe liigi sees. Pikemas perspektiivis ei pruugi intensiivse majandamisega kohastunud taimed olla kiirekasvulised (Tõnisson et al., 2026). Selle põhjuseks võib olla suurem patogeeni surve, mis soosib taimedes investeeringut kaitsesse, mitte kiiret kasvu.

Intensiivsele majandamisele on iseloomulik lisaks väetamisele ka intensiivsem karjatamine ja sagedam niitmine, millel on nii otsesed kui ka kaudsed mõjud keskkonnale. Karjatamist ja niitmist on palju kasutatud rohumaade taastamisel (Tälle et al., 2016), kuid kui majandamine intensiivistub, on sel taimede liigirikkusele ja mitmekesisusele negatiivne mõju (Cao et al., 2024; Gselman et al., 2022; Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018). Kariloomad mõjutavad keskkonda nii taimse biomassi ärasöömise, väljaheidetega väetamise ning mulla tallamise kui ka valikulise taimede söömisega (Lezama & Paruelo, 2016; Tälle et al., 2016). Eriti tugev surve on karjatamisel taimede maapealsele biomassile ning liigirikkusele kuivades keskkondades (Cao et al., 2024). Tihe niitmine muudab koosluse liigilist koosseisu, muutes liigirühmade

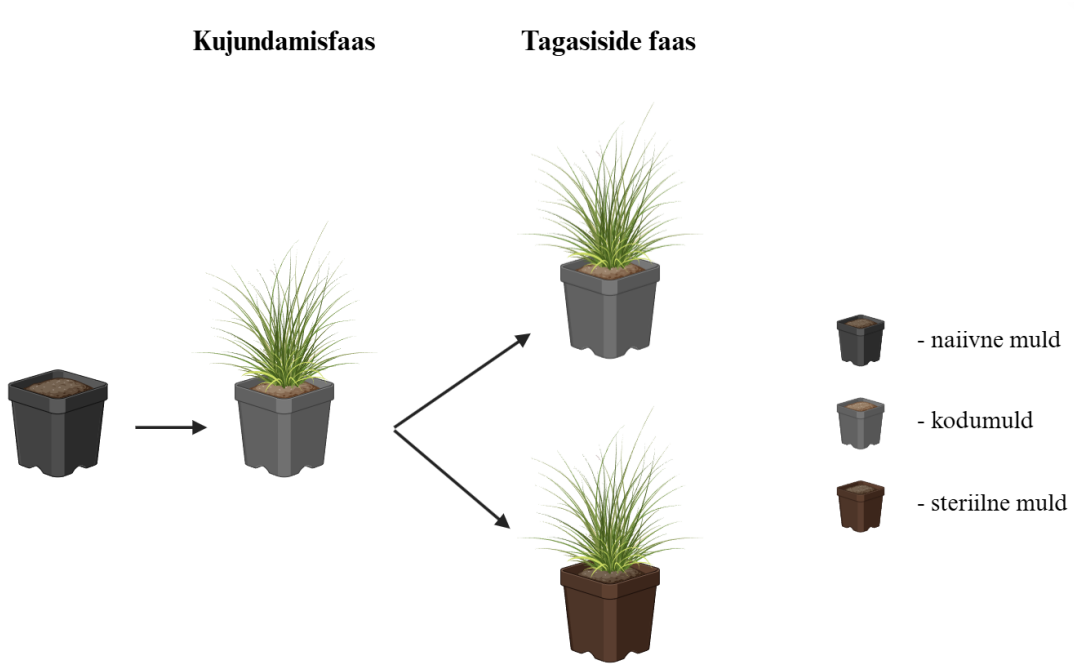
osakaale rohumaadel (Gselman et al., 2022; N. Hassan et al., 2023). Gselman et al. (2022) leidsid, et tihedama niitmise korral liblikõieliste ohtrus langes, kuid kõrreliste oma tõusis. Lisaks taimede maapealsele osale on karjatamisest puudutatud ka maa-alune süsteem, mõjutades nii taimi, mulda kui ka mullamikroobe (dos Santos et al., 2022). Ye et al. (2025) leidsid, et ülekarjatamine vähendas taimede ja mullamikroobide omavahelisi suhteid, lõhkudes mikroobide interaktsioone kooslustes, mis omakorda mõjutas toitainete ringlust. Intensiivne karjatamine (erinevalt niitmisest) vähendab oluliselt mulla süsiniku, lämmastiku ja fosfori sisaldust (Zhu et al., 2021), vähendades süsiniku ja lämmastiku osakaale nii mullas, taime maa-alustes osades, mikroobides kui ka mulla varises (*litter*) (Zhou et al., 2017).

1.3. Taim-muld tagasiside

Taimed mõjutavad oma elutegevusega ümbritsevat keskkonda. Mõjutusteks on nii eri toitainete omastamine mullast kui ka surnud biomass (varis) ja keskkonda eritatavad koostiselt mitmekesised orgaanilised ühendid, mida nimetatakse juureeritisteks (Chomel et al., 2016; Veen et al., 2019). Taimede mõjul muutunud mulla abiootilised tingimused ja mullaorganismide kooslused mõjutavad omakorda mulda asustavate taimede edasist kasvu, moodustades niinimetatud taim-muld tagasisidet (Chomel et al., 2016; Kulmatiski et al., 2008). Taimede ja mulla vaheline tagasiside toimub kaheetapiliselt: esimesena kujundab taim mulla endale omaseks ning järgmisena mõjutab kujundatud muld taime edasist kasvu (Bever et al., 1997). Taimede ja mulla vaheline tagasiside varieerub positiivsest negatiivseni, olles taimede kasvu ja kohasust soodustav või hoopiski pärssiv (van der Putten et al., 2013). Taimede kohasust vähendavateks faktoriteks on nii mullatoitainete ammendumine kui ka mulda kuhjunud patogeenid (van der Putten et al., 2013). Selline negatiivne taim-muld tagasiside soodustab paljude eri liikide või genotüüpide kooseksisteerimist, pidurdades ühe liigi domineerimist süsteemis (Bonanomi et al., 2005). Seevastu positiivne tagasiside soodustab taimede kasvu ja kohasust oma kodumullal (Bever et al., 1997; van der Putten et al., 2013). Positiivne tagasiside tekib peamiselt tänu mutualistlikele suhetele, näiteks koostööle mükoriisat moodustavate seentega või lämmastikku siduvate bakteritega (Ke et al., 2015; Štraus et al., 2024). Mükoriisat moodustavad seened vahendavad taimedele fosforit ja lämmastikku ning pakuvad ka kaitset, soodustades taimede kasvu (Buée et al., 2009).

Taimede ja mulla vaheline tagasiside toimib kooslustes nii liigisiseselt kui ka liikidevaheliselt. Liigisisese taim-muld tagasiside korral mõjutab taim oma tegevusega järglaste, rametite (iseseisev võsu oma juuresüsteemiga) või liigikaaslaste kasvu (van der Putten et al., 2013).

Liikidevahelise tagasiside puhul mõjutab taim oma elutegevusega teiste taimeliikide kasvu või kohasust (Kardol et al., 2007). Eri genotüüpide vastupidavus patogeenidele ning võimekus luua mutualistlikke suhteid varieerub liigisiseselt, luues erineva iseloomuga tagasiside (Ekroth et al., 2021; Ronsheim, 2016). Taim-muld tagasiside uurimiseks kasutatakse kaheetapilist katse ülesehitust (joonis 1): esiteks taimed kujundavad „naiivse“ mulla endale omaseks „kodumullaks“, mille järel kasvatatakse taimi enda poolt kujundatud ning steriliseeritud või mõne teise taimeliigi või genotüübi poolt kujundatud mullas (Bever et al., 1997). Esimest faasi nimetatakse kujundamisfaasiks (*conditioning phase*) ning teist tagasiside faasiks (*feedback phase*) (de Vries et al., 2023). Kujundamisfaasis istutatakse taimed „naiivsesse“ mulda, mille taimed muudavad endale omaseks (Bever et al., 1997). Tagasiside faasis kasvavad taimed eelnevalt kujundatud „kodumullas“, mis on sama liigi või genotüübi poolt kujundatud ning kontrolliks „võõras mullas“, mis on steriilne või mõne teise taimeliigi või genotüübi poolt kujundatud (Beals et al., 2020; Bever et al., 1997; Kulmatiski et al., 2008). Steriliseeritud mulla kontrolliks kasutamisel eristatakse kogubioota ja abiootiliste faktorite mõju koosluste tasemel taim-muld tagasiside uurimiseks, samas kui eri liikide poolt kujundatud muldade võrdlus uurib peremeesspetsiifiliste organismide või toitainete ammendumise mõju (Kulmatiski et al., 2008). Biootiliste ja abiootiliste mõjude testimiseks võib kasutada tagasiside faasis täielikult elusmulda, kus potis olevat mulda ei ole steriliseeritud (Kulmatiski et al., 2008). Mikroobikoosluste mõju eraldi uurimiseks kasutatakse aga tagasiside faasis kodumulda inokulaadina, kus taim kasvab steriliseeritud mullas, millele on lisatud murdosa (tüüpiliselt 5–30%) elusat kodumulda (Guo et al., 2025). Taim-muld tagasiside on tüüpiliselt arvutatud kui logaritmitud suhe taime biomassist kodumullas kasvades ja steriliseeritud või võõras mullas kasvades (Bever et al., 1997). Kui taim-muld tagasiside indeks on negatiivse märgiga, on mulla ja taime vaheline suhe negatiivse iseloomuga taime kasvule, samas kui positiivsed väärtused viitavad mutualistlikele suhetele. On võimalik ka neutraalne tagasiside, kui taimed ei mõjuta mullatingimusi piisavalt olulisel määral, et avaldada mõju edasisele taimede kasvule.



Joonis 1. Taim-muld tagasiside uurimine kaheetapilise süsteemiga. Taimed istutatakse „naiivsesse“ mulda, mille nad muudavad kujundamisfaasis endale omaseks. Tagasiside faasis kasvavad taimed eelnevalt kujundatud kodumullas ning kontrolliks steriilses mullas. Taimede ja mulla vahelise tagasiside vastuse saamiseks võrreldakse taimede produktsiooni kodumullas ja steriilses mullas kasvades. Joonis on loodud BioRender.com.

1.4. Kliimamuutuste ja maakasutuse intensiivistumise mõju taim-muld tagasisidele

Kliimamuutused võivad oluliselt mõjutada taimede ja mullaorganismide vahelisi interaktsioone ning taim-muld tagasiside mõju isenditele, kooslustele ja ökosüsteemidele (Veresoglou et al., 2022). Põua mõju mullamikroobidele on pikaaegne ning lisaks ilmastikuoludele vahendatud ka taimede poolt (K. Hassan et al., 2021; Oram et al., 2025). Oram et al. (2025) leidsid, et põua intensiivsuse suurenemisega muutusid bakterite ja seente osakaalud muldades, põuast taastudes hakkasid esimesena kasvama kiirekasvulised taimed, mõjutades omakorda valitseva mullamikroobi koosseisu. Põua pärandmõjuga (*legacy effect*) mullad ja taimed võivad olla nii positiivsema kui ka negatiivsema taim-muld tagasisidega võrreldes niiske keskkonna pärandmõjuga (de Vries et al., 2023). K. Hassan et al. (2022) leidsid, et põuatingimustes kasvasid taimed mõne teise taime poolt kujundatud mullas paremini kui oma kodumullas. Autorid leidsid, et põuatingimused suurendasid taimi parasiteerivate nematoodide rikkust, mis võis olla negatiivse taim-muld tagasiside põhjuseks (K. Hassan et al., 2022). Jing et al. (2026) leidsid, et seen patogeenirikkad mullad vähendasid taimede põuataluvust võrreldes patogeenivaeste muldadega. Seega võivad taimed olla põuatingimustes

patogeenidele vastuvõtlikumad. de Vries et al. (2023) seevastu leidsid, et korduvate põudade korral muutub taim-muld tagasiside positiivsemaks. Positiivsema tagasiside põhjuseks võib olla patogeenirohkuse kahanemine ning mutualistlike interaktsioonide suurenemine (Corcobado et al., 2014; van der Putten et al., 2016). Patogeenid eelistavad peamiselt niisket keskkonda, seega võib põuaperioodil nende arvukus langeda (Corcobado et al., 2014). Positiivsema tagasiside võib anda ka taimede kasvamine põua pärandmõjuga keskkonnas, kus taimed ja mullamikroobid on juba eelnevalt põua koos läbinud ning kohastunud vastavatele tingimustele (de Vries et al., 2023). Samas võib põuaperioodi lõppedes põuast taastumisel patogeenide ohtrus jääda samale tasemele või hoopiski kiiresti taastuda (de Vries et al., 2023). Taimed võivad luua kaitset patogeenide vastu, tõstes H_2O_2 kontsentratsiooni lehtedes või eritades mulda sekundaarseid metaboliite, soodustamaks assotsiatsioone kasulike mutualistlike mullamikroobidega (Hatmi et al., 2015; Williams & de Vries, 2020). Valliere & Allen (2016) leidsid, et põud võib soodustada mükoriissete seente kolonisatsiooni. Seega on põua mõju taimede ja mulla vahelistele interaktsioonidele erinev ning sõltub konkreetsest olukorrast ja tingimustest.

Senised uuringud on näidanud, et ka väetamisel on erinevad – kohati vastupidised – mõjud taim-muld tagasisidele (Smith-Ramesh & Reynolds, 2017). Ühelt poolt võib väetamine soodustada, teisalt pärssida taimede kasvu. Väetamine soodustab taimede kasvu, vähendades toitainete puudusest tulenevat stressi (in ’t Zandt et al., 2019). Kos et al. (2015) leidsid, et väetamisega suurenes taimne produktsioon ning tugevnes vastupanuvõime patogeenide suhtes, muutes tagasisidet positiivsemaks. Mursinoff & Tack (2017) leidsid, et „kodumulla“ organismid aitasid taimedel tagada kaitset patogeenide vastu, luues positiivsemat taim-muld tagasisidet. „Kodumullas“ võivad patogeenid aga ka olla kohastunud seal elavatele taime genotüüpidele, mõjutades taimede kasvu või kohasust negatiivselt (Semchenko et al., 2022). Wei et al. (2018) leidsid, et kõrge lämmastikusisaldus langetas kasulike mikroobide osakaalu mullas ning suurendas patogeenide oma, luues negatiivsemat tagasisidet. Corcoz et al. (2022) leidsid, et pikaaegse anorgaanilise väetamise puhul on koostöö mükoriisat moodustavate seentega nõrgem kui orgaanilise väetisega, kuna orgaanilise väetamise puhul vabanevad toitained mulda pikema aja jooksul. Seega on väetamise mõju taim-muld tagasisidele keeruline ning oleneb mitmetest samal ajal toimuvatest protsessidest (in ’t Zandt et al., 2019).

Karjatamine mõjutab taimede ja mulla vahelisi interaktsioone nii toitainete ringluse kiirenemise kui ka taimse biomassi ära söömisega (Chen et al., 2017). Karjatamata rohumaadel kasvavad taimed panustavad juurte biomassi rohkem kui karjatatud alade taimed (D. Wang &

Ding, 2024). Samas leidsid Lin et al. (2022), et ülekarjatamisel talletavad taimed toitaineid rohkem juurtes, et biomassi ärasöömisel kiiresti taastuda ning juurestikku suurendades omastada rohkem vett ja toitaineid. Karjatamise intensiivistumine suurendab mulla lämmastikusisaldust, aga ka patogeenide rohkust (Chen et al., 2017). Zhang et al. (2023) leidsid, et karjatamise intensiivistumisega langes mulla ülakihi mikroobse süsiniku ja lämmastiku sisaldus ning bakterite ja seente mitmekesisus. Mullamikroobide kooslusi mõjutas peamiselt taimne produktsioon, varise hulk ning mulla keemilised ja füüsikalised omadused (Zhang et al., 2023). Seni on leitud, et intensiivne majandamine on negatiivsema taim-muld tagasisidega kui traditsiooniline majandamine (Heinze et al., 2015; van der Putten et al., 2016; G. Wang et al., 2025). Heinze et al. (2015) leidsid, et majandamise intensiivistumisel on erinev mõju eri taimerühmadele: kõrreliste taim-muld tagasiside muutus positiivsemaks intensiivselt majandatud rohumaadel, samas kui rohundite taim-muld tagasiside oli neile soodsam traditsiooniliselt majandatud rohumaadel. Seega võib intensiivne majandamine soodustada kõrreliste domineerimist ning pärssida rohundite kasvu ja levikut mikroobsetele kooslustele mõjumise kaudu. Maakasutuse ja põua koosmõju taim-muld tagasisidele pole otseselt uuritud, kuid põua üldine negatiivne mõju taime ja mulla funktsioonidele on tugevam intensiivselt majandatud rohumaadel (Chomel et al., 2022). Traditsiooniline rohumaade majandamine, erinevalt intensiivsest majandamisest, puhverdab põua mõju tänu süsiniku suuremale allokatsioonile juurtesse ning mullaorganismidesse (Chomel et al., 2022).

Maakasutuse intensiivistumise ning põua koosmõju taimede ja mulla vahelistele interaktsioonidele koos evolutsioonilise taustaga on suuresti teadmata, kuid on ekstreemsete kliimaolude ning maakasutuse intensiivistumisega üha rohkem esilekerkiv küsimus. Kuigi maakasutuse mõju taimekooslustele on suhteliselt palju uuritud, on vähe tähelepanu pälvinud selle mõju liigisisestele protsessidele. Siiski näitavad mõned, et pikaajaline väetamine ja intensiivne majandamine põhjustavad päritavaid muutusi taimede tunnustes (Snaydon & Davies, 1982; Völler et al., 2013). Nende tööde põhjal võib eeldada, et väetamine peaks tekitama valikusurvet kiirema kasvu suunas. Kuigi seniuuritud tunnused pole otseselt seotud mullaprotsessidega, võib eeldada, et pikaajaline intensiivne majandamine põhjustab evolutsioonilisi muutusi ka taimede ja mullaorganismide vahelistes interaktsioonides, mis omakorda võib põhjustada muutusi taim-muld tagasisides. Evolutsioonilised muutused vastusena maakasutusele võivad seega mõjutada vastust kliimamuutustele, sealhulgas sagenevatele põudadele.

1.5. Uurimustöö eesmärgid

Oma töös uurisin väetamise ja põua koosmõju erineva intensiivsusega majandatud rohumaade taim-muld tagasisidele. Töös kasutasin mudelliikidena kõrrelisi harilik sugapea (*Cynosurus cristatus* L.) ning vill-mesihein (*Holcus lanatus* L.). Vill-mesihein on harilikust sugapeast suurema produktsiooni ning kiirema kasvuga, kuid mõlemad taimeliigid kasvavad saviliivakatel rohumaadel ja on põuatundlikud (Beddows, 1961; Lodge, 1959). Vill-mesihein kiirekasvulise liigina muutub intensiivse maakasutusega koosluses domineerivaks. Selle töö eesmärgiks oli testida, kas pikaajaline intensiivne majandamine põhjustas päritavaid muutusi uuritavate taimeliikide üldises kasvus ja interaktsioonides mullakooslustega. See määrab omakorda, kuidas taim-muld tagasiside muutub vastusena lühiajalisele väetamisele ja põuale katsetingimustes. Seniste uuringute põhjal püstitasin järgmised hüpoteesid.

1) Lühiajaline väetamine ja pikaajaline intensiivne majandamine loovad negatiivsemat taim-muld tagasisidet.

Väetamine nõrgestab taimedevahelist konkurentsi toitainete pärast, kuid muudab valguskonkurentsi intensiivsemaks, mis annab eelise kiirema kasvuga taimedele (Eskelinen et al., 2022; Hautier et al., 2009). Kasvu ja kaitse vahelise lõivsuhte tõttu võib lülitumine kiirele kasvule aga muuta taimi patogeenidele vastuvõtlikumaks. Lisaks nõrgestab väetamine koostöö vajadust mükoriisat moodustavate seentega ja parandab taimekudede kvaliteeti patogeenidele, põhjustades üldist nihet mulla mikrobioomis mutualistide domineerimisest patogeenide domineerimisele (Lekberg et al., 2021; Wei et al., 2018). Sellistes tingimustes peaks taimede ja mullamikroobide vaheline tagasiside muutuma negatiivsemaks, seda nii vastusena otsesele väetamisele kui ka kohastumusliku vastusena pikaajalisele intensiivsele majandamisele. Viimane peaks väljenduma selles, et intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimed ja mullakooslused peaks samuti tekitama negatiivsemat tagasisidet võrreldes traditsiooniliselt majandatud päritolu taimede ja mullakooslustega.

2) Põud võib muuta taim-muld tagasisidet mõlemas suunas, sõltuvalt sellest, kas põud eeskätt surub patogeenide levikut alla otsese mõjuna või teeb taimed patogeenidele vastuvõtlikumaks.

Põud võib taimede ja mullaorganismide vahelisi interaktsioone mõjutada otse ja kaudselt (de Vries et al., 2023). Mullakeskkonna niiskusetaseme langemine mõjutab patogeene negatiivselt, kuna viimased eelistavad niiskeid keskkondi (Corcobado et al., 2014). Patogeenide taseme langus võib luua positiivsemat taim-muld tagasisidet. Samas loovad põuatingimused

ebasoodsaid tingimusi ka taimedele, mistõttu taim võib muutuda patogeenidele vastuvõtlikumaks, luues negatiivsemat taim-muld tagasisidet.

3) Põua mõju taim-muld tagasisidele on tugevam väetatud tingimustes ja intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimede ja mulla puhul.

Intensiivselt majandatud rohumaade mullakooslused on bakterite domineeritud ning suurema patogeenide, mutualistide suhtega (Corcoz et al., 2022; Wardle et al., 2004; Wei et al., 2018). Intensiivselt majandatud rohumaade taimed on kiiremakasvulised (Shi et al., 2024), panustades kasvu rohkem kui kaitsesse (He et al., 2022). Sellise strateegiaga taimed ja mullakooslused peaksid olema ka madalama stressitaluvusega ehk suurema põuatundlikkusega, mis omakorda võib soodustada negatiivsemat taim-muld tagasisidet.

Katseks kasutasin kuuelt intensiivselt ja kuuelt traditsiooniliselt majandatud rohumaalt kogutud taimi ja muldi. Mullad olid peale kogumist läbinud kujundamisfaasi, mille jooksul eri majandamisviisidega rohumaadelt pärit taimede ja muldade kombinatsioonid kogesid eri väetamise ja põua töötlusi. Tagasiside faasis kasvatasin eri päritoluga taimi kujundamisfaasi läbinud muldadel, millest osa steriliseeriti, loomaks erineva elusmulla ja steriliseeritud mulla osakaaluga kombinatsioone. Täpsemalt kasvatasin taimi a) steriliseeritud mullal kontrolliks, b) steriliseerimata mullal, leidmaks eri biootiliste ja abiootiliste komponentide mõju taimekasvule ja c) inokuleeritud mullal, leidmaks spetsiifiliselt mulla mikroobikoosluste mõju taimekasvule.

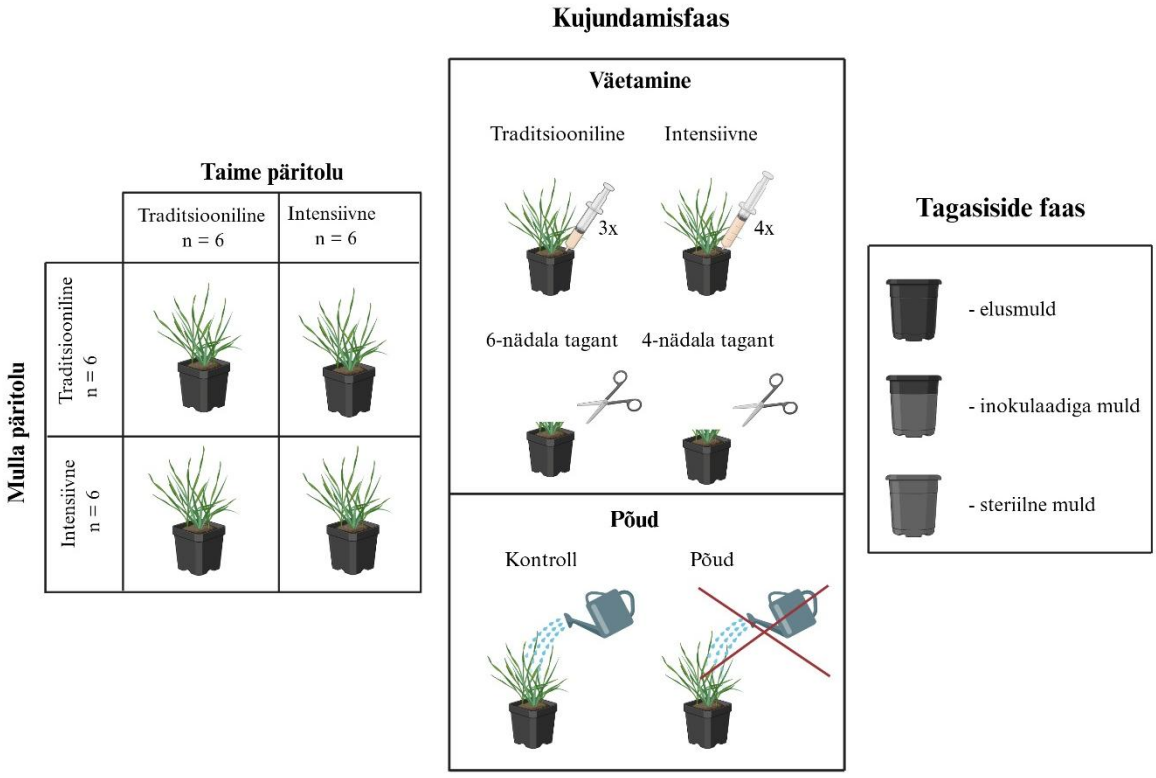
2. Metoodika

Töö katselises pooles olid vaatluse all liigid harilik sugapea (*Cynosurus cristatus* L.) ja vill-mesihein (*Holcus lanatus* L.). Harilik sugapea on kuni 25 cm kõrgune mitmeaastane Briti saartel levinud kõrreline, mille ohtrus langeb intensiivse majandamise korral (Lodge, 1959). Vill-mesihein on 20-100 cm kõrgune Lääne- ja Lõuna-Euroopas laialt levinud mitmeaastane kõrreline, mis toodab palju seemneid ning võib hilise niitmise ja väetamise korral muutuda rohumaadel domineerivaks liigiks (Beddows, 1961). Vill-mesihein moodustab pindmisi juuri, mis võib teda muuta põua suhtes tundlikumaks (Beddows, 1961). Katses kasutatud taimed ja muld pärinevad Suurbritannias Yorkshire Dales'i rahvuspargis paiknevatelt kahte eri tüüpi rohumaadelt: intensiivselt ja traditsiooniliselt majandatud. Intensiivselt majandatud rohumaadele on lisatud kuni 100 kilogrammi lämmastikku hektari kohta aastas (edaspidi kg·N/ha) ning majandatud kuni 1,5 loomühikuga hektari kohta. Traditsiooniliselt majandatud rohumaadele on lisatud kuni 25 kg·N/ha aastas ning majandatud kuni ühe loomühikuga hektari kohta.

2.1. Kujundamisfaas

Kujundamisfaasis kombineeriti neli töötlust (joonis 2): 1) väetamise töötlus (kaks taset: madal või kõrge); 2) põuatöötlus (kaks taset: pidevalt niiske või põuaperioodiga); 3) mullakoosluse päritolu (kaks taset: traditsiooniliselt või intensiivselt majandatud rohumaa); 4) taimekoosluse päritolu (kaks taset: traditsiooniliselt või intensiivselt majandatud rohumaa). Iga peatöötluse kombinatsiooni kohta oli katses 2 kordust (2 potti). Kokku oli katses 2 väetamistöötlust, 2 põuatöötlust, 2 mullatöötlust, 2 taime päritolu ja 6 rohumaapaari, mis tegi kokku 96 potti.

Taimede seemned koguti 2023. aastal ning muld 2024. aasta augustis kaheteistkümnelt rohumaalt: kuuelt traditsiooniliselt ja kuuelt intensiivselt majandatud rohumaalt. Kogutud seemned puhastati ning tehti idandamiskatse – seemned steriliseeriti ning seejärel külvati autoklaavitud niiskesse liiva. Külvatud seemned kasvasid kasvukambrites 23 °C ja 60% mulla veehoiuvõime tasemel ning valgusrežiimil 16 tundi valgust ja 8 tundi pimedust. Idandamiskatsete tulemuste põhjal külvati erinevate liikide seemned vastavalt idanemiskiirusele nii, et kõik idandid oleksid katse alguseks sama suured. Idandid istutati inokuleeritud muldadega kolmeliitristesse pottidesse, millest 10% oli rohumaade elusmuld ning ülejäänud gammakiirgusega steriliseeritud mullasegu (doos > 20 Gy) – 26,7% liiv ja 73,3% muld.



Joonis 2. Taim-muld tagasiside kujundamis- ja tagasiside faasi ülesehitus. Taimede ja mulla vahelist tagasisidet uurisin kuuel rohumaapaaril, millest pooled olid intensiivselt ning pooled traditsiooniliselt majandatud. Kujundamisfaasis läbisid taimed väetamise ja põua töötluse. Väetamistöötluses jäljendati rohumaade intensiivset ja traditsioonilist majandamist: traditsioonilise majandamise jäljendamiseks lisati kolm korda 27 ml NPK lahust ning biomassi lõigati iga kuue nädala tagant; intensiivse majandamise jäljendamiseks lisati neli korda 80 ml NPK lahust ning biomassi lõigati iga nelja nädala tagant. Põua töötluses olid kontrollpotid niisked kogu katse kestel ning põuapotid kogesid vähendatud niiskustaset kolme nädala jooksul. Tagasiside faasis kasutati kujundamisfaasi läbinud muldi, millest osa steriliseeriti. Tagasiside faasis oli kolm mullatöötlust: 1) elusmuld – steriliseerimata kujundatud muld, 2) inokulaadiga muld – suurem osa mullast oli steriliseeritud ning murdosa jäeti elusmullana, 3) steriilne muld – gammakiirgusega steriliseeritud muld. Joonis on loodud BioRender.com.

Taimekooslustesse istutati neli lõhnava maarjaheina *(Anthoxantum odoratum* L.*),* neli villmesiheina *(Holcus lanatus)* ja neli hariliku sugapea (*Cynosurus cristatus*) idandit. Taimed kasvasid vastavates pottides kuus kuud, mille jooksul tehti väetamis- ja põuakatse. Väetamiskatset alustati kaks kuud peale idandite istutamist. Väetamiskatses jäljendati rohumaade majandamistüüpe – traditsioonilise majandamise puhul väetati 25 kg·N/ha aastas ning jäljendati karjatamiskoormust, lõigates taimi iga kuue nädala tagant; intensiivse majandamise puhul said taimed 100 kg·N/ha aasta kohta ning taimi lõigati iga nelja nädala tagant. Segaduste vältimiseks kutsume seda töötlust edaspidi lihtsalt väetamiseks, et eristada seda lühiajalist töötlust pikaajalisest tegelikust majandamisest (taimede või mulla päritolu). Põuakatse viidi läbi taimede kasvu viiendal kuul. Enne põua algust niisutati kõik potid 80%

veehoiuvõimeni. Vastavat veehoiuvõimet säilitati kontrollpottide puhul läbi katse. Põuda kogevate pottide puhul potte ei kastetud kuni nende niiskustase langes kuni 35% veehoiuvõimest, mille järel hoiti niiskustase sel tasemel kastes potte igal teisel päeval. Põuakatse kestis kokku kolm nädalat, mille järel kõik potid niisutati taas 80% veehoiuvõimeni. Põuast taastumise periood kestis kaks nädalat, misjärel lõpetati katse ning koguti taimede maapealne biomass ning juure- ja mullaproovid.

2.2. Pärandmõju taim-muld tagasisidele

Pärast kujundamisfaasi tegin uue katse, kus hindasin eri kujundamisfaasi – mulla päritolu, taime päritolu, väetamise ja põua töötlused – töötlustest kogutud mulla mõju taime kasvule. 2023. aastal kogutud seemned puhastasin ning steriliseerisin Cl_2 gaasiga (NaOCl + 2HCl) õhukindlalt suletud anumas ühe tunni jooksul (Lindsey et al., 2017). Seejärel õhutasin seemneid 3 tundi tõmbekapi all. Seemneid idandasin autoklaavitud liivas (0,6–2 mm) kasvukambris 23 °C, 60% veehoiuvõime niiskusastmel ning valgusrežiimil 16:8 (16 h valgust : 8 h pimedust). Hariliku sugapea külvasin vill-mesiheinast nädal aega varem, et idandid oleksid istutamishetkeks sama suured. Taimed istutasin 0,5 l pottidesse, mille põhjas oli paber, 50 g killustikku ja 450 g mulda. Iga kujundamisfaasist pärit muld oli esindatud tagasiside faasis kolmes mullatöötluses, mis erinesid steriilse ja elusmulla osakaalu poolest. Steriilse mullaga töötluses oli potis 450 g steriliseeritud kujundamisfaasi läbinud mulda. Inokulaadiga töötluses sisaldas pott 400 g steriilset ja 50 g steriliseerimata kujundamisfaasi läbinud mulda. Elusmullaga töötluses sisaldasid potid 450 g kujundamisfaasi läbinud ja steriliseerimata mulda. Mullad steriliseeriti gammakiirgusega (doos > 20 Gy). Enne istutamist kastsin steriliseeritud ja inokulaadiga potte rohkema veega, et uhtuda välja steriliseerimisega lisandunud toitained (McNamara et al., 2003). Iga kujundamisfaasi läbinud pott oli esindatud kolmes korduses – elus, inokulaadiga ning steriliseeritud mullaga – ehk kokku oli katses 288 potti (joonis 2). Igasse potti istutasin ühe hariliku sugapea ja ühe vill-mesiheina idandi nii, et idandite päritolu langes kokku kujundamisfaasis selles mullas kasvanud taimede päritoluga. Seega antud katses jäljendasime eri majandamisviisidega rohumaid, kus taimed kasvasid kahes põlvkonnas ning esimese põlvkonna taimed said mõjutada teise põlvkonna taimede kasvu läbi muutuste mullatingimustes koosmõjus erineva väetamise ja põua pärandmõjuga. Nädala jooksul asendasin surnud idandid uutega. Taimed kasvasid kaheksa nädalat kasvuhoones, mille järel pesime taimed mullast puhtaks, eraldades taimse biomassi. Pestud taimed kuivatasime 40 °C juures kuni kuivkaal enam ei muutunud. Kuivatatud taimed eraldasin maapealseks ja maa-aluseks biomassiks ning kaalusin.

2.3. Andmeanalüüs

Kogu statistilise andmetöötluse viisin läbi programmeerimiskeeles R (Team, 2024), kasutades integreeritud arenduskeskkonda Rstudio (Posit, 2025). Testimaks, kas intensiivse majandamisega kohastunud taimed on kiiremakasvulised ja kas nende kasvupotentsiaal avaldub eri töötlustes mullamikrobioomi puudumisel, mõõtsin hariliku sugapea ja vill-mesiheina biomassi steriilse mulla töötluses. Taimede ja mulla vahelise tagasiside hindamiseks arvutasin kahte tüüpi taim-muld tagasiside: 1) tagasiside, mis võtab arvesse nii abiootiliste tingimuste kui ka mikroobikoosluste muutusi vastusena töötlustele – ln(biomass elusmullas/biomass vastava töötluste kombinatsiooni steriliseeritud mullas), 2) tagasiside, mis hindab ainult mikrobioomi mõju, hoides abiootilised tingimused samasugusena – ln(biomass inokulaadiga mullas/biomass vastava töötluste kombinatsiooniga).

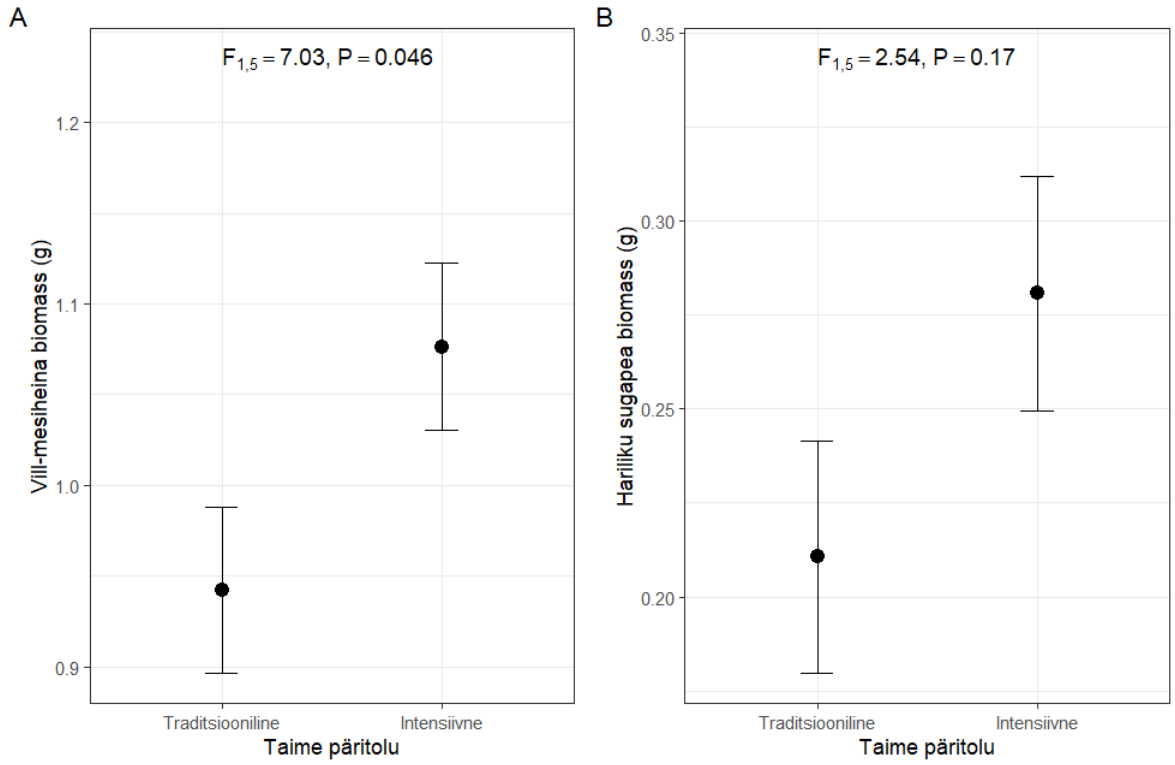
Hindamaks biomassi erinevusi steriilsel mullal ja kahe taim-muld tagasiside indeksi erinevusi töötluste vahel, sobitasin andmestikule üldistatud lineaarsed segamõjudega mudelid (*Generalized Linear Mixed effects Model*) kasutades funktsiooni lmer R paketist lme4 (Bates et al., 2015), kus fikseeritud faktoriteks olid väetamise pärandmõju, põua pärandmõju, taime päritolu ja mulla päritolu ning kõik interaktsioonid nende faktorite vahel. Hariliku sugapea ja vill-mesiheina vastuseid töötlustele hindasin eraldi mudelitega. Juhuslike faktoritena oli mudelisse lisatud hierarhiliselt kõrgemal tasemel rohumaade paar (kokku oli katses kuus rohumaade paari kontrastsete majandamisviisidega) ning madalamal tasemel rohumaa identiteet. Mudeli sõltuvaks tunnuseks oli kas vill-mesiheina või hariliku sugapea ln-transformeeritud biomass või üks arvutatud tagasisideindeksitest. Mudeli jääkide normaaljaotust hindasin visuaalselt kvantiil-kvantiil graafikuga (*Quantile-Quantile plot*) ning dispersioonide erinevusi testisin Levene'i testiga. Pea- ja koosmõjude statistilise olulisuse hindamiseks kasutasin funktsiooni anova.lmer paketist lme4. Koosmõjude hinnanguliste marginaalkeskmiste leidmiseks kasutasin funktsiooni emmeans R paketist emmeans (Lenth et al., 2025). Keskmiste paari kaupa posthoc võrdluseks kasutasin t-testi või Sidak testi kasutades funktsiooni cld R paketist multcomp (Hothorn et al., 2008). Andmete visualiseerimiseks kasutasin paketti ggplot2 (Wickham, 2016).

Programmeerimiskeele ja teksti sujuvamaks loomisel kasutasin tekstiroboti Microsoft Copilot (2026) abi.

3. Tulemused

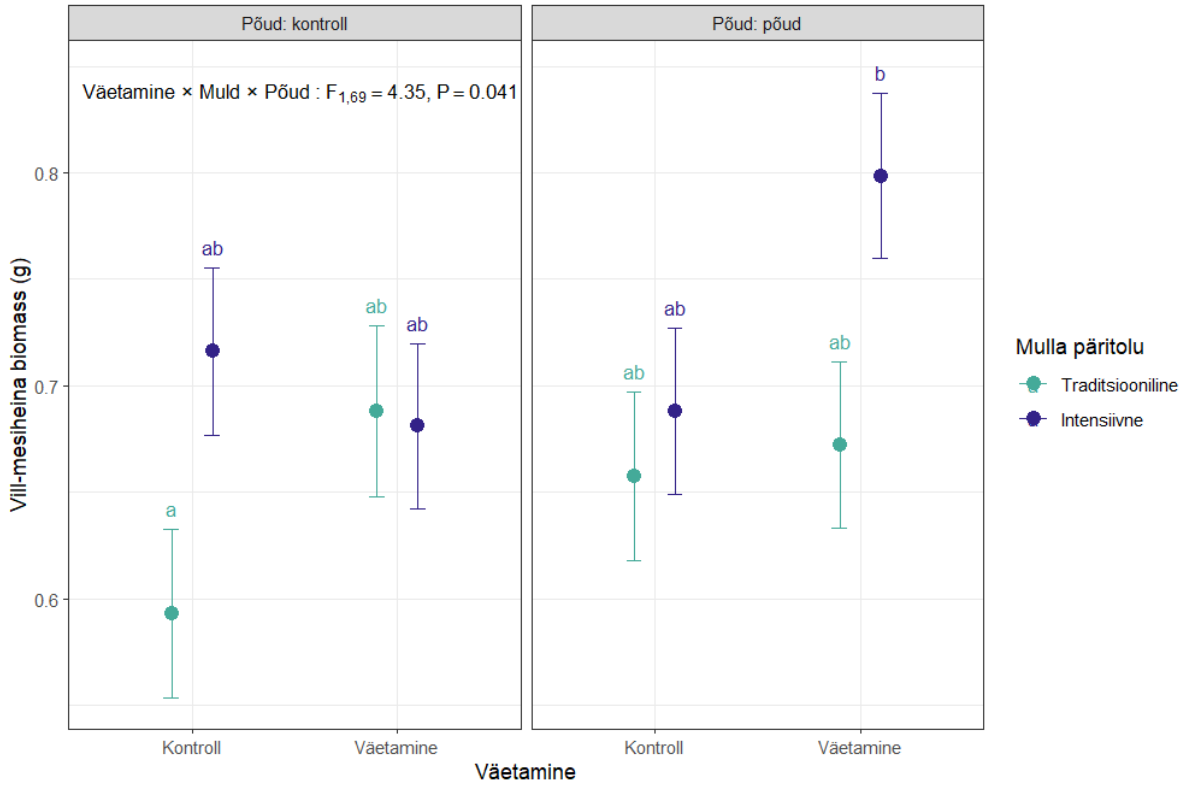
3.1. Taime päritolu mõju taime biomassile steriilsel mullal

Steriilsel mullal kasvades saavutasid intensiivselt majandatud päritoluga vill-mesiheina taimed suurema biomassi kui traditsioonilise majandamise päritoluga taimed (P = 0,046; $F_{1, 5}$ = 7,03; joonis 3A; lisa 1). Lisaks mõjutas taime kasvu ka mulla päritolu: steriilsel mullal kasvades oli vill-mesihein intensiivselt majandatud päritoluga muldadel kiiremakasvulisem kui traditsiooniliselt majandatud päritoluga muldadel, kuid erinevus esines ainult väetamata ja niiske pärandmõjuga keskkonnas või väetatud ja põuatingimuste pärandmõjuga keskkonnas (P = 0,041; $F_{1, 69}$ = 4,35; joonis 4; lisa 1). Teistes töötluste kombinatsioonides oli vill-mesiheina kasv vahepealne (joonis 4). Steriilsel mullal kasvades puudus taime päritolul statistiliselt oluline mõju hariliku sugapea kasvule, kuid trend oli sarnane vill-mesiheinale – traditsioonilise majandamise päritoluga taimed olid väiksema biomassiga kui intensiivse majandamise päritoluga sugapea taimed (P = 0,17; $F_{1, 5}$ = 2,54; joonis 3B; lisa 2).



Joonis 3. Vill-mesiheina ja hariliku sugapea kuivmass sõltuvalt taime päritolust. Paneelil A on kujutatud vill-mesiheina kuivmass sõltuvalt taime päritolust (traditsiooniline, intensiivne), paneelil B hariliku sugapea kuivmass sõltuvalt taime päritolust (traditsiooniline, intensiivne). X-teljel on kujutatud taime päritolu: taimed olid pärit kas traditsiooniliselt

majandatud või intensiivselt majandatud rohumaadelt. Punktidega on esitatud mudelipõhised marginaalkeskmised ning vurrudega keskmiste standardviga.

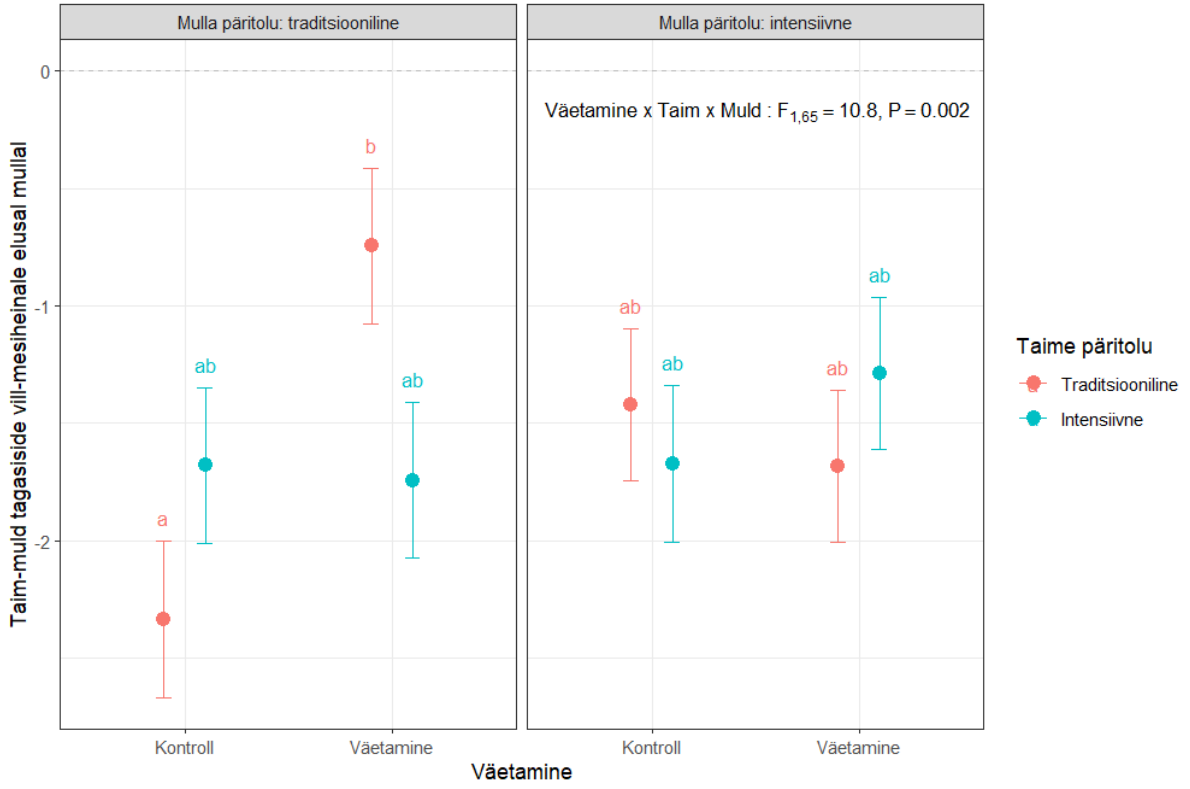


Joonis 4. Vill-mesiheina kuivmass sõltuvalt mulla päritolust ning põua ja väetamise pärandmõjust. X-teljel on kujutatud väetamise pärandmõju – kontroll (madal väetamise ja pügamise režiim) ja kõrge väetamise režiim; kastidega on eraldatud põua pärandmõju – kontroll ja põud; eri värvidega on näidatud mulla päritolu – traditsiooniline majandamine rohelisega ning intensiivne majandamine sinisega. Punktidega on tähistatud mudelipõhised marginaalkeskmised ning vurrudega nende standardviga. Eri tähekombinatsioonid vurrude kohal tähistavad üksteisest statistiliselt erinevaid keskmisi Sidak posthoc testi põhjal.

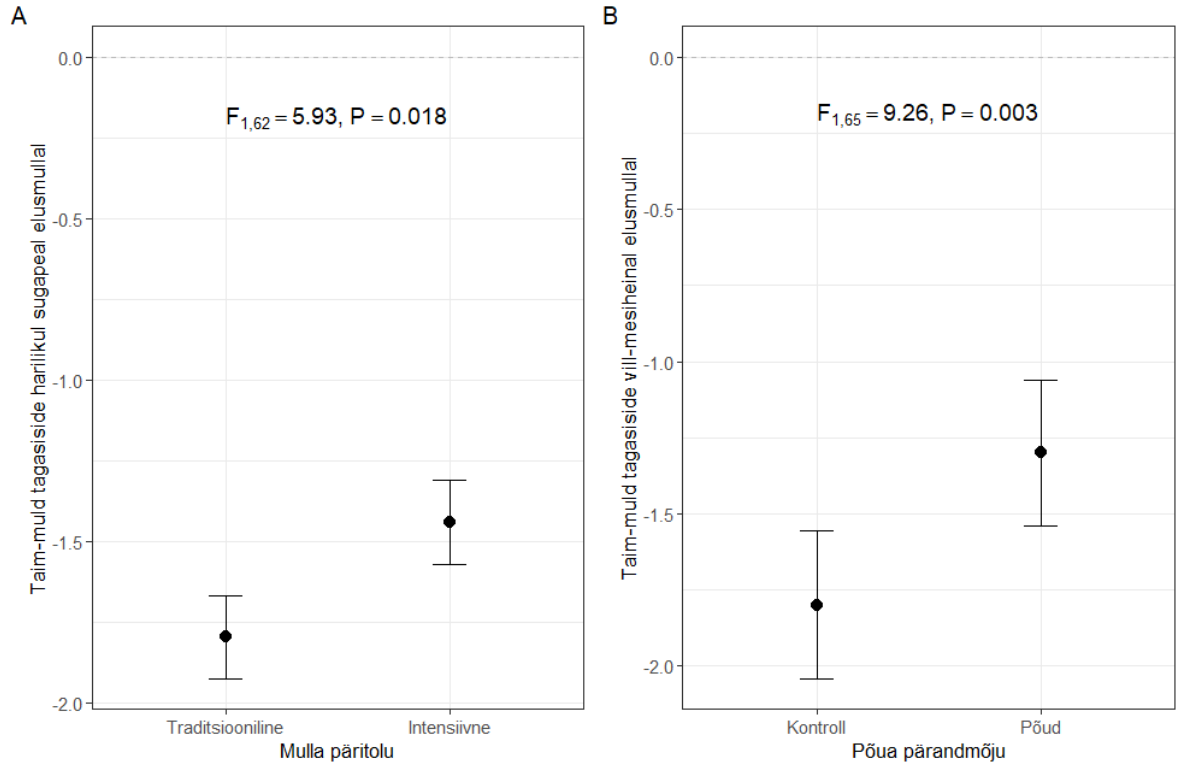
3.2. Taim-muld tagasiside steriliseerimata mullal

Vill-mesiheina taim-muld tagasiside oli alati negatiivne, võrreldes taimede kasvu elusmullal, kuid selle intensiivsus sõltus väetamise, taimede ja mullakoosluste päritolu koosmõjust (P = 0,002; $F_{1, 65} = 10,8$; joonis 5; lisa 3). Kui taimed kasvasid traditsiooniliselt majandatud mullal, siis traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt pärit taimed reageerisid väetamise pärandmõjule vähem negatiivse tagasisidega. Selline väetamise positiivne mõju taim-muld tagasisidele puudus, kui tegu oli intensiivselt majandatud rohumaalt pärit taimedega või kui taimed kasvatati intensiivselt majandatud rohumaa mullakooslusega. Taim-muld tagasiside sugapeale oli negatiivsem traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt pärit mullakoosluse puhul (P = 0,018; $F_{1, 62} = 5,93$; joonis 6A; lisa 4) ja ei sõltunud taimepopulatsiooni päritolust.

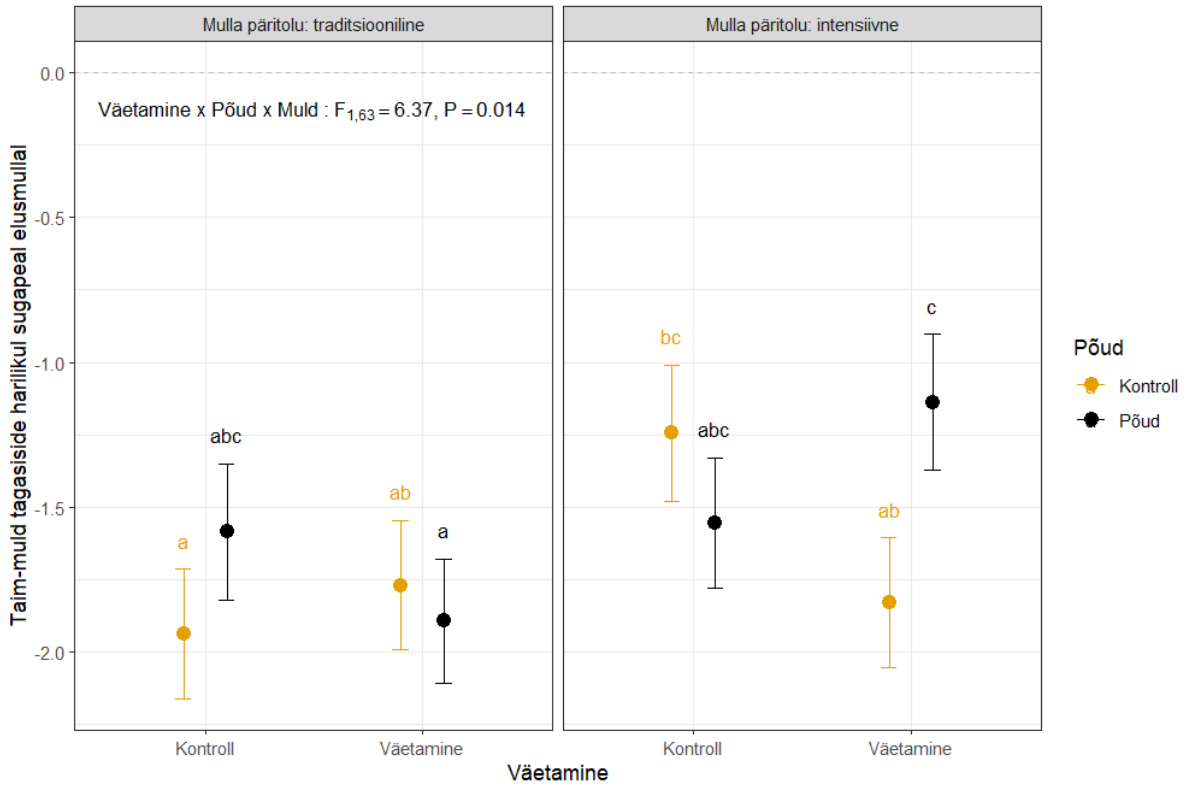
Põua pärandmõju erines taimeliikide vahel. Põua tagajärjel muutus vill-mesiheina taim-muld tagasiside positiivsemaks (P = 0,003; $F_{1, 65}$ = 9,26; joonis 6B; lisa 3). Samas sugapea puhul sõltus põua pärandmõju mullakoosluste päritolust ja väetamise režiimist mulla kujundamisfaasis: põua positiivne mõju taim-muld tagasisidele ilmnes vaid siis, kui intensiivsest majandamisest pärit mullakooslus oli kombineeritud väetamisega (P = 0,014; $F_{1, 63}$ = 6,37; joonis 7; lisa 4). Samas põua puudumisel muutus sugapea taim-muld tagasiside intensiivselt majandatud päritoluga mullal väetamise mõjul negatiivsemaks.



Joonis 5. Taim-muld tagasiside vill-mesiheinale sõltuvalt väetamise pärandmõjust ning mulla ja taime päritolust. X-teljel on kujutatud väetamise pärandmõju – kontroll (madal väetamise ja pügamise režiim) ja kõrge väetamise režiim; kastidega on eraldatud mulla päritolu – traditsiooniline ja intensiivne majandamine; eri värvidega on näidatud taime päritolu – traditsiooniline majandamine punasega ning intensiivne majandamine sinisega. Punktidega on tähistatud mudelipõhised marginaalkeskmised ning vurrudega nende standardviga. Eri tähekombinatsioonid vurrude kohal tähistavad üksteisest statistiliselt erinevaid keskmisi Sidak posthoc testi põhjal.



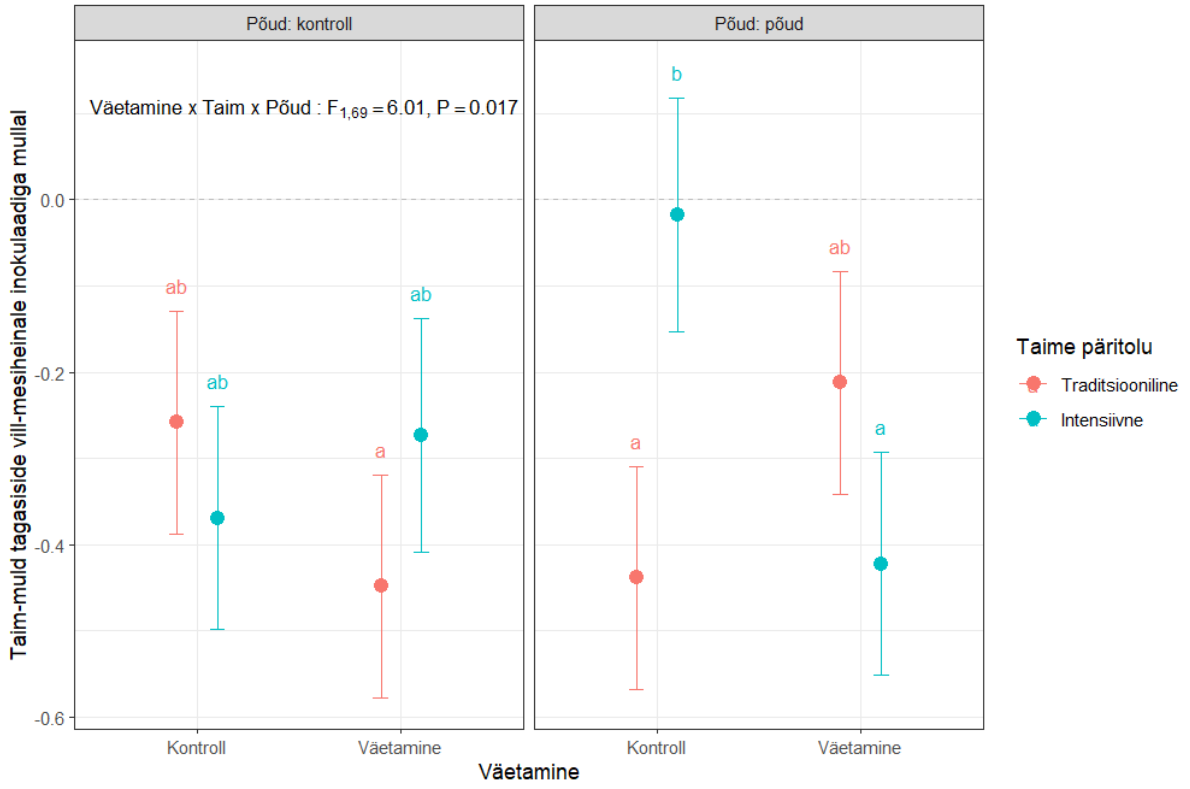
Joonis 6. Taim-muld tagasiside harilikul sugapeal ja vill-mesiheinal steriliseerimata mullal. Paneelil A on kujutatud taim-muld tagasiside harilikule sugapeale erineva mulla päritolu (traditsiooniline ja intensiivne) korral. Paneelil B on kujutatud taim-muld tagasisidet vill-mesiheinale sõltuvalt põua pärandmõjust (kontroll, põud). Punktidega on tähistatud mudelipõhised marginaalkeskmised ja vurrudega nende standardviga.



Joonis 7. Hariliku sugapea taim-muld tagasiside steriliseerimata mullal sõltuvalt mulla päritolust ja väetamise ning põua pärandmõjust. X-teljel on kujutatud väetamise pärandmõju – kontroll (madal väetamise ja pügamise režiim) ja kõrge väetamise režiim; kastidega on eraldatud mulla päritolu – traditsiooniline ja intensiivne majandamine; eri värvidega on näidatud põua pärandmõju – kontroll kollasega ning põud mustaga. Punktidega on tähistatud mudelipõhised marginaalkeskmised ning vurrudega nende standardviga. Eri tähekombinatsioonid vurrude kohal tähistavad üksteisest statistiliselt erinevaid keskmisi t-testi põhjal. Sidak testi kasutades ei leidnud paarikaupa võrdlustes olulisi erinevusi kui mudelis oli töötluste vaheline interaktsioon oluline.

3.3. Taim-muld tagasiside inokuleeritud mullal

Vill-mesiheina taim-muld tagasiside muutused vastusena põua ja väetamise pärandmõjule sõltusid taimede päritolust (P = 0,017; $F_{1, 69}$ = 6,01; joonis 8; lisa 5). Traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt pärit taimede puhul oli taim-muld tagasiside ühtlaselt negatiivne sõltumata väetamise ja põua pärandmõjust. Intensiivse majandamise päritoluga taimede puhul muutis põua pärandmõju tagasisidet positiivsemaks väetamata töötluses, kuid positiivne põua mõju kadus väetatud töötluses (joonis 8). Hariliku sugapea taim-muld tagasiside ei erinenud inokuleeritud mulla puhul töötluste vahel oluliselt (lisa 6).



Joonis 8. Vill-mesiheina taim-muld tagasiside inokuleeritud mullal sõltuvalt taime päritolust ja põua ning väetamise pärandmõjust. X-teljel on kujutatud väetamise pärandmõju – kontroll (madal väetamise ja pügamise režiim) ja kõrge väetamise režiim; kastidega on eraldatud põua pärandmõju – kontroll ja põud; eri värvidega on näidatud taime

päritolu – traditsiooniline majandamine punasega ning intensiivne sinisega. Punktidega on tähistatud mudelipõhised marginaalkeskmised ning vurrudega nende standardviga. Eri tähekombinatsioonid vurrude kohal tähistavad üksteisest statistiliselt erinevaid keskmisi t-testi põhjal. Sidak testi kasutades ei leidnud paarikaupa võrdlustes olulisi erinevusi kui mudelis oli töötluste vaheline interaktsioon oluline.

4. Arutelu

Kliima soojenemise ja sagenevate ekstreemsete ilmastikunähtuste tõttu muutub abiootiline keskkond ning seal olevad kooslused. Kliimamuutuste ja intensiivistuva maakasutuse mõju kooslustele ja keskkonnale on tulevikumudelitega ennustatud (Gilman et al., 2010; van Asselen & Verburg, 2013), kuid mis roll on kõiges selles taimede ja mulla vahelistel interaktsioonidel ning kas pikaajaline majandamise intensiivistumine põhjustab ka kohastumusi taimepopulatsioonides, on veel suuresti teadmata. Oma töös võrdlesin väetamise ja põua koosmõju taim-muld tagasisidele intensiivselt ja traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt pärit taimedele ja mullakooslustele. Esiteks eeldasin, et väetamine ja pikaajaline intensiivne majandamine peaks taim-muld tagasisidet muutma negatiivsemaks. Leidsin väetamise negatiivse mõju ainult hariliku sugapea puhul ja ainult siis, kui muld pärines intensiivselt majandatud rohumaalt ja taimed ei kogenud põuda. Vill-mesiheina puhul leidsin pigem vastupidise: traditsiooniliselt majandatud taimepopulatsioonide ja mulla puhul muutis väetamine taim-muld tagasiside vähem negatiivseks. Samas ei mõjutanud intensiivselt majandatud rohumaa päritoluga taimede puhul väetamine taim-muld tagasisidet. Võimalik, et intensiivse majandamise päritoluga taimedel on kiirekasvuline strateegia, mis teeb nad patogeenidele vastuvõtlikumaks ja piirab väetamisest potentsiaalselt saadavat kasu. Teiseks eeldasin, et põud võib taim-muld tagasisidet mõjutada nii positiivselt kui ka negatiivselt, olenevalt, kas põud otseselt surub patogeenide ohtrust alla või teeb taimi patogeenidele vastuvõtlikumaks. Leidsin vill-mesiheina puhul, et taim-muld tagasiside on vähem negatiivne põua pärandmõjuga mullas, mis toetab hüpoteesi, et põual on eelkõige otsene negatiivne mõju patogeenide ohtrusele (de Vries et al., 2023). Sarnase mustri leidsin ka hariliku sugapea puhul, kuid ainult intensiivselt majandatud mulla ja väetamise kombinatsiooni puhul. Intensiivne majandamine ja väetamine võib põhjustada patogeenide ohtruse kasvu (Lekberg et al., 2021; Wei et al., 2018) ja sellisel juhul on põua negatiivne mõju patogeenidele kõige tugevam. Kolmandaks eeldasin, et põua mõju taim-muld tagasisidele on väetatud tingimustes ja intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimede ja mulla puhul tugevam kui traditsiooniliselt majandatud päritoluga taimede ja mulla puhul. Leidsin, et vill-mesiheinal ei erinenud põua mõju väetamise ega majandamise päritolude vahel, v.a juhul kui hindasin taim-muld tagasisidet, kasutades inokuleeritud mulla töötlust ehk mikroobikoosluste mõju abiootiliste erinevuste puudumisel. Sel juhul oli põual kõige tugevam mõju just intensiivse majandamise päritoluga taimedele, aga ainult lisaväetamise puudumisel. Hariliku sugapea puhul oli elusmullal samuti põua pärandmõjul kõige tugevam positiivne mõju taim-muld

tagasisidele väetamise ja intensiivse majandamise päritoluga muldadel, mis osaliselt toetab püstitatud hüpoteesi. Hüpoteese püstitades eeldatud lihtsamad interaktsioonid osutusid tulemustes keerukateks.

4.1. Taime päritolu mõju taime biomassile steriilsel mullal

Oma töös leidsin, et steriilsel mullal kasvades olid intensiivselt majandatud rohumaade päritoluga vill-mesiheina taimed kiirema kasvuga kui traditsioonilise majandamise päritoluga taimed. Vill-mesihein oli steriilsel mullal kasvades jõudsam ka siis, kui kasvas intensiivse majandamise päritoluga muldadel, aga ainult väetamata ja niiske pärandmõjuga või väetatud ja põuatingimuste pärandmõjuga töötluste kombinatsioonides. Kuna tegu oli steriilse mullaga, siis peegeldavad erinevused taime kasvus ilmselt mulla toitainete kättesaadavust. Võimalik, et intensiivse majandamise päritoluga mullakooslused olid aktiivsemad toitainete mineraliseerijad kujundamisfaasis just nendes kontrastsetes tingimustes – niisketes tingimustes väetise puudumisel. Toitainete puudumine stimuleeris orgaanilise aine lagundamist, samas kui põud avaldab tugevamat negatiivset mõju väetatud rohumaadel (Chomel et al., 2022), stimuleerides mikroobset aktiivsust põuajärgses faasis, ning kiirendades seekaudu toitainete mineraliseerumist.

Steriilses keskkonnas, kuhjunud patogeenide ja lagundajateta, olid intensiivselt majandatud rohumaa päritoluga vill-mesiheina taimed suutelised panustama kasvu rohkem kui traditsioonilise majandamise päritoluga taimed. Intensiivse majandamise päritoluga taimed võivad olla kohastunud intensiivse majandamisega ning seetõttu olla kiirema kasvustrateegiaga (Silvertown et al., 2006). Taimed, mis panustavad kasvu rohkem kui kaitsesse, olles steriliseeritud mullas vabanenud negatiivsest mikrobioomi survest (Tello-García et al., 2023), suudavad sarnastes tingimustes kasvada kiiremini kui traditsiooniliselt majandatud rohumaa päritoluga taimed. Vill-mesihein, olles kiirema kasvuga kui harilik sugapea, võis olla suuteline pikaaegse lisaväetamisega kohastuda ning panustada veelgi enam kasvu. Väetamine intensiivistab valguskonkurentsi, kuna rohustu muutub vaatluse all olevatel rohumaadel tihedaks ja kõrgeks enne esimest kesksuvist niitmist. Snaydon & Davies (1972) leidsid Park Grass väetamiskatses, et kõrgema rohustuga ja väetatud katselappidelt pärit lõhnava maarjaheina taimed olid sarnastes tingimustes kasvades (*common garden conditions*) kõrgema kasvuga ning püstisemad kui lühema rohustuga katselappidelt pärit lõhnavad maarjaheinad. Teistes töödes leiti, et maarjaheina populatsioonid olid eri lappide vahel ka geneetiliselt eristunud, mis viitab liigisisesele evolutsioonilisele muutusele vastusena väetamisele

(Silvertown et al., 2006). Oma tööga leidsin, et intensiivse majandamise päritoluga vill-mesiheina taimed olid sarnastes tingimustes kasvades kiirema kasvuga kui traditsioonilise päritoluga taimed, viidates samuti kohastumisele vastusena majandamise intensiivsusele. Hariliku sugapea puhul olid muutused samas suunas, kuid ei olnud piisavalt suured, et saavutada statistilist olulisust.

4.2. Mikrobioomi ja abiootiliste faktorite mõju taim-muld tagasisidele

Oma katsega leidsin, et abiootiliste ja biootiliste faktorite mõju vill-mesiheina taim-muld tagasisidele oli negatiivne, kuid selle intensiivsus sõltus taimede ja mulla päritolust ning väetamise pärandmõjust. Traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt pärit vill-mesiheina taimed ja mullakooslused olid suurema väetamisnormi korral positiivsema taim-muld tagasisidega. Väetiste lisamine soodustab positiivsemat tagasisidet, tagades toitainete kiirema ringluse ning taimede produktsiooni suurenemise (Kos et al., 2015; Wan et al., 2025). Lisaks sellele, et väetamine võib mõjutada taim-muld tagasisidet mutualistide ja patogeenide kaudu, on madala toitainete kättesaadavuse juures olulisel kohal ka taimede konkurents teiste mullas vabalt elavate mikroorganismidega. Seetõttu võib lühiajalisel väetamisel olla positiivne mõju taim-muld tagasisidele ka läbi konkurentsete interaktsioonide nõrgenemise (Inselsbacher et al., 2010). Sarnast lühiajalise väetamise positiivset mõju taim-muld tagasisidele on leitud ka eelnevalt (Petermann et al., 2008).

Samas leidsin, et intensiivselt majandatud rohumaa päritoluga taimede ja mulla puhul selline positiivne mõju lisaväetamise korral puudus. Intensiivselt majandatud rohumaa päritoluga taimed, mida on pikalt väetatud, ei kasvanud lühiajalise lisaväetamise korral oluliselt suuremaks. Väetatud muldadel on palju seenpatogeene, mis mõjutavad kiirekasvuliste taimede produktsiooni (Jarosz & Davelos, 1995; Semchenko et al., 2018). Oma tööga leidsin, et intensiivse majandamise päritoluga taimed olid kiirema kasvuga. Võimalik, et viimaste suurem patogeenitundlikkus ei võimaldanud suuremast väetamisest kasu saada. Samuti ei soodustanud väetamine taimede kasvu intensiivse majandamise päritoluga muldadel, mis võib olla samuti seotud kõrgema patogeeni ohtrusega, tühistades väetamise positiivset mõju.

Vastupidiselt püstitatud hüpoteesile leidsin, et harilikul sugapeal oli taim-muld tagasiside positiivsem intensiivse majandamise päritoluga mullakoosluste puhul võrreldes traditsioonilise majandamise päritolu mullakooslustega ning ei sõltunud taime päritolust. Kuigi harilik sugapea on erinevalt vill-mesiheinast aeglasema kasvustrateegiaga, panustades kaitsesse rohkem, oli tal siiski traditsiooniliselt majandatud rohumaa päritoluga mullal kasvades negatiivsem tagasiside

kui intensiivselt majandatud rohumaa päritoluga mullal. Traditsiooniliselt majandatud päritoluga kooslustes võib akumuleeruda rohkem toitaineid taime biomassi ja kuna toitaineteringlus on tüüpiliselt seente poolt domineeritud, on uute toitainete vabanemine aeglane (Wardle et al., 2004). See võib tekitada negatiivsemat taim-muld tagasisidet, võrreldes bakteritepõhise toitaineteringlusega intensiivselt majandatud mullakooslustes (Wardle et al., 2004; Weidner et al., 2015). Intensiivselt majandatud mulla mikrobioomi positiivset mõju taim-muld tagasisidele leiti ka teistel rohumaadel ning just kõrreliste seas, samas kui mõju rohunditele oli negatiivne (Heinze et al., 2015). Need tulemused toetavad oletust, et teatud liikide ja tingimuste puhul on oluliseks taimekasvu mõjutajaks pigem toitainetepõhine konkurents vabaltelavate mikroobidega kui muutused taimepatogeenide ohtruses.

4.3. Põua pärandmõju taim-muld tagasisidele

Oma töös leidsin, et põual oli vill-mesiheinale ja harilikule sugapeale erinev mõju olenevalt majandamise päritolust ning väetamise tasemest, kuid üldiselt muutis põud taim-muld tagasiside positiivsemaks. Vill-mesiheinal oli põua pärandmõjuga mullas kasvades positiivsem taim-muld tagasiside kui kontrollmullas, sõltumata taimede päritolust. See võis olla tingitud nii patogeenide ja muude konkureerivate mikroobide ohtruse pärssimisest põua tõttu kui ka kõrgenenud toitainete mineralisatsioonist põuajärgses perioodis (Corcobado et al., 2014; van der Putten et al., 2016).

Hariliku sugapea puhul ilmnes põua pärandmõju positiivne mõju taim-muld tagasisidele vaid siis, kui taimed kasvasid intensiivsest majandamisest pärit mullas, mida oli ka väetatud. Põua puudumisel muutus hariliku sugapea taim-muld tagasiside negatiivsemaks intensiivselt majandatud päritoluga mulla ja väetamise kombinatsioonis. Selline muster on kooskõlas ennustustega, et intensiivse majandamise päritoluga mullas kuhjub väetamise mõjul patogeene ja muid konkurentse mõjuga organisme, kelle ohtrus põuaga langeb parandades seeläbi taimede kasvu (de Vries et al., 2023). Samas traditsiooniliselt majandatud mullakooslused tagasid stabiilsema taim-muld tagasiside, mis polnud ei põuast ega väetamisest mõjutatud. Põua mõju sõltuvus mulla päritolust toetab minu kolmandat hüpoteesi ja on kooskõlas varasemate uuringutega, kus põud tagas neutraalsemat taim-muld tagasisidet traditsioonilise majandamise korral (Bloor & Bardgett, 2012; Fry et al., 2018).

4.4. Inokuleeritud mullas leitud seosed

Vaadeldes steriliseerimata mulla põhjal arvutatud taim-muld tagasisidet, näeme nii toitainete kui ka mullaorganismide suhete muutustest tingitud erinevusi. Võrreldes kasvu inokuleeritud ja steriliseeritud muldadel, sain hinnata mikrobioomi mõju muude abiootiliste erinevuste puudumisel. Leidsin, et inokuleeritud mulla puhul oli põual positiivne mõju vill-mesiheina taim-muld tagasisidele vaid intensiivse majandamise päritoluga taimedel madala väetisenormi juures.

Vill-mesiheina intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimedele on iseloomulik kiirekasvuline strateegia, mis võib tulla patogeenide vastu kaitsmise arvelt. Seega võis põua spetsiifiline pärandmõju vaid intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimedele olla põhjustatud patogeenide ohtruse languse ja taimede nõrga patogeenikaitse kombinatsioonist. Põua pärandmõju soodustab kiirekasvuliste taimede produktsiooni (de Vries et al., 2018). Väetamise korral põua positiivne mõju kadus, mis viitab väetamisest tingitud patogeeniohtruse kasvule, mida põud ei saanud enam pärssida. Kiiremakasvuliste liikide risosfääri kogunevad seenpatogeenid, mistõttu on nende taim-muld tagasiside negatiivsem (Semchenko et al., 2018).

Hariliku sugapea puhul tuvastasin põua pärandmõju taim-muld tagasisidele ainult siis, kui kasutasin tervenisti steriliseerimata mulda, kuid mõju kadus inokuleeritud muldades. Seega võis sugapea puhul põua mõju tagasisidele olla vahendatud peamiselt abiootiliste faktorite kaudu. Alternatiivselt võis mullamikrobioomi lahjendamine inokuleerimise teel vähendada patogeeniohtruse mõju taime kasvule nii, et seda ei olnud enam võimalik tuvastada.

4.5. Järeldused

Selle töö tulemuste põhjal võib järeldada, et lühiajaline väetamine võib tagada positiivsema taim-muld tagasiside traditsiooniliselt majandatud rohumaadel tänu toitainete paremale kättesaadavusele ning nõrgenenud toitainekonkurentsile mullaorganismidega. Siiski leidsin, et pikaajalise intensiivse majandamise korral kujunevad ilmselt oluliseks teguriks ka patogeenide suurenev ohtrus mullas ja taimede nõrgem patogeenivastane kaitse kiirenenud kasvu tõttu. Seetõttu ei saanud pikalt väetatud rohumaadelt pärit taimed väetamisest kasu saada ning väetamise esialgne positiivne mõju kaob pikaajalise praktika korral.

Katse tulemused näitavad, et sagenevad põuad võivad taimekooslusi mõjutada sõltuvalt majandamisviisist. Põual oli üldiselt taim-muld tagasisidet nõrgestav mõju, sõltumata muudest faktoritest. Teisisõnu on põual üldiselt potentsiaal vähendada liikide kooseksisteerimist, kuna

negatiivne taim-muld tagasiside hoiab ära kiirekasvuliste liikide domineerimise (de Vries et al., 2018). Põud mõjutab traditsiooniliselt majandatavatel rohumaadel domineerivaid liike – minu katses vill-mesiheina – negatiivselt. Ainult mulla mikrobioomi mõju uurides leidsin, et intensiivse majandamisega kohastunud vill-mesiheina taimed võitsid enim põua positiivsest pärandmõjust. Seega avaldub põua positiivne mõju kiirekasvulistele taimedele negatiivse mõjuga mikrobioomi pärssimisest. Seetõttu võib põud veelgi tugevdada kiirekasvuliste liikide domineerimist intensiivselt majandatud rohumaadel.

Minu katse tulemuste põhjal võib järeldada, et looduslike olude jäljendamiseks on katsetes elusmulla kasutamine parem kui inokuleeritud mulla kasutus, kus oluliste mõjude puudumine võib olla tingitud mullakoosluste lahjendusest. Elusmuld võimaldab näha rohkemaid interaktsioone, kuid peab arvestama, et see mõjutab taim-muld tagasisidet nii läbi toitainete kui ka mullaorganismide suhete muutuste, kus üks tegur võib tühistada teist. Seega on tagasisidemehhanismide tuvastamine keerukam. Minu töö tulemuste valguses tekkinud oletuste kinnitamiseks tuleb kirjeldada mikroobikoosluste taksonoomilist ja funktsionaalset koosseisu (ehk patogeenide, lagundajate ja mutualistilike taksonite mitmekesisust ja ohtrust) ning muutusi mulla toitainete kättesaadavuses. Selliste lisaandmete põhjal saaks selgitada, kas eri töötluste pärandmõju ja mulla ning taimede päritolu mõju põhjuseks oli toitainete kättesaadavus, muutused mullakooslustes või nende koosmõju.

Kokkuvõte

Taimede ja mulla mikrobioomi vastastikust tagasisidet mõjutavad nii lühiajalised põuad ja muutused mulla toitainete kättesaadavuses kui ka taimede ja mulla kohastumused pikaajalisele ökosüsteemi majandamise intensiivsusele. Samuti mõjutab taimede erinev kasvustrateegia nende taim-muld tagasiside vastust. Seega võivad rohumaade majandamisviisid ja kliimamuutustest tingitud põudade sagenemine põhjustada kontrastseid nihkeid taim-muld tagasisides, mõjutades liikide kooseksisteerimist ja ökosüsteemi toimimist. Oma uurimustöös võrdlesin erineva intensiivsusega majandatud rohumaadelt pärit kiirekasvulise vill-mesiheina (*Holcus lanatus* L.) ja aeglasekasvulise hariliku sugapea (*Cynosurus cristatus* L.) taimede ja mulla vahelist tagasisidet vastavalt taime ja mulla päritolule ning väetamise ja põua pärandmõjule. Keskendusin sellele, kuidas need faktorid mõjutavad taimede kasvu mullatingimuste muutuste kaudu. Taimede ja mulla vahelise tagasiside leidmiseks võrdlesin taimede kasvu erineva mullatöötlusega pottides: a) eri päritoluga elusmullas – leidmaks nii biootiliste kui ka abiootiliste faktorite mõju, b) eri päritoluga inokuleeritud mullas – leidmaks biootiliste faktorite mõju, ja c) steriilses mullas kui kontrolltöötluses. Taim-muld tagasiside oli katses üldiselt negatiivne, mis viitab taime kasvu negatiivselt mõjutavale mulla mikrobioomile. Siiski varieerus taim-muld tagasiside tugevalt negatiivsest kuni peaaegu neutraalseni sõltuvalt väetamise ja põua pärandmõjust ning taime ja mulla päritolust. Pikaajalisel ja lühiajalisel väetamisel oli taimede kasvule erinev mõju, sõltudes ka interaktsioonist põuaga. Põua pärandmõjul oli taimede kasvule üldiselt positiivne mõju. Lisaks leidsin antud katse tulemusena järgneva:

1) Intensiivse majandamise päritoluga vill-mesiheina taimed olid kiirema kasvuga kui sama liigi traditsioonilise majandamisega rohumaadelt pärit taimed.
2) Lühiajalise väetamise pärandmõju taimekasvule sõltus liigist, põua esinemisest ja taime ning mulla päritolust. Vill-mesiheinale mõjus väetamise pärandmõju positiivselt, kui taimed ja muld olid pärit traditsiooniliselt majandatud rohumaadelt, samas kui pikaajaliselt intensiivselt majandatud rohumaade taimedele väetamine enam positiivset mõju ei avaldanud. Hariliku sugapea puhul oli taim-muld tagasiside vähem negatiivne, kui mullakooslus pärines intensiivselt majandatud rohumaalt.
3) Põua pärandmõju oli mõlemale liigile soodne, kuid olenes majandamisrežiimist. Vill-mesiheinal oli kontrolliga võrreldes suurem biomass põua pärandmõjuga mullas, olenemata taime või mulla päritolust. Põual oli hariliku sugapea kasvule positiivne

mõju ainult siis, kui muld olid pärit intensiivselt majandatud rohumaadelt ning oli väetatud.

4) Mikrobioomi spetsiifiline mõju taime kasvule avaldus vaid vill-mesiheinal, kus põud vähendas mulla mikrobioomi negatiivset mõju taime kasvule vaid intensiivselt majandatud rohumaadelt pärit taimede puhul.

Rohumaade väetamine ja põuaperioodide sagenemine toob kaasa muutusi taimede ja mullakoosluste vahelistes interaktsioonides, mis teatud tingimustel võivad nõrgendada mulla mikrobioomi taimekasvu piiravat mõju ning seeläbi ohustada taimeliikide kooseksisteerimist.

Summary

Plant-soil feedback is influenced by short-term droughts and changes in soil nutrient availability, as well as by plant and soil adaptations to long-term management intensity. Different plant growth strategies also affect their plant-soil feedback responses. Thus, grassland management practices and the increasing frequency of droughts due to climate change may cause contrasting shifts in plant-soil feedback, affecting species coexistence and ecosystem functioning. In my research, I compared the feedback between plants and soil of fast-growing *Holcus lanatus* and slow-growing *Cynosurus cristatus* from grasslands managed at different intensities, according to plant and soil origin and the legacy effects of fertilisation and drought. In other words, I focused on how these factors influence plant growth through changes in soil conditions. To find plant-soil feedback, I compared plant growth in pots with different soil treatments: a) live soil of different origins – to assess the combined effects of both biotic and abiotic factors, b) inoculated soil of different origins – to find the effect of biotic factors, and c) sterile soil – as a control treatment. In the experiment, plant-soil feedback was generally negative, indicating a negative effect of the soil microbiome on plant growth. However, the strength of the plant-soil feedback varied from strongly negative to almost neutral depending on the legacy effects of fertilisation and drought as well as the origin of the plant and soil. Long-term and short-term fertilisation had different effects on plant growth, also depending on their interaction with drought. The legacy effect of drought had an overall positive effect on plant growth. Additionally, I found the following:

1) *Holcus lanatus* plants from intensively managed grasslands grew faster than plants of the same species from extensively managed grasslands.
2) The legacy effect of short-term fertilisation on plant growth depended on species, drought presence, plant and soil origin. For *Holcus*, the fertilisation legacy effect was positive when plants and soils originated from extensively managed grasslands, whereas fertilisation no longer had a positive effect on plants from long-term intensively managed grasslands. For *Cynosurus*, plant-soil feedback was less negative when soil community came from intensively managed grasslands.
3) The drought legacy effect was favourable for both species but depended on the management regime. *Holcus* had higher biomass in soils with a drought legacy effect compared to the control, regardless of plant or soil origin. Drought had a positive effect on the growth of *Cynosurus* only when soils came from intensively managed grasslands and were fertilized.

4) The species-specific effect of the microbiome on plant growth was evident only in *Holcus*, where drought reduced the negative effect of the soil microbiome on plant growth but only in plants from intensively managed grasslands.

Fertilisation of grasslands and increased droughts lead to changes in the interactions between plant and soil communities, which under certain conditions may weaken the plant-growth-limiting effect of the soil microbiome and thereby threaten the coexistence of plant species.

Tänusõnad

Soovin südamest tänada oma juhendajaid professor Marina Semtšenkot ja PhD Siim-Kaarel Seppa alati aitamast. Aitäh, et leidsite hetke mu miljonile küsimusele vastamiseks ka siis, kui oli palju muud käsil. Soovin tänu avaldada kogu evolutsioonilise taimeökoloogia töörühmale, kes aitasid mind nii katse üles paneku ja maha võtuga kui ka ettekannete tagasisidestamise ja kohalolekuga.

Soovin tänada oma sõpru ja peret, kes tõid mind lõputöö kirjutamise august vahelduseks välja, saades nii lisaenergiat ja motivatsiooni edasi töötamiseks. Saadan soojad kallistused kursusekaaslastele, kellega koos sai raamatukogus tunde veedetud ning pärast jällegi koos puhatud ning aega maha võetud. Aitäh Ursula, Mariliis, Raffael, Anni, Lauri, Maria, Liisi, Mart! Suur tänu ka rahvatantsukaaslastele, kes aitasid mul tantsudes õigesse kohta jõuda ka siis, kui olin eelnevalt rõdul õppides päiksepiste saanud. Üüratult suured tänud Anule ja Annile, kellega koos sai kirjutamise vahel aeg maha võetud ning taastutud, et siis oleks võimalik veelgi suurema hooga edasi minna. Ja muidugi soojad kallistused Ingridile, kellega koos sai kõike lahatud.

Kirjanduse ülevaade

Adekiya, A. O., Ejue, W. S., Olayanju, A., Dunsin, O., Aboyeji, C. M., Aremu, C., Adegbite, K., & Akinpelu, O. (2020). Different organic manure sources and NPK fertilizer on soil chemical properties, growth, yield and quality of okra. *Scientific Reports*, *10*(1), 16083. https://doi.org/10.1038/s41598-020-73291-x

Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Morris, E. K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S. C., Rillig, M. C., Schaefer, M., Schloter, M., Schmitt, B., … Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, *18*(8), 834–843. https://doi.org/10.1111/ele.12469

AR6 Synthesis Report: Summary for Policymakers Headline Statements. (n.d.). Retrieved 3 March 2026, from https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/resources/spm-headline-statements/

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Beals, K. K., Moore, J. A. M., Kivlin, S. N., Bayliss, S. L. J., Lumibao, C. Y., Moorhead, L. C., Patel, M., Summers, J. L., Ware, I. M., Bailey, J. K., & Schweitzer, J. A. (2020). Predicting Plant-Soil Feedback in the Field: Meta-Analysis Reveals That Competition and Environmental Stress Differentially Influence PSF. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *8*. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00191

Beddows, A. R. (1961). Holcus lanatus L. *Journal of Ecology*, *49*(2), 421–430. https://doi.org/10.2307/2257274

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

Bloor, J. M. G., & Bardgett, R. D. (2012). Stability of above-ground and below-ground processes to extreme drought in model grassland ecosystems: Interactions with plant species diversity and soil nitrogen availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(3), 193–204. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.12.001

Bonanomi, G., Giannino, F., & Mazzoleni, S. (2005). Negative plant–soil feedback and species coexistence. *Oikos*, *111*(2), 311–321. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13975.x

Bouabdelli, S., Zeroual, A., Meddi, M., & Assani, A. (2022). Impact of temperature on agricultural drought occurrence under the effects of climate change. *Theoretical and Applied Climatology*, *148*(1), 191–209. https://doi.org/10.1007/s00704-022-03935-7

Buée, M., De Boer, W., Martin, F., van Overbeek, L., & Jurkevitch, E. (2009). The rhizosphere zoo: An overview of plant-associated communities of microorganisms, including phages, bacteria, archaea, and fungi, and of some of their structuring factors. *Plant and Soil*, *321*(1), 189–212. https://doi.org/10.1007/s11104-009-9991-3

Cao, F., Li, W., Jiang, Y., Gan, X., Zhao, C., & Ma, J. (2024). Effects of grazing on grassland biomass and biodiversity: A global synthesis. *Field Crops Research*, *306*, 109204. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109204

Chen, T., Christensen, M., Nan, Z., & Hou, F. (2017). The effects of different intensities of long-term grazing on the direction and strength of plant–soil feedback in a semiarid grassland of Northwest China. *Plant and Soil*, *413*(1), 303–317. https://doi.org/10.1007/s11104-016-3103-y

Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B. G., & Baldy, V. (2016). Plant secondary metabolites: A key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, *104*(6), 1527–1541. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12644

Chomel, M., Lavallee, J. M., Alvarez-Segura, N., Baggs, E. M., Caruso, T., de Castro, F., Emmerson, M. C., Magilton, M., Rhymes, J. M., de Vries, F. T., Johnson, D., & Bardgett, R. D. (2022). Intensive grassland management disrupts below-ground multi-trophic resource transfer in response to drought. *Nature Communications*, *13*(1), 6991. https://doi.org/10.1038/s41467-022-34449-5

Corcobado, T., Cubera, E., Juárez, E., Moreno, G., & Solla, A. (2014). Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to *Phytophthora cinnamomi*. *Agricultural and Forest Meteorology*, *192–193*, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.007

Corcoz, L., Păcurar, F., Pop-Moldovan, V., Vaida, I., Pleșa, A., Stoian, V., & Vidican, R. (2022). Long-Term Fertilization Alters Mycorrhizal Colonization Strategy in the Roots of Agrostis capillaris. *Agriculture*, *12*(6), 847. https://doi.org/10.3390/agriculture12060847

de Vries, F., Lau, J., Hawkes, C., & Semchenko, M. (2023). Plant–soil feedback under drought: Does history shape the future? *Trends in Ecology & Evolution*, *38*(8), 708–718. https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.03.001

de Vries, F. T., Griffiths, R. I., Bailey, M., Craig, H., Girlanda, M., Gweon, H. S., Hallin, S., Kaisermann, A., Keith, A. M., Kretzschmar, M., Lemanceau, P., Lumini, E., Mason, K. E., Oliver, A., Ostle, N., Prosser, J. I., Thion, C., Thomson, B., & Bardgett, R. D. (2018). Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nature Communications*, *9*(1), 3033. https://doi.org/10.1038/s41467-018-05516-7

de Vries, F. T., Liiri, M. E., Bjørnlund, L., Bowker, M. A., Christensen, S., Setälä, H. M., & Bardgett, R. D. (2012). Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nature Climate Change*, *2*(4), 276–280. https://doi.org/10.1038/nclimate1368

dos Santos, J. V., Raimundo Bento, L., Dias Bresolin, J., Corso Mitsuyuki, M., Perondi Anchão Oliveira, P., Macedo Pezzopane, J. R., Carlos de Campos Bernardi, A., Carvalho Mendes, I., & Martin-Neto, L. (2022). The long-term effects of intensive grazing and silvopastoral systems on soil physicochemical properties, enzymatic activity, and microbial biomass. *CATENA*, *219*, 106619. https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106619

Ekroth, A. K. E., Gerth, M., Stevens, E. J., Ford, S. A., & King, K. C. (2021). Host genotype and genetic diversity shape the evolution of a novel bacterial infection. *The ISME Journal*, *15*(7), 2146–2157. https://doi.org/10.1038/s41396-021-00911-3

Eskelinen, A., Harpole, W. S., Jessen, M.-T., Virtanen, R., & Hautier, Y. (2022). Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. *Nature*, *611*(7935), 301–305. https://doi.org/10.1038/s41586-022-05383-9

Fry, E. L., Johnson, G. N., Hall, A. L., Pritchard, W. J., Bullock, J. M., & Bardgett, R. D. (2018). Drought neutralises plant–soil feedback of two mesic grassland forbs. *Oecologia*, *186*(4), 1113–1125. https://doi.org/10.1007/s00442-018-4082-x

Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 325–331. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.002

Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S. C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L. R., Jung, K., … Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, *540*(7632), 266–269. https://doi.org/10.1038/nature20575

Gselman, A., Ferme, M., & Podvršnik, M. (2022). The Impact of Two Different Cutting Regimes on Grassland Species Diversity. *Agricultura Scientia*, *19*(2), 37–44. https://doi.org/10.18690/agricultura.19.2.37-44.2022

Guo, P., Peng, F., Zhou, J., Chu, C., Pan, J., Quangang, Y., Huang, C., & Xue, X. (2025). The soil sterilization resulted deviation in biological plant-soil feedbacks. *Soil Ecology Letters*, *7*(3), 250320. https://doi.org/10.1007/s42832-025-0320-4

Hassan, K., Carrillo, Y., & Nielsen, U. N. (2021). The effect of prolonged drought legacies on plant–soil feedbacks. *Journal of Vegetation Science*, *32*(6), e13100. https://doi.org/10.1111/jvs.13100

Hassan, K., Carrillo, Y., & Nielsen, U. N. (2022). Prolonged drought causes negative plant-soil feedbacks in grassland species under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, *172*, 108772. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108772

Hassan, N., Zhong, Z., Wang, D., Zhu, Y., Naeem, I., Ahungu, A. B., Wan, H. Y., & Li, X. (2023). Effects of long-term mowing on species diversity, biomass and composition of plant community in a semi-arid grassland in northeastern China. *Applied Vegetation Science*, *26*(3), e12743. https://doi.org/10.1111/avsc.12743

Hatmi, S., Gruau, C., Trotel-Aziz, P., Villaume, S., Rabenoelina, F., Baillieul, F., Eullaffroy, P., Clément, C., Ferchichi, A., & Aziz, A. (2015). Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to Botrytis cinerea. *Journal of Experimental Botany*, *66*(3), 775–787. https://doi.org/10.1093/jxb/eru436

Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. *Science*, *324*(5927), 636–638. https://doi.org/10.1126/science.1169640

He, Z., Webster, S., & He, S. Y. (2022). Growth–defense trade-offs in plants. *Current Biology*, *32*(12), R634–R639. https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.070

Heinze, J., Bergmann, J., Rillig, M. C., & Joshi, J. (2015). Negative biotic soil-effects enhance biodiversity by restricting potentially dominant plant species in grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *17*(3), 227–235. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.03.002

Herrero-Jáuregui, C., & Oesterheld, M. (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: A meta-analysis. *Oikos*, *127*(6), 757–766. https://doi.org/10.1111/oik.04893

Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, *50*(3), 346–363. https://doi.org/10.1002/bimj.200810425

in 't Zandt, D., van den Brink, A., de Kroon, H., & Visser, E. J. W. (2019). Plant-soil feedback is shut down when nutrients come to town. *Plant and Soil*, *439*(1), 541–551. https://doi.org/10.1007/s11104-019-04050-9

Inselsbacher, E., Hinko-Najera Umana, N., Stange, F. C., Gorfer, M., Schüller, E., Ripka, K., Zechmeister-Boltenstern, S., Hood-Novotny, R., Strauss, J., & Wanek, W. (2010). Short-term competition between crop plants and soil microbes for inorganic N fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(2), 360–372. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.019

Jarosz, A. M., & Davelos, A. L. (1995). Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. *New Phytologist*, *129*(3), 371–387. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb04308.x

Jing, Y., Eck, J. L., Kängsep, P., Laaspere, L., Oras, M., Puura, L., Tõnisson, A., Torsus, M., Vasar, M., Wu, J., Xi, N., Koorem, K., Prentice, H. C., & Semchenko, M. (2026). Grassland age and local adaptation shape drought resilience across semi-natural grassland populations. *New Phytologist*, nph.71196. https://doi.org/10.1111/nph.71196

Kardol, P., Cornips, N. J., van Kempen, M. M. L., Bakx-Schotman, J. M. T., & van der Putten, W. H. (2007). Microbe-Mediated Plant–Soil Feedback Causes Historical Contingency Effects in Plant Community Assembly. *Ecological Monographs*, *77*(2), 147–162. https://doi.org/10.1890/06-0502

Kastner, T., Matej, S., Forrest, M., Gingrich, S., Haberl, H., Hickler, T., Krausmann, F., Lasslop, G., Niedertscheider, M., Plutzar, C., Schwarzmüller, F., Steinkamp, J., & Erb, K.-H. (2022). Land use intensification increasingly drives the spatiotemporal patterns of the global human appropriation of net primary production in the last century. *Global Change Biology*, *28*(1), 307–322. https://doi.org/10.1111/gcb.15932

Ke, P.-J., Miki, T., & Ding, T.-S. (2015). The soil microbial community predicts the importance of plant traits in plant–soil feedback. *New Phytologist*, *206*(1), 329–341. https://doi.org/10.1111/nph.13215

Kos, M., Tuijl, M. A. B., de Roo, J., Mulder, P. P. J., & Bezemer, T. M. (2015). Plant–soil feedback effects on plant quality and performance of an aboveground herbivore interact with fertilisation. *Oikos*, *124*(5), 658–667. https://doi.org/10.1111/oik.01828

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

Lavallee, J. M., Chomel, M., Alvarez Segura, N., de Castro, F., Goodall, T., Magilton, M., Rhymes, J. M., Delgado-Baquerizo, M., Griffiths, R. I., Baggs, E. M., Caruso, T., de Vries, F. T., Emmerson, M., Johnson, D., & Bardgett, R. D. (2024). Land management shapes drought responses of dominant soil microbial taxa across grasslands. *Nature Communications*, *15*(1), 29. https://doi.org/10.1038/s41467-023-43864-1

Lekberg, Y., Arnillas, C. A., Borer, E. T., Bullington, L. S., Fierer, N., Kennedy, P. G., Leff, J. W., Luis, A. D., Seabloom, E. W., & Henning, J. A. (2021). Nitrogen and phosphorus fertilization consistently favor pathogenic over mutualistic fungi in grassland soils. *Nature Communications*, *12*(1), 3484. https://doi.org/10.1038/s41467-021-23605-y

Lenth, R., Banfai, B., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., & Piaskowski, J. (2025). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.11. 1. CRAN R project*.

Lezama, F., & Paruelo, J. M. (2016). Disentangling grazing effects: Trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, *19*(4), 557–566. https://doi.org/10.1111/avsc.12250

Lin, L., Cao, G., Xu, X., Li, C., Fan, B., Li, B., Lan, Y., Si, M., & Dai, L. (2022). Changes and Relationships between Components in the Plant-Soil System and the Dominant Plant Functional Groups in Alpine Kobresia Meadows Due to Overgrazing. *Diversity*, *14*(3), 183. https://doi.org/10.3390/d14030183

Lindsey, B. E., Rivero, L., Calhoun, C. S., Grotewold, E., & Brkljacic, J. (2017). Standardized Method for High-throughput Sterilization of Arabidopsis Seeds. *Journal of Visualized Experiments : JoVE*, (128), 56587. https://doi.org/10.3791/56587

Lodge, R. W. (1959). Cynosurus Cristatus L. *Journal of Ecology*, *47*(2), 511–518. https://doi.org/10.2307/2257379

McNamara, N. P., Black, H. I. J., Beresford, N. A., & Parekh, N. R. (2003). Effects of acute gamma irradiation on chemical, physical and biological properties of soils. *Applied Soil Ecology*, *24*(2), 117–132. https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00073-8

Muehleisen, A. J., Watkins, C. R. E., Altmire, G. R., Shaw, E. A., Case, M. F., Aoyama, L., Brambila, A., Reed, P. B., LaForgia, M., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Bakker, J. D., Arnillas, C. A., Biederman, L., Chen, Q., Cleland, E. E., Eskelinen, A., Fay, P. A., Hagenah, N., … Hallett, L. M. (2023). Nutrient addition drives declines in grassland species richness primarily via enhanced species loss. *Journal of Ecology*, *111*(3), 552–563. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14038

Mursinoff, S., & Tack, A. J. M. (2017). Spatial variation in soil biota mediates plant adaptation to a foliar pathogen. *New Phytologist*, *214*(2), 644–654. https://doi.org/10.1111/nph.14402

Oram, N. J., Brennan, F., Praeg, N., Bardgett, R. D., Illmer, P., Ingrisch, J., & Bahn, M. (2025). Plant community composition and traits modulate the impacts of drought intensity on soil microbial community composition and function. *Soil Biology and Biochemistry*, *200*, 109644. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109644

Pan, Y., Cassman, N., de Hollander, M., Mendes, L. W., Korevaar, H., Geerts, R. H. E. M., van Veen, J. A., & Kuramae, E. E. (2014). Impact of long-term N, P, K, and NPK fertilization on the composition and potential functions of the bacterial community in grassland soil. *FEMS Microbiology Ecology*, *90*(1), 195–205. https://doi.org/10.1111/1574-6941.12384

Petermann, J. S., Fergus, A. J. F., Turnbull, L. A., & Schmid, B. (2008). Janzen-Connell Effects Are Widespread and Strong Enough to Maintain Diversity in Grasslands. *Ecology*, *89*(9), 2399–2406. https://doi.org/10.1890/07-2056.1

Pierik, M., van Ruijven, J., Bezemer, T. M., Geerts, R. H. E. M., & Berendse, F. (2011). Recovery of plant species richness during long-term fertilization of a species-rich grassland. *Ecology*, *92*(7), 1393–1398. https://doi.org/10.1890/10-0210.1

Posit, T. (2025). *RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA*.

Rawat, A., Kumar, D., & Khati, B. S. (2023). A review on climate change impacts, models, and its consequences on different sectors: A systematic approach. *Journal of Water and Climate Change*, *15*(1), 104–126. https://doi.org/10.2166/wcc.2023.536

Ronsheim, M. L. (2016). Plant Genotype Influences Mycorrhiza Benefits and Susceptibility to a Soil Pathogen. *The American Midland Naturalist*, *175*(1), 103–112. https://doi.org/10.1674/amid-175-01-103-112.1

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

Shi, T.-S., Collins, S. L., Yu, K., Peñuelas, J., Sardans, J., Li, H., & Ye, J.-S. (2024). A global meta-analysis on the effects of organic and inorganic fertilization on grasslands and croplands. *Nature Communications*, *15*(1), 3411. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47829-w

Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., & Biss, P. M. (2006). The Park Grass Experiment 1856–2006: Its contribution to ecology. *Journal of Ecology*, *94*(4), 801–814. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01145.x

Smith-Ramesh, L. M., & Reynolds, H. L. (2017). The next frontier of plant–soil feedback research: Unraveling context dependence across biotic and abiotic gradients. *Journal of Vegetation Science*, *28*(3), 484–494. https://doi.org/10.1111/jvs.12519

Snaydon, R. W., & Davies, M. S. (1972). Rapid population differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in Anthoxanthum odoratum. *Evolution*, 390–405.

Snaydon, R. W., & Davies, T. M. (1982). Rapid divergence of plant populations in response to recent changes in soil conditions. *Evolution*, 289–297.

Štraus, D., Redondo, M. Á., Castaño, C., Juhanson, J., Clemmensen, K. E., Hallin, S., & Oliva, J. (2024). Plant–soil feedbacks among boreal forest species. *Journal of Ecology*, *112*(1), 138–151. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14224

Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L., & Milberg, P. (2016). Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *222*, 200–212. https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.008

Team, R. C. (2024). *R: A language and environment for statistical computing (Version 3.4. 0)[Computer software]. R Foundation for Statistical Computing*.

Tello-García, E., Mandolini, E., Tasser, E., Probst, M., Peintner, U., Tappeiner, U., & Leitinger, G. (2023). Red clover productivity under drought: Are soil microbes a burden or a treasure? *Environmental and Experimental Botany*, *214*, 105486. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105486

Tõnisson, A., Eck, J., Jing, Y., Kängsep, P., Laaspere, L., Wu, J., Puura, L., Torsus, M., Koorem, K., Moora, M., Sepp, S., Davison, J., & Semchenko, M. (2026). Phenotypic plasticity masks evolutionary change in grassland plant traits in response to land use abandonment. *Journal of Ecology*, *114*(1), e70238. https://doi.org/10.1111/1365-2745.70238

Valliere, J. M., & Allen, E. B. (2016). Interactive effects of nitrogen deposition and drought-stress on plant-soil feedbacks of Artemisia californica seedlings. *Plant and Soil*, *403*(1), 277–290. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2776-y

van Asselen, S., & Verburg, P. H. (2013). Land cover change or land-use intensification: Simulating land system change with a global-scale land change model. *Global Change Biology*, *19*(12), 3648–3667. https://doi.org/10.1111/gcb.12331

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

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

Veresoglou, S. D., Li, G. C., Chen, J., & Johnson, D. (2022). Direction of plant–soil feedback determines plant responses to drought. *Global Change Biology*, *28*(13), 3995–3997. https://doi.org/10.1111/gcb.16204

Völler, E., Auge, H., Bossdorf, O., & Prati, D. (2013). Land use causes genetic differentiation of life-history traits in Bromus hordeaceus. *Global Change Biology*, *19*(3), 892–899. https://doi.org/10.1111/gcb.12087

Wan, L., Liu, G., & Su, X. (2025). Organic fertilization balances biodiversity maintenance, grass production, soil storage, nutrient cycling and greenhouse gas emissions for sustainable grassland development in China: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *381*, 109473. https://doi.org/10.1016/j.agee.2025.109473

Wang, D., & Ding, W. (2024). Grazing led to an increase in the root: Shoot ratio and a shallow root system in an alpine meadow of the Tibetan plateau. *Frontiers in Environmental Science*, *12*. https://doi.org/10.3389/fenvs.2024.1348220

Wang, G., Van Der Putten, W. H., Klironomos, J., Zhang, F., & Zhang, J. (2025). Steering plant-soil feedback for sustainable agriculture. *Science*, *389*(6758), eads2506. https://doi.org/10.1126/science.ads2506

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, *304*(5677), 1629–1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Wei, W., Yang, M., Liu, Y., Huang, H., Ye, C., Zheng, J., Guo, C., Hao, M., He, X., & Zhu, S. (2018). Fertilizer N application rate impacts plant-soil feedback in a sanqi production system. *Science of The Total Environment*, *633*, 796–807. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.219

Weidner, S., Koller, R., Latz, E., Kowalchuk, G., Bonkowski, M., Scheu, S., & Jousset, A. (2015). Bacterial diversity amplifies nutrient-based plant–soil feedbacks. *Functional Ecology*, *29*(10), 1341–1349. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12445

Wickham, H. (2016). *Ggplot2*. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4

Williams, A., & de Vries, F. T. (2020). Plant root exudation under drought: Implications for ecosystem functioning. *New Phytologist*, *225*(5), 1899–1905. https://doi.org/10.1111/nph.16223

Xu, C., McDowell, N. G., Fisher, R. A., Wei, L., Sevanto, S., Christoffersen, B. O., Weng, E., & Middleton, R. S. (2019). Increasing impacts of extreme droughts on vegetation productivity under climate change. *Nature Climate Change*, *9*(12), 948–953. https://doi.org/10.1038/s41558-019-0630-6

Ye, K., Li, J., Liang, Z., Zhao, X., Luo, H., Chen, Z., Du, P., Wu, K., Qiao, R., & Hu, J. (2025). Overgrazing impacts plant species diversity in alpine wetlands indirectly by altering its environmental dependency. *Global Ecology and Conservation*, *59*, e03532. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03532

Zhang, Y., Wang, M., Wang, X., Li, R., Zhang, R., Xun, W., Li, H., Xin, X., & Yan, R. (2023). Grazing Regulates Changes in Soil Microbial Communities in Plant-Soil Systems. *Agronomy*, *13*(3), 708. https://doi.org/10.3390/agronomy13030708

Zhou, G., Zhou, X., He, Y., Shao, J., Hu, Z., Liu, R., Zhou, H., & Hosseinibai, S. (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, *23*(3), 1167–1179. https://doi.org/10.1111/gcb.13431

Zhu, Y., Delgado-Baquerizo, M., Shan, D., Yang, X., & Eldridge, D. J. (2021). Grazing impacts on ecosystem functions exceed those from mowing. *Plant and Soil*, *464*(1), 579–591. https://doi.org/10.1007/s11104-021-04970-5

Lisad

Lisa 1. Vill-mesiheina biomassi dispersioonanalüüsi tulemused steriilsel mullal kasvanud taimede andmete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P	
Väetamine	0,44	1	68	0,51	
Taime päritolu	7,03	1	5,0	**0,046**	*
Mulla päritolu	5,46	1	69	**0,022**	*
Põud	0,01	1	68	0,91	
Väetamine × taime päritolu	0,79	1	68	0,38	
Väetamine × mulla päritolu	0,08	1	68	0,77	
Taime päritolu × mulla päritolu	0,47	1	69	050	
Väetamine × põud	0,23	1	69	0,63	
Taime päritolu × põud	0,26	1	68	0,62	
Mulla päritolu × põud	0,71	1	68	0,40	
Väetamine × taime päritolu × mulla päritolu	0,16	1	68	0,69	
Väetamine × taime päritolu × põud	0,17	1	69	0,68	
Väetamine × mulla päritolu × põud	4,35	1	69	**0,041**	*
Taime päritolu × mulla päritolu × põud	0,15	1	68	0,70	
Väetamine × taime päritolu × mulla päritolu × põud	0,37	1	69	0,55	

Lisa 2. Hariliku sugapea biomassi dispersioonanalüüsi tulemused steriilsel mullal kasvanud taimede andmete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P
Väetamine	1,83	1	68	0,18
Taime päritolu	2,54	1	5,0	0,17
Mulla päritolu	0,32	1	68	0,58
Põud	2,33	1	68	0,13
Väetamine × taime päritolu	0,32	1	68	0,57
Väetamine × mulla päritolu	0,47	1	68	0,50
Taime päritolu × mulla päritolu	0,25	1	68	0,62
Väetamine × põud	1,37	1	68	0,25
Taime päritolu × põud	1,61	1	68	0,21
Mulla päritolu × põud	0,04	1	68	0,85
Väetamine × taime päritolu × mulla päritolu	0,003	1	68	0,95
Väetamine × taime päritolu × põud	0,60	1	68	0,44
Väetamine × mulla päritolu × põud	0,76	1	68	0,39
Taime päritolu × mulla päritolu × põud	0,15	1	68	0,70
Väetamine × taime päritolu × mulla päritolu × põud	0,004	1	68	0,95

Lisa 3. Vill-mesiheina taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused steriliseerimata mullal kasvanud taimede andemete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P	
Taime päritolu	0,002	1	5,0	0,96	
Mulla päritolu	0,34	1	65	0,56	
Põud	9,26	1	65	**0,003**	**
Väetamine	4,84	1	65	**0,031**	*
Taime päritolu × mulla päritolu	0,53	1	65	0,47	
Taime päritolu × põud	1,86	1	65	0,18	
Mulla päritolu × põud	0,94	1	65	0,34	
Taime päritolu × väetamine	1,63	1	65	0,21	
Mulla päritolu × väetamine	4,18	1	65	**0,045**	*
Põud × väetamine	0,01	1	65	0,91	
Taime päritolu × mulla päritolu × põud	0,23	1	65	0,63	
Taime päritolu × mulla päritolu × väetamine	10,8	1	65	**0,002**	**
Taime päritolu × põud × väetamine	2,33	1	65	0,13	
Mulla päritolu × põud × väetamine	0,45	1	66	0,50	
Taime päritolu × mulla päritolu × põud × väetamine	3,19	1	66	0,08	

Lisa 4. Hariliku sugapea taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused steriliseerimata mullal kasvanud taimede andmete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P	
Väetamine	0,19	1	61	0,67	
Põud	1,15	1	61	0,29	
Mulla päritolu	5,93	1	62	**0,018**	*
Taime päritolu	4,53	1	5,0	0,09	
Väetamine × põud	0,76	1	62	0,39	
Väetamine × mulla päritolu	0,00	1	62	1,0	
Põud × mulla päritolu	0,14	1	61	0,71	
Väetamine × taime päritolu	0,19	1	61	0,66	
Põud × taime päritolu	1,50	1	62	0,22	
Mulla päritolu × taime päritolu	0,05	1	62	0,83	
Väetamine × põud × mulla päritolu	6,37	1	63	**0,014**	*
Väetamine × põud × taime päritolu	0,08	1	62	0,78	
Väetamine × mulla päritolu × taime päritolu	0,92	1	62	0,34	
Põud × mulla päritolu × taime päritolu	0,54	1	61	0,46	
Väetamine × põud × mulla päritolu × taime päritolu	1,62	1	62	0,21	

Lisa 5. Vill-mesiheina taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused inokulaadiga mullal kasvanud taimede andemete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P	
Väetamine	0,51	1	68	0,48	
Põud	0,47	1	68	0,50	
Mulla päritolu	0,18	1	69	0,67	
Taime päritolu	0,49	1	5,0	0,52	
Väetamine × põud	0,02	1	69	0,89	
Väetamine × mulla päritolu	0,18	1	68	0,67	
Põud × mulla päritolu	2,00	1	68	0,16	
Väetamine × taime päritolu	0,85	1	68	0,36	
Põud × taime päritolu	0,13	1	68	0,72	
Mulla päritolu × taime päritolu	1,56	1	69	0,22	
Väetamine × põud × mulla päritolu	0,10	1	69	0,76	
Väetamine × põud × taime päritolu	6,01	1	69	**0,017**	*
Väetamine × mulla päritolu × taime päritolu	0,12	1	68	0,73	
Põud × mulla päritolu × taime päritolu	2,41	1	68	0,13	
Väetamine × põud × mulla päritolu × taime päritolu	0,45	1	69	0,51	

Lisa 6. Hariliku sugapea taim-muld tagasiside dispersioonanalüüsi tulemused inokulaadiga mullal kasvanud taimede andmete põhjal.

F – F-statistik; df – vabadusaste; df. res – jääkide vabadusaste; P – p-väärtus; väetamine – väetamise pärandmõju; põud – põua pärandmõju. Tärnidega on tähistatud statistiliselt oluline mõju: 0...0,001 – ***, 0,001...0,01 – **, 0,01...0,05 – *.

	F	Df	Df. res	P
Väetamine	0,62	1	68	0,44
Põud	1,29	1	68	0,26
Mulla päritolu	1,18	1	69	0,28
Taime päritolu	3,28	1	5,0	0,13
Väetamine × põud	0,07	1	69	0,79
Väetamine × mulla päritolu	2,02	1	68	0,16
Põud × mulla päritolu	0,94	1	68	0,34
Väetamine × taime päritolu	2,63	1	68	0,11
Põud × taime päritolu	0,02	1	68	0,90
Mulla päritolu × taime päritolu	0,02	1	69	0,89
Väetamine × põud × mulla päritolu	0,60	1	69	0,44
Väetamine × põud × taime päritolu	0,01	1	69	0,93
Väetamine × mulla päritolu × taime päritolu	0,41	1	68	0,52
Põud × mulla päritolu × taime päritolu	0,01	1	68	0,90
Väetamine × põud × mulla päritolu × taime päritolu	0,07	1	69	0,79

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Piia Kängsep,

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

„Maakasutuse intensiivistumise mõju taim-muld tagasisidele“, mille juhendajad on prof. Marina Semtšenko ja PhD Siim-Kaarel Sepp,

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

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commonsi 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

22.05.2026